

*Sélection de l'habitat par les oiseaux forestiers et modélisation de
leur distribution potentielle en chênaie et hêtraie ardennaises :
impact de la composition et de la structure forestière.*



Laurence DELAHAYE

*Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences
agronomiques et ingénierie biologique*

Promoteurs : Professeurs J. Rondeux & W. Delvingt

2006

© Aux termes de la loi belge du 22 mars 1886, sur le droit d'auteur, seul l'auteur à le droit de reproduire cet ouvrage ou d'en autoriser la reproduction de quelque manière que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous une autre forme est donc faite en violation avec la loi.

DELAHAYE Laurence [2006] – *Sélection de l'habitat par les oiseaux forestiers et modélisation de leur distribution potentielle en chênaie et hêtraie ardennaises : impact de la composition et de la structure forestière.* Thèse de Doctorat, Gembloux, Faculté universitaire des Sciences agronomiques, 253 p., 52 tabl., 106 fig..

Résumé

Les exigences en terme d'habitat de l'avifaune forestière ne sont pas suffisamment connues pour pouvoir proposer des mesures de gestion qui permettent de maintenir les populations des espèces aviaires dans le temps et dans l'espace. De même, la modification des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et de la structure des peuplements feuillus est peu ou pas connue.

Les objectifs de la thèse sont donc l'identification, à l'échelle intra-peuplement, des facteurs clés de l'habitat d'oiseaux des chênaies et hêtraies ardennaises et la modélisation des exigences de ces espèces en vue d'établir les bases nécessaires pour la construction de cartes d'habitats potentiels. L'identification des facteurs clés de l'habitat permet de déterminer des indicateurs de gestion afin de pouvoir évaluer l'impact d'interventions sylvicoles. La méthodologie développée s'appuie sur l'étude de la sélection des habitats par différentes espèces et la construction de modèles autécologiques et synécologiques.

L'étude de la sélection et de la modélisation de l'habitat d'espèces cibles et de communautés d'oiseaux à une échelle locale s'appuie sur un inventaire précis de la végétation de quatre massifs forestiers ardennais (sud de la Belgique) couvrant 1975 ha. L'étude des communautés d'oiseaux a permis de déterminer les espèces indicatrices de la qualité des chênaies et hêtraies ardennaises et de voir comment évoluent la richesse et la composition des communautés d'oiseaux en fonction de la structure du peuplement et de la composition forestière.

La sélection et la modélisation des habitats ont été étudiées pour trois espèces cibles : le pic mar (*Dendrocopos medius*), le pic épeichette (*Dendrocopos minor*) et le pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*). Notre étude a permis de définir des seuils pour les facteurs essentiels de l'habitat de ces espèces comme par exemple, le nombre de gros bois, la proportion d'essences héliophiles telles que les chênes et le bouleau, le volume de bois morts sur pied, les strates de végétation et le taillis. La modélisation des habitats pour les trois espèces cibles a tenu compte de l'autocorrélation spatiale des données. Cette étude met en évidence la présence de cohésion sociale entre individus de pouillot siffleur.

DELAHAYE Laurence [2006] – *Habitat selection in forest birds and predictive models of species' potential distributions in Ardenne's oak and beech forests : effects of tree composition and forest stand structure.* Thèse de Doctorat, Gembloux, Agricultural University, 253 p., 52 tabl., 106 fig..

Summary

Too little is known about the forest avifauna in terms of habitat to be able to put forward management measures allowing for the preservation of the populations of avian species in time and space. Likewise, very little, if anything, is known about the evolution of bird communities in relation with the composition and the structure of deciduous forest stands.

Therefore the aim of the thesis is the identification on a stand scale of key parameters of bird habitats in the oak and beech forests of the Ardenne and the modelisation of the requirements of these species with a view to set up the foundations necessary for the drawing of potential habitat maps. The identification of the key parameters of the habitat gives the means to determine management indicators for the evaluation of the impact of silvicultural treatments. The developed methodology is based on the study of the habitat selection by various species and on the construction of autecological and synecological models.

The study of the selection and modelisation of the habitat for target species and bird communities on a local scale is based on an accurate inventory of vegetation in four forest massifs of the Ardenne. The study of the bird communities led to specify which species were indicators of the quality of oak and beech forests in the Ardenne, and also to understand how the diversity and the composition of the bird communities were affected by the stand structure and the tree composition.

The selection and the modelisation of the habitats were studied for three target species: the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*), the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) and the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*). The study resulted in the establishment of thresholds for the key parameters of the habitat of these species such as the number of large trees, the proportions of heliophile species like oaks and birch, the volume of standing dead wood, the vegetation layers and the coppice. The modelisation of the habitats for the three target species takes into account the spatial autocorrelation of the data. This study also brings to the fore the existence of a social cohesion pattern among wood warblers.

A Amandine, Abigaël et Lorraine,



Remerciements

Mes remerciements vont en premier lieu au Professeur Willy Delvingt qui m'a fait confiance en acceptant d'être mon promoteur de thèse et en me permettant de développer mon projet avec beaucoup de liberté. Je souhaiterais remercier particulièrement le professeur Jacques Rondeux pour son ouverture à tout ce qui touche la gestion forestière, y compris la fonction de conservation en forêt. Je lui suis reconnaissante d'avoir pris la relève pour l'encadrement de ma thèse, non seulement sur le plan administratif mais également pour la pertinence de ses remarques constructives et sa rigueur scientifique.

Que ce soit aux étapes de planification, d'analyse ou d'écriture, j'ai eu la chance de pouvoir bénéficier des judicieux conseils du Professeur Roland Libois (ULg). Un grand merci pour son soutien permanent tout au long de cette thèse. Le Docteur Marc Dufrière (CRNFB-MRW) a depuis le début pris part à la mise en place de la recherche. Sa grande expertise dans l'analyse des jeux de données multivariés a sans conteste apporté une dimension supplémentaire à l'étude des communautés d'oiseaux. Qu'il en soit ici remercié.

Je voudrais également remercier MM. Hugues Claessens, Philippe Lejeune et Grégory Mahy, membres de ma commission d'évaluation, d'avoir accepté d'évaluer avec indulgence le fruit de ces années de travail souvent exaltant, parfois laborieux, toujours enrichissant. Chacun a su apporter ses compétences, ses savoirs et ses conseils constructifs.

Plusieurs personnes ont joué le rôle de catalyseur, par leur exemple, leurs écrits ou leurs cours magistraux. Je tiens tout particulièrement à remercier Jean-Yves Paquet, source inépuisable d'idées neuves, originales et stimulantes sur à peu près n'importe quel sujet, le Professeur Antoine Guisan de l'Université de Lausanne pour sa grande expertise de la modélisation en écologie spatiale, Nicolas Titeux (UCL) pour avoir partagé des approches d'étude très similaires, Geoffroy De Schutter pour les nombreuses discussions lors de la mise en route de ce projet de recherche, Philippe Fayt (Université de Joensuu (Finlande) - CRNFB) pour ses conseils sur la biologie des pics et Etienne Branquart (Plateforme Biodiversité-DGRNE) toujours à la recherche d'une meilleure connaissance de la biodiversité en région wallonne.

Les recensements d'oiseaux n'auraient pu être complets sans l'aide de Xavier Vandevyvre, d'Antoine Derouaux et d'Arnaud Laudelout. Je les remercie pour leur grande expertise ornithologique et particulièrement Arnaud qui s'est levé à maintes reprises aux petites heures de la nuit pour venir bénévolement me donner un coup de main sur le terrain. Merci également à Christophe Dehem, André Degros, Guy Bruyère et Marc Paquay, pour leur précieuse aide quant à l'étude des populations d'oiseaux en Ardenne, et à Jean-Paul Jacob (Aves) pour les fructueuses et enrichissantes discussions ornithologiques.

Xavier Vandevyvre, Régine Borremans, Olivier Molinne, Mathier Verlaine et Arnaud Attert ont participé aux inventaires des peuplements forestiers. Merci pour leur esprit critique et leur ténacité sur le terrain malgré des conditions météorologiques parfois désastreuses.

Je souhaite adresser ma profonde gratitude aux membres du personnel de la Division de la Nature et des Forêts (MRW) qui m'ont si agréablement accueillie dans les cantonnements et en forêt, MM. J. Gilisen, L. Picard, J. Vanderstegen, P. Moës, M. Wuidar et F. Wilmart.

Jacques Hébert a accepté d'apporter son esprit critique à la relecture du manuscrit dans sa version finale. Je l'en remercie. Merci à Annie Bastogne pour son efficacité inégalable et sa bonne humeur, ainsi qu'à tous les autres membres de l'unité de Gestion des Ressources forestières et des Milieux naturels pour l'aide ponctuelle de tous les jours.

Un grand merci à Paulette Driscart pour les relectures minutieuses du manuscrit. Je voudrais également exprimer ma profonde reconnaissance à Marie des Neiges Kervyn pour avoir su offrir des moments féeriques à mes filles et me permettre ainsi de me consacrer à mon 'mille feuilles' avec l'esprit tranquille. Merci aux familles Kervyn, Driscart et Delahaye d'avoir si bien supporté mes histoires de thèse et d'avoir veillé sans relâche au bonheur de la famille Kiwi...

Enfin, je ne pourrai jamais assez remercier ma moitié pour son soutien indéfectible. Il m'a permis de réaliser cette aventure au long cours avec trois jeunes oisillons avides d'une maman enfin disponible. Merci Thierry !

Table des matières

REMERCIEMENTS.....	5
TABLE DES MATIERES.....	7
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	11
1. CONTEXTE.....	11
1.1. Pourquoi vouloir préserver la biodiversité en forêt ?.....	11
1.2. Les chênaies et les hêtraies, des réservoirs de biodiversité menacés ?.....	11
1.3. Quel est l'impact de la récolte des arbres sur la biodiversité ?.....	4
1.4. Vers une gestion forestière multifonctionnelle ou sectorialisée ?.....	4
1.3. Quels outils pour une meilleure intégration de la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière ?.....	5
1.4. Les oiseaux : des indicateurs de la qualité de la gestion forestière ?.....	6
2. OBJECTIFS DE LA THESE.....	6
3. METHODOLOGIE GENERALE.....	7
4. CADRE GEOGRAPHIQUE.....	8
5. ORGANISATION DE LA THESE.....	8
CHAPITRE 2 - SÉLECTION DES ESPÈCES CIBLES.....	9
1. CONCEPT D'ESPECES INDICATRICES, ESPECES PARAPLUIES ET ESPECES CLES.....	9
2. CHOIX DU GROUPE ECOLOGIQUE.....	11
3. METHODOLOGIE DE SELECTION D'ESPECES CIBLES.....	11
3.1. Les espèces des forêts feuillues fermées.....	12
3.2. Critères de sélection des espèces clés.....	13
3.3. Les pics insectivores spécialistes.....	14
3.4. Le pouillot siffleur, une espèce dépendante des facteurs de structure forestière.....	15
3.5. Les trois espèces clés.....	15
CHAPITRE 3 - SITES D'ETUDE.....	16
1. INTRODUCTION.....	16
2. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE.....	17
2.1. Site d'étude de Gembes.....	17
2.2. Site d'étude de la Croix-Scaille.....	18
2.3. Site d'étude d'Halma.....	19
2.4. Site d'étude de Haut-Fays.....	20
2.5. Stations forestières.....	21
3. ETAT DES POPULATIONS DES ESPECES CIBLES DANS LES SITES D'ETUDE.....	23
3.1. Sites d'étude de Gembes, Halma et Haut-Fays.....	23
3.2. Site d'étude de la Croix-Scaille.....	23
CHAPITRE 4 - INVENTAIRE DES PEUPELEMENTS FORESTIERS.....	24
1. INTRODUCTION.....	24
2. CHOIX DES DESCRIPTEURS ECOLOGIQUES DES PLACETTES.....	24
3. RECOLTE DES DONNEES ET VARIABLES MESUREES.....	25
3.1. Plan d'échantillonnage.....	25
3.2. Unité d'échantillonnage.....	26
3.3. Données récoltées.....	28
4. VARIABLES SYNTHETIQUES.....	32
4.1. Richesse.....	32
4.2. Composition.....	33

4.3. Classe de structure des peuplements à base de chêne et de hêtre.....	33
4.4. Indices de structure.....	36
4.5. Faciès des peuplements forestiers.....	37
4.6. Typologie des peuplements.....	38
CHAPITRE 5 - METHODOLOGIE GENERALE	42
1. INTRODUCTION.....	42
2. SELECTION DE L'HABITAT A L'ECHELLE LOCALE POUR LES TROIS ESPECES CIBLES.....	44
2.1. Analyse de la sélection de l'habitat par les indicateurs de structure et de composition.....	44
2.2. Comparaison des données de présence et absence.....	45
3. MODELISATION DE L'HABITAT	45
3.1. Bases théoriques des modélisations.....	45
3.2. Objectif et objets des modélisations.....	53
3.3. Choix du modèle mathématique pour la thèse.....	55
3.4. Construction des modèles logistiques autécologiques.....	56
3.5. Construction des modèles synécologiques.....	59
3.6. Autocorrélation spatiale et régression autologistique.....	60
3.7. Validation et performances des modèles	64
CHAPITRE 6 - FACTEURS DE L'HABITAT QUI INFLUENCENT LA RICHESSE ET LA COMPOSITION DES COMMUNAUTES D'OISEAUX.....	67
1. INTRODUCTION.....	67
2. MATERIEL D'ETUDE	69
2.1. Sites d'étude.....	69
2.2. Recensements aviaires.....	69
2.3. Inventaire des peuplements forestiers.....	72
2.4. La communauté d'oiseaux au travers d'indices synthétiques.....	72
3. COMPOSITION DES COMMUNAUTES D'OISEAUX	76
3.1. Méthodologie.....	76
3.2. Résultats.....	78
3.3. Discussion.....	80
4. RICHESSE ET DIVERSITE DES COMMUNAUTES D'OISEAUX EN FONCTION DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE LOCALE.....	81
4.1. Méthodologie.....	81
4.2. Résultats.....	85
4.3 Discussion.....	97
5. FACTEURS DE L'HABITAT EXPLIQUANT LA RICHESSE ET LA DIVERSITE DES COMMUNAUTES	103
5.1. Méthodologie.....	103
5.2. Résultats.....	106
5.3. Discussion.....	119
6. CONCLUSION.....	124
CHAPITRE 7 - SÉLECTION ET MODÉLISATION DE L'HABITAT LOCAL DU POUILLOT SIFFLEUR.....	126
1. INTRODUCTION.....	126
1.1. Ecologie et habitat du pouillot siffleur.....	126
1.2. Cadre et objectifs.....	130
2. MATERIEL ET METHODES	131
2.1. Sites d'étude.....	131
2.2. Recensement du pouillot siffleur.....	131
2.3. Inventaire des peuplements forestiers.....	131
2.4. Analyse des données	131
3. RESULTATS	134
3.1. Représentativité de l'inventaire des peuplements forestiers.....	134

3.2. Comparaison des placettes avec et sans canton de pouillot siffleur	139
3.3. Influence de la cohésion sociale sur la sélection des habitats chez le pouillot siffleur.....	146
3.4. Modélisation sur base des données de présence et absence.....	147
3.5. Différents sous-habitats du pouillot siffleur.....	151
3.6. Modélisation de la présence du pouillot siffleur selon les trois sous-habitats.....	155
4. DISCUSSION	159
4.1. Influence de la composition et de la structure des peuplements sur l'occupation des forêts par le pouillot siffleur en Ardenne	159
4.2. Importance du couvert forestier et du sous-bois.....	160
4.3. Importance de la cohésion sociale sur le choix des sites de nidification de l'espèce ?	161
4.4. Interprétation des modèles	162
5. CONCLUSION.....	163
CHAPITRE 8 - SÉLECTION ET MODÉLISATION DE L'HABITAT DE PICS INSECTIVORES SPÉCIALISTES	165
1. INTRODUCTION.....	165
1.1. Caractérisation de l'habitat des pics en général.....	165
1.2. Caractéristiques propres aux espèces cibles.....	167
2. ECOLOGIE ET HABITAT DU PIC MAR.....	168
3. ECOLOGIE ET HABITAT DU PIC EPEICHETTE	171
4. MATERIEL ET METHODES	173
4.1. Sites d'étude	173
4.2. Recensement des pics.....	173
4.3. Inventaire des peuplements forestiers.....	174
4.4. Analyses des données.....	174
5. RESULTATS.....	177
5.1. Sélection de l'habitat par le pic mar.....	179
5.2. Modélisation de l'habitat du pic mar.....	186
5.3. Sélection de l'habitat par le pic épeichette.....	191
5.4. Modélisation de l'habitat du pic épeichette.....	194
5.5. Comparaison des habitats de pics insectivores spécialistes et d'un pic omnivore.....	198
5.6. Abondance en pics et structure de l'habitat.....	202
5.7. Pics et diversité aviaire.....	203
6. DISCUSSION	205
6.1. Sélection de l'habitat par le pic mar.....	205
6.2. Modèles d'habitat pour le pic mar	208
6.3. Sélection de l'habitat par le pic épeichette.....	209
6.4. Modèles d'habitat du pic épeichette	210
6.5. Comparaison de l'habitat des pics insectivores spécialistes et d'un pic omnivore.....	211
6.6. Abondance en pics et caractéristiques de l'habitat.....	213
6.7. Pics et diversité aviaire.....	213
7. CONCLUSION.....	214
8. RESUME	216
CHAPITRE 9 - DISCUSSION GÉNÉRALE	217
1. ESPECES INDICATRICES DE LA QUALITE DES HABITATS FORESTIERS	217
2. UTILISATION DES MODELES COMME OUTILS DE GESTION	219
2.1. Choix du modèle mathématique.....	219
2.2. Limites des modèles.....	220
2.3. Facteurs de l'habitat.....	221
2.4. Evaluation des modèles et de leurs prédictions.....	224
2.5. Exemple d'application.....	224
3. CHOIX D'INDICATEURS POUR QUANTIFIER L'IMPACT DE LA GESTION FORESTIERE SUR LES OISEAUX	226

4. OISEAUX ET GESTION FORESTIERE	231
4.1. Oiseaux et composition forestière.....	231
4.2. Oiseaux et structure forestière.....	233
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	237
BIBLIOGRAPHIE.....	240

L'introduction générale définit le contexte de la recherche, les objectifs de la thèse et l'objet de l'étude. La démarche générale et originale du travail y est présentée.

1. Contexte

1.1. Pourquoi vouloir préserver la biodiversité en forêt ?

La biodiversité est une notion qui tente de synthétiser toute la complexité du vivant. Elle désigne la diversité et la variabilité des êtres vivants et des systèmes auxquels ils appartiennent, à trois niveaux d'organisation différents : diversité à l'intérieur des espèces (génétique), entre les espèces (spécifique) et entre les communautés (paysagère) (Blondel, 1995). Le concept englobe aussi les relations structurelles et fonctionnelles dans et entre ces différents niveaux d'organisation (Lindenmayer & Franklin, 1998). Avant d'être un leitmotiv politique récurrent, il est d'abord un concept scientifique et une entité mesurable.

L'importance du maintien de la biodiversité découle de notre incapacité à identifier les espèces essentielles au fonctionnement continu des écosystèmes ainsi que les espèces potentiellement utiles à l'homme pour l'avenir (Burton *et al.*, 1992). Beaucoup d'espèces peuvent fournir des produits naturels utiles et jouer aussi le rôle d'indicateurs écologiques. Au-delà des aspects éthiques liés à la conservation de notre patrimoine naturel, la biodiversité forestière est donc source de biens et de services pour l'homme. Elle est garante du bon fonctionnement de nos écosystèmes forestiers et contribue à accroître leur résistance par rapport aux perturbations externes (Franklin *et al.*, 2002). Une certaine incertitude existe à l'égard des changements climatiques et des valeurs socio-économiques futures. Il est donc prudent de conserver un maximum de flexibilité en encourageant le maintien d'un grand nombre d'espèces et de produits potentiels.

En forêt, le respect de la diversité des essences entraîne généralement une diversification des structures : irrégularité des peuplements et variabilité de la taille des unités de régénération en fonction des exigences propres à chaque essence. La diversité des structures et des espèces ligneuses forestières conditionne à son tour la diversité de la faune. Celle-ci s'organise alors en peuplements aux relations trophiques complexes, susceptibles d'atténuer, par exemple, l'ampleur et la durée des phénomènes de pullulations d'insectes (Carbiener, 1995).

1.2. Les chênaies et les hêtraies, des réservoirs de biodiversité menacés ?

Les chênes indigènes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) comptent près de 700 espèces d'insectes phytophages qui leur sont associées, parmi lesquelles figurent 252 espèces spécialistes pour seulement 27 espèces de phytophages spécialistes du mélèze (*Larix decidua*) et 13 du charme (*Carpinus betulus*) (Brändle & Brandl, 2001). En Suisse, le genre *Quercus* nourrit à lui seul près de 10 % des espèces de lépidoptères (Robert, 1982). Comparé à ce que d'autres espèces ligneuses hébergent, le nombre d'insectes spécialisés sur les bouleaux (*Betula* sp.) et les chênes est très élevé (Kennedy & Southwood, 1984; Brändle & Brandl, 2001). Les espèces végétales ligneuses abritent un grand nombre d'espèces dépendant spécifiquement d'elles, du fait de la variété des niches fournies par l'architecture complexe des couronnes, du tronc et des branches (Augusto *et al.*, 2003).

La diversité de ces cortèges dépend également de la taille de l'aire de distribution des essences et des processus de co-évolution qui ont conditionné les relations entre les invertébrés et leurs plantes hôtes. La diversité de la faune phytophage associée à chaque essence est en effet fonction de l'ordre dans lequel les différentes espèces d'arbres ont colonisé l'Europe occidentale après la dernière glaciation (Schoonhoven *et al.*, 1998).

Le caractère ancien des peuplements, d'une part, et la particularité semi-naturelle de certaines formations, de l'autre, expliquent également la diversité et l'abondance de l'avifaune liée aux chênaies. Celles-ci abritent une forte proportion d'espèces cavernicoles, notamment des espèces de vieilles futaies comme le pics mar (*Dendrocopos medius*) et le pic épeichette (*Dendrocopos minor*) (Paquay & Jacob, 1992).

Les chênaies sont aussi des habitats de haute qualité pour la flore et les coléoptères carabidés. La comparaison des communautés en Ardenne montre que la richesse spécifique des carabidés est significativement plus élevée en chênaie qu'en hêtraie et en pessière-douglasière. Les chênaies abritent au moins cinq espèces spécifiques (rares ailleurs) de carabes (du Bus de Warnaffe, 2002). Les carabidés, en tant que prédateurs de micro-arthropodes de la litière, témoignent aussi de la valeur qualitative des litières de chêne. Les chênaies accueillent des cortèges d'espèces à la fois plus diversifiés et comprenant des espèces plus rares et plus spécifiques que les peuplements sciaphiles. Pour la flore vasculaire, la diversité est très nettement supérieure en chênaie qu'en hêtraie et en pessière-douglasière : 18 espèces en sont spécifiques (du Bus de Warnaffe, 2002). Le nombre d'espèces suit en quelque sorte la quantité de lumière qui parvient au sol sous le peuplement, conditionnant les possibilités de germination et de croissance des plantes, base de la chaîne trophique. Les peuplements dominés par des essences héliophiles, comme les chênes indigènes, permettent le développement d'une végétation arbustive et le mélange d'espèces ligneuses par opposition aux essences d'ombre (Figure 1.1).

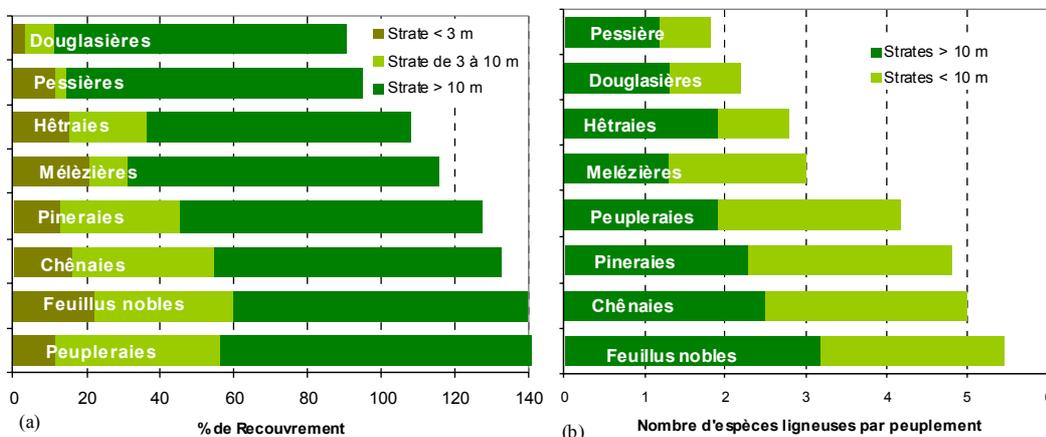


Figure 1.1 : Représentation (a) des recouvrements moyens de trois strates (moins de 3 m, de 3 à 10 m et plus de 10 m) pour chacun des types de peuplements recensés par l'inventaire permanent des ressources forestières en Wallonie (b) du nombre moyen d'espèces ligneuses estimé pour chacun des types de peuplements : en espèces arborescentes (> 10 m, vert foncé) et arbustives (< 10 m, vert clair) (Données: Lecomte et al. (2003)).

La hêtraie climacique abrite des cortèges d'espèces très spécifiques (Brunet *et al.*, 1996). Toutefois, leur diversité n'est pas aussi importante que dans les chênaies en raison du caractère sciaphile de l'essence (Holmes & Robinson, 1981; Peck, 1989). Les formations les plus anciennes sont celles qui abritent une faune et une flore des plus diversifiées (Graae *et al.*, 2003).

A l'échelle des temps géologiques, la composition de la forêt wallonne a fortement évolué sous l'effet des variations climatiques et biologiques. Mais depuis deux mille ans, cette évolution est surtout dominée par des facteurs humains. La composition actuelle des peuplements est le

reflet de l'évolution des pratiques sylvo-pastorales qui ont modelé les paysages forestiers au cours du temps. Cette évolution a été particulièrement rapide au cours du dernier millénaire. Il y a d'abord eu régression du hêtre en faveur du chêne, puis régression des feuillus en faveur des conifères.

En Région wallonne et en Europe tempérée en général (Thomas *et al.*, 2002), la superficie occupée par les chênaies diminue continuellement au profit de celle des hêtraies et des conifères. La superficie des hêtraies en Région wallonne est en augmentation depuis 1984 (+9%) contrairement aux chênaies (-4%) (Figure 1.2). La distribution des hêtraies par classe de circonférence montre que celles-ci sont âgées, avec plus de 22% des peuplements dont la circonférence moyenne est de plus de 170 cm (Lecomte *et al.*, 2003).

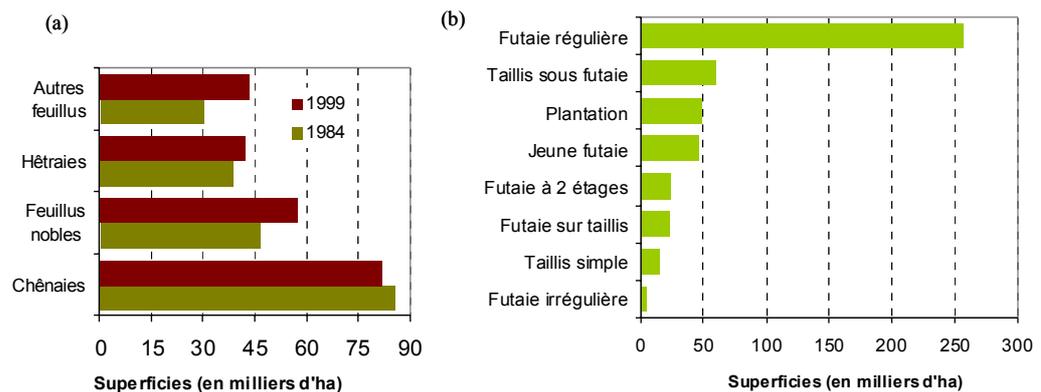


Figure 1.2 : Superficies (a) des principaux types de peuplements feuillus forestiers et (b) des principaux régimes sylvicoles en Wallonie (Données: Lecomte *et al.* (2003)).

Les chênaies sont de plus en plus souvent converties en peuplements à base d'autres essences, une évolution d'autant plus répandue qu'elles sont actuellement confrontées à deux problèmes majeurs : l'absence de régénération naturelle de chêne et, pour ce qui est de l'Ardenne, l'envahissement du sous-bois par le hêtre (*Fagus sylvatica*). Il s'agit, en fin de compte, de deux événements prévisibles pour une essence post-pionnière.

Les forêts du *Quercion*, installées sur des substrats de médiocre fertilité, ont moins résisté que d'autres aux pratiques des siècles passés. Le régime du taillis à courte rotation, le soutrage des litières et l'écobuage¹ périodique sont autant d'usages qui ont diminué la qualité des peuplements et souvent même des sols (Noirfalise, 1984). De ce fait, les forêts du *Quercion* ont souvent été impliquées dans des séries régressives aboutissant à des taillis dégradés, des halliers à fougères et des landes à bruyères. Ceci explique en partie qu'en Wallonie, comme dans d'autres régions d'Europe, l'augmentation récente des surfaces boisées se soit faite au large bénéfice des conifères, perçus comme le seul moyen de restaurer la capacité productive des sites dans un contexte de forte demande en bois. Les stations les plus riches ont été petit à petit recolonisées par le hêtre, voire l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*). Et là où les chênes persistent, dans les terrains pauvres, ils forment souvent des peuplements de piètre qualité du fait de la station et des pratiques agropastorales passées.

La régénération naturelle de l'essence principale (sous forme de semis, fourrés ou gaulis) est présente dans 44% des peuplements en hêtraie contre 15% en chênaie. Autrefois, la régénération des chênaies traitées en taillis-sous-futaie se trouvait naturellement assurée par le passage classique en exploitation du taillis et des réserves. L'allongement des révolutions du taillis, dû à l'évolution de la demande en bois de chauffage, et l'augmentation de la densité de la réserve

¹ écobuage : action de détruire la végétation par le feu pour fertiliser le sol, aménager des terres de culture ou de parcours

ont eu pour effet de diminuer voire de supprimer la possibilité de recruter de jeunes perches de chêne lors de passage en coupe (de Montlaur & Nebout, 1999). Il en résulte un déséquilibre dans la répartition des classes d'âge de la réserve : le nombre de petits bois devient insuffisant et l'équilibre général entre les différentes classes d'âge est compromis.

Dans ces conditions, la pertinence de la poursuite de la sylviculture des chênes indigènes est remise en question pour d'évidentes raisons économiques. Or, ce sont les chênaies qui abritent la biodiversité la plus importante en Région wallonne (Branquart *et al.*, in prep.).

La hêtraie, formation climacique par excellence en Région wallonne, se maintient. Toutefois, elle est principalement monospécifique. Et les problèmes sanitaires auxquels elle vient d'être confrontée posent question sur la durabilité de la sylviculture du hêtre menée jusqu'à présent. Suite aux attaques de scolytes de ces dernières années, les peuplements de hêtre ont été fortement ouverts. On se trouve dès lors devant une opportunité de diversification de la hêtraie qui permettrait, entre autres, de rendre les peuplements plus résistants et d'assurer une production de bois plus durable dans le temps. Cependant, les hêtraies présentes en Région wallonne atteignent des circonférences moyennes de 125 cm. Les vieilles futaies (circonférences de plus de 200 cm) sont peu ou pas représentées.

1.3. Quel est l'impact de la récolte des arbres sur la biodiversité ?

Il est de plus en plus admis que pour préserver la biodiversité en forêt il faut maintenir, entre autres, du bois mort, des vieux arbres, un mélange d'essences et du taillis (e.a. Hunter, 1990 ; Lindenmayer, 1999 ; Vallauri *et al.*, 2002 ; Gosselin & Laroussinie, 2004).

Par ailleurs, l'acte sylvicole déterminant du forestier se joue principalement au niveau de la récolte des arbres. Il influence fortement le peuplement forestier, en modifiant sa composition, sa structure et sa dynamique. Le sylviculteur peut décider du stade de développement du peuplement auquel il va réaliser l'exploitation, il détermine le volume prélevé, les types de produits, le type de régénération (naturelle, plantation artificielle) ainsi que les modifications de la structure du futur peuplement. Finalement, la récolte est l'aboutissement d'une sylviculture appliquée au peuplement.

En intervenant par les différentes coupes (de nettoyage, d'éclaircie, d'ensemencement, secondaires ou rases), c'est la distribution des arbres par catégorie de grosseur que le forestier modifie. Or, les conséquences de cette structure des arbres du peuplement sur la biodiversité ne sont pas claires. Quelle est la structure, ou encore la répartition des arbres du peuplement par catégorie de grosseur, à préconiser pour assurer la conservation des espèces animales et végétales ? Comment le forestier doit-il intervenir dans le peuplement pour répondre aux attentes croissantes de la société en matière de biodiversité ? Quelle est la structure, s'il faut en choisir une, qui est optimale pour la biodiversité ? Doit-on mettre en place des sylvicultures plus proches de la nature, comme cela se fait de plus en plus en Europe, avec des structures de peuplement plus irrégulières et abandonner la gestion des peuplements par coupe rase et donc la production de peuplements à structure homogène ? Ce sont autant de questions posées pour lesquelles à l'heure actuelle les réponses ne sont pas si évidentes.

1.4. Vers une gestion forestière multifonctionnelle ou sectorialisée ?

Pour réaliser l'objectif de conservation de la biodiversité (processus d'Helsinki de 1993 validé par la troisième Conférence interministérielle de Lisbonne en 1998), deux politiques extrêmes sont envisageables (Richard, 2004). La première vise à mettre en réserve intégrale une proportion non négligeable de la surface forestière, correspondant notamment à des foyers de biodiversité, et à compenser la perte économique liée à cette mise en réserve par une exploitation

sylvicole intensive du reste de la surface forestière. La seconde cherche à préserver la biodiversité sur l'ensemble des forêts, quel que soit leur intérêt patrimonial, en recherchant des techniques sylvicoles respectueuses de la biodiversité et en encourageant leur application sur le territoire forestier.

En Europe, c'est la deuxième option qui a été privilégiée à travers un engagement pour une gestion durable, qui recommande une gestion multifonctionnelle des forêts conciliant, toutes ensembles, leurs fonctions écologiques, économiques et sociales. En effet, la conservation de la biodiversité passe par une prise en compte réelle des objectifs de gestion dans les forêts ordinaires au même titre que dans les milieux remarquables qui font l'objet d'une protection particulière comme les réserves (Lindenmayer & Franklin, 2002). La matrice forestière (espace hors réserves) joue un rôle crucial vis-à-vis de la préservation de la biodiversité, à savoir le maintien des populations de la plupart des espèces forestières qui utilisent cette matrice comme habitat principal, perméabilité aux mouvements des organismes, conditions tampons pour les zones sensibles et réserves par rapport aux milieux non forestiers (Lindenmayer & Franklin, 2002). Toutefois, les objectifs de cette gestion multifonctionnelle sont hiérarchisés avec des fonctions prioritaires en fonction des enjeux locaux.

Le suivi de l'évolution des espèces et des communautés sensibles au sein de la matrice forestière est donc un outil indispensable à toute gestion multifonctionnelle de la forêt. Un des moyens d'y parvenir est la détermination des facteurs clés de l'habitat pour les différentes communautés et les espèces.

1.5. Quels outils pour une meilleure intégration de la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière ?

Afin de pouvoir répondre à cette question, il est indispensable de se pencher sur les exigences des espèces animales et végétales en terme d'habitat. Celles-ci peuvent être identifiées par l'étude de la sélection et de la modélisation des habitats. Cette dernière permet alors de construire des cartes de répartition ou des cartes de prédiction de l'occupation de l'habitat. Les cartes de répartition en général et en particulier des espèces animales sont utiles pour analyser l'extension de leur aire et étudier leur évolution spatio-temporelle. Cependant, des cartes de répartition indépendantes de l'effort de prospection, suffisamment précises et complètes, sont particulièrement difficiles à réaliser, à plus forte raison si l'espèce est difficile à observer. C'est pourquoi les cartes d'habitat potentiel, basées uniquement sur des données descriptives du milieu, sont prisées. Elles représentent l'aire au sein de laquelle la présence d'une espèce donnée est théoriquement possible. Elles trouvent leur intérêt dans la gestion des espèces menacées et de leurs milieux. Ces cartes peuvent, en outre, orienter des recherches et stimuler des investigations dans les zones favorables à l'espèce et qui ne semblent pas occupées. Les cartes d'habitat potentiel sont donc des outils incontournables à une époque où la protection des espèces² et la gestion des milieux sensibles (notamment les sites classés Natura2000), devenus indispensables, ne se voient attribuer que des moyens limités. Afin de produire de tels outils, il est indispensable de connaître l'écologie des espèces concernées et leur relation avec leurs habitats, à l'échelle locale et si possible à une échelle plus large. Or, les connaissances sur le sujet sont à cet égard plus que lacunaires.

² Quelque 42 % des mammifères européens sont menacés, ainsi que 15 % des oiseaux et 45 % des papillons et des reptiles (Constat de la Septième conférence des parties à la Convention sur la diversité biologique (CdP 7), qui s'est tenue à Kuala Lumpur, en Malaisie, en février 2004

1.6. Les oiseaux : des indicateurs de la qualité de la gestion forestière ?

L'avifaune représente 70 % des espèces de vertébrés en milieu forestier (Blondel, 1975). Elle réagit aux perturbations à l'échelle du peuplement forestier et aux impacts cumulatifs des perturbations à l'échelle du paysage. Les oiseaux sont faciles à dénombrer. Ils représentent une des composantes les plus visibles et les plus facilement identifiables de l'environnement biologique. Présents dans tous les milieux, des plus artificialisés aux plus naturels, ils ont conquis la multitude de niches écologiques offertes par la végétation et le milieu physique. Leurs spécialisations et leurs exigences spatiales rendent de nombreuses espèces sensibles aux variations, en superficie et en qualité, de leurs habitats de reproduction et de séjour, ce qui leur confère une évidente valeur bio-indicatrice (Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement, 1996). De plus, étant donné que l'écologie de plusieurs espèces d'oiseaux est de mieux en mieux connue, les changements observés dans leur abondance peuvent être mieux interprétés. Ces caractéristiques font de l'avifaune un indicateur de suivi intéressant pour améliorer les pratiques sylvicoles en vue d'assurer la conservation de la biodiversité.

2. Objectifs de la thèse

Les exigences en terme d'habitat des cortèges spécifiques de la flore et de la faune des chênaies et des hêtraies ne sont pas suffisamment connues pour pouvoir proposer des mesures de gestion qui permettent de maintenir les populations de ces espèces dans le temps et dans l'espace. De même, l'évolution des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et de la structure des peuplements feuillus est peu ou pas connue. Quel est le pourcentage minimum de chênes et de hêtres à conserver dans les peuplements forestiers pour maintenir des populations stables d'espèces associées à ces formations ? Quel type de structure préconiser pour le maintien des communautés d'oiseaux diversifiées et des espèces indicatrices ? Les réponses à ces questions ne sont pas encore élucidées, quel que soit le groupe écologique considéré.

Les objectifs de la thèse sont l'identification, à l'échelle intra-peuplement, des facteurs clés de l'habitat d'oiseaux des chênaies et hêtraies ardennaises et la modélisation des exigences de ces espèces en vue d'établir les bases nécessaires pour la construction de cartes d'habitats potentiels. L'identification des facteurs clés de l'habitat permet de déterminer des indicateurs de gestion afin de permettre l'évaluation de l'impact d'interventions sylvicoles (Figure 1.3). L'influence du chêne et du hêtre dans la composition des communautés aviaires et l'impact de la structure forestière sont étudiés.

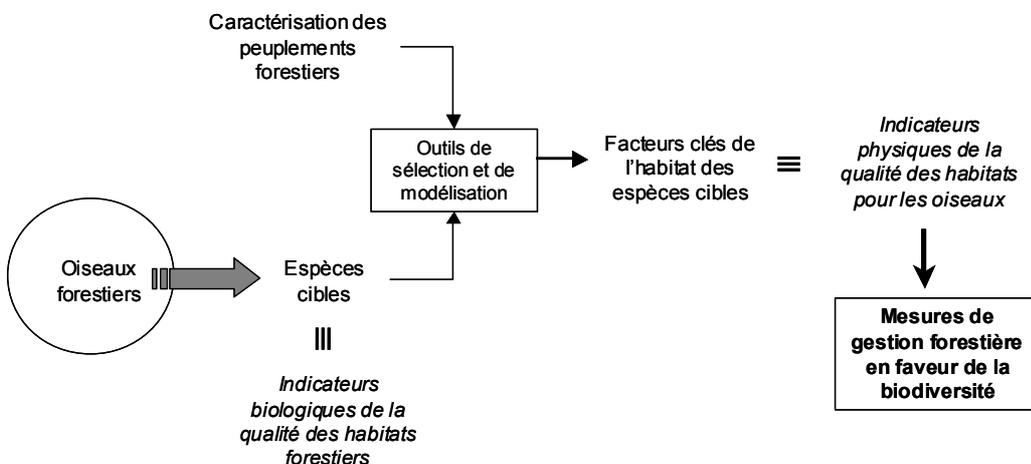


Figure 1.3 : Organisation générale de l'étude, construite autour de l'objectif principal que constitue la détermination des facteurs clés de l'habitat des oiseaux en chênaies et hêtraies ardennaises.

Dans notre étude, l'enjeu de la conservation de la biodiversité au niveau de l'espèce a été considéré comme prioritaire. Cependant, pour apporter aux gestionnaires une vue assez large des impacts éventuels de la structuration et de la composition des peuplements forestiers à l'échelle locale, on étudiera également la réponse d'un ensemble d'espèces co-existant dans l'espace et dans le temps, soit une communauté d'espèces (Begon *et al.*, 1996).

Les espèces sélectionnées sont le pic mar (*Dendrocopos medius*), le pic épeichette (*Dendrocopos minor*) et le pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*). Ce sont des espèces indicatrices soit de la composition, soit de la structure, soit des deux en peuplements feuillus (voir Chapitre 2). Ce choix s'est effectué a priori sur base des connaissances actuelles des espèces forestières de l'avifaune wallonne. Cependant, il est intéressant de vérifier a posteriori si elles sont réellement indicatrices de la qualité des habitats. L'étude des communautés (Chapitre 6) a donc comme premier objectif de vérifier la pertinence des choix réalisés. Ses autres objectifs sont de voir comment évoluent la richesse et la composition des communautés d'oiseaux en fonction de la structure du peuplement et de la composition forestière et, de déterminer les facteurs clés pour différents groupes d'oiseaux.

L'objectif de la thèse est de répondre à des interrogations tant fondamentales que pratiques :

1. Quel est l'impact de la composition et de la structure forestière sur les oiseaux ?
2. Quels sont, parmi les variables descriptives des peuplements forestiers, les facteurs clés qui traduisent les éléments déterminants pour l'habitat des espèces cibles et pour la diversité aviaire dans son ensemble ?
3. Est-il possible de modéliser l'occupation par l'avifaune des peuplements en chênaies et hêtraies ardennaises afin d'élaborer des cartes d'habitats potentiels ?

3. Méthodologie générale

La méthodologie développée s'appuie sur l'étude de la sélection des habitats par les différentes espèces étudiées et la construction de modèles autécologiques et synécologiques. La construction de ces différents modèles a pour objectif, outre une meilleure connaissance de l'écologie des espèces étudiées et la possibilité subséquente de construire des cartes d'habitat potentiels, la définition d'indicateurs physiques de gestion des habitats d'oiseaux en hêtraie et chênaie ardennaises.

L'approche synécologique étudie l'organisation des communautés à l'échelle de plusieurs espèces simultanément (Jongman *et al.*, 1995) à travers des analyses multivariées. L'interprétation peut se faire aussi bien d'un point de vue de l'habitat que des relations entre espèces. Toutefois, notre étude se limitera à l'aspect de l'habitat. L'approche autécologique, quant à elle, envisage une seule espèce à la fois à travers des analyses de type régression. Ces dernières analyses interprètent prioritairement les variations de présence des espèces par des effets de l'habitat (Richard, 2004).

L'étude de la sélection par les espèces cibles et les communautés et la modélisation de leur distribution potentielle à une échelle locale s'appuient sur un inventaire précis des peuplements forestiers (« inventaire habitat ») (Figure 1.4). Deux étapes sont distinguées : la sélection de l'habitat et la modélisation proprement dite. La modélisation de l'habitat des espèces cibles se fait sur base de données de présence/absence. Les modèles synécologiques se basent sur l'abondance et la présence/absence des différentes espèces. Ils sont de plusieurs types et concernent soit toutes les espèces recensées, soit des groupes d'espèces en fonction des traits de vie. L'étude des communautés aviaires en fonction de l'habitat permet de définir des espèces indicatrices en fonction de la composition et de la structure de peuplements forestiers.

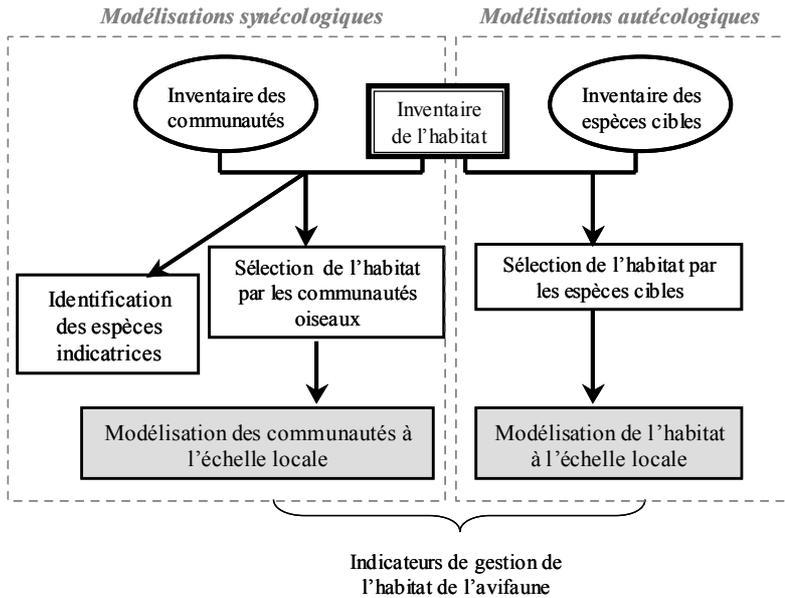


Figure 1.4 : Représentation schématique de la méthodologie générale de l'étude de la sélection et de la modélisation des habitats à l'échelle locale.

4. Cadre géographique

Le cadre géographique de la recherche se situe en Ardenne sur quatre sites d'étude : les massifs forestiers de la Croix-Scaille (Beauraing), de Gembes (Wellin), d'Halma (Wellin) et de Haut-Fays (Wellin) sur une superficie de 1975 hectares. Ces sites ont été sélectionnés en raison de leur forte dominance en peuplements de chêne et de hêtre et de leur gradient depuis les chênaies pures jusqu'aux hêtraies pures. On y retrouve également des peuplements mélangés avec d'autres essences que le hêtre et le chêne. Les chênaies et hêtraies étudiées sont situées dans le secteur des chênaies-hêtraies subatlantiques et dans le sous-secteur septentrional (Ozenda, 1994).

Les sites d'étude sélectionnés ont l'intérêt de présenter toutes les structures locales depuis les structures de type régulier jusqu'aux structures de type irrégulières (y compris la structure jardinée).

Le fait de ne considérer que la région biogéographique de l'Ardenne permet de travailler sur des peuplements forestiers avec des communautés d'oiseaux comparables. Le domaine d'application des modèles produits sera donc l'Ardenne.

5. Organisation de la thèse

Les premiers chapitres décrivent successivement comment les sujets d'étude ont été définis (Chapitre 2), où l'étude s'est déroulée (Chapitre 3), la caractérisation des habitats forestiers (Chapitre 4) et la méthodologie générale (Chapitre 5).

Les chapitres suivants présentent les études sur les communautés d'oiseaux (Chapitre 6), le pouillot siffleur (Chapitre 7) et sur les pics insectivores que sont le pic mar et le pic épeichette (Chapitre 8). La discussion de l'ensemble des résultats fait l'objet du Chapitre 9.

Sélection des espèces cibles

« *All animals are equal but some animals are more equal than others* »

G. ORWELL

1. Concept d'espèces indicatrices, espèces parapluies et espèces clés

Les forêts sont des écosystèmes riches en espèces animales, supportant un large éventail de taxons appartenant à de nombreux groupes écologiques, depuis les oiseaux jusqu'aux arthropodes en passant par la faune du sol. Le maintien à long terme de cette diversité biologique (incluant tant les dimensions de richesse spécifique, de composition, de structure que les processus fonctionnels) représente un défi de taille dans les forêts qui ont un rôle de production durable de bois. Le concept et l'utilisation d'indicateurs, et plus particulièrement d'espèces indicatrices, sont fréquents et de plus en plus souvent utilisés dans la gestion forestière (Lindenmayer, 1999). Le concept est d'autant plus important qu'il est impossible de prendre en compte le nombre considérable de taxons que l'on retrouve dans les écosystèmes forestiers. L'utilisation appropriée du concept d'espèce indicatrice nécessite impérativement de bien définir de quoi une espèce est indicatrice. Il s'agit, par exemple, de chercher à savoir si une espèce particulière indique la présence d'un nombre important d'autres taxons ou l'abondance de certains organismes rares ou de faciès particuliers d'un stade ou d'un paysage forestier.

Les gestionnaires utilisent le concept d'espèces indicatrices pour deux raisons : d'abord parce que leur présence et leur fluctuation reflètent celles d'autres espèces de la communauté, ensuite parce que l'on espère qu'elles traduisent aussi les changements survenant dans l'environnement (Simberloff, 1998). Les critères pour effectuer le choix des espèces indicatrices sont très controversés, en partie à cause de la confusion sur ce que l'indicateur doit traduire (Noss, 1999). Généralement, on définit un indicateur qui exprime l'état de santé d'un système, mais cet état de santé peut être décrit de différentes manières. La deuxième raison justifiant de la définition d'indicateur n'est donc pas évidente du fait des points de vue et des sensibilités de chacun. Toutefois, même si l'on utilise le concept d'indicateurs uniquement pour traduire la présence et les tendances de populations d'un groupe d'autres espèces dans une communauté donnée, le choix de l'espèce n'est pas évident. Pour ce faire, il faudrait disposer d'études pilotes avec des analyses des schémas de co-occurrence d'espèces et d'analyse de corrélations entre des fluctuations de populations de différentes espèces. Ce qui n'est rarement ou jamais le cas. Le concept d'espèce indicatrice est donc problématique parce qu'il n'y a pas de consensus sur ce que l'indicateur est supposé traduire et, même si tel devait être le cas, parce qu'il est difficile de déterminer quelle est la meilleure espèce indicatrice (Mikusinski *et al.*, 2001).

Une espèce « parapluie » ('umbrella species') est une espèce dont les habitats sont représentatifs de ceux d'autres espèces. La conservation de ses habitats garantit automatiquement la conservation d'autres espèces sans pour autant que l'espèce parapluie entretienne avec elles des liens fonctionnels. Cela semble être un concept intéressant, bien que la sauvegarde des autres espèces soit plutôt le fait du hasard et de la chance (Simberloff, 1998). Dans ce cas, beaucoup de chercheurs préfèrent se tourner vers une optique de gestion des écosystèmes, le plus souvent à l'échelle du paysage, sans tenir compte de la gestion d'habitats d'espèces. D'autant plus que la gestion des habitats de deux ou plusieurs espèces indicatrices ou parapluies peut rentrer en conflit. Quoi qu'il en soit, il est très difficile d'étudier les mécanismes sous-jacents au fonctionnement des écosystèmes. Et si l'objectif est de pouvoir déterminer l'impact de la gestion forestière sur

l'évolution d'espèces et de communautés, comme c'est le cas de notre étude, l'approche à l'échelle d'un écosystème n'est pas pertinente.

Le concept d'espèces clés ('keystones species') est en revanche plus opérationnel. Certains écosystèmes contiennent des espèces clés dont la présence détermine simultanément celle d'autres espèces ainsi que le bon fonctionnement de l'écosystème dans son entièreté (Paine, 1995). On suppose donc que certaines espèces ont un impact sur d'autres. Bien que flou et dépendant des auteurs, le concept d'espèce clé a surtout le mérite de montrer que l'importance d'une espèce dans un milieu ne peut pas forcément être déduite de sa biomasse ou de son abondance (Simberloff, 1998). Mais ce concept ne doit surtout pas être interprété comme un signe que seules quelques espèces sont importantes pour contribuer au fonctionnement d'un écosystème. Une telle interprétation évacue complètement des propriétés fondamentales comme la capacité de s'adapter à un changement de conditions écologiques. Cette capacité repose souvent sur l'existence d'un réservoir d'espèces apparemment redondantes, mais dont l'utilité à long terme se révèle lors de perturbations (Walker, 1995). Par exemple, les pics sont de bonnes espèces clés car leur activité peut engendrer la présence d'autres espèces grâce à la formation de cavités dans les arbres.

Six catégories d'espèces clés peuvent être définies (Lambeck, 1997; Noss, 1999) :

1. les espèces à domaine vital restreint ;
2. les espèces qui ont une mobilité réduite et se déplacent difficilement d'un habitat à l'autre ;
3. les espèces requérant des ressources particulières et peu abondantes (comme entre autres les oiseaux cavernicoles) ;
4. les espèces sensibles ou liées aux facteurs abiotiques ;
5. les espèces qui ont un impact sur une communauté ou un écosystème ;
6. les espèces endémiques.

Les espèces les plus communes ne présentent pas d'intérêt dans cette optique par le fait qu'elles se trouvent dans un large éventail d'habitats. D'autre part, une espèce à exigence très étroite peut être si rare qu'elle sera difficile à recenser et constituera une mauvaise espèce clé.

L'intérêt des espèces clés pour les gestionnaires forestiers est donc évident. Mais les espèces constitutives d'un écosystème nécessitent des habitats très distincts. Il semble dès lors impossible qu'une espèce puisse être définie comme clé pour toutes les autres espèces de l'écosystème. Il apparaît donc que si le concept d'espèce clé est intéressant, il est nécessaire de passer par une approche multispécifique en définissant plusieurs espèces clés qui ont des exigences spatiales, de composition et fonctionnelles qui englobent le plus largement celles des autres espèces de l'écosystème dans une région donnée (Lambeck, 1997).

L'approche multispécifique identifie une série d'espèces, où chacune d'elles est utilisée pour définir les caractéristiques de différents attributs du peuplement forestier qui doivent être représentés dans un paysage donné (Lambeck, 1997). Les exigences de ces espèces clés peuvent dès lors être utilisées pour proposer des objectifs de gestion en fonction de la composition, de la structure verticale et horizontale des habitats et pour choisir le système sylvicole à mettre en place.

Lindenmayer (1999) préconise l'utilisation d'indicateurs basés sur la structure de l'habitat et conseille de se baser sur plusieurs groupes taxonomiques différents si l'on veut utiliser des espèces indicatrices de biodiversité. La diffusion de manière prématurée de tels outils peut avoir des conséquences néfastes sur les groupes taxonomiques dont les réactions aux facteurs environnementaux sont moins connues, si ces groupes sont mal représentés. Par conséquent, Simberloff (1999) propose de travailler en deux étapes successives : dans un premier temps, décrire les patrons de réponse des espèces de familles taxonomiques les plus variées possibles à des variations de l'environnement d'origine anthropique ; dans un second temps, tenter de résumer

cette information soit par un ensemble de taxons bio-indicateurs, issus de la réaction de plusieurs groupes taxonomiques, soit par un ensemble de variables qui prédiraient la présence des espèces. Travailler sur des espèces clés apparaît donc comme une première étape vers l'intégration des connaissances pour la préservation de la biodiversité en forêt. Si des espèces à *preferendum* écologique strict (sténotope) souffrent davantage d'un dérangement que des espèces à *preferendum* large (eurytote), il faut chercher les composantes clés de l'habitat détruites par le dérangement pour tenter de les restaurer. Par conséquent, chercher à expliquer la réponse des espèces par leurs caractéristiques bio-écologiques représente peut-être un moyen fonctionnel de résumer la réponse des espèces d'une communauté à quelques variables déterminantes (Richard, 2004).

2. Choix du groupe écologique

Si l'on envisage les principaux constituants d'un écosystème forestier et qu'on essaie de mesurer quelques-unes de ses propriétés fondamentales (nombre d'espèces, densités, biomasses), on constate que les oiseaux représentent une fraction modeste de l'ensemble. Mais si les oiseaux ne paraissent être, au plan quantitatif, qu'un chaînon secondaire de l'édifice, ils présentent, d'une part, bien d'autres propriétés qui les rendent nécessaires (fonction régulatrice des populations d'insectes, agents de dispersion des diaspores, recyclage de la matière organique) et, d'autre part, une qualité qu'aucun autre groupe ne peut égaler : l'accessibilité à l'observation et à la mesure (Blondel, 1995). Ils constituent un modèle relativement simple à aborder en raison du nombre modeste d'espèces, de la relative facilité de leur détermination, de leur comportement généralement diurne et de leur distribution dans les trois dimensions de l'espace.

Leur mobilité peut être un inconvénient. Néanmoins, ils sont généralement inféodés au biotope dans lequel ils se reproduisent. Les oiseaux réagissent fortement à la structure des peuplements forestiers et à ses variations dans le temps et dans l'espace. Les peuplements aviaires des jeunes plantations, des fourrés, des perchis, des vieilles futaies sont nettement différenciés : tout au long des stades de développement d'un peuplement forestier, le cortège d'oiseaux se modifie de façon continue. La plupart des études mettent en évidence un premier pic de richesse en oiseaux dans les stades buissonnants, suivi d'une dépression dans les stades intermédiaires comme par exemple lors du stade de gaulis qui n'est favorable ni aux espèces des jeunes stades ni à celles des forêts matures (Ferry & Frochot, 1974), puis d'une nouvelle augmentation de la richesse aux stades les plus matures (Figure 2.1).

3. Méthodologie de sélection d'espèces cibles

L'objectif est de déterminer les espèces qui peuvent être considérées comme des espèces clés et qui peuvent faire l'objet d'une étude de la sélection et de la modélisation de leurs habitats. Elles doivent être caractéristiques d'un faciès structural ou de composition de forêt feuillue fermée (avec un couvert continu). On exclut ainsi les jeunes stades forestiers et les milieux buissonnants qui peuvent abriter une avifaune particulière. En fonction de leur hauteur, certains taillis peuvent être assimilés à des forêts feuillues fermées.

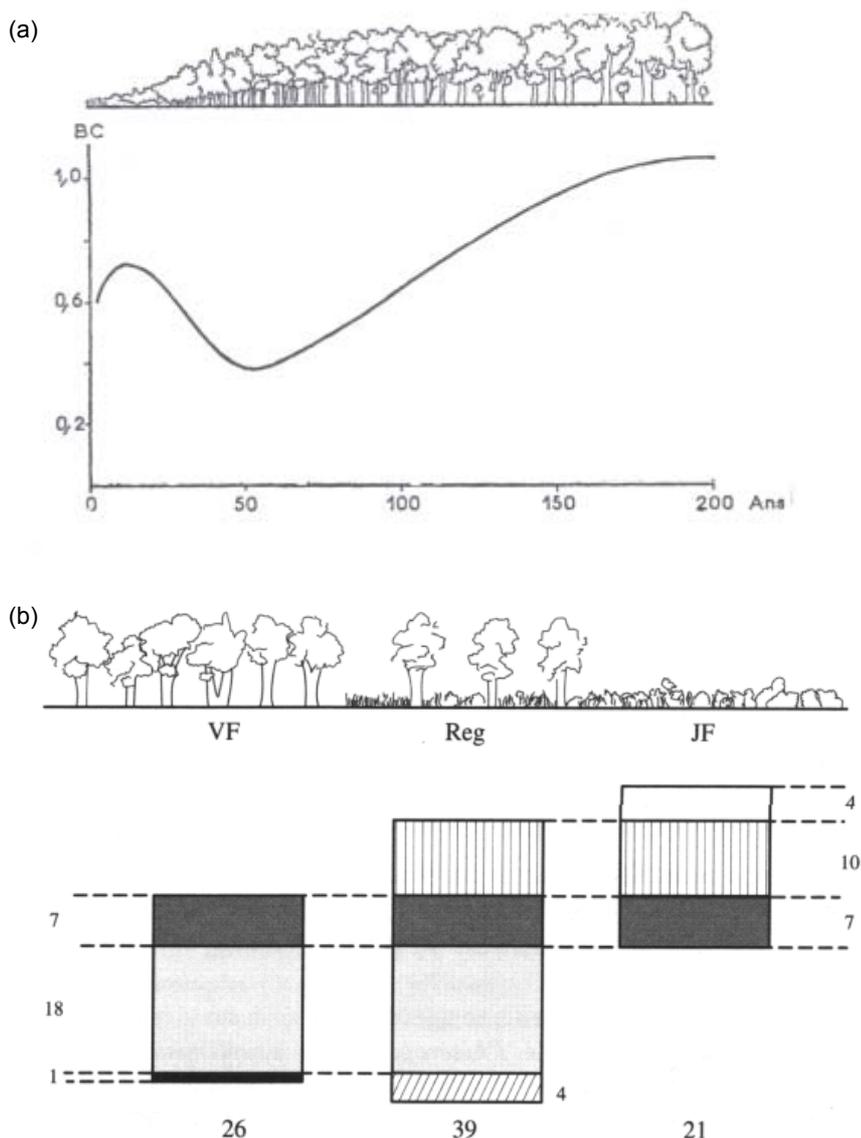


Figure 2.1 : (a) Évolution de l'abondance des oiseaux nicheurs tout au long d'une révolution de la futaie régulière dans une chênaie de Bourgogne (Blondel, 1995) (b) Comparaison de la composition ornithologique de trois stades successifs de la futaie régulière de chêne en Bourgogne (Ferry & Frochet, 1974). La coupe de régénération comprend des éléments de structure de la vieille futaie et du stade fourré (appelé erronément jeune futaie) et abrite des espèces des deux stades ainsi que 4 espèces spécifiques de ce stade.

3.1. Les espèces des forêts feuillues fermées

Dans le contexte de l'Ardenne, 10 espèces d'oiseaux nichent uniquement dans les forêts feuillues fermées (Tableau 2.1). Au sein des 10 espèces nichant strictement en forêt feuillue fermée en Ardenne, on peut en retrouver qui ne sont pas strictement forestières dans d'autres régions naturelles. C'est par exemple le cas du pic épeichette qui peut être observé dans les cordons feuillus des ripisylves en Fagne-Famenne ou dans les bosquets le long des cours d'eau, et de la mésange nonnette qui vit aussi dans des parcs de régions moins forestières. C'est probablement à défaut d'habitats ouverts ou semi-ouverts de qualité dans cette région que ces espèces choisissent des forêts feuillues fermées.

La liste des 10 oiseaux considérés comme strictement forestiers, c'est-à-dire comme nichant uniquement en forêt feuillue fermée, ne tient pas compte de ceux qui se retrouvent

également en forêt mais dans des zones plus ouvertes et en lisière. Un exemple typique est le pipit des arbres (*Anthus trivialis*). On ne peut donc pas dire que les mesures de gestion découlant de la modélisation de ces espèces représentent l'idéal à atteindre pour la gestion forestière en Ardenne. Il va de soi qu'une gestion globale de l'écosystème forêt devra tenir compte également des espèces des milieux ouverts, semi-ouverts et des lisières. Or les processus de rajeunissement font partie intégrale du cycle naturel de la forêt.

Tableau 2.1 : Description du statut (RM=risque mineur ; VU= vulnérable ; D=danger ; E=danger extrême) (Jacob & Vansteenwegen com. pers), de l'habitat des espèces aviaires ardennaises nichant strictement en forêts feuillues fermées (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980), de la détectabilité et de la détermination comme espèce clé.

	Statut				Espèce clé	Caractéristiques de l'habitat									
	Détectabilité	Hors forêt	Liste rouge	Migrateur		Cavernicole	Gaulis-perchis	Jeune futaie	Vieille futaie	Futaie jardinée	Taillis-sous-futaie	Taillis	Chênaie	Hêtraie	Forêt alluviale
Autour des palombes		+	RM					+	+			+	+	+	+
Bécasse des bois	+	+	RM	+			+					+		+	
Bondrée apivore		+	RM	+				+				+			
Gélinotte des bois			E		+	+				+	+	+		+	
Gobe-mouche noir			D	+	+	+		+				+			
Mésange nonnette	+		RM	+	+		+	+	+			+	+		
Pic épeichette			RM	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
Pic mar	+		RM	+	+			+				+			
Pouillot siffleur	+	+	RM	+	+		+		+	+		+	+		
Cigogne noire		+	VU					+							

3.2. Critères de sélection des espèces clés

Le choix des espèces suivies a été réalisé sur base des critères suivants :

- critère d'amplitude de niche habitat et d'exigence trophique
- critère d'indicateur de la qualité d'un milieu type
- critère de faisabilité (abondance et détectabilité de l'espèce)

Sur les 10 espèces nichant uniquement dans les forêts feuillues fermées, 4 ont des domaines vitaux importants et vont se nourrir ou se reproduire en dehors des zones forestières feuillues fermées. C'est le cas de l'autour des palombes (*Accipiter gentilis*), de la bondrée apivore (*Pernis apivorus*), de la bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) et de la cigogne noire (*Ciconia nigra*). Ces quatre espèces ne sont pas pertinentes comme espèces clés du fait que leur habitat comprend des zones non forestières. Elles ne sont dès lors pas dépendantes uniquement de la gestion forestière locale. Les 6 espèces forestières spécialistes restantes peuvent être considérées comme espèces clés en Région wallonne pour la gestion des forêts feuillues fermées : ce sont le gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*), le pic mar (*Dendrocopos medius*), le pic épeichette (*Dendrocopos minor*), la mésange nonnette (*Parus palustris*), le pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*) et la gélinotte des bois (*Bonasia bonasia*). Les quatre premières sont des espèces cavernicoles.

Le choix des espèces a également été effectué sur base de la détectabilité des oiseaux sélectionnés. De fait Williams (2003) a montré que les modèles se basant sur des données de présence et absence sont sensibles à la probabilité de détection de l'espèce. Il est donc important de travailler sur des espèces faciles à repérer. De ce fait la gélinotte des bois et le gobe-mouche noir ne sont pas des espèces pertinentes dans le cas d'un objectif de modélisation sur des données de présence et absence. La gélinotte est tellement discrète qu'il est très facile de passer à proximité sans s'en apercevoir générant ainsi de fausses absences dans les données. Le gobe-mouche noir est une espèce migratrice qui revient tard de ses quartiers d'hiver et a une courte période de chant, d'une durée moyenne d'une semaine (Lundberg *et al.*, 1981; Cramp, 1985). En outre, son chant ne porte pas à plus de 100 m. Bien qu'ayant une forte valeur indicatrice de la qualité de l'habitat (bois mort et trouées) et du cortège de cavernicoles, le gobe-mouche noir est une espèce qui demande un effort de recherche particulièrement important et son étude peut difficilement se concevoir dans le cadre d'une approche multispécifique.



Planche Photo 2.1 : Neuf espèces d'oiseaux ardennais nichant strictement en forêts feuillues fermées (Cigogne noire, bondrée apivore, autour des palombes, gélinotte des bois, pic mar, pic épeichette, mésange nonnette, pouillot siffleur, gobe-mouche noir).

3.3. Les pics insectivores spécialistes

Les pics (*Picidae*) sont des espèces clés intéressantes (Mikusinski *et al.*, 2001) : d'une part, ils sont fortement dépendants des forêts bien plus que d'autres oiseaux (Winkler *et al.*, 1995) et d'autre part, leur activité excavatrice permet le maintien et le développement de populations de cavernicoles secondaires (mésanges, grimpeaux, chauves-souris ...) (Short, 1982; Angelstam & Mikusinski, 1994; Ilin, 1998; Martin & Eadie, 1999). Ces cavernicoles secondaires ont eux-mêmes un rôle important dans l'écosystème forestier car ils régulent les populations d'insectes xylophages

et défoliateurs. Les pics sont en général spécialisés en ressources forestières que l'on ne retrouve qu'à certains stades de la dynamique forestière comme les gros arbres et le bois mort. La distribution des pics reflète le degré de perturbations anthropiques dans les paysages et les forêts européennes (Mikusinski & Angelstam, 1997 ; Mikusinski & Angelstam, 1997 ; Mikusinski & Angelstam, 1998). Ces cavernicoles primaires sont considérés comme la guilda la plus exigeante en terme d'habitat parmi les espèces sédentaires (Wesolowski & Tomialojc, 1986). De plus, les pics sont facilement détectables et reconnaissables sur le terrain. Leur biologie et leur sensibilité aux changements de l'habitat sont relativement bien étudiées. Sédentaires, ils ne sont ni rares, ni trop communs, et souvent spécialisés dans leur habitat.

Pour toutes ces raisons, le pic mar et le pic épeichette ont été choisis comme espèces clés pour notre étude. Le pic mar apparaît comme un oiseau indicateur d'un certain type de structure (présence de gros bois) et de composition botanique (recherche des bois de chêne en particulier). La présence du pic épeichette témoigne de peuplements forestiers multispécifiques caractérisés par la présence de bois mort.

Le choix du pic mar comme espèce clé respecte bien le critère de faisabilité : il est facilement détectable et localement abondant. Par contre, le cas du pic épeichette est intermédiaire. Son cri, qui porte relativement loin, est aisément déterminable. Toutefois, à certaines périodes, il peut être très discret. De plus, la densité du pic épeichette au sein d'un habitat n'est jamais élevée et cette espèce peut donc passer plus facilement inaperçue.

3.4. Le pouillot siffleur, une espèce dépendante des facteurs de structure forestière

L'étude des deux espèces clés que sont le pic mar et le pic épeichette permet d'appréhender la composition et la dimension des bois. Or, la structure verticale ou stratification du peuplement est une autre caractéristique clé des peuplements forestiers : son impact sur la biodiversité est incontestable. D'après (MacArthur & MacArthur, 1961 ; Roth, 1976), la diversité des oiseaux des forêts feuillues pendant la saison de reproduction est liée à l'agencement des habitats dans l'espace (structure horizontale) et à la structure à l'intérieur d'un peuplement (structure verticale). Les peuplements à hétérogénéité verticale abritent des oiseaux dont l'écologie est différente. Afin d'étudier les exigences écologiques en terme de stratification des peuplements forestiers, nous avons choisi une troisième espèce clé qui y est particulièrement sensible : le pouillot siffleur. Au contraire des pics, il ne peut pas être considéré comme ayant un impact direct sur les autres oiseaux.

3.5. Les trois espèces clés

Pour des raisons pratiques, le choix s'est limité à trois espèces clés. Elles ne représentent assurément pas toutes les exigences des espèces strictement forestières, mais elles peuvent être considérées comme indicatrices de la composition et de la structure en chênaies et hêtraies ardennaises. Les populations de ces trois espèces sont considérées comme à risque mineur selon la liste rouge (Jacob & Vansteenwegen com. pers.). Les populations de ces espèces sont donc suffisamment importantes pour être étudiées sans trop de contraintes.

Hubalek (2001) estime que le pouillot siffleur est l'espèce la plus forestière, en Tchéquie. Le pic mar et le pic épeichette viennent ensuite. Ces deux espèces sont également notées comme typiquement forestières mais, d'août à novembre, elles sont moins liées à la forêt fermée tout en étant encore dépendantes. De même, (Paquet *et al.*, Submitted) ont montré qu'en Ardenne, seules deux espèces sont classées comme spécialistes des forêts fermées : le pouillot siffleur et le pic mar.

Chapitre

3

Sites d'étude

Ce chapitre présente successivement les quatre sites d'étude, l'analyse des stations forestières présentes au sein de ceux-ci et l'état des populations des espèces cibles.

1. Introduction

Les quatre sites d'étude se situent en basse et moyenne Ardenne (territoires écologiques de l'Ardenne occidentale et de l'Ardenne atlantique et bassin ardennais) (Figure 3.1). Les sites de Gembes, Halma et Haut-Fays relèvent administrativement du cantonnement forestier de Wellin et des communes de Wellin et Daverdisse (Figure 3.2). Le site de la Croix-Scaille relève administrativement du cantonnement forestier de Beauraing et se situe sur la commune de Gedinne (Figure 3.2). La superficie totale des sites représente 1975 hectares, dont 82 % se trouvent en site Natura 2000 (Tableau 3.1).

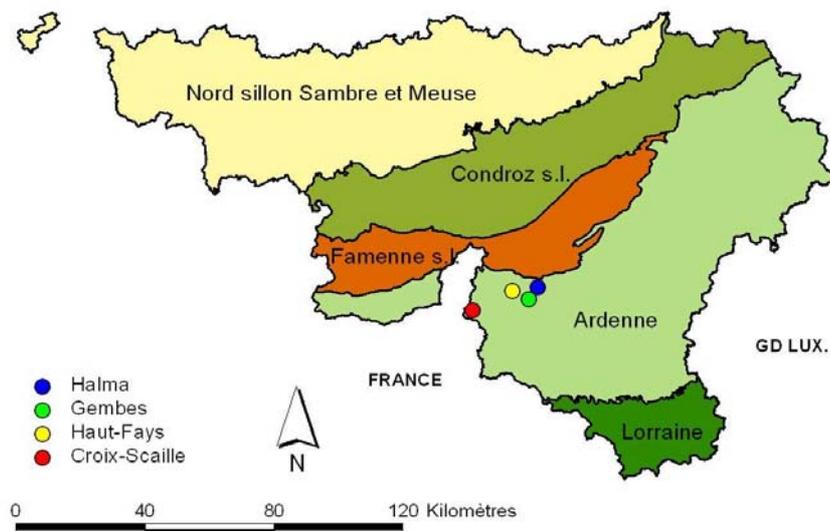


Figure 3.1 : Localisation des sites d'étude en Région wallonne en fonction des régions écologiques.

Historiquement, d'après les cartes de Ferraris (1770), de Vandermaelen (1850), de l'Institut Cartographique Militaire (1930) et de l'IGN (1980), les sites d'étude sont boisés sans discontinuité depuis au moins 1770.

Tableau 3.1 : Pourcentage de la superficie des sites d'étude dans les quatre sites Natura 2000 concernés (%).

Sites Natura 2000		Sites d'étude			
		Croix-Scaille	Gembes	Halma	Haut-Fays
BE34025	Haute Wimbe				100
BE34026	Massif forestier de Daverdisse		71	100	
BE35040	Vallée de la Hulle	38			
BE35041	Bassin de la Houille en amont de Gedinne	17			

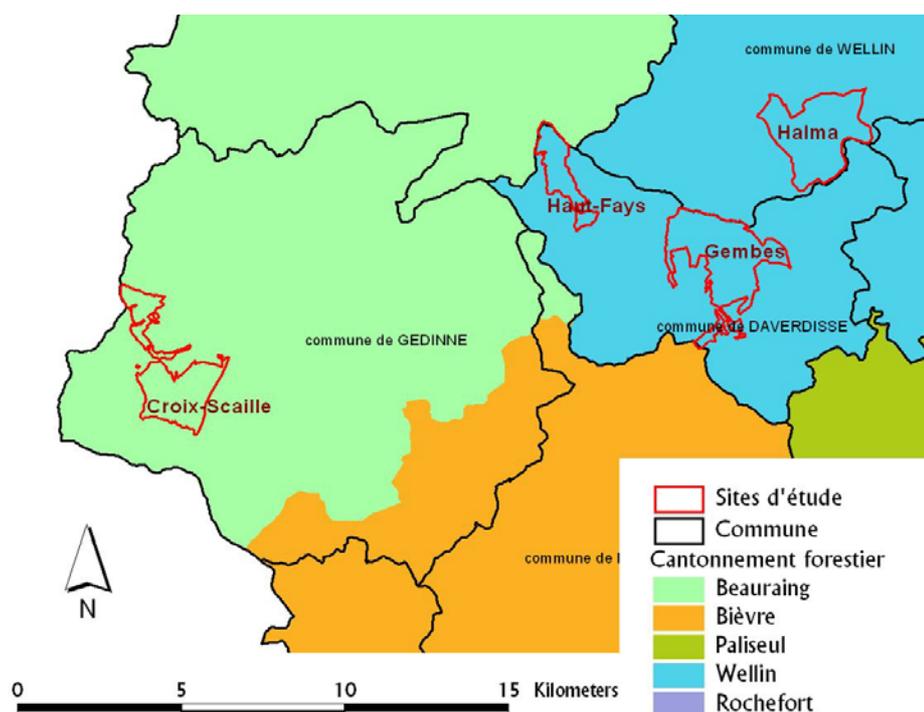


Figure 3.2 : Localisation des sites d'étude au sein des cantonnements de Wellin et Beauraing sur les communes de Wellin, Daverdisse et Gedinne.

2. Présentation des sites d'étude

2.1. Site d'étude de Gembes

Ce site se trouve au nord-est du village de Gembes (commune de Wellin, province de Luxembourg) (Figure 3.3). Le massif étudié, qui couvre une superficie de 657 ha, est traversé par l'Almache. Celle-ci entre dans le périmètre du site d'étude à l'ouest de Porcheresse (Gedinne) et est responsable de sa structuration géomorphologique.

Le site se trouve sur des sols bruns acides à mull dystrophe, moder et plus rarement dysmoder. Deux assises géologiques se succèdent : le Siegenien inférieur et le Gedinien inférieur (Platteborze, 1970). L'altitude varie de 340 m à 420 m (Tableau 3.2).

Tableau 3.2 : Caractéristiques des sites d'études

	Commune	Cantonement	Superficie (ha)	Altitude (m)	Assises géologiques
Gembes	Wellin	Wellin	657	320-420	Siegenien et Gedinien inférieurs
Croix-Scaille	Gedinne	Beauraing	509	490-505	Siegenien et Gedinien inférieurs
Halma	Halma	Wellin	599	220-390	Siegenien et Gedinien inférieurs
Haut-Fays	Daverdisse	Wellin	210	290-415	Gedinien

Les forêts feuillues sont majoritaires au sein du site. Le massif forestier est composé majoritairement de chênes, excepté sur le plateau où le hêtre est en codominance avec le chêne. Le hêtre est majoritaire au niveau de la régénération naturelle. Les peuplements en bordure du ruisseau de l'Almache sont principalement composés de taillis ou d'anciens taillis convertis. Des cellules de quelques ares de douglas ou d'épicéas ont été plantées à plusieurs endroits.

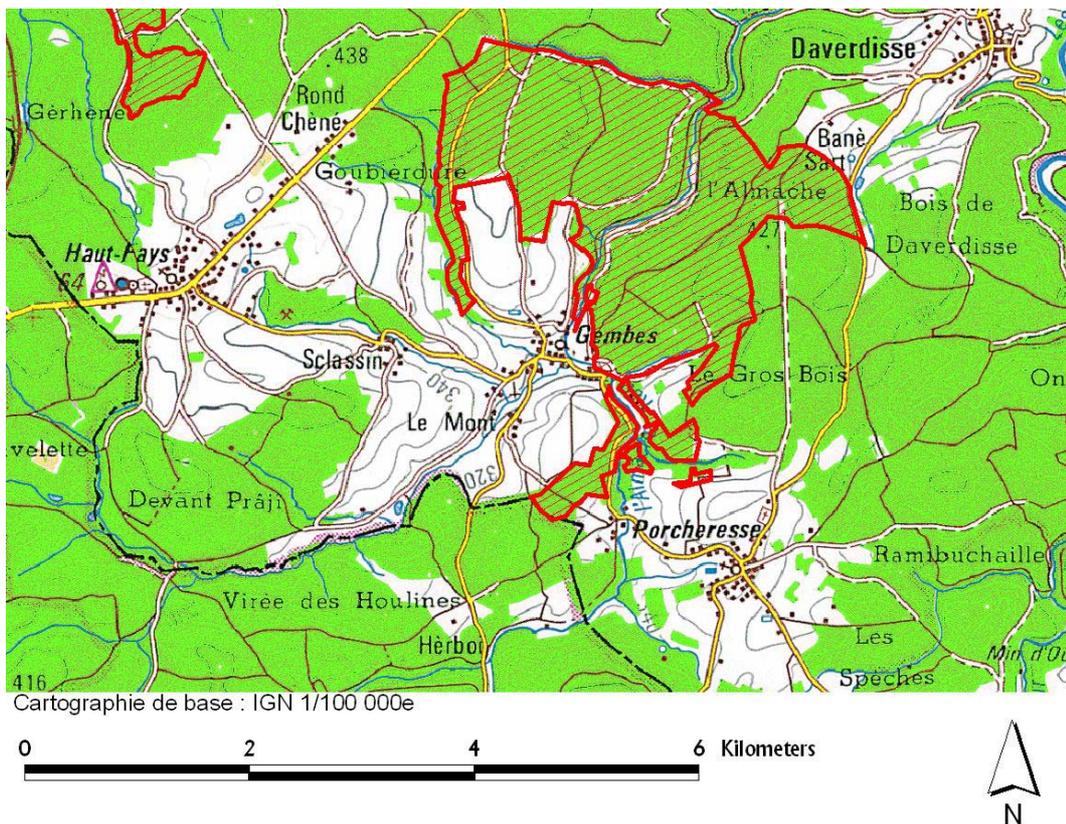


Figure 3.3 : Localisation du site d'étude de la Gembes (les limites du site sont représentées en rouge).

2.2. Site d'étude de la Croix-Scaille

Ce site s'étend au sein de la forêt domaniale de la Croix-Scaille en Ardenne occidentale (commune de Gedinne, province de Namur) (Figure 3.4). Il couvre une superficie de 509 hectares. Le plateau de la Croix-Scaille se situe entre Willerzie et Louette-St-Pierre en Belgique, et entre Neuville-aux-Haies et Linchamps en France (Charleville-Mézières). La région est dominée en altitude par les plateaux de la Croix-Scaille (505 m) et des Hauts Buttés (490 m). Tout le relief, du côté belge, s'incline vers le nord et l'ouest en direction de ruisseaux tributaires de la Houille ou vers le sud directement vers la Semois (Avril, 1975).

D'ouest en est, deux assises géologiques se succèdent : le Revinien et le Gedinien inférieur (Avril, 1975). Les sols sont imperméables, à pH acide et généralement pauvres en éléments nutritifs. Ces caractéristiques, alliées à de nombreuses situations topographiques conditionnant un mauvais drainage, ont favorisé l'apparition de nombreux éléments de tourbières, landes et milieux humides variés de très grand intérêt biologique.

Auparavant, on retrouvait sur le Revinien, des taillis et taillis-sous-futaie relevant surtout de la chênaie sessiliflore à bouleau, laquelle dérive de la hêtraie sèche à luzule avec canche flexueuse ou myrtille, qui subsiste en divers points (Dethioux *in* Avril (1975)).

47 % des peuplements feuillus sont majoritairement composés de chênes et 37 % de hêtres. La futaie régulière feuillue représente 60 % des peuplements, tandis que le reste des peuplements feuillus s'apparente à des futaies d'âges multiples. L'âge des peuplements feuillus est rarement connu.

Les hêtres sont de qualité moyenne à bonne. Le cœur rouge apparaît vers 180-200 cm de circonférence à 1,5 m. Les peuplements ont été fortement touchés par les scolytes au cours de la

période 2000-2001. En 1998, avant les dégâts occasionnés par ceux-ci, on constatait des surfaces terrières et des volumes par hectare très élevés dans les hêtraies (Picard, 1998). Aujourd'hui, les peuplements de hêtres sont clairs mais présentent toujours une dominance de bois de grosses dimensions. Les chênaies, encore jeunes et claires, ne peuvent actuellement fournir que des bois de dimensions moyennes (max. 150 cm) de qualité « chauffage » ou « sciage industriel ». La gélivure apparaît en général sur 20% des chênes ; les dépérissements sont assez importants (Picard, 1998).

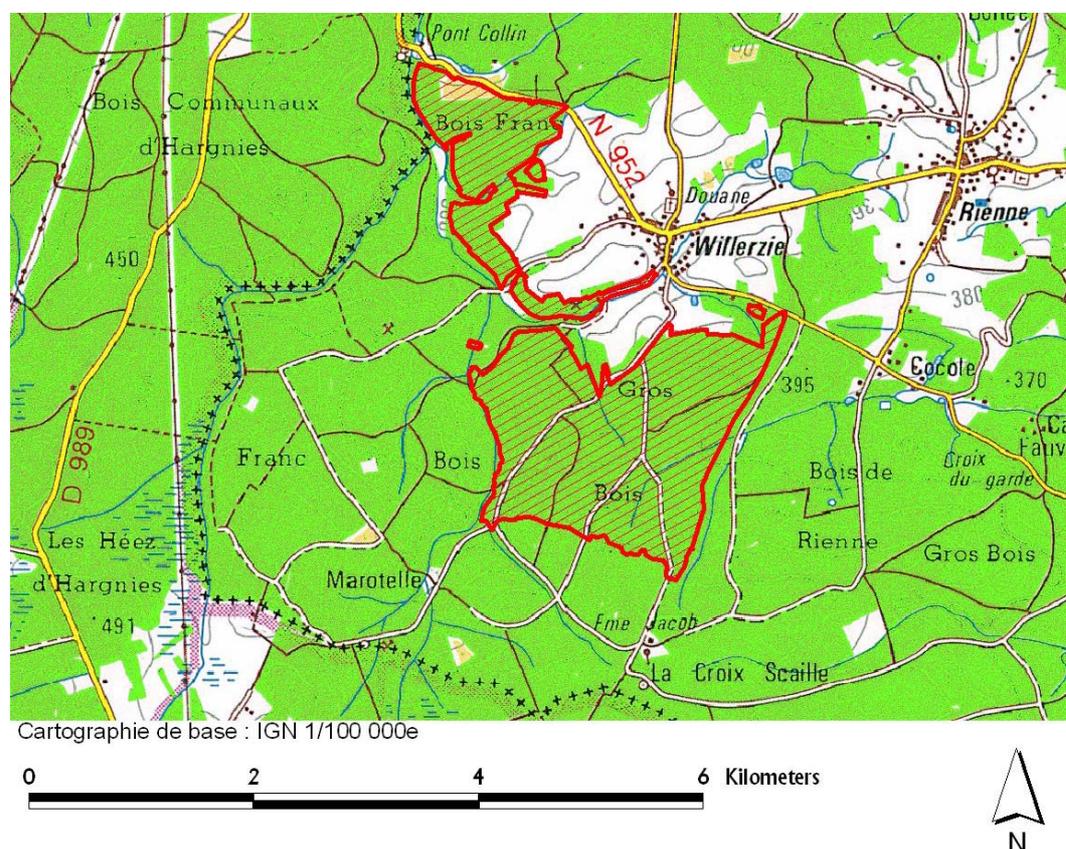


Figure 3.4 : Localisation du site d'étude de la Croix-Scaille (les limites du site sont représentées en rouge).

2.3. Site d'étude d'Halma

Le site d'étude d'Halma est situé sur la commune de Wellin (Province de Luxembourg) et sur le cantonnement de Wellin. Il borde la vallée de la Lesse et occupe une zone en pente moyenne de 18 % orientée vers l'est. La superficie du site est de 599 ha avec une altitude comprise entre 220 et 390 mètres. Le site d'étude est bordé par la Lesse au sud et sud-est (Figure 3.5). On se trouve sur des sols bruns acides à mull dystrophe (versant nord), moder ou dysmoder (versant sud). Deux assises géologiques se succèdent : le Siegenien inférieur et le Gedinien inférieur (Platteborze, 1970).

Les associations végétales présentes sont la hêtraie à luzule blanche typique ou variante à *Deschampsia cespitosa* et la chênaie à luzule blanche.

Les peuplements sont proches des dimensions d'exploitabilité et comprennent des futaies de hêtres et de chênes en codominance. Sur les versants, le chêne est majoritaire.

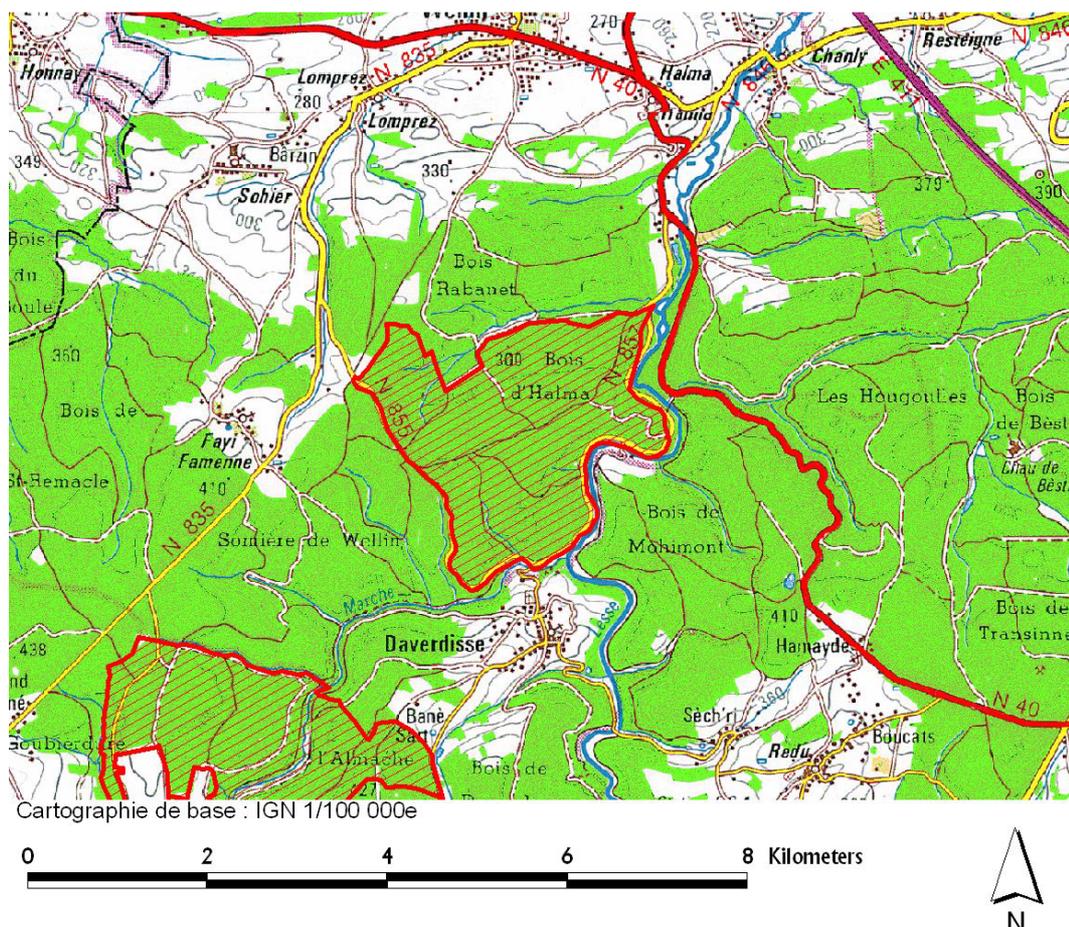


Figure 3.5 : Localisation du site d'étude de Halma (les limites du site sont représentées en rouge).

2.4. Site d'étude de Haut-Fays

Le quatrième site d'étude comprend la hêtraie de Haut-Fays appartenant à la commune de Daverdisse (Province de Luxembourg) et est situé en Moyenne Ardenne sur un versant faiblement orienté au NNO (Figure 3.6). L'altitude varie de 290 m à 415 m. La zone inventoriée couvre une superficie de 210 ha. La roche mère géologique relève de l'étage Gedinien, assise de Saint-Hubert. On retrouve des schistes, quartzophyllades et quelques psammites et quartzites. Ce sont de bons sols bruns forestiers acides à moder, plus ou moins profonds, frais et à bonne économie en eau, parfois gleyifiés en profondeur (Gilissen, 2001). L'association végétale en place est globalement la hêtraie typique à luzule blanche.

Avant 1902, la série était considérée comme « futaie sur taillis » avec beaucoup de gros bois. A partir de 1930 elle est aménagée par la 'méthode du contrôle' (Colette, 1934). Actuellement, il s'agit d'une futaie de structure irrégulière dont la strate ligneuse est dominée par le hêtre et le chêne sessile. Une description historique complète de cette forêt est fournie par Gilissen (2001). Si l'on considère les deux essences principales, celles-ci représentent environ 60 % du volume « marchand » pour le hêtre contre 40 % pour le chêne. La catégorie des 150-200 cm de circonférence est la plus représentée avec près de 50 % des 34.500 m³ de bois « marchand » comptabilisés dans le périmètre inventorié (Lejeune & Verrue, 2002). Mis à part quelques semis et fourrés d'épicéas (0,3 %), la seule régénération naturelle observée est celle du hêtre. On constate que celle-ci est majoritairement constituée de gaulis (14 %) et, dans une moindre mesure, de fourrés (6,2 %) et de semis (2,3 %) (Lejeune & Verrue, 2002).

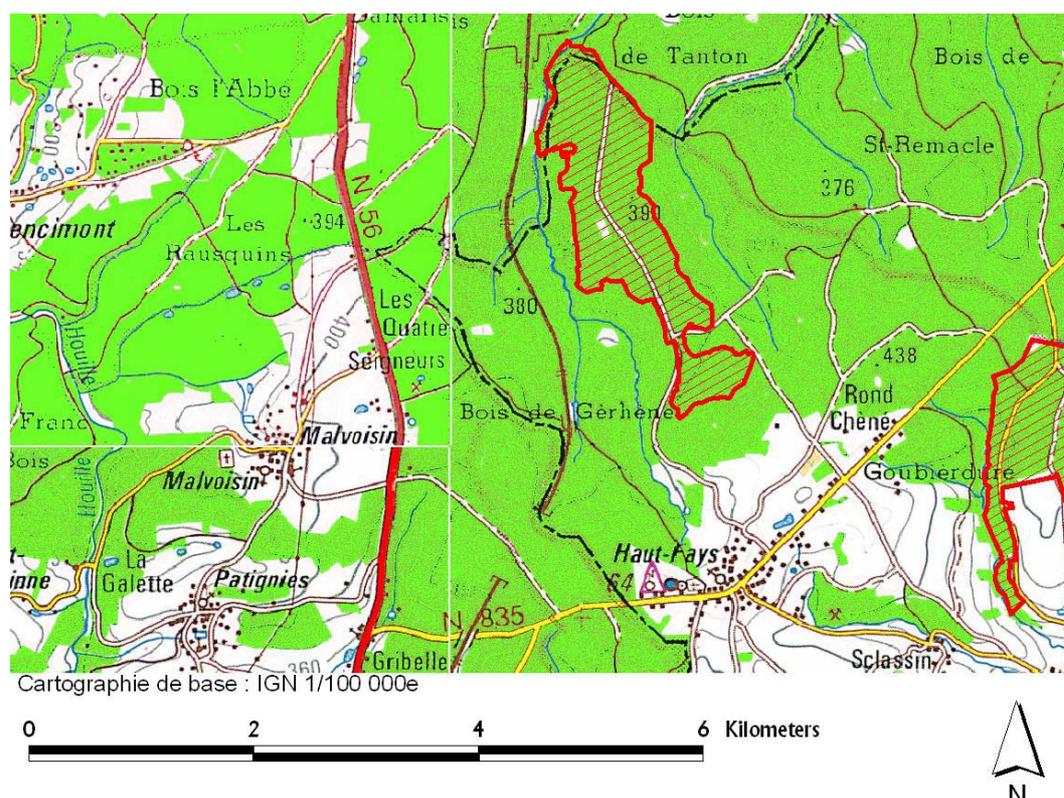


Figure 3.6 : Localisation du site d'étude de Haut-Fays (les limites du site sont représentées en rouge).

2.5. Stations forestières

Les sites d'étude ont été décrits selon la clé typologique des stations ou unités géomorphopédologiques définie par Claessens *et al.* (2002) pour l'Ardenne centrale. Cette analyse permet de produire une couche cartographique décrivant les différents types de stations dans un système d'information géographique (SIG). Les données de base utilisées pour produire cette carte thématique sont la Carte des sols de la Belgique, digitalisée au 1/20.000e, et un modèle numérique de terrain (MNT) construit en utilisant les courbes de niveau digitalisées au départ de la carte topographique au 1/10.000e. Selon Claessens *et al.* (2002), la clé typologique s'inspire de la démarche développée dans le catalogue des stations d'Ardenne centrale par Thill *et al.* (1988), dans la carte de végétation potentielle de Sougnez & Dethioux (1975) et dans la carte des territoires écologiques de Delvaux & Galoux (1962). Cette clé typologique est valable pour la région naturelle de l'Ardenne : elle est illustrée en Annexe 3.1. La Figure 3.7 présente la répartition des différentes stations pour les quatre sites d'étude. La superficie de chaque type de station est reprise dans le Tableau 3.3.

Les hêtraies acidophiles et acidoclines représentent près de 73 % de la superficie totale des sites étudiés. La hêtraie humide couvre 11,4 % de la superficie totale. Les autres types de stations représentent moins de 5 % de la superficie totale, mais peuvent être localement développés (argiles blanches sur le site de la Croix-Scaille ou hêtraie hygrosclaphile sur le site de Gembes).

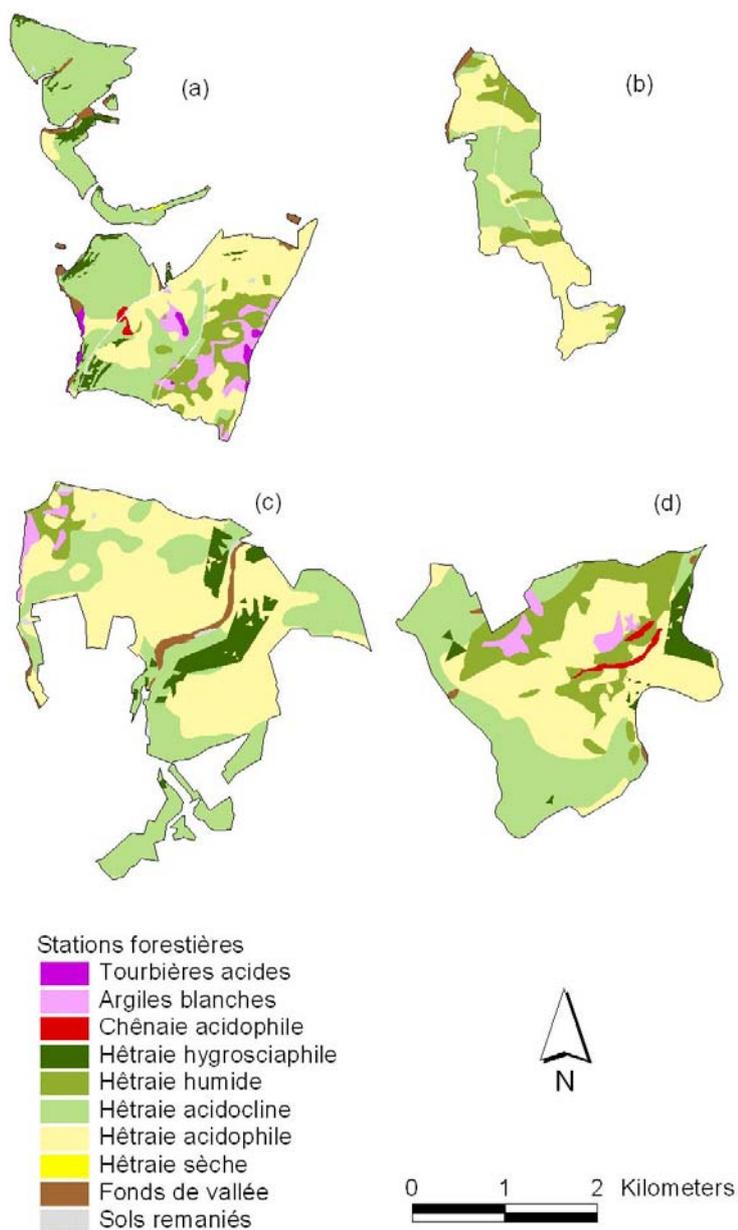


Figure 3.7 : Cartographie des stations forestières pour les quatre sites d'étude : (a) Croix-Scaille (b) Haut-Fays (c) Gembes (d) Halma.

Tableau 3.3 : Superficie (ha) de chaque type de station forestière dans les quatre sites d'étude.

	Croix-Scaille	Gembes	Halma	Haut-Fays	Total	Proportion (%)
Tourbières acides	7				7	< 1%
Argiles blanches	30	11	21		61	3 %
Chênaie acidophile	2		8		10	1%
Fonds de vallée	13	14	3	3	32	2 %
Hêtraie acidocline	235	228	198	73	734	37%
Hêtraie acidophile	143	331	224	100	797	41%
Hêtraie humide	53	17	122	31	222	11%
Hêtraie hygrosclaphile	22	49	23		94	5%
Sols remaniés	2	4		1	7	< 1%
Total	505	654	599	208	1966	100%

Les hêtraies acidoclines sont les hêtraies du *Luzulo-Fagetum typicum* variante à millet et sont caractérisées par des espèces comme *Anemone nemorosa*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella* et *Poa chaixii* (Noirfalise, 1984; Thill *et al.*, 1988). Elles se distinguent des hêtraies acidophiles du *Luzulo-Fagetum typicum* par la présence d'une charge gréso-argileuse. Ces hêtraies acidoclines sont composées majoritairement de hêtres et de chênes sessiles pour les essences ligneuses principales comme dans le cas des hêtraies acidophiles et de noisetier en sous-bois, ce qui n'est pas le cas des hêtraies acidophiles (Thill *et al.*, 1988). La hêtraie humide correspond au *Luzulo-Fagetum* variante humide et la hêtraie hygrosclaphile au *Luzulo-Fagetum festucosum* et aux érablières (*Ulmo-Aceretum*) (Claessens *et al.*, 2002). La hêtraie hygrosclaphile est présente dans le sous-secteur froid (exposition nord-ouest, nord-est, nord ou ouest). La hêtraie humide se situe dans des sols caillouteux avec des taches de rouille au-delà de 50 cm de profondeur.

3. Etat des populations des espèces cibles dans les sites d'étude

3.1. Sites d'étude de Gembes, Halma et Haut-Fays

Le pic mar est très largement répandu et en densité importante (souvent 4-5 couples/km², parfois plus), notamment sur les bois de Mohimont, d'Halma et de Gembes (C. Dehem, com. pers.). Une estimation des populations pour la zone de protection spéciale de Daverdisse est de 200 à 300 couples (soit 10% de la population totale de la Belgique, des Pays-Bas et du Luxembourg) (C. Dehem - AVES).

Le pic épeichette est une espèce présente sur la zone mais à des densités nettement inférieures à celles du pic mar, comme c'est généralement le cas. Une estimation d'une dizaine de couples peut être faite sur les sites de Gembes et d'Halma. Le pic épeichette est présent soit dans des chênaies à pic mar, souvent quand celles-ci sont mélangées à d'autres essences comme le bouleau, soit dans de très vieux taillis de charmes, soit dans des secteurs possédant de fortes densités de jeunes bouleaux souvent un peu dépérissants, soit dans des forêts alluviales.

Le pouillot siffleur est présent dans les parties strictement forestières. On le rencontre tant dans les chênaies que les hêtraies. Une population importante de pouillots siffleurs est établie sur les trois sites.

3.2. Site d'étude de la Croix-Scaille

Le pic mar est nettement moins abondant sur ce site d'étude. L'estimation est de 0,1 couple au km². On le retrouve presque uniquement dans les chênaies du massif. Le pic épeichette est par contre assez bien présent au nord du site avec des densités de 0,5 couple au km². Le pouillot siffleur occupe largement les chênaies et très peu les hêtraies ; on retrouve une densité de 2 couples au km². Les densités des espèces cibles sont estimées pour les forêts feuillues sur base des données relevées par G. Brouyère pour l'Atlas des oiseaux nicheurs – AVES.

Chapitre

4

Inventaire des peuplements forestiers

1. Introduction

Un modèle statistique prédictif comprend généralement une *variable expliquée* (dite aussi *dépendante*) et une ou plusieurs *variables explicatives* (dites aussi *indépendantes*). On cherche à modéliser la variable expliquée à partir de combinaisons mathématiques des variables explicatives. Les données de présence des espèces constituent ainsi autant de variables réponses qu'il y a d'espèces répertoriées. Chaque présence d'espèce est considérée individuellement dans un modèle prédictif de distribution, en fonction des variables explicatives sélectionnées. Ces dernières sont constituées par les différentes variables qui caractérisent l'environnement en chaque point : les *variables environnementales*.

Les variables environnementales étudiées sont les variables qui caractérisent l'habitat et donc les peuplements forestiers. Elles sont récoltées sur le terrain lors de l'inventaire des peuplements forestiers ou inventaire de l'habitat. Celui-ci est réalisé sur 255 placettes réparties sur l'ensemble des quatre sites d'étude (Croix-Scaille, Gembes, Haut-Fays et Halma) qui couvrent 1975 ha et a été effectué de 2001 à 2003.

2. Choix des descripteurs écologiques des placettes

Les descripteurs reconnus comme importants pour l'étude de la sélection et de la modélisation de l'habitat d'espèces aviaires sont :

- L'âge des peuplements et donc indirectement la circonférence moyenne des arbres ;
- Le nombre de gros bois et d'arbres à cavités ;
- La quantité de bois mort ;
- La composition ;
- La structure verticale.

Dans de nombreuses forêts d'Europe, le nombre d'espèces et surtout les densités d'oiseaux augmentent avec l'âge des forêts (Moss, 1978 ; Helle & Monkkonen, 1990; Laiolo, 2002).

Les gros arbres possèdent une plus grande surface d'écorce et celle-ci a une plus grande complexité structurale. Aussi, les peuplements qui sont riches en gros arbres abritent-ils des densités d'oiseaux élevées (Nilsson, 1979).

Les gros arbres morts sur pied et les arbres à cavités (vivants ou morts) sont utilisés comme perchoirs, sites de nidification pour les cavernicoles primaires et secondaires, et comme dortoirs pour des mammifères (Parsons *et al.*, 2003; Thompson *et al.*, 2003). Les arbres morts sur pied fournissent des substrats d'alimentation, des sites de repos et des cavités de nidification à une foule d'espèces animales qui ont évolué en association avec les peuplements forestiers naturels (Darveau & Desrochers, 2001). Il a été démontré que la disponibilité en bois morts et en cavités limitait la taille des populations de plusieurs de ces espèces tant en Europe que dans l'ouest de l'Amérique du Nord (Darveau & Desrochers, 2001; Vallauri *et al.*, 2002).

D'après MacArthur & MacArthur (1961) et Roth (1976), la diversité des oiseaux des forêts feuillues pendant la saison de reproduction est liée à l'agencement des habitats dans l'espace, soit

la structure horizontale, et à la structure à l'intérieur d'un peuplement, soit la structure verticale. Au niveau de la sélection des habitats, Bersier & Meyer (1995) ont montré que les oiseaux distinguent à une large échelle le type d'habitat selon la structure de la végétation et qu'à plus petite échelle, ils utilisent les caractéristiques floristiques pour identifier un habitat approprié bien que la majorité des oiseaux soient plus sensibles à des facteurs de structure ou de stratification qu'à la composition (Deconchat, 1999). Degraaf *et al.* (1998) ont montré que la structure locale des peuplements constitue un meilleur prédicteur de l'abondance et de la richesse des communautés d'oiseaux par rapport à des classes d'âges ou de circonférence moyenne qui peuvent regrouper des faciès d'habitat fort différents en terme de disponibilité en bois de différentes dimensions, de sous-bois et de structure verticale.

La structure est fortement influencée par la composition. Des peuplements à base d'essences héliophiles auront une plus nette tendance à une meilleure stratification que des peuplements sciaphiles. Des peuplements pluri-spécifiques, avec un mélange des essences par pied ou par bouquet, seront plus structurés en raison des différences de morphologie et de tempérament. Beaucoup d'espèces d'oiseaux sont intimement liées à certains groupes d'essences (Holmes & Robinson, 1981; Peck, 1989).

Les facteurs déterminants de la diversité biologique en forêt sont, outre la structure verticale et horizontale, la composition en essences, la structure de la canopée, la taille et la forme des parcelles, la présence de milieux ouverts, la présence de bois morts, d'arbres à cavités et de gros bois. La présence de ces éléments est aussi essentielle que peut l'être la stratification d'un peuplement.

Deux grandes classes de variables ont donc été mesurées pour identifier les exigences des espèces cibles et des communautés d'oiseaux en terme d'habitat : les variables liées à la composition et les variables liées à la structure.

3. Récolte des données et variables mesurées

3.1. Plan d'échantillonnage

Une grille systématique composée de mailles carrées de 100 m de côté (1 ha), orientée nord-sud, a été générée sur les quatre sites d'étude à l'aide d'un système d'information géographique (SIG). 255 placettes de 18 mètres de rayon (soit environ 10 ares) ont été installées au centre de 255 mailles de 1 ha (Figure 4.1). La proportion du peuplement couvert par l'inventaire pour les 255 mailles est de 10 %. Le choix de l'emplacement des placettes a été réalisé en fonction des données de présence et absence des espèces cibles, en tentant de maximiser l'information apportée par les 255 placettes pour chacune des trois espèces d'oiseaux suivies. Les placettes situées en milieux ouverts ou dans des jeunes plantations ont été exclues, de même que celles où la proportion de résineux en surface terrière représente plus de 50 % du peuplement.

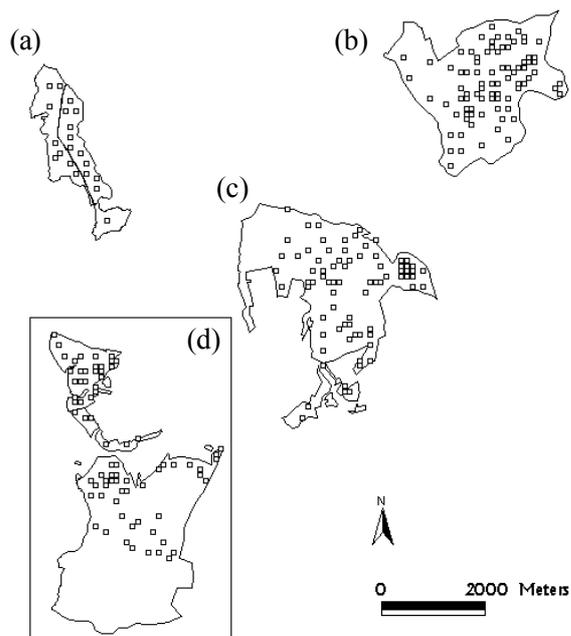


Figure 4.1 : Représentation des 255 placettes de l'inventaire de l'habitat sur les quatre sites d'études : (a) Haut-Fays, (b) Halma, (c) Gembes et (d) Croix-Scaille.

3.2. Unité d'échantillonnage

La méthodologie d'échantillonnage pour la description dendrométrique de l'habitat correspond à celle de l'Inventaire permanent forestier (IPRFW) (Rondeux *et al.*, 2001; Rondeux & Cavelier, 2001). Cet inventaire a l'avantage d'être basé sur moins de mesures qu'un inventaire complet, et on peut penser qu'elles sont plus précises car effectuées de manière plus rigoureuse, accordant ainsi un gain de temps non négligeable. Le nombre de placettes inventoriées peut être dès lors plus élevé. La méthode de cet inventaire est largement éprouvée.

L'unité d'échantillonnage pour les mesures dendrométriques de l'inventaire habitat se compose de trois placettes circulaires concentriques (Figure 4.2) :

- une placette de 18 m de rayon autour du point de sondage où sont mesurés tous les arbres vivants de la futaie, dont la circonférence à 1,5 m est supérieure ou égale à 120 cm sont mesurés, ainsi que les brins de taillis ;
- une placette de 9 m autour du point de sondage où tous les arbres moyens, dont la circonférence est comprise entre 70 et 119 cm, sont mesurés ;
- une placette de 4,5 m de rayon autour du point de sondage où les arbres de 20 à 69 cm de circonférence sont mesurés.

Les mesures autres que celles liées à des paramètres dendrométriques sont réalisées dans la placette de 18 m de rayon, excepté pour l'estimation du recouvrement de la strate herbacée qui est réalisée dans la strate de 9 m de rayon.

Le facteur d'extension qui permet d'extrapoler les valeurs estimées à l'hectare est fonction du rayon de chaque placette et vaut :

- pour la placette de 4,5 m de rayon (soit 63,6 m²) : $F_{ext} = 157,2$
- pour la placette de 9 m de rayon (soit 254, 5 m²) : $F_{ext} = 39,3$
- pour la placette de 18 m de rayon (soit 1017,9 m²) : $F_{ext} = 9,8$.

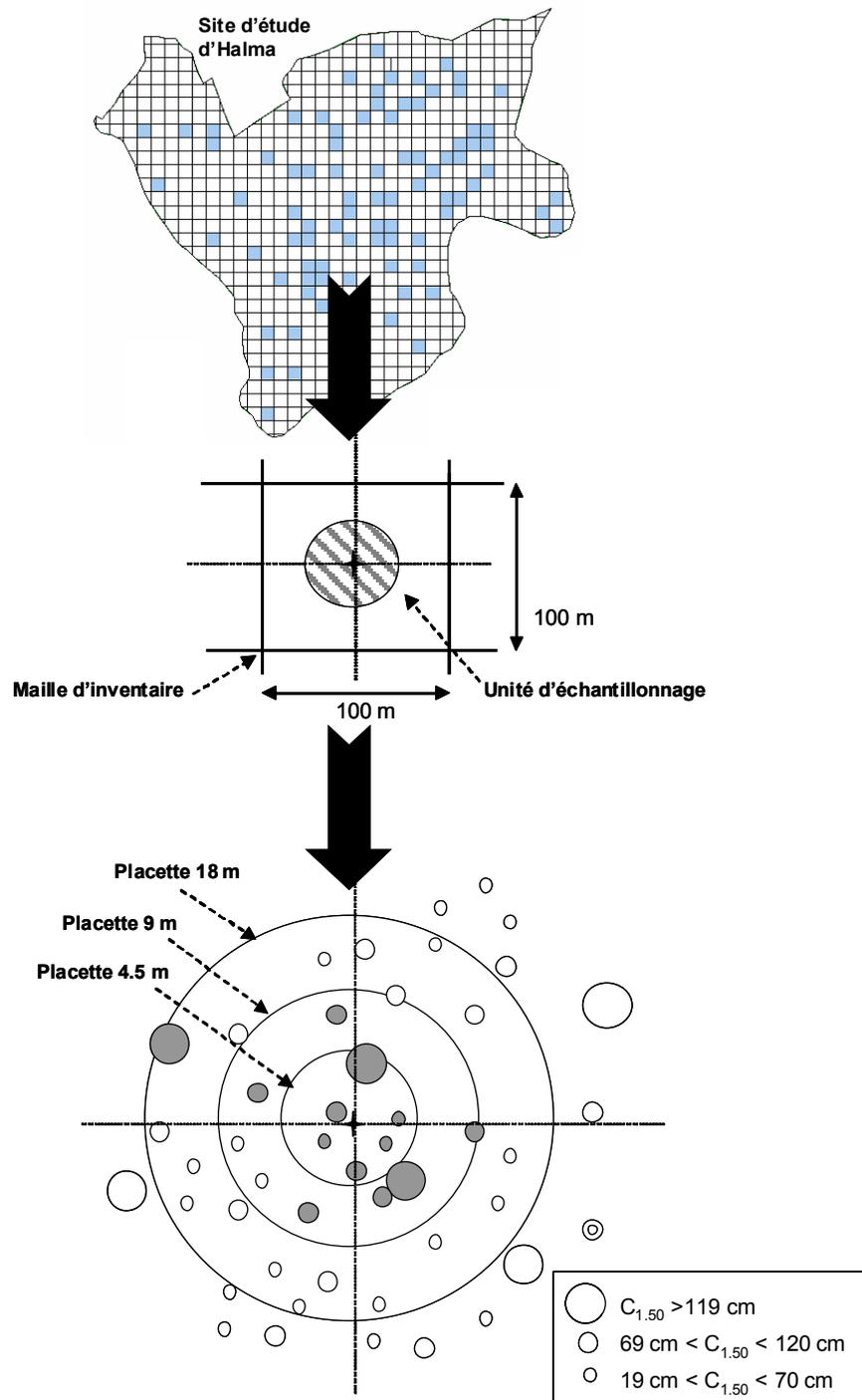


Figure 4.2 : Présentation simplifiée de l'unité d'échantillonnage à base de trois placettes circulaires concentriques. Seuls les arbres en grisé sont inventoriés.

3.3. Données récoltées

Les données récoltées sur le terrain sont de trois types : les données relatives à la placette en elle-même (topographie, type de peuplement, qualité), les données relatives à la structure et les données relatives à la composition.

Les données de type **structure** regroupent les variables relatives :

- à la structure de la futaie ;
- au taillis et au sous-bois ;
- aux strates et à la complexité de l'habitat ;
- aux bois morts.

Les données de type **composition** regroupent les variables relatives :

- à la composition de la futaie ;
- au recouvrement de chaque essence du peuplement ;
- à la composition de la strate herbacée.

L'organisation des différentes tables de la base de données est représentée à la Figure 4.3 : elle illustre la table 'Placette' avec ses relations aux autres tables de données. Au total, 88 variables sont étudiées (Tableau 4.1).

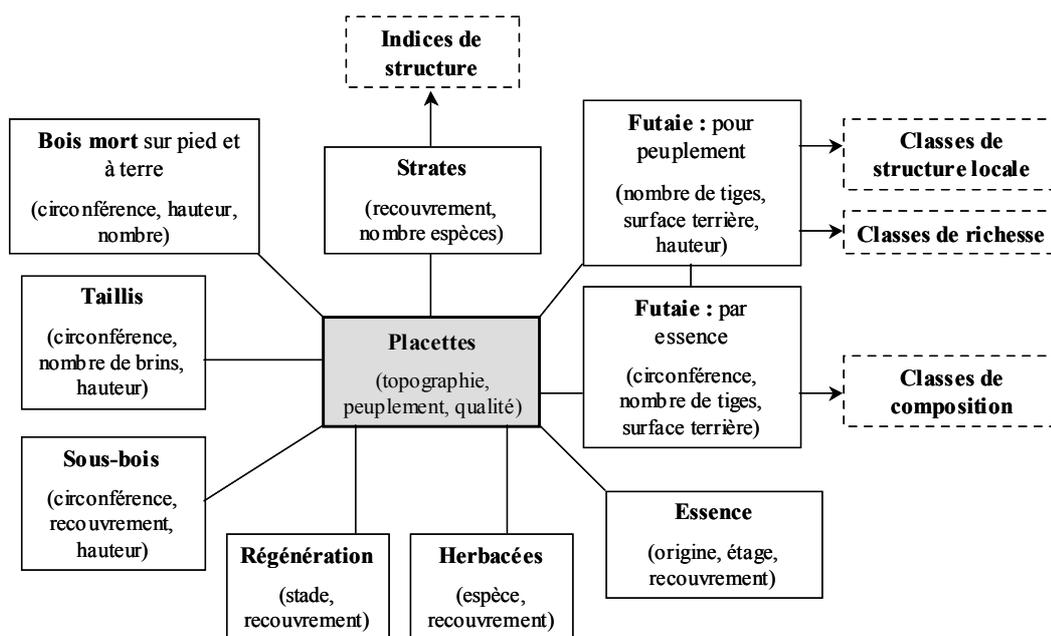


Figure 4.3 : Organisation de la base de données de l'inventaire de l'habitat avec les variables mesurées (cadre avec trait plein) et les variables synthétiques (cadre avec trait discontinu) (voir §4).

3.3.1. VARIABLES DE STRUCTURE

(1) Structure de la futaie

Tous les arbres échantillonnés sont décrits par leur circonférence, l'essence, la hauteur totale, la hauteur du houppier (hauteur de la première grosse branche vivante).

Les variables dendrométriques de la structure de la futaie sont la surface terrière (GhaF), le nombre de tiges à l'hectare (NhaF), la circonférence moyenne quadratique (qui correspond à la

circonférence de l'arbre de surface terrière moyenne) (CmoyF), le volume bois fort tige à l'hectare (VhaF), la hauteur moyenne du peuplement (HmoyF), le nombre de petits bois (PB) (nombre de tiges dont la circonférence est comprise entre 40 et 89 cm à 1,5 m de hauteur), de bois moyens (BM) (nombre de tiges de 90 à 149 cm de circonférence), de gros bois (GB) (nombre de tiges de plus de 150 cm de circonférence).

La hauteur maximale de la futaie est calculée, ainsi que la hauteur moyenne et minimale du houppier (HhouppMoy, HhouppMin) et la hauteur de la canopée (Hcanop). L'épaisseur de la canopée est déterminée par la différence entre la hauteur maximale et la hauteur de houppier minimale.

(2) Sous-bois et taillis

Le taillis est caractérisé par l'essence, le nombre de cépées (NhaT), la hauteur moyenne de la cépée. La surface terrière du taillis (GhaT) a été calculée sur base du nombre de brins par cépée et de la circonférence moyenne des brins. Le recouvrement et la hauteur des sous-bois de noisetier (RecCou, Hcou) et de bourdaine (RecBou, Hbou) ont été estimés. Le recouvrement en sorbier des oiseleurs (RecSor_Sbb) a également été estimé. Le nombre d'essences du taillis et le nombre d'essences du sous-bois sont calculés (NbT, NbSb).

(3) Strates et complexité de l'habitat

La stratification verticale au sein d'un peuplement forestier est l'arrangement de la végétation depuis le sol jusqu'au sommet de la canopée. Les composantes verticales et horizontales sont intimement imbriquées dans la mesure où des variations dans la stratification verticale s'accompagnent d'une certaine hétérogénéité horizontale et inversement. La définition de strates permet la comparaison de profils de stratification entre différents peuplements.

Les différentes strates de végétation ont été distinguées de la façon suivante : strate 1 de 0 à 0,125 m, strate 2 de 0,125 à 0,5m, strate 3 de 0,5 à 2m, strate 4 de 2 à 4m, strate 5 de 4 à 8m, strate 6 de 8 à 32 m, strate 7 plus de 32 m (Figure 4.4). Ce découpage correspond à celui utilisé par Blondel *et al.* (1973), Erdelen (1984) et Bersier & Meyer (1995). Le recouvrement de chaque strate, c'est-à-dire sa projection horizontale au sol, est estimé visuellement. Cinq classes de recouvrement sont définies : de 0 à 10 %, de 11 à 25 %, de 26 à 50 %, de 51 à 75 % et de 76 à 100 % de recouvrement. Le nombre d'essences est calculé pour chacune de ces strates.

L'avenir de la forêt dépendant de la présence et du développement potentiel de la régénération naturelle, il est important de la prendre en considération. Trois stades de développement sont considérés : les semis dont la hauteur ne dépasse pas 50 cm, le fourré dont la hauteur dépasse 50 cm et dont la circonférence à ce niveau est inférieure à 10 cm, et le gaulis dont la circonférence est comprise entre 10 et 20 cm. Pour chacun de ces trois stades, le recouvrement par essence est estimé. Un recouvrement global de la régénération (RecRGN) est estimé, de même qu'un recouvrement global de la futaie (RecF), du sous-bois (RecSSB) et du taillis (RecT).

Les aspects qualitatifs de l'état du peuplement sont décrits par la présence de branches mortes (BrMo) et la présence de broussins et gourmands (Brou) sur les tiges vivantes.

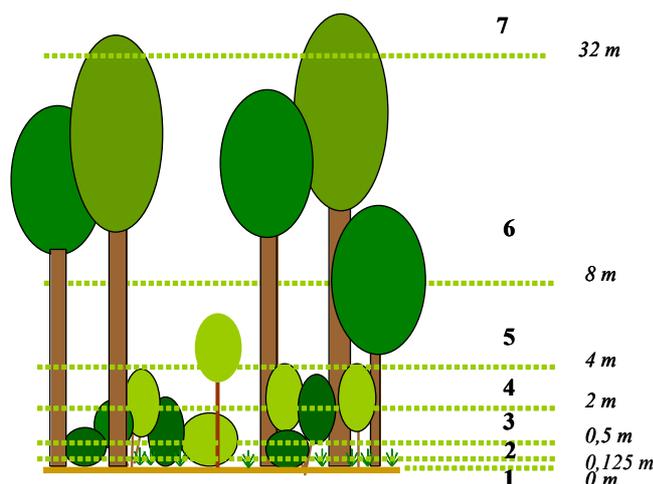


Figure 4.4 : Représentation (selon une échelle logarithmique) des 7 strates de la végétation définies : strate 1 (de 0 à 0,125 m), strate 2 (de 0,125 à 0,5m), strate 3 (de 0,5 à 2m), strate 4 (de 2 à 4m), strate 5 (de 4 à 8m), strate 6 (de 8 à 32 m), strate 7 (plus de 32 m).

(4) Bois mort

L'inventaire du bois mort comprend un relevé du nombre de tiges de bois mort sur pied (NhaBMp) avec mesure de la circonférence et de la hauteur totale, ce qui a permis d'estimer le volume de bois mort sur pied à l'hectare (VhaBMp). Le nombre de bois morts à terre à l'hectare est estimé en fonction de l'essence, de sa longueur, de son diamètre moyen. Le volume de bois mort à terre est estimé (VhaBMc). Le nombre de bois morts sur pied a été ventilé pour les trois classes de circonférence (petits bois, bois moyens et gros bois). Cependant, il s'est avéré que cela ne soit pas pertinent en regard de la dimension restreinte de l'unité d'échantillonnage et du nombre peu élevé de bois morts sur pied échantillonnés. Le volume moyen unitaire du bois mort sur pied correspond au rapport entre le volume de bois morts sur pied et le nombre de bois morts sur pied.

3.3.2. VARIABLES DE COMPOSITION

(1) Composition de la futaie

Le nombre total de tiges par hectare est calculé pour chaque essence principale, soit le chêne sessile et pédonculé, le hêtre et le bouleau verruqueux (NhaCh, NhaHe, NhaBo). De même, la surface terrière par hectare est déterminée par essence principale (GhaCh, GhaHe, GhaBo). La proportion de chaque essence est calculée en pourcentage de la surface terrière totale à l'hectare (PGhaCh, PGhaHe, PGhaBo). Le volume total à l'hectare est ventilé par essence principale (VhaCh, VhaHe, VhaBo). La circonférence moyenne à l'hectare pour l'entièreté du peuplement est aussi ventilée par essence (CmoyCh, CmoyHe, CmoyBo).

Un recouvrement de chaque essence de la futaie et du taillis est estimé dans la placette de 18 m de rayon : recouvrement en hêtre (RecHe), en chêne (RecCh), en bouleau verruqueux (RecBo), en épicéa commun (RecEp), en érable sycomore (RecEr), en charme (RecCha) et en sorbier des oiseleurs (RecSor).

Tableau 4.1 : Liste des 99 variables étudiées et de leurs abréviations

Structure de la futaie		Composition de la futaie	
NhaF	Nombre total de bois par hectare	NhaHe	Nombre de bois par hectare pour le hêtre
VhaF	Volume total (m ³ /ha)	GhaHe	Surface terrière par hectare pour le hêtre (m ² /ha)
CmoyF	Circonférence moyenne de tous les bois (cm)	PghaHe	Prop. de surface terrière du hêtre sur la placette
GhaF	Surface terrière totale (m ² /ha)	CmoyHe	Circonférence moyenne des bois de hêtre (cm)
PB	Nombre de petits bois (40 à 89 cm de circ.)	NhaCh	Nombre de bois par hectare pour les chênes
BM	Nombre de bois moyens (90 à 149 cm circ.)	GhaCh	Surface terrière par hectare pour les chênes (m ² /ha)
GB	Nombre de gros bois (> 150 cm de circ.)	PghaCh	Prop. de surface terrière des chênes sur la placette
HmaxF	Hauteur maximale du peuplement (m)	CmoyCh	Circonférence moyenne des bois des chênes (cm)
HmoyF	Hauteur moyenne du peuplement (m)	NhaBo	Nombre de bois par hectare pour le bouleau
HhoupMoy	Hauteur de houppier moyenne (m)	GhaBo	Surface terrière par hectare pour le bouleau (m ² /ha)
HhoupMin	Hauteur de houppier minimale (m)	PghaBo	Prop. de surface terrière du bouleau sur la placette
Hcanop	Hauteur de la canopée (m)	CmoyBo	Circonférence moyenne des bois de bouleau (cm)
Composition de la strate herbacée		Essences du peuplement	
RecFA	Rec. de la fougère aigle (%)	RecHe	Rec. total du hêtre dans la futaie et le taillis (%)
RecLu	Rec. des luzules (%)	RecCh	Rec. total des chênes dans la futaie et le taillis (%)
RecHou	Rec. de la houlque (%)	RecBo	Rec. total du bouleau dans la futaie et le taillis (%)
RecRo	Rec. des ronces (%)	RecEp	Rec. total de l'épicéa dans la futaie et le taillis (%)
RecMyr	Rec. de la myrtille (%)	RecEr	Rec. total de l'érable dans la futaie et le taillis (%)
RecCa	Rec. des canches (%)	RecCha	Rec. total du charme dans la futaie et le taillis (%)
Strates et complexité de l'habitat		RecSor	Rec. total du sorbier dans la futaie et le taillis (%)
BrMo	Présence de branches mortes	NbF	Nombre d'essences de la futaie
Brou	Présence de broussins ou gourmands	NbFTSb	Nombre d'ess. de la futaie, taillis, et du sous-bois
RecF	Rec. de la futaie (%)	PGFEUI	Prop. d'ess. feuillues autres que chênes et hêtre
RecSSB	Rec. du sous-bois (%)	PGRX	Prop. d'essences résineuses dans le peuplement
RecT	Rec. du taillis (%)	PGSCIA	Prop. d'essences sciaphiles dans le peuplement
RecRGN	Rec. de la régénération (%)	PGHELIO	Prop. d'essences héliophiles dans le peuplement
RecS1	Rec. de la strate 1 (0 à 0,125 m) (%)	IvHe	Importance du hêtre dans la futaie (%)
RecS2	Rec. de la strate 2 (0,125 - 0,5m) (%)	IvCh	Importance des chênes dans la futaie (%)
RecS3	Rec. de la strate 3 (0,5 – 2 m) (%)	Sous-bois et taillis	
RecS4	Rec. de la strate 4 (2 - 4 m) (%)	NhaT	Nombre total de cépées
RecS5	Rec. de la strate 5 (4 - 8 m) (%)	GhaT	Surface terrière du taillis (m ² /ha)
RecS6	Rec. de la strate 6 (8 - 32 m) (%)	RecCou	Rec. du sous-bois de coudrier (%)
RecS7	Rec. de la strate 7 (+32 m) (%)	RecSor_Ssb	Rec. du sous-bois de sorbier (%)
RecS12	Somme des recouvrements de 0 à 0,5 m	RecBou	Rec. du sous-bois de bourdaine (%)
RecS123	Somme des recouvrements de 0 à 2 m	NbSsb	Nombre d'essences du sous-bois
RecS34	Somme des recouvrements de 0,5 à 4 m	NbT	Nombre d'essences du taillis
RecS45	Somme des recouvrements de 2 à 8 m	Hcou	Hauteur du sous-bois de coudrier (m)
NbS1	Nombre d'ess. dans la strate de 0 à 0,125 m	Hbou	Hauteur du sous-bois de bourdaine (m)
NbS2	Nombre d'ess. dans la strate de 0,125 à 0,5 m	Hssb_moy	Hauteur moyenne du sous-bois (m)
NbS3	Nombre d'ess. dans la strate de 0,5 à 2 m	Pente	Pente en degré (°)
NbS4	Nombre d'essences dans la strate de 2 à 4 m	ExpNS	Exposition nord-sud
NbS5	Nombre d'essences dans la strate de 4 à 8 m	Bois mort	
NbS6	Nombre d'ess. dans la strate de 8 à 32 m	NhaBMp	Nombre de bois morts sur pied par l'hectare
NbS7	Nombre d'essences dans la strate de +32 m	VBMP	Volume du bois mort sur pied (m ³ /ha)
ISV	Indice de stratification verticale	VBMc	Volume du bois mort à terre (m ³ /ha)
IDS	Indice de diversité de la stratification	Topographie	
NS	Nombre de strates (> 10 %)	Pente	Pente en degré (°)
CTV	Couverture totale de la végétation (%)	ExpNS	Exposition nord-sud
		ExpEW	Exposition est-ouest

(2) Essences du peuplement

Le nombre d'essences de la futaie (NbF) ainsi que de la futaie, du taillis et du sous-bois (NbFTSb) sont calculés. La proportion de feuillus (PGFeuil), de résineux (PGRx), d'essences héliophiles (PGHélio), et d'essences sciaphiles (PGScia) est calculée. L'importance du hêtre (IvHe), des chênes (IvCh) et des bouleaux (IvBo) est mesurée par l'addition du pourcentage de surface terrière de l'essence et du pourcentage du nombre de tiges de l'essence (Radford & Bennett, 2004). Cet indice appelé « Importance value » (IV) se définit comme suit pour l'essence i :

$$IV_{sp\ i} = \% Nha_{sp\ i} + \% Gha_{sp\ i}$$

(3) Composition de la strate herbacée

Les recouvrements des adventices les plus importantes telles que la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) (RecFA), les luzules (*Luzula sp.*) (RecLu), la houlque (*Holcus mollis*) (RecHo), les ronces (*Rubus sp.*) (RecRo), la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) (RecMyr) et les canches (*Deschampsia cespitosa*, *Deschampsia flexuosa*) (RecCa) sont estimés pour chaque placette dans le rayon de 9 m.

3.3.3. TOPOGRAPHIE

Pour chaque placette, la pente est estimée en degrés (Pente). L'exposition a été mesurée en degrés. De façon à disposer de variables continues quantifiant l'exposition dans ses deux dimensions, l'azimut est décomposé selon les deux axes N-S et E-W (Sieux, 1997). Une première transformation de l'azimut (α) fait correspondre la valeur 1 pour des expositions orientées au nord et la valeur 0 pour celles orientées au sud (ExpNS). La seconde transformation donne la valeur 1 aux expositions est et la valeur 0 aux expositions de type ouest (ExpEW).

$$\text{Code N-S} = 1 + \cos(\alpha) / 2$$

$$\text{Code E-W} = 1 + \sin(\alpha) / 2$$

4. Variables synthétiques

4.1. Richesse

Une typologie de la richesse est établie sur base de classes de surface terrière (GhaF) (Rosa, 1999 ; Vandamme, 1999 ; Lemaire, 2002) (Tableau 4.2).

Tableau 4.2 : Clef de la richesse : dénomination et code en fonction des classes de surface terrière totale du peuplement (z).

	Code	Dénomination
$z \leq 5 \text{ m}^2/\text{ha}$	0	Ouvert
$5 < z \leq 10 \text{ m}^2/\text{ha}$	1	Très clair
$10 < z \leq 15 \text{ m}^2/\text{ha}$	2	Clair
$15 < z \leq 20 \text{ m}^2/\text{ha}$	3	Moyen
$20 < z \leq 25 \text{ m}^2/\text{ha}$	4	Dense
$25 < z \leq 30 \text{ m}^2/\text{ha}$	5	Très dense
$z > 30 \text{ m}^2/\text{ha}$	6	Sombre

4.2. Composition

Les différentes classes de composition sont définies en fonction du rapport de la surface terrière des chênes (PghaCh) et du hêtre (PghaHe) à la surface terrière totale de la futaie (GhaF) (Tableau 4.3).

Tableau 4.3 : Clef des classes de composition : dénomination et code en fonction de la proportion de chêne en surface terrière (x) et de hêtre (y) (n : nombre de placettes).

Code	Dénomination	GhaCh / GhaF (x)	GhaHe / GhaF (y)	n
1	Hêtre pur	$x < 0,2$	$y > 0,8$	24
2	Hêtre-chêne mélangé, à hêtre prépondérant	$20 < x < 40$	$60 < y < 80$	17
3	Hêtre-chêne mélangé	$40 < x < 60$	$40 < y < 60$	29
4	Chêne-Hêtre mélangé, à chêne prépondérant	$60 < x < 80$	$20 < y < 40$	56
5	Chêne pur	$x > 0,8$	$y < 0,2$	96
6	Mélange avec du hêtre et du chêne	autres	autres	33

4.3. Classe de structure des peuplements à base de chêne et de hêtre

En langage forestier classique, la structure d'un peuplement est matérialisée par l'histogramme du nombre de tiges par catégorie de circonférences. Cet histogramme permet de déterminer si l'on est en présence d'un peuplement équié, jardiné ou à deux étages, si l'on est proche de l'exploitabilité et si le peuplement est vieilli, si l'on est en présence d'une station riche ou pauvre, et si l'on est en présence d'un peuplement où la concurrence est active ou non (Delvaux, 1966).

La structure verticale et horizontale d'un peuplement forestier ou d'un bouquet d'arbres est fonction de l'âge des arbres et de la nature de ceux-ci, ainsi que de la distribution des arbres selon la catégorie de diamètre des troncs. Les composantes verticales et horizontales de la structure sont intimement imbriquées dans la mesure où des variations dans la stratification verticale s'accompagnent d'une certaine hétérogénéité horizontale. La structure d'un peuplement est donc fonction de la variabilité du nombre de tiges par catégorie de grosseur. Mais cette variabilité peut être très différente selon l'échelle de perception. Elle sera différente selon que l'on se place à l'échelle d'un groupe d'arbres, d'un peuplement ou du paysage. On ne traitera de la structure verticale et horizontale à l'échelle du peuplement que sur base de la placette d'inventaire de 10 ares.

La structure verticale se mesure par la stratification au sein d'un peuplement forestier, à savoir l'arrangement de la végétation ligneuse et non ligneuse depuis le sol jusqu'au sommet de la canopée. L'étude de la stratification peut se faire en découpant l'espace vertical en strates de différentes hauteurs. On peut également définir des strates relatives à la canopée, au taillis, au sous-bois et à la végétation herbacée.

A chaque phase de l'évolution d'un cycle sylvicole correspond un type de hêtraies et de chênaies. Bary-Lenger & Nebout (1993) et Lemaire (2002) ont associé la distribution moyenne des tiges en pourcentage par catégorie de grosseur petits bois (40-89 cm), moyens bois (90-149 cm) et gros bois (+149 cm) pour les chênaies de Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. La clef de détermination qui en résulte définit les types de chênaies mais peut également être appliquée aux hêtraies. Cette clef typologique permet d'établir, en très peu de temps, la structure des peuplements et d'en déduire leur évolution naturelle probable. La clef typologique sur laquelle se base ce travail est celle de Lemaire (2002) et Rosa (1999) (Figure 4.5).



Planche Photos 4.1 : Illustration des classes de composition locale des peuplements forestiers. (1) Hêtre ; (2) Hêtre avec un peu de chêne ; (3) Mélange hêtre-chêne ; (4) Chêne ; (5) Mélange Chêne-Bouleau.

En fonction du pourcentage de chacune des catégories, on peut définir des structures régulières en petits bois, ou en moyens bois ou en gros bois, ou irrégulières, voire jardinées. Ces structures ne préjugent en rien des systèmes sylvicoles appliqués mais correspondent à une structure locale de la futaie du peuplement intra-parcellaire (Rosa, 1999). Cette mesure ne prend, par contre, pas en compte la présence et la taille de trouées potentielles. Les proportions des différentes classes de grosseur pour les différentes classes de structure sont illustrées à la Figure 4.6.

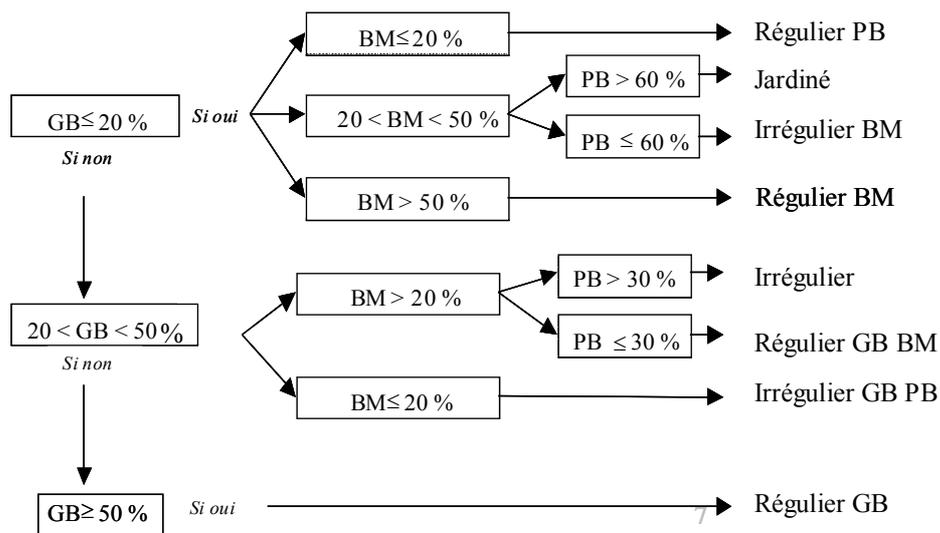


Figure 4.5 : Clef des classes théoriques des structures (modifiée d'après Rosa (1999) et Lemaire (2002)). PB : petits bois (de 40 à 89 cm de circonférence), BM : bois moyens (de 90 à 149 cm de circonférence), GB : gros bois (plus de 150 cm de circonférence).

Les appellations « régulier » et « irrégulier » sont purement descriptives de la structure. Le « régulier » indique qu'une classe de grosseur est prépondérante, « irrégulier » indique l'absence de classe de grosseur prépondérante. Les quatre classes de structure locale irrégulière se distinguent par l'éventuelle dominance de l'une ou l'autre catégorie de bois. A chaque classe de structure peut être associé un profil de stratification verticale (Figure 4.7).

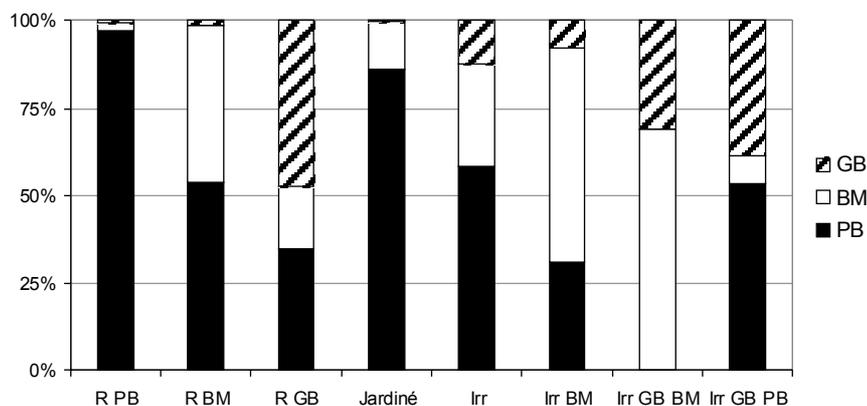


Figure 4.6 : Proportion des différentes classes de circonférence des bois pour les classes de structures définies (R PB : régulier petits bois ; R BM : régulier bois moyens ; R GB : régulier gros bois ; Jardiné ; Irr : irrégulier sans catégorie de bois dominante ; Irr BM : irrégulier à dominance de bois moyens ; Irr GB BM : irrégulier à dominance de gros bois et de bois moyens ; Irr GB PB : irrégulier à dominance de gros bois et de petits bois).

4.4. Indices de structure

Quatre indices de structure verticale ont été calculés :

- le nombre de strates (NS) ;
- l'indice de diversité de la stratification (IDS) ;
- l'indice de stratification verticale (ISV) ;
- la couverture totale de la végétation (CTV).

L'indice de diversité de la stratification (IDS), également appelé 'Foliage height diversity index' en anglais (ou FHD), correspond au calcul d'un indice de Shannon-Weaver pour le recouvrement de chacune des strates (Willson, 1974 ; Erdelen, 1984). L'indice de stratification verticale (ISV) correspond au nombre de strates multiplié par le recouvrement total du peuplement (du Bus de Warnaffe, 2002). La couverture totale de la végétation (CTV) est la somme du recouvrement de chacune des strates. Par convention, une strate est comptabilisée à partir du moment où elle a un recouvrement de plus de 10 %.

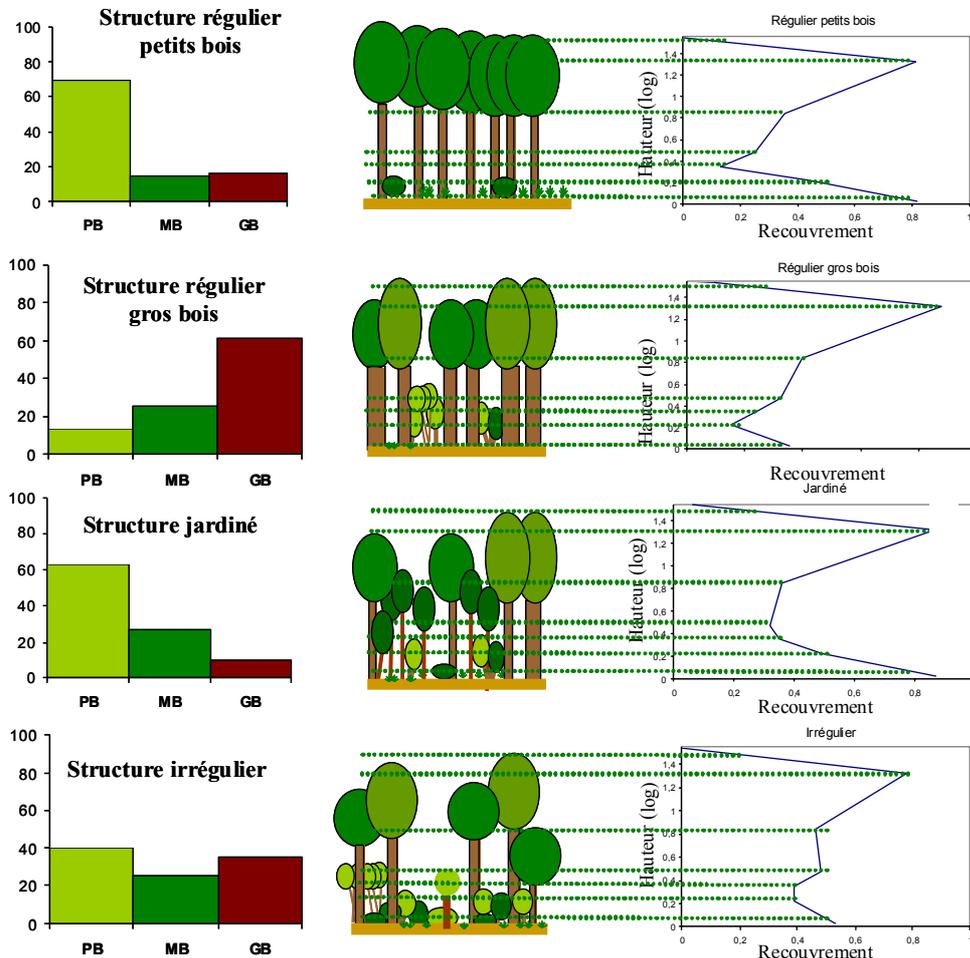


Figure 4.7 : Exemple de profils de stratification pour quatre structures locales de peuplement sur base des données de l'inventaire habitat. Les profils de stratification sont construits à partir du recouvrement de 7 strates (0-0,125 ; 0,125-0,5 ; 0,5-2 ; 2-4 ; 4-8 ; 8-32 ; +32 mètres). Les hauteurs sont représentées sur une échelle logarithmique.



Planche Photos 4.2 : Illustration des types de structure locale des peuplements forestiers. (1) Régulier petits bois ; (2) Régulier bois moyens ; (3) Irrégulier sans classe dominante ; (4) Irrégulier à dominance de bois moyens ; (5) Régulier gros bois ; (6) Irrégulier à dominance de gros bois et petits bois.

4.5. Faciès des peuplements forestiers

Les faciès représentent la combinaison des classes de structure et de composition, de manière simplifiée. Ce sont des peuplements de même physionomie qu'il s'agisse de l'essence dominante ou des catégories de dimensions des bois présentes. Les différents faciès sont : 'hêtre irrégulier', 'hêtre régulier gros bois', 'chêne régulier petits bois', 'chêne régulier bois moyens', 'chêne régulier gros bois', 'chêne irrégulier', 'chêne jardiné', 'mélange régulier gros bois', 'mélange irrégulier'. Les faciès de hêtre ou de mélange avec des bois de petites dimensions ne sont pas représentés au sein de notre échantillonnage. Les faciès 'hêtre' et 'chêne' regroupent les classes

de composition où ces essences sont majoritaires et le faciès 'mélange' reprend les classes avec co-dominance de chêne et de hêtre, ainsi que de mélange autre que chêne et hêtre. Les faciès en irrégulier reprennent toutes les classes 'irrégulier'. La représentativité des différentes classes de structure et des faciès est donnée au Tableau 4.4.

Tableau 4.4 : Nombre de placettes de l'inventaire habitat par classe de structure et par faciès de peuplement forestier.

Structure	n	Faciès	n
Régulier PB	20	Hêtre régulier bois moyens	2
Régulier BM	60	Hêtre régulier gros bois	25
Régulier GB	71	Hêtre irrégulier	14
Régulier GB, BM	22	Chêne régulier petits bois	16
Irrégulier BM	4	Chêne régulier bois moyens	50
Irrégulier GB, PB	29	Chêne régulier gros bois	45
Irrégulier	35	Chêne irrégulier	30
Jardiné	14	Chêne jardiné	11
		Mélange régulier petits bois	4
		Mélange régulier bois moyens	8
		Mélange régulier gros bois	23
		Mélange irrégulier	24
		Mélange jardiné	3

4.6. Typologie des peuplements

L'objectif est de définir a priori les types de peuplement présents dans l'échantillonnage et de constituer une variable qui caractérise les peuplements. A cette fin, une typologie des 255 placettes de l'inventaire « habitat » sur base de variables de composition et de structure est établie. La réponse des espèces à cette typologie peut ensuite être testée.

Le principe d'une méthode de groupement ou de classification est de rassembler les objets qui ont un degré de similarité suffisant. Les méthodes de classification se distinguent en fonction de leur caractère hiérarchique ou non-hiérarchique. La méthode suivie est celle de la classification hiérarchique ascendante.

Le principe de la classification hiérarchique ascendante est la construction d'une suite de partition en n classes, $n-1$ classes, $n-2$ classes, ... emboîtées les unes dans les autres, la partition en k classes étant obtenue en regroupant 2 classes de la partition en $k+1$ classes. Cela permet donc de construire $n-2$ partitions (la partition en n classes correspondant aux n individus et la partition en une classe, au regroupement de tous les individus en une classe). A chaque étape, les deux classes les plus proches sont recherchées et fusionnées, tout en minimisant la perte inévitable de variance inter-classe enregistrée à chaque fusion.

La liaison entre deux classes peut se calculer par différentes méthodes : méthode à liens simples, à liens complets, groupement médian, groupement centroïde et méthode de Ward. Cette dernière a été choisie. La distance entre observations utilisée est la distance euclidienne.

4.5.1. CONSTRUCTION DE LA TYPOLOGIE

Une analyse de classification hiérarchique agglomérative (CHA) sur base des 255 placettes (distance euclidienne, méthode de Ward) permet de distinguer 8 groupes avec une nette

séparation entre deux ensembles (Figure 4.8). Chacun de ces groupes peut être défini comme un type de peuplement distinct.

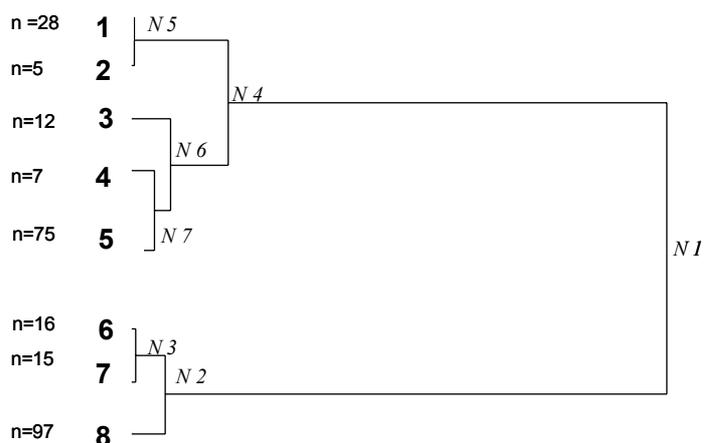


Figure 4.8 : Dendrogramme de dissimilarité des 8 groupes de la classification hiérarchique agglomérative (CHA) sur base des 255 stations (distance euclidienne, méthode de Ward). Les 7 nœuds de séparation des groupes sont indiqués (N1 à N7).

En résumé, la hiérarchisation des différents types de peuplements se fait donc sur base de la proportion de hêtre et de chêne, de gros bois (nœud 1), la proportion de chêne et leur circonférence au sein des hêtraies (nœuds 2 et 3), le recouvrement de taillis et du sous-bois pour les chênaies et les peuplements mélangés (nœud 4). Pour les types de peuplements à sous-bois de 0,5 à 4 m élevé, les placettes forment deux types de chênaies se différenciant suivant la diversité de ce sous-bois (nœud 5). Les peuplements à dominance de moyens bois ou de petits bois se différencient selon l'importance du taillis (nœud 6), au sein desquels la composition en chêne ou en bouleau intervient (nœud 7) (Figure 4.9 et Annexe 4.2).

Les types 1 et 2 correspondent à des futaies de chênes, les types 6 à 8 à des futaies de hêtre en mélange avec du chêne alors que les types de 3 à 5 correspondent à des taillis-sous-futaies. Ces derniers peuplements résultent donc d'une activité anthropique fort importante.

Les 8 types de peuplement peuvent donc être définis comme suit :

- Type 1 : 'Chênaie avec dominance de bois moyens, un sous-bois de coudrier, peu de taillis et recouvrement important de la futaie' ;
- Type 2 : 'Chênaie avec dominance de bois moyens avec un sous-bois très diversifié, pas de taillis et un recouvrement plus faible de la futaie' ;
- Type 3 : 'Chênaie à dominance de bois moyens et de taillis, sans sous-bois' ;
- Type 4 : 'Jeunes boulaies (petits bois) avec taillis' ;
- Type 5 : 'Chênaie à dominance de petits bois avec taillis important' ;
- Type 6 : 'Hêtraie à gros bois peu structurée avec des chênes de petites dimensions' ;
- Type 7 : 'Hêtraie à gros bois structurée avec quelques chênes de grosses dimensions' ;
- Type 8 : 'Hêtraie - chênaie à dominance de hêtre en peuplement irrégulier'.

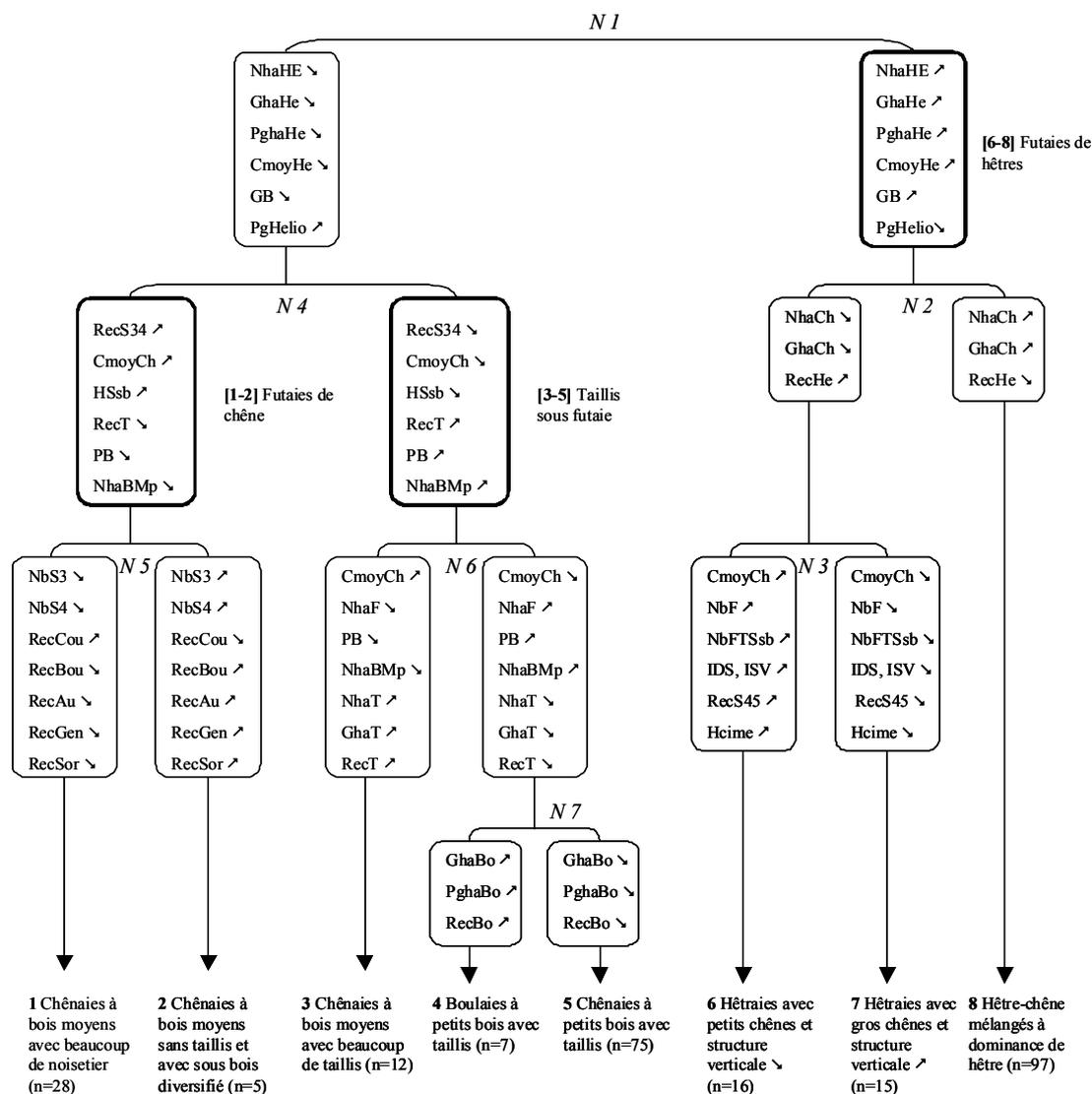


Figure 4.9 : Caractérisation des différents types de peuplement issus de l'analyse en classification hiérarchique. Toutes les variables reprises sont significatives à $p < 0,05$ pour les tests de Kruskal-Wallis entre nœuds. Les noms complets des variables peuvent être trouvés au § 3. Les nœuds de séparation des différents groupes sont illustrés (N1 à N7). Un descriptif plus détaillé de la classification se trouve en Annexe 4.2.

4.5.3. CONCORDANCE ENTRE LES STATIONS FORESTIÈRES ET LA TYPOLOGIE

Sur les 255 placettes, quatre stations forestières sont bien représentées : les hêtraies humide (30), hygrosciaphile (13), acidocline (97) et acidophile (104). Ces quatre stations représentent 96,4 % des placettes. Seules 9 placettes ne sont pas reprises dans ces quatre stations, soit, deux placettes en argile blanche, cinq en fond de vallée, une en hêtraie sèche et deux en chênaie acidophile. Dans l'analyse de la concordance entre les stations forestières et la typologie, seuls les résultats au niveau des quatre stations les mieux représentées sont analysés.

Les peuplements de faciès de taillis-sous-futaie (type 3, 4 et 5) et donc fort anthropisés sont constitués tant de hêtraies acidophiles (42%) que de hêtraies acidoclines (51%). Le type 1, faciès de futaie de chêne et/ou de bouleau, comporte 80 % des hêtraies acidoclines. Ces hêtraies du groupe du *Luzulo-Fagetum* variante à millet sont riches en noisetier. On peut facilement imaginer que les plus belles futaies de chênes issues de la conversion des taillis-sous-futaie de chênes se trouvent sur les sols les plus riches au sein du *Luzulo-Fagetum*. Le type 3 est composé de 50 % de hêtraies acidophiles, de 22 % de hêtraies acidoclines et de 24 % de hêtraies humides. Les hêtraies acidophiles y sont donc largement majoritaires (Tableau 4.5).

Les stations en hêtraie acidophile et en hêtraie humide dont les peuplements n'ont pas été transformés en taillis-sous-futaie de chêne de substitution sont plus favorables au hêtre qu'au chêne, la dynamique du hêtre étant plus importante sur ces stations.

Tableau 4.5 : Proportion (%) de placettes par grand type de peuplement (n=nombre).

	Futaies de chênes	Taillis-sous-futaie	Futaies de hêtre	Total
<i>Hêtraie humide</i>	0 (n=0)	3,2 (n=1)	96,8 (n=30)	100 (n=31)
<i>Hêtraie hygrosclaphile</i>	7,69 (n=1)	46 (n=6)	46,2 (n=6)	100 (n=13)
<i>Hêtraie acidocline</i>	25,8 (n=25)	46 (n=45)	27,8 (n=27)	100 (n=97)
<i>Hêtraie acidophile</i>	4,81 (n=5)	36 (n=37)	59,6 (n=62)	100 (n=104)
<i>Total</i>	13 (n=31)	37 (n=89)	50,4 (n=125)	100 (n=255)

"All models are false. Some are useful."

A. Smith et J. Bernardo

1. Introduction

La démarche de modélisation des habitats d'une espèce se base sur la définition de la niche écologique de cette espèce. Celle-ci peut être définie comme "un hypervolume dans un espace à n dimensions dans lequel l'espèce peut fournir une contribution positive à la génération suivante" (Hutchinson, 1957). Cet espace comprend non seulement des dimensions mesurables (physico-chimiques, spatiales, temporelles, ressources métabolisables), mais également des caractères internes à l'espèce : caractéristiques génétiques, modes de reproduction, etc. Chaque espèce a besoin de trouver dans son environnement des éléments et des conditions qui lui conviennent pour assurer sa pérennité. L'ensemble de ses besoins caractérise son tempérament écologique moyen.

La niche écologique représente la place, la fonction et la spécialisation d'une espèce à l'intérieur d'une communauté ; c'est la résultante de tous les facteurs agissant sur l'espèce. On distingue la *niche potentielle*, occupée par une espèce en absence de compétition interspécifique, et la *niche réalisée*, généralement d'amplitude plus faible, dans laquelle l'espèce est soumise à la compétition des autres.

Les facteurs discriminants sont ceux qui influencent significativement le développement et la croissance des organismes. En pratique, les facteurs discriminants sont les seuls retenus pour décrire le tempérament écologique. Les facteurs écologiques, tels le facteur hydrique ou le facteur énergétique, se rapportent chacun à un seul élément qui peut présenter différentes conditions de réalisation : qualité, quantité, intensité, périodicité. Toutes les conditions théoriquement réalisables ne se présentent pas toujours dans la nature, aussi doit-on tenir compte de la gamme des conditions effectivement réalisées sur le terrain. Quatre catégories de conditions sont reconnues en fonction de leur impact : conditions *létales* (incompatibles avec la survie de l'organisme), conditions *défavorables* (ralentissent ou perturbent l'organisme de telle sorte que le taux de reproduction est inférieur à 1), conditions *favorables* (permettent un développement complet de l'organisme et, en cas de persistance, assurent un taux de reproduction supérieur à 1), conditions *optimales* (l'organisme peut exprimer la totalité de son potentiel biotique, le taux de reproduction est très largement supérieur à 1) (Figure 5.1).

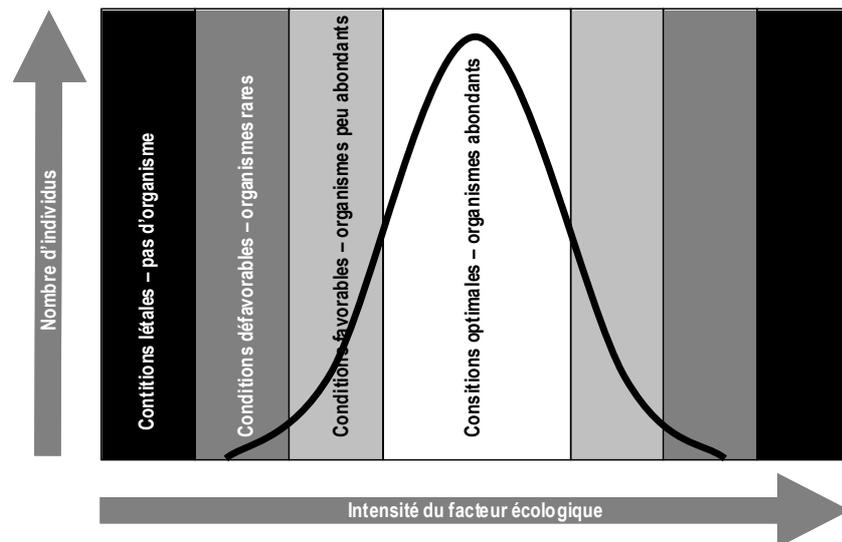


Figure 5.1 : Limites de tolérance d'une espèce en fonction de l'intensité d'un facteur écologique. En ordonnée, l'abondance de l'espèce ; en abscisse, le degré de réalisation du facteur écologique considéré.

Pour décrire le tempérament écologique d'une espèce, il est donc utile de tenir compte des conditions létales, défavorables, favorables, optimales, relatives aux facteurs discriminants, et des interactions possibles entre eux. Cette remarque conduit à reconnaître l'existence de quatre contextes écologiques :

1. le *contexte léthal* : une ou plusieurs conditions écologiques entraînent à plus ou moins long terme la mort des individus ;
2. le *contexte de survie* : certaines conditions écologiques sont défavorables, le maintien de l'espèce est possible temporairement, le rapport de la natalité à la mortalité est négatif ;
3. le *contexte de vie normale* : les conditions écologiques sont compatibles avec la vie, le taux de reproduction n'est pas maximal, certaines conditions restant limitantes ;
4. l'*optimum écologique* : tous les facteurs discriminants atteignent des valeurs optimales, la limite d'expansion relève des potentialités biologiques de l'espèce.

L'ensemble des contraintes que subit une espèce par rapport à son tempérament écologique marque les contours de l'habitat de l'espèce. Dans les biotopes-types de l'espèce, l'ensemble des conditions est proche de l'optimum écologique.

La modélisation en écologie repose sur l'évolution à un moment donné de l'état d'une population, d'un individu, d'une communauté en fonction de facteurs discriminants. Les facteurs pris en considération peuvent être d'un type ou de plusieurs types différents de ceux qui décrivent la niche écologique. C'est le cas de la modélisation de l'habitat à partir de facteurs discriminants de l'environnement physique de l'habitat d'une espèce ou d'une population ou d'une communauté.

Trois définitions différentes de la niche écologique peuvent être entendues :

1. la niche écologique est l'ensemble des besoins et des aptitudes autécologiques de l'espèce (la niche devient synonyme du tempérament écologique) ;
2. la niche écologique est la place qu'occupe une espèce ou une population dans une biocénose (la niche acquiert une dimension purement synécologique),
3. la niche est l'ensemble des biotopes où l'on rencontre l'espèce (la niche est alors synonyme d'habitat).

Les modélisations réalisées se basent sur la niche écologique des espèces au sens où elle est synonyme d'habitat. Dans le cas des modélisations qui portent sur plusieurs espèces, la niche écologique modélisée acquiert une dimension synécologique.

Les modélisations mises en place ont pour objectif de définir les facteurs discriminants (encore appelés facteurs de l'habitat) de l'habitat physique dans des conditions d'optimum écologique. Bien que cet optimum ne soit pas vérifié, il est supposé. C'est une hypothèse de départ. Les populations de pics mar, pics épeichettes, et pouillots siffleurs sur les sites étudiés ne sont ni en déclin ni en régression.

Ce chapitre a pour objectif de définir la méthode et les critères de jugement pour l'étude de la sélection de l'habitat (§2) et pour les modélisations (§3). Les critères de sélection et la méthodologie statistique sont définis ici de manière générale, quelle que soit l'espèce étudiée.

2. Sélection de l'habitat à l'échelle locale pour les trois espèces cibles

Le *premier objectif* est la recherche de sélections éventuelles de variables, définies a priori, et qui caractérisent la composition et la structure des chênaies et hêtraies ardennaises. Il s'agit de comparer l'utilisation relative de chaque type d'habitat par rapport à sa disponibilité. Lorsqu'un habitat est utilisé de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité, l'utilisation est dite sélective (Johnson, 1980). Cette considération se fonde sur le postulat qu'une espèce utilise un habitat en fonction des ressources (nourriture, abris, sites de nid, ...) qu'elle y trouve. Bien que les termes « sélection » et « préférence » soient régulièrement utilisés comme synonymes, Johnson (1980) définit le premier comme étant le processus par lequel l'animal choisit une ressource et le deuxième comme la probabilité qu'une ressource soit choisie si elle est offerte simultanément à d'autres et en quantité équivalente. Une étude de la sélection implique donc des conditions naturelles et une quantification des ressources disponibles tandis qu'une analyse de préférence se déroule toujours sous des conditions expérimentales contrôlées.

Le *second objectif* est de comparer les différentes caractéristiques de l'habitat (voir Chapitre 4) selon la présence ou l'absence des espèces cibles.

2.1. Analyse de la sélection de l'habitat par les indicateurs de structure et de composition

Afin de déterminer la sélection par l'espèce de l'un ou l'autre indicateur de structure ou de composition, les habitats disponibles sont comparés aux habitats utilisés. Une manière adéquate d'étudier la sélection d'un type d'habitat par une espèce est de comparer l'importance de son utilisation par rapport à sa disponibilité. Pour ce faire, de nombreux auteurs utilisent le test d'indépendance de χ^2 (Neu *et al.*, 1974; Arlettaz, 1995; Litvaitis *et al.*, 1996). Afin de réaliser ce test, la proportion de chaque type d'habitat disponible dans la zone étudiée (P_o) est comparée à la proportion de chaque type d'habitat utilisé, pondéré par la fréquence d'utilisation (P_i). Il s'agit de tester l'hypothèse suivante : l'espèce utilise chaque catégorie d'habitat proportionnellement à sa disponibilité dans la zone étudiée (Neu *et al.*, 1974).

Si l'hypothèse est rejetée par le test, on peut conclure que l'espèce n'utilise pas les catégories d'habitats de façon proportionnelle à leur disponibilité. Il est dès lors utile de détecter quels sont les types d'habitats privilégiés ou évités. Pour chacun des habitats, on construit un intervalle de confiance de Bonferroni autour de la proportion de chaque habitat utilisé. Neu *et al.* (1974) proposent la construction d'intervalles de confiance de la forme suivante :

$$P - z(1 - \alpha/2) \left(Pi(1 - Pi)/n \right)^{0.5} \leq Pi \leq Pi + z \left((1 - \alpha/2) \left(Pi(1 - Pi)/n \right)^{0.5} \right)$$

P_i est la proportion de l'habitat utilisé pour chaque type d'habitat i et n la surface totale utilisée de l'habitat i . Z est la statistique qui correspond à une approximation normale d'une variable qui suit une distribution binomiale.

Cet intervalle est comparé à la proportion des habitats disponibles pour chaque habitat. Si l'intervalle de confiance comprend cette valeur, le résultat est non significatif. Si la proportion d'habitats disponibles est supérieure à l'intervalle de Bonferroni, la sélection est négative et si elle est inférieure, la sélection est positive.

2.2. Comparaison des données de présence et absence

Les variables biologiques, en particulier les données binaires de présence et d'absence, et les variables descriptives de l'habitat respectent rarement les conditions d'application des tests statistiques classiques. L'utilisation de tests statistiques non paramétriques s'avère donc indispensable. Ces méthodes, dites de « distribution free » en anglais, n'exigent pas la normalité des variables, ni l'égalité des variances.

Le test de Kruskal-Wallis (H) teste l'égalité des médianes ; il offre une alternative non paramétrique à l'analyse de la variance à un facteur contrôlé. Les observations doivent être mesurées sur une échelle numérique ou ordinale. Les échantillons peuvent contenir des observations en nombres différents. Le test de Kruskal-Wallis peut être perçu comme une généralisation du test de Wilcoxon-Mann-Witney à plus de deux échantillons. La statistique du test de Kruskal-Wallis est construite à partir des moyennes des rangs des observations dans les différents échantillons. Le test de Newman et Keuls est utilisé pour la comparaison multiple de moyennes entre classes d'habitat. Ces analyses ont été réalisées grâce au logiciel Minitab version 12.2 (Minitab Inc.).

3. Modélisation de l'habitat

3.1. Bases théoriques des modélisations

3.1.1. CONCEPTS ET CONTRAINTES DES MODÈLES

La connaissance de la présence ou de l'absence d'espèces animales et leur distribution, que ce soit au niveau du paysage ou d'un massif forestier, sont importantes pour les décisions de gestion des habitats et de la faune. Cependant les inventaires et le suivi de la faune sont onéreux, demandent beaucoup de temps et sont difficiles à mener sur une grande superficie. De ce fait, les modèles de relations entre l'espèce et son habitat ont été fréquemment utilisés en gestion de la faune et des habitats depuis les années septante. Les modèles d'habitat ont été développés pour prédire la présence, la distribution géographique ou la taille des populations des espèces de la faune et de la flore par association des caractéristiques des espèces à celles de leur environnement (Morrison *et al.*, 1992). La variété de types de modèles d'habitat reflète la diversité des objectifs pour lesquels ces modèles sont développés. Quelle que soit la démarche adoptée, l'espèce étudiée ou le milieu considéré, le modèle d'habitat établit une relation entre une ou plusieurs variables indépendantes (les variables habitat) et une variable dépendante (la réponse de l'espèce).

Etant donné d'une part l'importance des changements survenus dans l'habitat de plusieurs espèces d'oiseaux et d'autre part, la réponse étroite existant entre les populations d'oiseaux et les composantes structurales de la végétation (Cody, 1985), plusieurs modèles ont vu le jour afin de

prédire la réponse d'une espèce envers d'éventuels changements pouvant survenir dans l'habitat (Savignac *et al.*, 1995). Les modèles les plus anciens sont les modèles d'« habitat suitability index » (Schamberger & O'Neil, 1996) et d'« habitat capability model » (ou HEC) (Hurley *et al.*, 1980), ainsi que les modèles d'indice de qualité de l'habitat (ou IQH) (Lafleur & Blanchette, 1993). Ces modèles se basent sur des relations simples entre la variable prédite et les variables explicatives. Les modèles plus récents se basent entre autres sur des analyses multivariées de type régression, des analyses discriminantes (Manel *et al.*, 1999), et sur des arbres de décisions ou « classification tree » (CART) (Edwards *et al.*, 1996).

Ces modèles sont généralement utilisés dans le but de déterminer la qualité d'un habitat à une échelle donnée, pour certaines espèces. Les variables sélectionnées sont :

- celles auxquelles les espèces sont susceptibles de répondre ;
- celles qui peuvent être mesurées ou estimées rapidement ;
- celles dont les valeurs peuvent être prédites dans le futur.

D'après Schamberger & O'Neil (1986), une modélisation de l'habitat forestier d'une espèce doit répondre aux exigences suivantes :

- fournir des prédictions suffisamment précises ;
- être composée de peu de paramètres ;
- comporter des variables aisément mesurables par les gestionnaires forestiers et compatibles avec les inventaires forestiers ;
- être basée sur des variables réputées importantes pour l'espèce ;
- être applicable pour une large gamme de milieux de répartition de l'espèce.

Lauga *et al.* (1996) ont examiné les raisons générales pour lesquelles un modèle d'habitat peut ne pas répondre aux attentes :

- La variable d'habitat est seulement corrélée au paramètre étudié de l'espèce, elle n'a pas, directement, de valeur causale.
- Les espèces migratrices sont sous l'influence de plusieurs milieux. L'étude de l'un d'entre eux seulement, par exemple l'aire de nidification printanière, ignore les effets possibles de l'autre sur la démographie de l'espèce.
- L'influence des variations climatiques est en général ignorée dans les modèles d'habitat.
- La répartition spatiale des espèces en taches ou en mosaïques peut entraîner de grandes variations locales d'abondance. Ces situations sont difficiles à échantillonner correctement.
- Les facteurs contrôlant la démographie d'une espèce peuvent varier sur la zone étudiée, surtout lorsqu'elle est étendue. En outre, les interactions entre facteurs limitants peuvent avoir une grande influence sur la réponse que l'on modélise.
- Les phénomènes à caractère stochastique (génétiques, démographiques, climatiques ou environnementaux au sens large) ne sont pas pris en compte dans les modèles d'habitat.

3.1.2. LE MODÈLE COMME INSTRUMENT SCIENTIFIQUE ET COMME OUTIL DE GESTION

De manière générale, un modèle est une abstraction qui simplifie le système ou le phénomène réel étudié en ignorant de nombreuses caractéristiques, pour se focaliser sur les aspects qui intéressent le modélisateur et qui définissent la problématique du modèle (Lundström, 2002). Il peut être plus ou moins complexe et donc reproduire plus ou moins fidèlement la réalité. Mais le but est moins souvent de reproduire exactement le système réel que de comprendre l'influence d'un ou plusieurs facteurs sur ce système.

La modélisation, comme instrument scientifique, permet de répondre à des objectifs tels que :

- surveiller des systèmes complexes ;

- révéler les propriétés des systèmes écologiques ;
- mettre en évidence des carences dans nos connaissances et donc définir des priorités dans la recherche ;
- tester des hypothèses scientifiques.

Une fois que les processus élémentaires ou complexes régissant un écosystème ont été suffisamment étudiés et compris pour être reproduits à l'aide d'un modèle et que celui-ci a été validé sur plusieurs sites, il peut être utilisé comme outil de gestion raisonnée de notre environnement (Lundström, 2002). Le modèle fournit alors aux décideurs et gestionnaires du territoire un outil de réflexion et d'argumentation, basé sur des observations et des outils scientifiques. Le gestionnaire peut dès lors évaluer l'impact d'une décision en construisant des scénarii jouant sur les variables d'entrée du modèle, ce qui ne peut se concevoir sans recours aux moyens informatiques vu le nombre élevé de données traitées en regard de la complexité des écosystèmes.

La nécessaire prise en compte de la conservation de la nature dans les aménagements multifonctionnels des forêts repose donc de plus en plus sur des modèles qui prédisent les conséquences de scénarii d'aménagement alternatifs sur la distribution et l'abondance d'espèces indicatrices (Vernier, 2002). Une fois développés et validés, ces modèles permettent d'évaluer les conséquences de nombreuses modalités de gestion forestière à différentes échelles de temps et d'espace (Hansen *et al.*, 1993).

3.1.3. LES DONNEES A PREDIRE

Les modèles espèce-habitat dépendent d'un certain nombre d'hypothèses de base. L'intérêt des modèles d'habitat est largement lié au postulat selon lequel il y a une relation forte et prédictible entre l'occurrence d'espèces et les variables de l'habitat. Cependant, l'habitat n'est pas le seul facteur qui détermine la distribution des espèces. Les interactions inter-spécifiques notamment, comme la prédation et la compétition, ont un rôle significatif sur la distribution et l'abondance de certaines espèces.

Idéalement, la définition d'un modèle d'habitat imposerait donc de connaître pour chaque espèce étudiée (Lauga *et al.* 1996) :

- les besoins en ressources ;
- les réponses démographiques aux modifications de ces ressources ;
- les effets induits par les successions naturelles dans l'habitat de l'espèce ;
- les effets d'interaction entre ces ressources et d'autres facteurs externes (prédation, parasites, climat, ...).

Ce cadre n'a de valeur qu'au plan théorique : il est bien trop vaste que pour être complètement maîtrisé. Opérationnellement, le problème à résoudre est celui de l'identification et de la modélisation des besoins et des réponses des espèces à certains facteurs clés de leur habitat. Les modèles d'habitat sont donc basés sur des concepts écologiques comme celui de la niche et de la capacité d'accueil en faisant l'hypothèse d'un équilibre entre les espèces et leurs occurrences dans l'habitat (Schamberger & O'Neil, 1986). Ce qui revient aussi à faire l'hypothèse que des variables de l'habitat peuvent expliquer les processus et la variabilité des occurrences ou abondances d'espèces. Dès que l'habitat est occupé, on considère qu'il est de qualité. La probabilité de présence donne donc une idée de la qualité de l'habitat alors qu'en fait un habitat occupé peut ne pas être bon (Van Horne, 1983; Tyre *et al.*, 2001). Dans des régions, où l'espèce a une dynamique de population de type source-puits, l'espèce est présente tant dans les bons sites ou habitats sources (où le taux de natalité est plus élevé que le taux de mortalité) que dans les habitats puits (où le taux de natalité est inférieure au taux de mortalité). Les facteurs

démographiques comme la fécondité, le taux de survie et la dispersion locale sont autant de limites à la prédiction d'occurrence comme fonction de la qualité des habitats (Tyre *et al.*, 2001).

Les mesures de gestion en faveur d'espèces menacées ou en voie de disparition sont la plupart du temps basées sur des estimations de densité. Il existe bien une relation positive entre la qualité des habitats et les densités mais ces dernières ne suffisent pas. L'analyse du succès reproducteur et des autres paramètres démographiques (taux de mortalité et survie, taux d'immigration et d'émigration) sont de bien meilleurs estimateurs de la qualité des habitats (Van Horne, 1983). Cependant, la mise en place d'une étude portant sur l'analyse du succès reproducteur est particulièrement coûteuse en terme de moyens humains. En outre, la faible quantité de données en limite souvent l'extrapolation à une région. La majorité des modèles existants dans la littérature se basent sur des données d'abondance, de présence/absence, voire uniquement de présence des espèces étudiées. Schamberger & O'Neil (1986) ont montré qu'il est délicat de travailler sur des données d'abondance. De fait, le niveau de population ne reflète pas nécessairement la qualité de l'habitat, mais bien d'autres facteurs comme les interactions sociales et la compétition interspécifique. L'abondance est également variable selon les échelles de perception et les méthodes de mesure. Elle est en outre difficile à mesurer précisément. Il est parfois plus opportun de travailler sur des données de présence-absence, pour autant que l'on soit sûr des données d'absence.

Les observations d'espèces à la base des modèles ne sont pas sans erreur. Si l'espèce est difficile à détecter, si les populations sont trop petites, ou si la méthodologie de recensement utilisée est insuffisante ou inappropriée, l'espèce peut ne pas être détectée par l'observateur alors qu'elle est présente. Ne pas détecter une espèce alors qu'elle est présente génère de fausses absences qui nuiront évidemment à la qualité de prédiction des modélisations subséquentes.

3.1.4. LA MODÉLISATION STATIQUE ET LA MODÉLISATION DYNAMIQUE

La modélisation statique cherche, au travers de relations statistiques, à prédire la distribution géographique d'entités écologiques à partir de la distribution connue des variables environnementales (Guisan, 1996). Elle se base sur un équilibre présumé de l'espèce ou d'une communauté d'espèces dans son contexte environnemental (postulat de pseudo-équilibre). Elle intègre la dimension spatiale, mais néglige la dimension temporelle.

A l'opposé, les modèles dynamiques reposent généralement sur des approches de dynamique des populations. Ces modèles sont fort complexes à mettre en œuvre et exigent le suivi temporel d'une espèce à la fois. Bien que l'équilibre présumé de l'espèce ne soit pas un concept réaliste en écologie animale, il est nécessaire de l'accepter dans la perspective de la modélisation.

3.1.5. LES DIFFÉRENTS NIVEAUX ÉCOLOGIQUES ET SPATIAUX DE LA MODÉLISATION

Chaque espèce peut être considérée individuellement dans un modèle prédictif de distribution (analyse autécologique) ou toutes les espèces peuvent être étudiées ensemble (analyse synécologique) afin de déterminer les exigences écologiques de la communauté. L'approche communautaire permet la gestion et la conservation des milieux. L'approche spécifique, en revanche, permet une meilleure gestion d'espèces rares et protégées ou à exigences étroites. Les approches spécifique et communautaire doivent donc être de préférence considérées de manière complémentaire plutôt qu'exclusive.

Le choix de l'échelle d'espace et de temps de la modélisation est primordial. Trouver la bonne échelle pour rendre compte de la structure de l'écosystème à travers les descripteurs choisis constitue une des difficultés majeures lors de la mise en place de pareille étude. Cela ne signifie pas pour autant qu'il existe une seule échelle correcte d'observation (Levin, 1992). La qualité de cette dernière ne peut être estimée qu'à partir de la question posée.

3.1.6. LES DIFFÉRENTS TYPES DE MODÈLES EXISTANTS

Beaucoup de méthodes existent pour la construction de modèles d'habitats potentiels. Quatre méthodes peuvent traduire des réponses environnementales linéaires : l'analyse discriminante, l'arbre de classification, la régression logistique, et l'analyse factorielle de la niche écologique. Deux autres méthodes tiennent compte d'interactions plus complexes. Il s'agit du réseau neuronal artificiel et du modèle linéaire généralisé.

La régression logistique est un cas particulier du modèle linéaire généralisé. Toutes les méthodes citées ci-dessus font appel à des données de présence et d'absence pour lesquelles elles comparent les valeurs des variables écogéographiques, excepté pour la méthode de l'analyse factorielle de la niche écologique (ou ENFA) qui se base uniquement sur des données de présence.

(1) L'analyse discriminante

L'analyse discriminante étudie des données provenant de groupes connus a priori. Elle vise deux buts principaux. Le premier est la description et tend à répondre à la question : parmi les groupes connus, quelles sont les principales différences que l'on peut déterminer à l'aide des variables mesurées ? Le deuxième est le classement et tend à répondre à la question : peut-on déterminer le groupe d'appartenance d'une nouvelle observation uniquement à partir des variables mesurées ?

(2) Les arbres de classification ou de régression (CART)

Deux types d'arbres sont communément utilisés : classification ou régression. L'utilisation d'une variable à expliquer qualitative justifie l'utilisation d'un modèle de type classification alors que l'utilisation d'une variable à expliquer quantitative débouche sur l'utilisation d'un modèle de type régressif.

Le principe des arbres de régression est de déterminer, par segmentation récursive dans l'espace, des variables descriptives des régions où la valeur de la variable à expliquer est homogène (variance faible). La construction d'un arbre de régression se base sur le processus de classification avec un critère de sélection basé sur la variance résiduelle de la variable à expliquer dans les segments descendants (qui doit être plus faible que dans le nœud précédent).

Les arbres de décision constituent souvent la base des systèmes experts et font partie de la grande famille de ce qu'on appelle communément les outils d'aide à la décision (Edwards *et al.*, 1996; Dettmers *et al.*, 2002). Les techniques de construction automatique d'arbres, sans contrôle externe, donnent presque toujours des ajustements de modèles parfaits (puisque l'arbre est construit de manière à ce que chaque observation soit prédictible). Cependant leur application à de nouvelles observations est parfois loin d'être satisfaisante (Guisan, 1996). Il faut donc souvent imposer des contraintes lors de la construction de l'arbre (d'où le rôle du spécialiste dans le domaine), pour conserver les grandes tendances de la variation (les premières ramifications sont les plus importantes, et ainsi de suite), par exemple, en limitant le nombre de nœuds de l'arbre à un maximum fixé. En effet, un arbre qui se terminerait par autant de nœuds finaux qu'il y aurait d'observations pour le construire n'expliquerait rien du tout.

(3) Le modèle linéaire généralisé (GLM)

Les modèles linéaires généralisés ont déjà été utilisés avec succès dans de nombreuses études écologiques récentes (e.a. Austin *et al.*, 1996; Gumpertz *et al.*, 1997; Guisan *et al.*, 1998; Austin, 2002; Guisan *et al.*, 2002). Ils sont une extension des modèles linéaires classiques et permettent par exemple de traiter des courbes de réponse non gaussiennes et des transformations linéaires de variables. Leur originalité réside dans le fait qu'ils considèrent une transformation de la variable à expliquer - de distribution connue mais non nécessairement gaussienne - plutôt que des

variables explicatives (ce qui peut évidemment aussi être le cas). Dans un modèle linéaire généralisé, il est postulé que les variables explicatives ne peuvent influencer la distribution de la variable à expliquer qu'à travers une seule fonction linéaire appelée le prédicteur linéaire. La moyenne de la variable à expliquer est ainsi une fonction inversible du prédicteur linéaire et sa fonction inverse est appelée la fonction de lien. Une régression multiple est effectuée entre le prédicteur linéaire et la partie explicative de l'équation. Les différents coefficients de régression sont estimés, par exemple, par la technique du maximum de vraisemblance. La probabilité de présence d'une espèce, en réponse aux différentes variables environnementales, est ainsi directement exprimée comme une fonction du prédicteur linéaire. Des modèles plus complexes, pouvant inclure des termes polynomiaux et des termes d'interactions, peuvent également être considérés de la même manière. Des exemples courants de familles de distribution considérées dans les modèles linéaires généralisés sont les distributions gaussienne, binomiale, de Poisson, gamma et inverse-gaussienne, et les fonctions de lien le plus souvent associées sont respectivement les liens identité, logistique, logarithme, racine carrée et inverse (Guisan, 1996).

(4) Le modèle logistique

La régression logistique est un outil statistique pour l'analyse des données binaires, comme la présence et l'absence d'espèce. Le modèle logistique fait partie de la famille des modèles linéaires généralisés et met en relation, par une combinaison linéaire, les variables environnementales à la variable à prédire au moyen d'une fonction de lien logistique (McCullagh & Nelder, 1989; Guisan & Zimmermann, 2000). Les régressions logistiques ont été utilisées pour modéliser la probabilité d'occurrence de nombreuses espèces, comme notamment : les pics (Tobalske & Tobalske, 1999 ; Miranda & Pasinelli, 2001; Tobalske, 2002), les chouettes (Van Nieuwenhuyse & Bekaert, 2001 ; Herter *et al.*, 2002), les plantes alpines (Zimmermann & Kienast, 1999 ; Aspinall, 2002), les mammifères (Conner & Leopold, 1998 ; Odom *et al.*, 2001 ; Fecske *et al.*, 2002), les insectes (Manel & Debouzie, 1997 ; Manel *et al.*, 2000; Bonn & Schroder, 2001) et l'herpétofaune (Block *et al.*, 1998).

(5) Le réseau neuronal artificiel

Un réseau de neurones ('Artificial Neural Network') est un modèle de calcul utilisé en intelligence artificielle, et dont la conception est fortement inspirée de nos connaissances sur le cerveau humain (ou animal) (Manel *et al.*, 1999). Les réseaux neuronaux sont des méthodes d'analyse des données et des algorithmes basés sur les systèmes nerveux. Un réseau neuronal artificiel se compose d'un nombre considérable de processeurs simples liés par des valeurs pondérées. Chaque unité reçoit des entrées de plusieurs autres unités et génère une sortie.

La puissance d'un réseau neuronal provient de la combinaison de nombreuses unités dans un réseau. Un réseau neuronal est non linéaire par définition. Il constitue une méthode très puissante d'analyse des données réelles qui rend possible la modélisation de dépendances extrêmement compliquées. Une fois qu'un réseau neuronal a analysé un ensemble de données, il est capable de faire les prévisions, la reconnaissance des modèles et la catégorisation basées sur des dépendances masquées. Cette méthode est actuellement en pleine expansion et à l'essai dans de nombreux domaines.

(6) La méthode d'analyse factorielle de la niche écologique (ENFA)

Si les données de présence et absence sont bien adaptées à la modélisation des habitats favorables à différentes espèces végétales, elles peuvent poser problème pour les analyses concernant le règne animal (Helfer & Métral, 2000). En effet, les données d'absence récoltées à grande échelle, comme c'est le cas lors d'atlas et d'inventaires nationaux, ne sont pas fiables pour les animaux car le fait qu'on ne les observe pas ne signifie pas qu'ils soient absents, puisqu'ils ont la capacité de se déplacer et de se dissimuler facilement. Dans le cas de ces études où l'absence des espèces n'est pas prouvée, on peut juste affirmer que l'espèce n'est pas observée. De plus la présence d'espèces animales ou végétales en phase de dispersion, et qui n'ont pas encore colonisé tous les habitats favorables, peut induire un grand risque de fausses absences.

La méthode d'analyse factorielle de la niche écologique (Hirzel *et al.*, 2002; Hirzel & Arlettaz, 2003) se base uniquement sur les données de présence de l'espèce et semble, en ce sens, être une méthode fiable pour l'étude des organismes animaux à grande échelle. Le risque de fausses absences est évité.

La distribution des variables de l'habitat pour les points de présence est comparée à celle de l'ensemble des points de la zone étudiée. Cette comparaison se fait par l'intermédiaire d'un facteur de marginalité, qui indique si l'espèce occupe des milieux qui sont en marge de l'ensemble de la zone étudiée, et par d'autres facteurs limitants, appelés facteurs de restriction, qui permettent de voir si l'animal en question est plutôt spécialiste ou généraliste quant à ces variables. Les observations et les points de la carte sont reportés sur les axes formés par ces facteurs. On obtient ainsi, dans l'espace défini par ces nouvelles variables, un nuage de points pour les présences et un autre nuage pour tous les quadrats de la carte. Avec une telle représentation (espace en n dimensions), les points de la carte appartenant à la zone des observations seront favorables à l'espèce et une valeur élevée leur sera attribuée sur la carte de domaine potentiel, les autres points auront une valeur d'autant plus élevée que le point sera proche de la zone des points d'observation dans l'espace des variables éco-géographiques.

Néanmoins, les bases de données contenant uniquement des données de présence sont plus difficiles à modéliser statistiquement et présentent certains désavantages. Du fait de la nature généralement opportuniste ou fortuite d'observations, il y a un biais non mesurable dans l'échantillonnage. Tous les habitats disponibles ne sont pas échantillonnés avec le même effort de prospection : certains habitats sont plus difficilement échantillonnés ou certains sont au contraire recherchés par l'observateur. La probabilité qu'une localité soit échantillonnée est corrélée avec les facteurs environnementaux (Zaniewski *et al.*, 2002). La performance des modèles fondés sur des données de présence seule est moins bonne que celle pour les modèles construits sur des données de présence et d'absence (Williams, 2003). Toutefois les modèles construits exclusivement sur les données de présence sont robustes. Et bien souvent seules les données de ce type sont disponibles du fait de la difficulté de mener des recensements de type présence-absence sur de grandes étendues.

Cette méthode est particulièrement intéressante lorsque l'on travaille à l'échelle d'une région ou d'un pays et lorsque des données fiables sur les points d'absence des espèces étudiées font défaut. A partir du moment où l'on possède des points d'absence fiables, il est plus pertinent de travailler sur la comparaison des points de présence et d'absence.

3.1.7. LA CONSTRUCTION D'UN MODELE

Les différentes étapes de la construction d'un modèle de distribution d'une espèce sont :

- la formulation du modèle conceptuel du système étudié ;
- le choix, la formulation et la calibration du modèle statistique à utiliser ;
- l'évaluation des prédictions ;
- la discussion des qualifications du modèle (domaine d'applicabilité, fiabilité) (Guisan, 1996 ; Rykiel, 1996; Guisan & Zimmermann, 2000) (Figure 5.2).

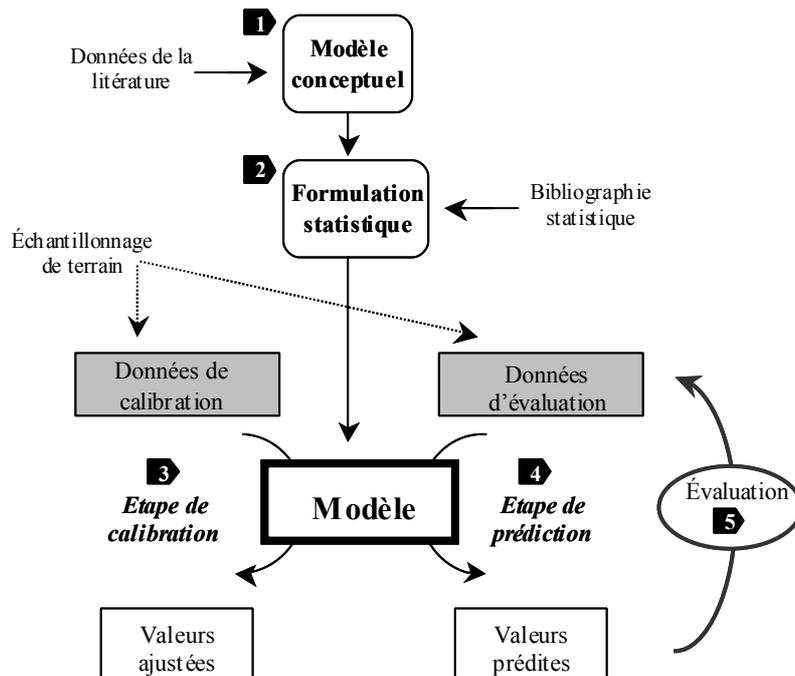


Figure 5.2 : Représentation schématique des différentes étapes du processus de construction d'un modèle quand deux jeux de données sont utilisés pour la calibration et pour l'évaluation du modèle (Guisan, 1996; Guisan & Zimmermann, 2000).

(1) Formulation du modèle conceptuel

La formulation du modèle conceptuel permet l'identification des variables qui devront idéalement être incluses dans le modèle pour atteindre les objectifs visés.

La formulation du modèle conceptuel et le type de modélisation qui en découle dépendent de l'objet auquel on s'intéresse : la niche théorique ou la niche réalisée d'une espèce. Dans le premier cas, cela revient à prédire la distribution d'une espèce sur base expérimentale en excluant par exemple toute compétition interspécifique. Le second cas prend comme point de départ les distributions observées des espèces et cherche à les mettre en relation avec les variables environnementales en chaque site. C'est une approche plus empirique que la précédente, mais qui présente l'avantage de tenir compte implicitement de la compétition et des interactions biotiques. Par contre, l'inconvénient majeur est de rester limité à des prédictions dans des conditions environnementales données (Guisan & Zimmermann, 2000). La formulation d'un modèle conceptuel nécessite donc des simplifications qui doivent être clairement explicitées dans des postulats de départ afin de permettre la discussion finale des prédictions du modèle sur une base valide.

(2) Formulation du modèle statistique

Cette étape comprend le choix d'un modèle statistique adéquat pour le type de variable expliquée, et le choix d'une méthode efficace d'estimation des paramètres du modèle.

La formulation du modèle statistique est intimement liée à son pouvoir prédictif. Bien qu'une formulation correcte du modèle à utiliser puisse faillir dans la prédiction des données en raison de la mauvaise qualité des données elles-mêmes, d'une stratégie d'échantillonnage inadéquate ou d'une résolution spatiale insuffisante, la qualité des prédictions à partir d'un même jeu de données peut être améliorée par le choix de l'algorithme le plus adéquat (Guisan, 1996).

Les trois étapes clés de la modélisation sont la sélection des variables explicatives, l'ajustement du modèle aux données à partir des variables retenues et la validation du modèle. Ces différentes étapes peuvent se réaliser sur les mêmes données. Ce sera le cas en présence d'un jeu de données peu fourni. Cependant, ce sont les mêmes individus qui servent à établir le modèle et à le valider. La qualité de ce dernier est artificiellement bonne et les auteurs parlent de biais optimiste (Duyme, 2001). Idéalement, les étapes d'ajustement et de validation doivent être réalisées sur des échantillons distincts.

(3) Calibration du modèle

Cette étape consiste en l'application du modèle mathématique, précédemment formulé, au jeu de données pour lequel il a été sélectionné. Rykiel (1996) définit le terme calibration comme l'estimation et l'ajustement des paramètres et des constantes du modèle de manière à améliorer l'adéquation entre les résultats du modèle et les données observées. Celle-ci comprend donc notamment la sélection des variables explicatives. La difficulté majeure est bien plus de savoir quelles variables explicatives doivent être retenues dans le modèle - parfois parmi un très grand nombre - que l'estimation de leur coefficient une fois celles-ci retenues.

(4) Prédications du modèle

Une fois que la réponse écologique multiple de l'espèce ou de la communauté est dérivée à partir des techniques décrites précédemment, sa distribution potentielle dans un site d'étude différent peut être calculée sur la base de caractéristiques environnementales connues. Modéliser la distribution d'espèces ou de communautés équivaut à modéliser leur habitat potentiel. Il est, par conséquent, plus rigoureux de parler de distribution de l'habitat potentiel (Guisan, 1996).

(5) Validation du modèle

Il s'agit de la mesure d'adéquation entre les prédictions d'un modèle et les valeurs réelles observées. Deux alternatives existent pour évaluer un modèle prédictif. La première revient à se trouver, dès le départ, en présence de deux jeux indépendants de données et à évaluer les prédictions du modèle, calibré avec le premier jeu, sur le second. La deuxième alternative est de n'utiliser qu'un seul jeu contenant toutes les données disponibles et de recourir à des techniques de "validation croisée" ou de ré-échantillonnage (*bootstrap*) pour évaluer les résultats du modèle. Cette dernière solution permet de calibrer le modèle avec autant de données que possible (ce qui est toujours un avantage), mais reste moins robuste que l'évaluation par la méthode précédente.

(6) Conditions d'application et validité du modèle

L'évaluation d'un modèle comporte toujours une part de subjectivité. Cette évaluation est également très fortement dépendante de la manière avec laquelle les observations d'évaluation ont été échantillonnées. La discussion sur la valeur de l'évaluation d'un modèle devient particulièrement importante si le modèle est conçu dans une perspective de gestion de l'environnement et si l'évaluation est nécessaire pour déterminer son domaine raisonnable d'application.

3.2. Objectif et objets des modélisations

L'objectif est d'associer une probabilité de présence d'une espèce à une station donnée (soit la placette d'échantillonnage), cette probabilité étant fonction d'une combinaison particulière de variables significatives dans la sélection de l'habitat par l'espèce. Cette probabilité de présence peut être calculée pour un endroit donné en fonction de la valeur locale des variables retenues. Seules les variables de l'habitat seront traitées ici, sans considérer les paramètres de dynamique de population de l'espèce. Dès lors, il est plus pertinent de parler d'*habitat potentiel* ou encore de *capacité d'accueil de l'habitat* que de *probabilité de présence*. De fait, il ne faut pas seulement que

l'habitat soit de qualité, encore faut-il que la dynamique de population de l'espèce permette aux individus d'occuper réellement l'endroit considéré, pour qu'elle y soit présente.

Les modélisations à l'échelle locale sont réalisées pour les trois espèces cibles et pour les communautés d'oiseaux (Figure 5.3). Les modélisations sont donc respectivement autécologiques et synécologiques. L'étude de l'habitat et la modélisation autécologique à l'échelle locale sont réalisées sur les quatre sites d'étude : Gembes, la Croix-Scaille, Halma et Haut-Fays. Les modélisations synécologiques des communautés d'oiseaux sont réalisées à partir des résultats des sites de Gembes, la Croix-Scaille et Haut-Fays. Tous les modèles sont validés sur base de l'échantillonnage de départ (validation croisée). Les modèles développés pour le pic mar sont entre autres validés sur des données externes du site de Saint-Hubert.

Les modélisations autécologiques se basent sur les données de présence/absence des espèces cibles et de présence/absence des principales espèces des communautés d'oiseaux, alors que les modélisations synécologiques se basent sur les données d'abondance. La modélisation de l'habitat local du pouillot siffleur tient compte de la cohésion sociale des individus (voir Chapitre 7).

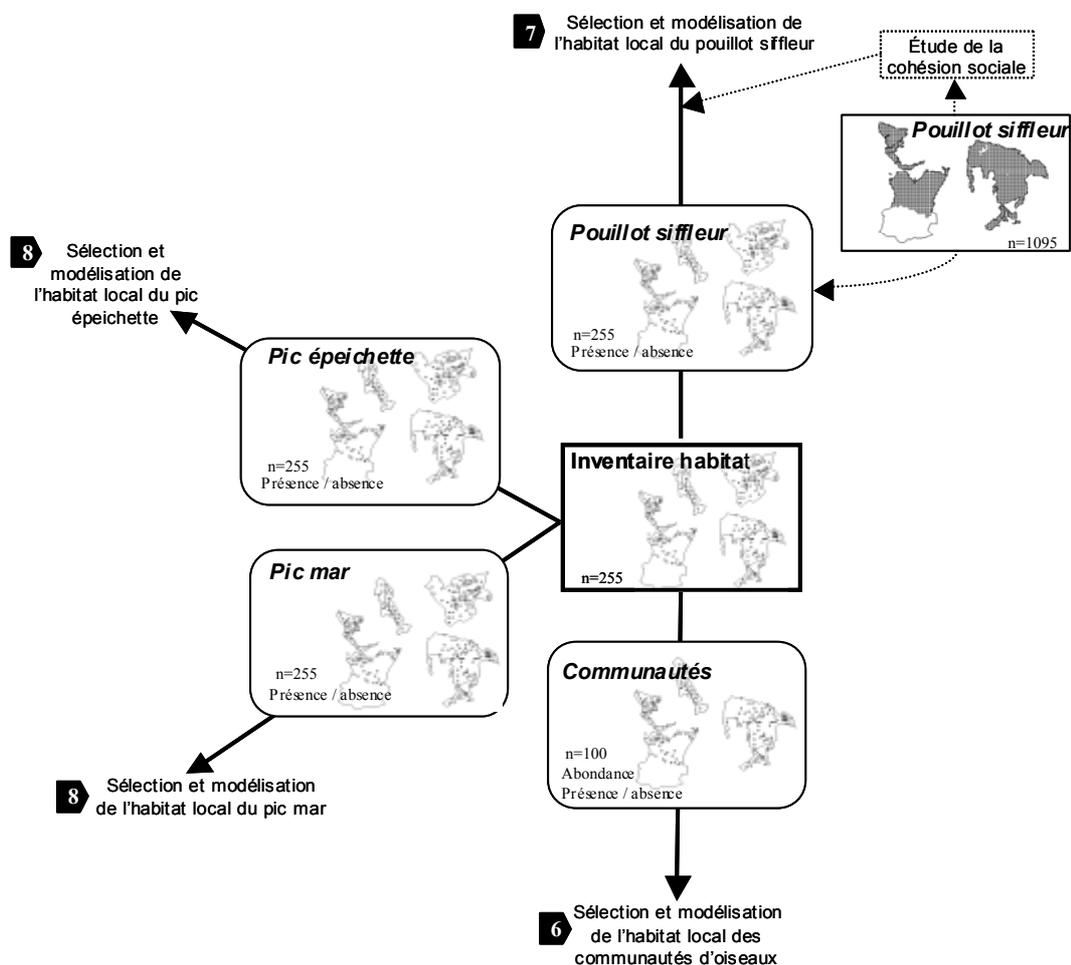


Figure 5.3 : Représentation des modélisations de l'habitat local pour les trois espèces cibles et les communautés d'oiseaux sur base des variables descriptives de l'habitat (n = nombre de placettes considérées ; type de données à prédire). Les chapitres de résultats correspondants sont indiqués en noir.

3.3. Choix du modèle mathématique pour la thèse

Le choix du modèle mathématique dépend de l'application ultérieure que l'on souhaite faire des résultats du modèle. Les modèles linéaires généralisés, et en l'occurrence les modèles logistiques, à l'instar des arbres de régression, présentent l'avantage qu'une fois les coefficients estimés, leur application se résume à reproduire une équation et à en transformer les résultats par l'inverse du lien utilisé. Leur mise en application dans un SIG est donc relativement simple. Les modèles ENFA sont plus performants dans le cas où seules les données de présence sont fiables (Hirzel & Arlettaz, 2003). Cependant, quand les données d'absence ne sont pas le fait du hasard mais d'une recherche active, les modèles linéaires généralisés sont les plus performants (Robertson *et al.*, 2003).

Selon Block *et al.* (1998), pour une même efficacité de prédiction, l'analyse discriminante comprend plus de variables explicatives qu'un modèle logistique. L'analyse discriminante peut être appliquée sur des données binaires mais, contrairement à la régression logistique, elle suppose l'égalité des variances et la normalité des variables. Or, dans les données récoltées, ces deux conditions d'application ne sont quasiment jamais rencontrées.

Dès lors, la régression logistique est le modèle mathématique sélectionné. La régression est une méthode incontournable en traitement des données et particulièrement dans une démarche de modélisation. Elle consiste à mettre en relation une variable à expliquer avec une ou plusieurs variables explicatives. L'objectif d'une analyse de données par cette méthode est le même que celui suivi par n'importe quelle technique statistique : trouver la meilleure estimation pour décrire la relation entre une variable de réponse dépendante et un ensemble de variables explicatives.

Le modèle le plus simple correspond au cas de la régression linéaire classique où la variable dépendante est supposée continue. Lorsque la variable dépendante est qualitative prenant deux ou plusieurs valeurs possibles, il devient incorrect d'employer la régression classique à des fins de modélisation ou de prévision (Hosmer & Lemeshow, 1989 ; Duyme, 2001).

Un modèle linéaire généralisé est défini par la fonction de lien notée g qui met en relation la composante aléatoire (vecteur Y) et la composante systématique (matrice X) (Duyme, 2001). La linéarité du modèle dépend du choix de g , donc de la transformation des valeurs de Y . Plusieurs fonctions existent : logit, probit et log-log en sont les principales. La fonction logit est celle utilisée dans le cadre de cette étude pour la modélisation des données de présence et absence. Cette fonction est d'un point de vue mathématique plus facile d'utilisation et l'interprétation des résultats a un sens plus biologique (Planchon, 1995).

La variable Y observée est une variable binaire (0 ou 1, absence ou présence). La valeur 1 représente le fait que l'on est certain que l'événement se réalise, la valeur 0 que l'on est certain qu'il ne se réalise pas. Toute valeur comprise entre 0 et 1 décrit la probabilité que l'événement se réalise. L'idée de la transformation logistique est d'utiliser une transformation symétrique de cette probabilité qui associe la valeur 1 à l'infini, 0 à moins l'infini et 0,5 à 0.

La transformation logistique est définie comme :

$$W = \log \frac{Y}{(1-Y)}$$

Si $Y=1$, $W=\infty$; si $Y=0$, $W=-\infty$; si $Y=0,5$, $W=0$ et on a $W(Y) = -W(1-Y)$ (symétrie).

On effectue la régression de W sur les variables explicatives, discrètes ou continues, X_1 à X_p . Le modèle de prédiction est donc (Hosmer & Lemeshow, 1989) :

$$W = b_0 + b_1X_1 + \dots + b_pX_p$$

La Figure 5.4 illustre la relation existant entre W et Y.

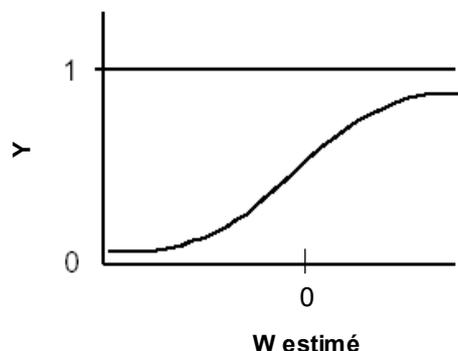


Figure 5.4 : Représentation de la transformation logistique

On ne peut toutefois estimer les coefficients "b" en minimisant la somme des carrés des écarts puisque les valeurs "observées" de W sont + ou – infini (Y vaut 0 ou 1). On utilise plutôt la méthode de vraisemblance maximale. La vraisemblance est la fonction de probabilité conjointe évaluée selon le modèle de régression aux valeurs observées de Y. La vraisemblance maximale est la vraisemblance la plus forte que l'on puisse obtenir parmi tous les choix possibles de régression.

L'équation spécifique du modèle de régression logistique est la suivante :

$$\hat{Y} = \frac{\exp(\hat{w})}{1 + \exp(\hat{w})}$$

3.4. Construction des modèles logistiques autécologiques

Il s'agit de définir la procédure de sélection des variables, la méthode d'ajustement des modèles et les critères de qualité des prédicteurs et des modèles.

3.4.1. SÉLECTION DES VARIABLES

Dans un premier temps, les variables les plus pertinentes *a priori* pour expliquer la présence des espèces ont été identifiées (Figure 5.5). Des tests de Kruskal-Wallis d'égalité de moyennes entre les données de présence et d'absence de l'espèce ont permis de ne retenir que les variables influençant la présence ou l'absence de l'espèce ($p < 0,05$).

Lorsque plusieurs variables explicatives continues sont disponibles pour la recherche d'un modèle, il arrive que certaines soient liées entre elles par des combinaisons linéaires. C'est le phénomène de colinéarité, qui peut provoquer des problèmes d'instabilité des coefficients lors de l'ajustement d'un modèle, une variance des coefficients artificiellement élevée, la non fiabilité des tests de Wald et une mauvaise prédiction dans certaines régions de l'espace (Duyme, 2001). Pour deux prédicteurs, le calcul du coefficient de corrélation suffit pour détecter la présence de colinéarité (bien que très dépendant de la taille de l'échantillon). Il n'en va pas de même pour plus de deux prédicteurs.

Afin d'éviter des phénomènes de multi-colinéarité, la matrice des corrélations de Spearman a été calculée pour toutes les variables significatives pour le test de Kruskal-Wallis (Tobalske,

2002). Lorsque le coefficient de corrélation est supérieur à 0,5, une des deux variables est éliminée (Block *et al.*, 1998; Zimmermann & Breitenmoser, 2002). Le choix de la variable à éliminer a été opéré sur la base des résultats de deux régressions logistiques simples (statistique de Wald) (Tobalske, 2002).

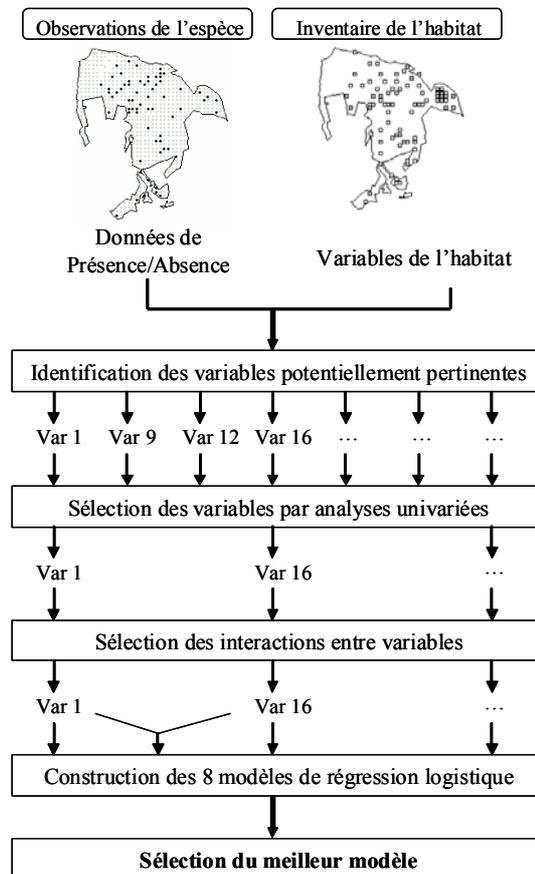


Figure 5.5 : Les différentes étapes de la construction des modèles autécologiques.

La distribution de certaines espèces le long d'un gradient écologique suit souvent une courbe de Gauss (Meents *et al.*, 1983; Titeux, 2002). Pour en tenir compte, nous avons réalisé les tests d'égalité des moyennes de Kruskal-Wallis et les régressions logistiques univariées sur les variables mais également sur leurs carrés (Meents *et al.*, 1983).

Les interactions entre variables peuvent également jouer un rôle important dans la détermination de la sélection des habitats. Les variables et leurs interactions ont été introduites dans des modèles de régression logistique multivariés. Les interactions pertinentes ont été sélectionnées par la procédure *FORWARD* (avec un niveau de signification de $p=0,05$ pour l'entrée des variables dans le modèle) en forçant les variables de base à entrer dans le modèle (Titeux, 2002). Seules les interactions pertinentes ont ainsi été retenues.

3.4.2. AJUSTEMENT DES MODELES MULTIVARIÉS

Il existe quatre grandes techniques de sélection des variables pour la construction d'un modèle multivarié : les méthodes *Stepwise* (ou pas à pas), *Backward*, *Forward* et *Best subsets* (ou la recherche des meilleurs sous-ensembles). La méthode *Stepwise* vise à construire un modèle en ne partant d'aucune variable et à ajouter ou à éliminer une variable à chaque étape. Le logiciel SAS utilise le χ^2 du test du score pour garder une variable et le χ^2 du test de Wald pour l'éliminer en fonction des seuils prédéfinis par l'utilisateur. La méthode *Backward* est une méthode dite

régressive car elle consiste à partir du modèle complet et à éliminer à chaque étape la variable la moins significative. Le critère utilisé par le logiciel SAS pour éliminer une variable est le test de Wald. A l'opposé, la méthode progressive *Forward* vise à construire un modèle en ne partant d'aucune variable. Elle a l'inconvénient de ne pas pouvoir éliminer des variables devenues inintéressantes voire nuisibles. La dernière méthode est celle des meilleurs sous-ensembles qui propose de retenir les modèles sur base du Chi^2 du test du score.

L'ensemble des variables (simple ou au carré) et des interactions sélectionnées ont été introduites dans une analyse de régression logistique multivariée avec sélection des variables par la procédure *STEPWISE*, avec un niveau de signification $p=0,1$ pour l'entrée des variables dans les modèles et $p=0,05$ pour y rester. Un second modèle a été défini mais cette fois-ci avec la procédure *BACKWARD* afin de comparer sa robustesse par rapport au modèle construit avec la procédure *STEPWISE*.

Toujours sur base des indices et des interactions sélectionnées, six autres modèles de régression logistique comportant de 1 à 6 variables ont été construits. Parmi les sous-ensembles de modèles renfermant le même nombre de variables, le meilleur modèle a été sélectionné sur le Chi^2 du test de score et de l'AIC ou « Akaike's information criterion ». Sur les huit modèles construits, le meilleur modèle a été sélectionné. Ces analyses ont été réalisées sur S.A.S. version 8.02 (The SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

La méthode utilisée pour déterminer les paramètres de l'ajustement est celle du maximum de vraisemblance (Hosmer & Lemeshow, 1989) qui vise à fournir une estimation des paramètres qui maximise la probabilité d'obtenir les valeurs réellement observées sur l'échantillon.

Le R^2 de Nagelkerke est utilisé pour estimer la part de la variance expliquée dans une régression logistique ; il est similaire au R^2 utilisé en régression linéaire.

L'équation de régression logistique obtenue après ajustement du modèle théorique aux données de l'échantillon est la meilleure équation puisqu'elle résulte de l'application de la méthode du maximum de vraisemblance. La confiance accordée au modèle logistique ajusté dépend toutefois de la dispersion des données autour de ce modèle. La qualité de l'ajustement peut être analysée de manière globale ou en fonction des différentes variables.

3.4.3. CRITÈRES DE QUALITÉ DES PRÉDICTEURS

En régression classique, l'hypothèse de nullité de chaque coefficient est testée au moyen de la statistique de Student. Le test équivalent en régression logistique est le test de Wald. Cette statistique, notée W , est obtenue en rapportant l'estimation du maximum de vraisemblance à une estimation de son erreur standard (Duyme, 2001). Ce test est critiqué pour des faibles valeurs de n . (Duyme, 2001) propose donc d'utiliser le test du score pour de faibles valeurs de n . Ce test permet de tester la signification d'un ou de plusieurs prédicteurs au sein d'un modèle donné.

3.4.4. CRITÈRES DE QUALITÉ DU MODÈLE

Afin d'analyser l'écart entre les valeurs observées de la variable dépendante et les valeurs estimées par le modèle, deux critères de comparaison de modèles existent : le Chi^2 de Pearson et la déviance. La déviance D est le rapport de vraisemblance du modèle ajusté au modèle saturé. Le modèle saturé est celui qui comporte autant de paramètres qu'il y a d'observations dans l'échantillon. Plus la déviance d'un modèle est faible, meilleur est le modèle pour un même jeu de données. Le test de Pearson s'intéresse à la déviation des valeurs observées par rapport aux valeurs attendues déduites du modèle considéré.

Deux autres paramètres dérivés de la déviance permettent de comparer des modèles différents à partir d'un même jeu de données. Ce sont le Akaike Information Criterion (AIC) et le Scharzt Criterion (SC) (Burnham & Anderson, 2002). L'AIC tient compte du nombre de réponses possibles et du nombre de variables explicatives intervenant dans l'équation. Le SC fait intervenir, en plus de l'AIC, le nombre total d'observations. Les trois valeurs D, AIC, SC sont donc utilisées pour comparer des modèles différents à partir de données identiques, les valeurs les plus faibles indiquant le modèle le plus intéressant (Planchon, 1995).

Toutefois, Hosmer & Lemeshow (1989) et McCullagh & Nelder (1989) ont montré que pour certaines catégories de données, la déviance et le χ^2 de Pearson ne constituaient pas une bonne mesure de la qualité d'ajustement. Le χ^2 de Pearson, étant fonction de la taille n de l'échantillon et de la déviance, ne convient pas pour les données non groupées. Hosmer & Lemeshow (1989) proposent de calculer une statistique C mesurant l'écart entre les effectifs observés d'un tableau de contingence et les effectifs théoriques calculés à partir des probabilités estimées par la régression. Ils proposent un regroupement des individus en un certain nombre de classes afin de calculer une statistique distribuée selon un χ^2 .

La méthode des AIC ou « Akaike's information criterion » permet de retenir les variables qui maximisent la vraisemblance d'un modèle (Burnham & Anderson, 2002 ; Titeux, 2002). Ce critère est un compromis entre l'adéquation du modèle et le nombre de paramètres du modèle estimé, c'est-à-dire sa parcimonie. Il permet de comparer plusieurs modèles. Le modèle choisi sera celui qui possède la plus petite valeur d'AIC. Néanmoins, tous les modèles dont la différence entre l'AIC et l'AIC minimum (celui du meilleur modèle) est inférieure à 2 doivent être pris en considération (Burnham & Anderson, 2002). Le meilleur modèle a été sélectionné sur base du χ^2 du test de score et des AIC, tout en veillant à l'adéquation du modèle aux données par le test de Hosmer et Lemeshow. Le test de Hosmer et Lemeshow indique s'il y a des preuves suffisantes de l'inadéquation du modèle aux données (Hosmer & Lemeshow, 1989). Les variables incluses dans les modèles sont généralement significatives au test de comparaison de moyenne entre présence et absence.

3.5. Construction des modèles synécologiques

Les régressions de l'abondance et de la richesse des espèces des communautés d'oiseaux en fonction des facteurs de l'habitat ont été réalisées par la méthode des moindres carrés. Il est intuitif de penser que la relation entre les paramètres de richesse et d'abondance en espèces et les facteurs habitats ne soit pas forcément linéaire. Dès lors, un terme quadratique a également été ajouté aux modèles. Le F-ratio test a été calculé pour juger de la puissance du modèle. Lorsque l'addition du terme quadratique augmentait significativement la variance expliquée, ce dernier modèle a été choisi (Donald *et al.*, 1998).

La présence de biais et la puissance des modèles a également été évaluée par l'analyse graphique des valeurs résiduelles normalisées et du graphe des valeurs résiduelles en fonction des valeurs ajustées, ainsi que par les tests de Ryan-Joiner et Breusch & Pagan. Tous les modèles présentés respectent les conditions d'application de la régression linéaire, c'est-à-dire l'adéquation de la relation, la normalité, l'homoscédasticité et l'absence d'autocorrélation des résidus (Palm, 1988). Ces analyses ont été réalisées sur S.A.S. version 8.02 (The SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) et Minitab version 12.2 (Minitab Inc.).

3.6. Autocorrélation spatiale et régression autologistique

3.6.1. DEFINITION DE L'AUTOCORRELATION SPATIALE

L'autocorrélation est la corrélation d'une variable avec elle-même, lorsque les observations sont considérées avec un décalage dans le temps (autocorrélation temporelle) ou dans l'espace (autocorrélation spatiale). Si l'occurrence d'une caractéristique dans une partie d'un territoire rend sa présence dans les parties voisines plus ou moins probable, il existe un effet de contiguïté dans la structure spatiale. Il y a alors autocorrélation spatiale (Cliff & Ord, 1981). Des variables aléatoires sont dites corrélées spatialement si les points voisins sont plus (autocorrélation positive) ou moins (autocorrélation négative) similaires qu'ils ne devraient l'être pour des groupes d'observations aléatoires (Figure 5.6). Les mesures de l'autocorrélation dépendent de l'échelle d'analyse et du niveau de résolution de la grille à travers laquelle une distribution est observée. Ces mesures sont des rapports entre la covariance mesurée pour un pas donné et la variance totale. Les indices les plus utilisés sont ceux de Moran et de Geary (Chou & Soret, 1996; Fortin *et al.*, 2002; Overmars *et al.*, 2003).

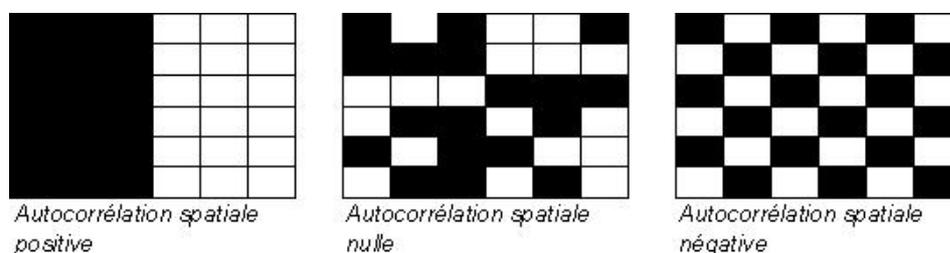


Figure 3.6 : Trois situations typiques d'autocorrélation spatiale : positive, nulle et négative.

L'autocorrélation est une caractéristique fréquemment observée pour des variables spatiales, mais elle est rarement intégrée dans les modèles de relation entre espèces et habitat (Guisan, 1996). La valeur d'une variable autocorrélée spatialement peut donc être prédite par les valeurs de cette variable aux positions voisines (Legendre, 1993). La structuration des éléments environnementaux en formes écologiques fonctionnelles résulte souvent d'une autocorrélation spatiale positive. Or, de nombreux principes écologiques (comme entre autres la compétition, l'accroissement des populations, les relations espèces-habitat) reposent sur des hypothèses de dépendance spatiale entre éléments interagissant (Legendre & Fortin, 1989). Dès lors, l'analyse des dépendances spatiales est fondamentale pour disposer d'une compréhension complète des processus écologiques modélisés.

L'autocorrélation spatiale viole les hypothèses d'indépendance. Il peut dès lors résulter des inférences incorrectes lors de l'utilisation de techniques statistiques classiques (Klute *et al.*, 2002). Une autocorrélation spatiale positive peut entraîner une surestimation des effets de co-variables écologiques dans la modélisation prédictive et déclarer trop souvent que des différences significatives existent alors qu'en fait il n'en est rien (Cliff & Ord, 1981 ; Augustin *et al.*, 1996 ; Klute *et al.*, 2002). Une inférence correcte peut être obtenue en extrayant les dépendances spatiales et en analysant les résidus ou par modélisation de l'autocorrélation spatiale (Legendre & Fortin, 1989).

L'échantillonnage de l'habitat, voire de l'avifaune, peut entraîner une corrélation spatiale des variables indépendantes et des variables dépendantes. Par exemple, le pouillot siffleur, espèce migratrice, est soupçonnée de s'établir de manière préférentielle à proximité d'autres individus de la même espèce. Des régressions logistiques incluant une variable d'autocorrélation spatiale ont été construites. Il s'agit de régressions autologistiques. Les performances de régression logistique et

de régression autologistique pour la modélisation des habitats du pouillot siffleur et des pics mar et épeichette sont analysées. Les objectifs sont les suivants :

- quantifier le degré d'autocorrélation de la réponse des espèces et des variables explicatives ;
- comparer l'efficacité de modèles de régression logistique et de modèles autologistiques ;
- comparer les performances de modèles de régression logistique et de modèles autologistiques pour déterminer leur potentiel comme modèle prédictif de la qualité de l'habitat pour les trois espèces cibles.

3.6.2. MESURE DES COEFFICIENTS D'AUTOCORRELATION SPATIALE

L'indice de Geary (C) mesure l'autocorrélation spatiale en fonction du rapport entre la variance des régions contiguës et la variance totale. L'indice de Moran (I) mesure l'autocorrélation spatiale par le rapport entre la covariance des régions contiguës et la variance totale. L'indice de Moran est plus performant car sa variance est moins affectée par la distribution des données d'échantillonnage (Cliff & Ord, 1981).

Le coefficient I de Moran varie de -1 à $+1$. Une valeur de I proche de 1 indique une autocorrélation spatiale positive et implique un patron de distribution par agrégats alors qu'une valeur proche de -1 indique une autocorrélation spatiale négative et un patron de distribution de type dispersé. Quand la valeur est proche de 0, les effets de voisinage ne sont pas évidents et la distribution spatiale peut être considérée comme aléatoire.

Les corrélogrammes des indices I de Moran ont été construits afin de déterminer le degré d'autocorrélation spatiale pour les variables de réponse de l'espèce (présence/absence) et d'habitats retenues dans le modèle de régression logistique, et ce à différentes échelles d'influence (Cliff & Ord, 1981) (Figure 5.7).

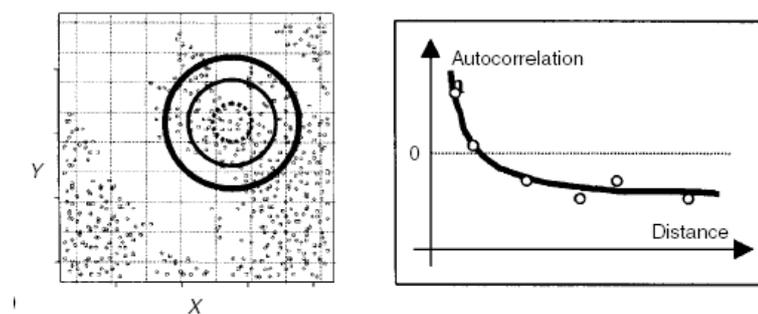


Figure 5.7 : Représentation schématique des coordonnées de placettes et des cercles de distance pour le calcul de l'autocorrélation. L'autocorrélation est mesurée ici pour les placettes se situant entre le cercle en pointillé et le cercle en gras. Corrélogramme des indices I de Moran pour différentes distances (cercles) croissantes : à faible distance l'autocorrélation est positive et significative (modifié d'après Fortin et al. (2002)).

Les indices de Moran et de Geary ont été calculés, grâce à la macro Rookcase dans Excel (Sawada, 1999), pour six catégories de distance : 0-100, 100-200, 200-300, 300-400, 400-500, 500-600 mètres. Le pas de 100 mètres a été choisi du fait de la distance moyenne entre observations des espèces cibles et de la distance minimale entre les placettes d'inventaire.

Afin de déterminer si l'autocorrélation spatiale pour les différentes variables est significativement différente de zéro, une permutation aléatoire des données a été réalisée pour chaque catégorie de distance grâce à une simulation de Monte-Carlo. Cela nous permet de comparer une statistique observée (les indices de Moran et de Geary des données d'origine) à N

statistiques générées indépendamment par permutations selon des nombres aléatoires et de déterminer la valeur p de la statistique dite de Monte Carlo (Davison & Hinkley, 1997; Legendre & Legendre, 1998).

3.6.3. MODELE DE REGRESSION AUTOLOGISTIQUE ET INDICE DE VOISINAGE

Les implications de l'existence d'effets de voisinage sont importantes lorsque que l'on veut réaliser des modélisations en vue de prédire la distribution d'espèces. Les effets de voisinage influencent les différents phénomènes spatiaux et ce, de différentes manières. En dépit du fait que les oiseaux soient moins contraints par des barrières physiques quant au choix de leurs sites de nidification, l'organisation spatiale de certaines espèces est affectée significativement par des effets de voisinage. Pour les espèces qui ne sont pas affectées par des effets de voisinage, leur distribution peut être modélisée de manière adéquate par les variables environnementales seules. Par contre, pour les espèces qui sont influencées par un effet significatif du voisinage, un terme spatial doit être intégré dans la modélisation permettant d'expliquer l'effet de voisinage. La modélisation de la distribution d'espèces doit donc toujours débiter par l'étude de l'effet de voisinage des observations des individus (Figure 5.8).

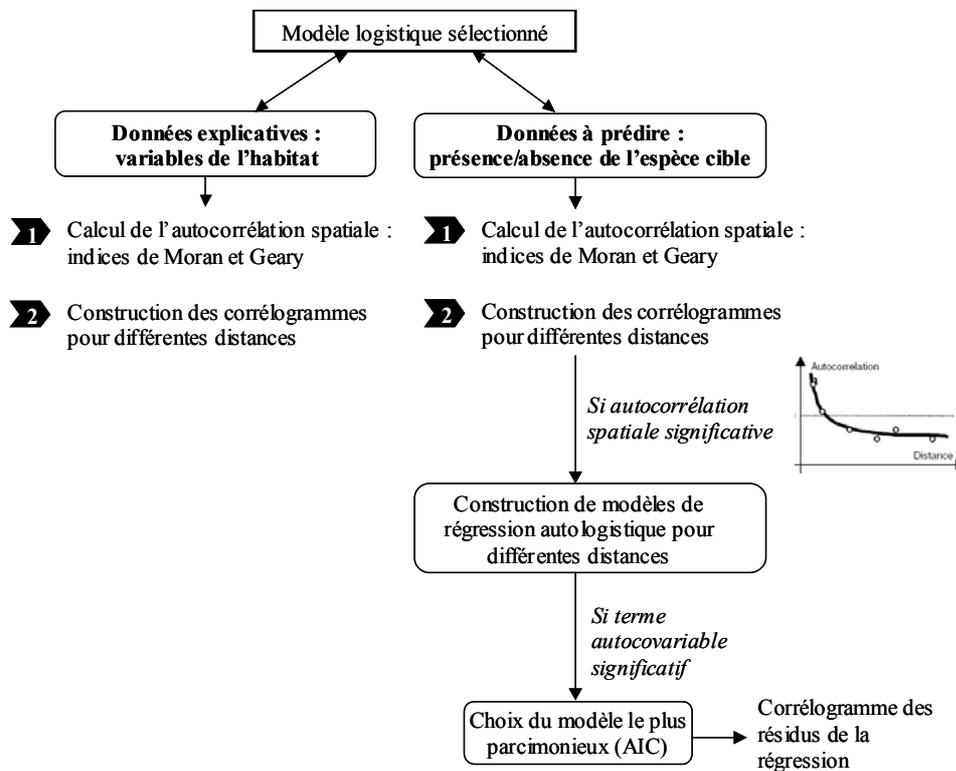


Figure 5.8 : Représentation schématique des différentes étapes de l'étude de l'autocorrélation spatiale pour les données de présence/absence à prédire et pour les variables de l'habitat.

En général, les variables environnementales jouent un rôle prépondérant dans l'explication de la distribution des espèces alors que les effets de voisinage ont un rôle d'ajustement. En d'autres mots, les effets de voisinage dans les distributions d'oiseaux sont soumises à des contraintes spatiales liées aux variables environnementales (Chou & Soret, 1996).

Une méthode appropriée pour modéliser les réponses binaires en présence de dépendance spatiale est la régression autologistique. Le modèle autologistique intègre l'autocorrélation spatiale en conditionnant la réponse pour une localisation donnée par les valeurs des réponses aux localisations voisines (Klute *et al.*, 2002). Tout comme les modèles de régression logistique

classiques, le modèle autologistique peut également utiliser des covariables écologiques comme prédicteurs. En tenant compte de manière explicite des dépendances spatiales, on peut obtenir des modèles plus parcimonieux qui permettent de déterminer l'importance des variables prédictives pour la distribution de la variable réponse (Augustin *et al.*, 1996). La régression autologistique est une méthode flexible qui a déjà été utilisée pour la modélisation lors d'applications écologiques comme, entre autres, l'étude de la distribution de la végétation (Svenning & Skov, 2002 ; He *et al.*, 2003), de l'habitat du cerf (*Cervus elaphus*) (Augustin *et al.*, 1996), de la bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) (Klute *et al.*, 2002), de la distribution des amphibiens (Knapp *et al.*, 2003), de l'analyse de voisinage pour des espèces d'oiseaux (Chou & Soret, 1996) et de l'utilisation du sol (Overmars *et al.*, 2003).

L'équation de la régression autologistique est similaire à celle de la régression logistique avec un terme supplémentaire, appelé autocovariable, pour expliquer les dépendances spatiales dans les données en conditionnant la probabilité de présence de l'espèce en un point à la présence de voisins :

$$\text{logit}(p_i) = \beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \dots + \beta_n X_{ni} + \beta_m \delta_i$$

avec

$$\delta_i = \frac{\sum_{j+1}^{ki} w_{ij} y_j}{\sum_{j+1}^{ki} w_{ij}}$$

δ est l'effet de voisinage qui peut ainsi être intégré dans le modèle logistique (Chou & Soret, 1996 ; Klute *et al.*, 2002 ; Knapp *et al.*, 2003 ; Selmi *et al.*, 2003) où y est la valeur observée de la variable étudiée pour la placette i et w_{ij} l'indice de contiguïté pour les placettes i et j prenant la valeur 1 pour les unités contiguës et 0 dans le cas contraire ; y valant 1 en présence de l'espèce et 0 en son absence (Figure 5.9).

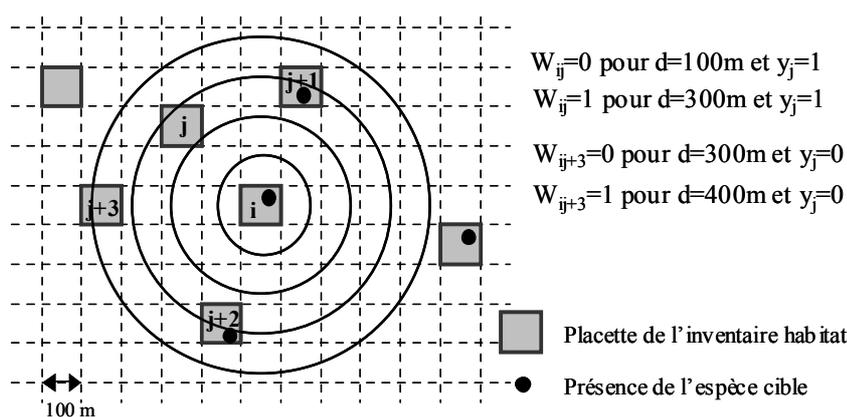


Figure 5.9 : Représentation schématique du calcul de W_{ij} et y_i pour l'indice de l'effet de voisinage (δ) pour différents rayons de voisinage (100, 200, 300, 400 m) pour les placettes d'inventaire de l'habitat en présence ou absence de l'espèce cible.

Cet indice est donc une quantité représentant la présence de l'espèce dans le voisinage. Cet indice varie entre 0 et 1, avec une valeur d'autant plus grande que le nombre de voisins est important quand l'espèce est observée. Le rôle de l'effet de voisinage, et donc par exemple de cohésion sociale dans la distribution d'espèces, peut être analysé en intégrant cet indice comme

variable explicative dans un modèle de régression logistique. Les modèles de régression autologistique ont été calculés par la procédure PROC LOGISTIC (SAS Institute 1990).

Toutefois, les effets de voisinage sont dépendants de l'échelle de perception et il est donc nécessaire d'étudier celui-ci pour différentes échelles. Comme nous ne pouvons pas déterminer à l'avance quel rayon de voisinage était le plus approprié, nous avons calculé δ pour plusieurs rayons de voisinage. Nous avons utilisé le critère de l'AIC pour identifier le rayon de voisinage le plus adéquat. Les différents rayons de voisinage étudiés sont de 100, 200, 300, 400, 500 et 600 mètres. Le nombre de voisins ainsi que le nombre de placettes présentes pour chacun de ces rayons et à chaque placette de l'inventaire ont été calculés avec le script Nearest Neighbor 3.5 (Johannes Weigel, ECOGIS Geomatics) dans ArcView 3.2.(ESRI).

Afin d'évaluer l'autocorrélation spatiale restante après la construction du modèle de régression autologistique, nous avons construit les corrélogrammes des I de Moran des résidus de Pearson des régressions logistiques et autologistiques (Klute *et al.*, 2002). Les différences en terme d'efficacité des modèles sont analysées via les statistiques de classification (sensitivité, spécificité, taux de classement correct, erreurs) (voir §3.7).

3.7. Validation et performances des modèles

Tous les modèles sont validés par validation croisée. La validation croisée (*Cross-validation*) est une technique qui consiste à retirer chaque individu de l'échantillon, et à déterminer le modèle sur les n-1 individus restants et à classer ensuite l'individu retiré. Cependant, cette validation, quoiqu'intéressante, reste limitée car elle se base sur les mêmes données qui ont servi à la construction du modèle. La validation sur un jeu différent de données est plus judicieuse mais n'est pas toujours possible. Elle a été réalisée pour les modélisations de l'habitat local du pic mar. La validation permet de calculer les caractéristiques de performance des modèles.

Comme décrit précédemment, le modèle peut être évalué par des mesures de la qualité de l'ajustement. Par contre, la performance de celui-ci peut être calculée par des mesures discrètes de l'association entre valeurs prédites et observées dans le jeu de données servant à l'évaluation du modèle. Mais comme les prédictions des modèles logistiques sont probabilistes, elles doivent être transformées à leur tour en présence/absence comparables aux observations. Cette opération peut se faire de différentes façons (Guisan & Zimmermann, 2000) :

- en tronquant les probabilités à un certain seuil arbitraire (par exemple la présence de l'espèce est déclarée à partir de $p=0,5$) ;
- en ajustant le seuil optimal qui permet de prédire au mieux les valeurs dans le jeu de données servant à la calibration du modèle ;
- en appliquant une mesure indépendante d'un seuil, grâce par exemple à des courbes ROC.

En tronquant les probabilités à un certain seuil arbitraire, on peut déterminer le nombre de présences et le nombre d'absences (réelles et prédites) et calculer des mesures de performances. Les caractéristiques de performance suivantes peuvent être définies (Fielding & Bell, 1997 ; Manel *et al.*, 2001 ; Fielding, 2002) (Figure 5.10) :

- la sensibilité qui est la proportion de vrais positifs : a
- la spécificité qui est la proportion de vrais négatifs : d
- la proportion de faux positifs : b
- la proportion de faux négatifs : c

		Observations	
		Présence	Absence
Prédications	Présence	a Vrais positifs	b Faux positifs
	Absence	c Faux négatifs	d Vrais négatifs

Figure 5.10 : Matrice de confusion : représentation des classements en fonction de la valeur de prédiction et d'observation.

Un modèle est d'autant meilleur que sa sensibilité et sa spécificité, qui évoluent en sens inverse, sont les plus élevées possibles (Manel *et al.*, 2001). Le taux de bon classement (CCR : correct classement rate) est une statistique courante pour déterminer le pourcentage d'individus correctement classés en appliquant le modèle de régression. La probabilité a posteriori est calculée pour chaque individu. Elle est ensuite transformée en code binaire selon qu'elle dépasse ou non un seuil de partage (Cut point) (Duyme, 2001). La quantité 1-CCR correspond au taux de mauvais classement ou taux d'erreur de classement.

Les mêmes caractéristiques de performance peuvent être calculées à différentes probabilités estimées. L'évolution de la sensibilité et du complément de la spécificité représente la courbe ROC (Receiver Operating Characteristic Curve) (Figure 5.11) (Lauga *et al.*, 1996 ; Manel *et al.*, 2001). La surface sous la courbe ROC, appelée AUC (Area Under Curve), permet d'estimer la performance du modèle. Elle est proportionnelle au pouvoir de détection des vrais positifs et des vrais négatifs et donc au pouvoir discriminant du modèle estimé.

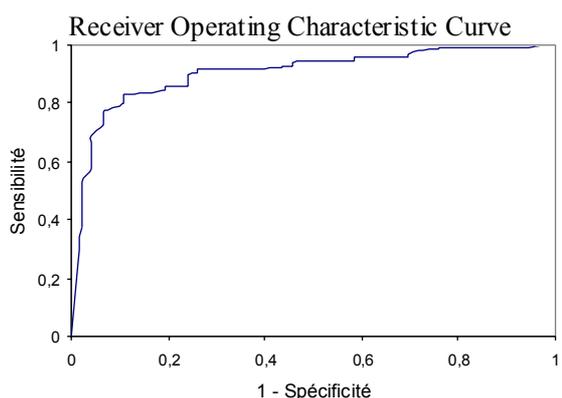


Figure 5.11 : Représentation de la courbe ROC.

Différentes mesures de performance peuvent être calculées à partir de la matrice de confusion (Tableau 5.1). Le coefficient Kappa est fréquemment utilisé. Un modèle est considéré comme bon quand le coefficient Kappa est supérieur à 0,5, moyen entre 0,35 et 0,5 et mauvais en dessous (Fielding & Bell, 1997).

Manel *et al.* (2001) démontrent toutefois que les mesures de la capacité prédictive des modèles sont, pour certaines, encore entachées d'un biais, notamment lié à la prévalence (fréquence des occurrences) de l'espèce cible. En effet, pour l'évaluation de la performance du modèle avec des seuils de probabilités fixés, la sensibilité d'un modèle (pourcentage de points de présence correctement identifiés comme tels par le modèle) augmente avec la prévalence de l'espèce, tandis que c'est le contraire pour la spécificité (pourcentage de points d'absence correctement identifiés comme tels par le modèle) (Bonn & Schroder, 2001). En outre, les modèles avec des seuils optimisés à partir des courbes ROC surestiment les occurrences des espèces les plus rares (Manel *et al.*, 2001). La mesure qui semble la plus robuste pour déterminer la capacité prédictive des modèles est le Cohen's kappa (Fielding & Bell, 1997; Fielding, 2002).

Tableau 5.1 : Mesures de performance dérivées de la matrice de confusion. $N = (a+b+c+d)$ (Manel *et al.*, 2001)

Mesure	Calcul	Abréviation
Prévalence	$(a+c)/N$	Prv
Taux de bon classement	$(a+d)/N$	CCR
Taux de mauvais classement	$(b+c)/N$	MCR
Sensibilité	$a/(a+c)$	Ss
Spécificité	$d/(b+d)$	Sp
Taux de faux positifs	$b/(b+d)$	F_{pos}
Taux de faux négatifs	$c/(a+c)$	F_{neg}
Odds ratio	$(a*d)/(c*b)$	OR
Cohen's Kappa	$(a+d) - (((a+c)*(a+b)+(b+d)*(c+d))/N) /$ $N - (((a+c)*(a+b)+(b+d)*(c+d))/N)$	κ

Facteurs de l'habitat qui influencent la richesse et la composition des communautés d'oiseaux

1. Introduction

Comment réagissent les oiseaux face à la structure de la forêt, à la hauteur du peuplement par exemple, au diamètre des troncs, à l'espacement des arbres, à la présence de sous-bois, au mélange d'arbres de différentes classes d'âges, à la composition ? L'étude des variations de la richesse et de la composition des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et des structures forestières à l'échelle du peuplement, ainsi que des autres facteurs de l'habitat, permet de répondre en partie à cette question.

En écologie des communautés, on travaille à l'échelle de l'habitat. L'étude de l'habitat passe par une analyse à l'échelle de la station, qui est la plus petite unité du territoire, où, à l'échelle d'un taxon donné, se trouve réunie une fraction des espèces du peuplement. La station correspond à un échantillon et, dans notre étude, à chaque placette inventoriée. La station a une signification biologique importante car c'est l'espace dans lequel les espèces entretiennent des relations de voisinage et se situent les unes par rapport aux autres pour se partager des ressources en fonction des interactions qui les relient (Blondel, 1995).

Les modèles développés pour expliquer la richesse spécifique d'une communauté se distinguent par le type de facteurs qu'ils invoquent : facteurs écologiques, historiques ou évolutifs. Ces facteurs sont caractérisés par leur caractère déterministe ou aléatoire ainsi que par leur échelle d'action spatio-temporelle. Chaque modèle mettant l'accent sur un type particulier de facteurs, il repose dès lors soit sur une vision statique, soit dynamique de la communauté (Gimaret-Carpentier, 1999). Les communautés d'oiseaux forestiers sont potentiellement définies par un nombre important de facteurs comprenant notamment la position géographique, les caractéristiques paysagères, le stade de développement, la structure du peuplement et la composition ligneuse (Wiens, 1989; Fuller, 1995). La richesse spécifique locale rend compte des interactions entre les espèces et les caractéristiques de l'habitat, c'est-à-dire des facteurs écologiques agissant à l'échelle de la communauté (Blondel, 1995).

L'explication de la coexistence des espèces à l'échelle de la communauté à l'aide de la théorie de la niche a été formulée par MacArthur (1972) : une communauté tend à inclure d'autant plus d'espèces que le spectre des ressources disponibles est grand et que chaque espèce est spécialisée, utilisant une portion étroite de ce spectre. Cette théorie fait l'hypothèse d'une communauté en équilibre, composée d'espèces qui ont évolué ensemble suffisamment longtemps pour que la compétition interspécifique aboutisse à la séparation des niches, séparation considérée comme indispensable à la coexistence des espèces. Selon la théorie de la niche, les ressources sont donc supposées déterminer le nombre d'espèces qui peuvent se développer dans l'habitat. De fait, l'augmentation à l'échelle locale de la richesse spécifique avec la surface (Connor & McCoy, 1979; Boecklen, 1986) peut s'expliquer par l'augmentation de la quantité et de la qualité des ressources par le biais de l'augmentation de la surface et de l'hétérogénéité spatiale de l'habitat (Anderson & Robbins, 1981; He & Legendre, 2002)

Les modèles issus de la théorie de la niche écologique reposent sur la variabilité spatiale de l'habitat, supposant des communautés à l'équilibre dont la richesse exprime l'action conjointe des interactions interspécifiques et des facteurs de l'environnement (Gimaret-Carpentier, 1999). Ils

reposent sur une vision statique de la communauté, dans sa composition et dans sa richesse. Or, il existe un lien étroit entre la diversité biologique et le régime des perturbations. Une première théorie (*Intermediate Disturbance Hypothesis*) (Connell, 1978) suppose que les régimes de perturbations d'intensité moyenne maximisent la biodiversité. Elles diversifient les habitats potentiels pour l'établissement de nouvelles espèces mais peuvent nuire à l'écosystème dans son entièreté si elles sont trop intenses. Toutefois, Huston (1994) a montré qu'il faut tenir compte du lien étroit entre la fréquence et l'intensité de la perturbation et la vitesse de croissance des populations et d'exclusion compétitive (*Dynamic Equilibrium Model*). La diversité se définit par un jeu entre l'intensité des perturbations (étendue et fréquence) et le pouvoir de croissance et de compétition des populations concernées. L'hétérogénéité créée par la juxtaposition de taches différentes ou par un gradient de variation permet de maintenir une diversité d'espèces compétitrices en empêchant l'établissement d'un équilibre favorable aux espèces les plus compétitives. Elle permet aussi l'installation des espèces appartenant à des types fonctionnels différents (Huston, 1994). Des peuplements plus complexes (par exemple la forêt naturelle de Bialowieza) abritent plus d'espèces différentes mais à des densités moindres (Tomialojc & Wesolowski, 2004). La relation entre la richesse spécifique locale et l'état de non-équilibre, reprise par Huston (1979), est exprimée par l'hypothèse de la perturbation intermédiaire qui postule que la richesse spécifique des communautés est maximale sous un régime de perturbations de fréquence et d'intensité moyennes.

La distribution et la répartition des oiseaux forestiers sont fonction de la disponibilité de ressources alimentaires et de sites propices à la nidification, qui sont à leur tour fonction de la structure et de la composition de l'habitat. La disponibilité en ressources alimentaires est selon Bellamy *et al.* (2000) de loin le meilleur prédicteur de la structure des communautés d'oiseaux, mais elle est difficile à quantifier. Certaines caractéristiques de l'habitat, qui sont plus faciles à quantifier, sont dès lors utilisées pour étudier les relations oiseaux-habitat. C'est le cas des paramètres de configuration structurale ou de composition florale de l'habitat (Wiens, 1989).

L'expression de la biodiversité d'un peuplement forestier peut se traduire au travers d'une ou de plusieurs entités mesurables correspondant à différents niveaux hiérarchiques d'organisation (entre espèces ou entre communautés). Haila (1994) insiste sur le caractère descriptif et complexe de la notion de biodiversité. Celle-ci se réfère à la description de patrons entre catégories biologiques à un niveau d'organisation donnée, patrons qui ne résultent pas de manière directe et évidente du fonctionnement écologique du vivant, et qui plus est, dépendent du critère de description utilisé (Richard, 2004). En effet, de manière opérationnelle, la diversité biologique peut être mesurée selon divers critères de quantification et à différentes échelles spatiales mais le résultat différera selon le choix qui aura été fait. Trois dimensions descriptives de la biodiversité peuvent être distinguées : composition, structure et fonction. La composition représente l'identité et la variété des éléments dans une collection : liste d'espèces ou diversité spécifique ; la structure représente l'organisation physique ou les patrons d'un système, depuis la complexité de l'habitat au sein des communautés jusqu'à la disposition des taches d'habitat à l'échelle du paysage ; la fonction représente les processus écologiques : flux de gènes, relations interspécifiques jusqu'au cycle des nutriments et aux dérangements (Noss, 1990). Il est dès lors important d'étudier les facteurs de l'habitat tant du point de vue de la composition des communautés d'oiseaux que de leurs structure et fonctionnalité.

Les forêts offrent une grande variété d'habitats au niveau de la structure physique, de la disponibilité en nourriture et en sites de reproduction pour les oiseaux dans le temps et dans l'espace (Cody, 1985). L'effet de la configuration spatiale et de la diversité de la végétation sur les communautés d'oiseaux en forêt ont déjà fait l'objet de nombreuses études (Cody, 1985; Wiens, 1989). Une grande part de celles-ci concernent les communautés d'oiseaux proviennent d'études sur les oiseaux des forêts boréales et tempérées nord américaines (e.a. Kirk *et al.*, 1996; Elmberg & Edenius, 1999; Thompson *et al.*, 2000) ou de forêts primaires européennes (Fuller, 2000; Bobiec,

2002; Tomialojc & Wesolowski, 2004). Il est dès lors pertinent de situer l'évolution des communautés d'oiseaux en fonction des caractéristiques structurales et de composition des peuplements dans les forêts wallonnes.

Plusieurs auteurs ont étudié les communautés d'oiseaux en chênaie (Smith *et al.*, 1985; Bersier & Meyer, 1995; Hansson, 1997) et en hêtraie (Papi, 1996; Poulsen, 2002). Cependant, peu d'études portent sur la comparaison des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et de la structure, et encore moins avec une question sous-jacente de remplacement d'une essence par une autre. La matrice de peuplements feuillus à base de hêtre et de chêne en Ardenne fournit une opportunité d'étudier les facteurs de l'habitat qui influencent la composition et la richesse des communautés d'oiseaux ainsi que les effets de la composition et de la structure locales des peuplements forestiers sur les oiseaux. Les objectifs de ce chapitre sont les suivants :

- étudier l'évolution de la richesse et la diversité en oiseaux en fonction de la composition et de la structure locale des peuplements forestiers ;
- calculer les valeurs de conservation des peuplements forestiers en fonction de la composition et des structures locales et de déterminer les espèces indicatrices de ces habitats ;
- de déterminer, indépendamment de toute classification des peuplements en termes de composition et de structure, les facteurs de l'habitat qui expliquent la richesse et la diversité des communautés d'oiseaux et modéliser la composition des communautés en fonction de ces facteurs par des approches synécologiques et autécologiques.

La réponse à chacune de ces questions requiert à la fois des jeux de données et des analyses statistiques différents. Le chapitre est composé de trois parties : l'étude la composition des communautés d'oiseaux, l'étude de l'influence de la composition et de la structure forestière sur les communautés d'oiseaux et l'étude des facteurs de l'habitat qui influencent ces communautés. Les méthodes employées, les résultats et les discussions sont abordés séparément pour chacune de ces trois parties. Le matériel d'étude, commun aux trois parties, est présenté ci-dessous.

2. Matériel d'étude

2.1. Sites d'étude

Les sites étudiés sont situés la Croix-Scaille, à Gembes et à Haut-Fays (voir Chapitre 3). L'intérêt de la comparaison de ces sites est multiple. Le site de la Croix-Scaille comporte des peuplements de chêne et de hêtre bien distincts géographiquement, alors que le site de Gembes comprend majoritairement des peuplements de chêne mélangés à du hêtre. Le site de Haut-Fays est une hêtraie traitée en système jardiné. Toutefois, le Chapitre 3 montre que les peuplements correspondent plus à une hêtraie irrégulière avec des pieds de chêne épars. Ce site offre néanmoins des peuplements à structure verticale plus complexe que les autres sites.

2.2. Recensements aviaires

2.2.1. GENERALITES

La mise en place d'un inventaire des communautés d'oiseaux doit répondre à trois contraintes : rapidité d'exécution, simplicité et caractérisation spatiale en vue d'une analyse des relations entre l'avifaune et l'habitat. La rapidité d'exécution permet de mettre en place suffisamment d'unités d'échantillonnage et d'effectuer plusieurs répétitions afin d'appréhender au mieux les exigences des communautés et des espèces.

La méthode d'échantillonnage utilisée est celle de l'Indice ponctuel d'Abondance ou I.P.A. (Blondel *et al.*, 1981; Ralph *et al.*, 1995). Les oiseaux vocalisant sont repérés à partir de points d'écoute fixes. L'observateur identifie en ces points tous les chanteurs durant un laps de temps déterminé. Il s'agit d'une méthode puissante pour déterminer l'abondance relative et pour caractériser différents habitats. Cependant, certaines modifications sont apportées à cette méthode. Le laps de temps passé en chaque point de sondage sera écourté par rapport à la méthode classique (Blondel *et al.*, 1981) : des 20 minutes préconisées, on passera à 15 minutes (Bibby *et al.*, 1992). Un laps de temps raccourci permet d'éviter de compter le même individu plusieurs fois. Un laps de temps trop court aura, quant à lui, tendance à sous-estimer les espèces rares, discrètes ou représentées par un seul territoire au sein du peuplement ou du massif (Darveau *et al.*, 2001).

Les densités exprimées par point d'écoute n'ont aucune valeur absolue. Les densités observées pour chaque espèce sont incomparables, suite aux différences de détectabilité entre espèces. L'unité utilisée est par convention le couple : un mâle chanteur correspond à 1 couple et 1 individu identifié par contact visuel correspond à ½ couple (Blondel *et al.*, 1981; Bibby *et al.*, 1992).

Même si l'étude effectuée se rapporte à des données récoltées à la fois dans le temps et dans l'espace, l'objectif est d'identifier la relation existant entre les descripteurs à l'échelle des stations sans les variations dans le temps. Le but est d'avoir une vue d'ensemble de l'influence de l'habitat et donc des pratiques sylvicoles sur les communautés d'oiseaux par une approche d'un certain nombre de relevés ornithologiques sur une courte période et non pas par une approche à long terme sur quelques sites avec une démarche démographique.

2.2.2. LES HYPOTHESES DE BASE

Les hypothèses de base de la méthode des indices ponctuels d'abondance sont les suivantes (Bibby *et al.*, 1992) :

1. Le comportement de l'oiseau n'est pas influencé par la présence de l'observateur.
2. Les oiseaux sont à 100% détectables par l'observateur.
3. Les oiseaux ne se déplacent pas à l'insu de l'observateur durant la période de comptage.
4. Le comportement des oiseaux est indépendant des densités de population.
5. Les oiseaux sont totalement et correctement identifiés.

2.2.3. MODE OPERATOIRE

Les stations de points d'écoute sont visitées deux fois durant la saison de reproduction (entre avril et fin juin), entre 6 h30 et 11h du matin lors de journées sans pluies et sans grands vents. Les deux visites au cours de la saison de reproduction et la tranche horaire définie permettent de recenser un maximum d'espèces et de produire les meilleurs résultats (Lynch, 1995; Drapeau *et al.*, 1999). Avant chaque point d'écoute, l'observateur est immobile pendant 10 minutes afin d'atténuer l'effet de sa présence sur les oiseaux.

Les stations de point d'écoute sont disposées au centre des mailles carrées de 100 mètres de côté de la grille d'échantillonnage. Ainsi, 130 stations d'écoute sont placées par échantillonnage aléatoire dans différents peuplements pour les trois sites d'étude, à des distances d'au moins 150 mètres afin d'éviter les doubles comptages d'individus lors de l'échantillonnage et à au moins 50 mètres des lisières internes ou externes. Pour certaines espèces à grands domaines vitaux, comme les pics, une attention particulière a été prêté à ne pas compter les mêmes individus à plusieurs reprises (Robinson & Robinson, 1999).

Les points d'écoute ont été réalisés du 4 au 25 avril 2001, du 2 mai au 16 juin 2001, du 3 au 25 avril 2002, du 6 au 20 mai 2002, du 9 au 12 avril 2003 et du 26 au 29 mai 2003 par Laurence

Delahaye, Arnaud Laudelout et Xavier Vandevyvre. Au total, 253 points d'écoute ont été réalisés sur 130 placettes des sites de la Croix-Scaille, de Wellin et de Haut-Fays.

Du fait de mauvaises conditions météorologiques ou de l'abandon de certaines placettes (dû entre autres aux abattages suite aux attaques de scolytes), certains points d'écoute ont été écartés des analyses. Finalement, seul les points d'écoute dont les deux passages étaient valables ont été retenus. Les communautés d'oiseaux ont ainsi été décrites sur 100 placettes. Ce sont donc 200 points d'écoute, répartis sur 42 placettes sur le site de Gembes, 39 placettes sur le site de la Croix-Scaille et 19 placettes sur le site de Haut-Fays, qui seront finalement analysés.

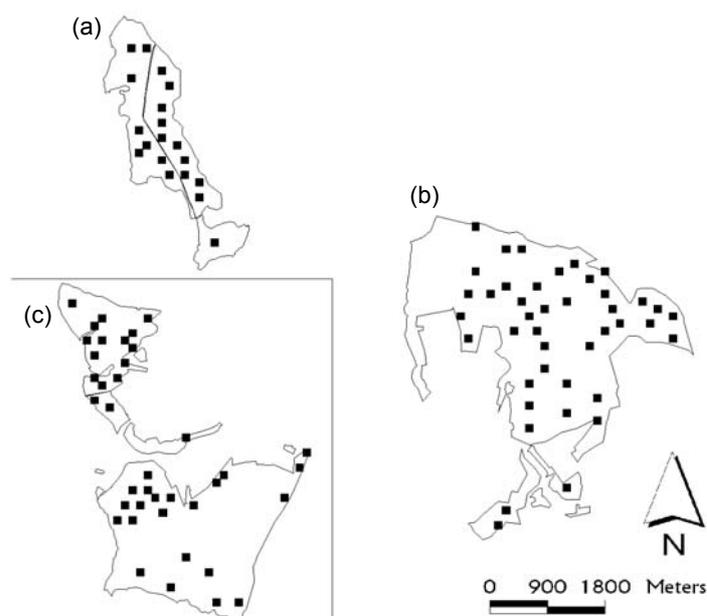


Figure 6.1 : Répartition des placettes de points d'écoute sur les trois sites d'étude de (a) Haut-Fays (n=19), (b) Gembes (n=42) et (c) la Croix-Scaille (n=39).

2.2.4. LIMITES DE LA METHODE

La méthode des indices ponctuels d'abondance ne permet pas d'estimer le nombre d'individus ou de couples nicheurs de manière absolue. Toutefois, c'est une bonne méthode pour estimer globalement et sur un nombre important de sites la capacité d'accueil du milieu. La méthode de la cartographie des individus cantonnés est plus précise mais en forêt sa faisabilité est très réduite du fait d'un encombrement spatial fort important (Oelke, 1981).

Une autre limite du dénombrement d'oiseaux réside dans le fait que la détectabilité des oiseaux varie en fonction de l'habitat (Bibby & Buckland, 1987). Plus un habitat est dense plus les oiseaux sont plus difficiles à détecter. Cette limite est valable également pour les techniques de recensement autres que l'indice ponctuel d'abondance.

Lors des recensements visant à quantifier l'avifaune nicheuse d'un peuplement se pose le problème de l'éventuelle séparation des migrateurs. Dans notre cas, la présence de migrateurs non nicheurs n'est pas gênante car ces oiseaux utilisent l'habitat forestier lors de déplacements pré et post nuptiaux. Les biotopes concernés contribuent donc à la survie de l'espèce.

Dans certains cas, les hypothèses de base des IPA peuvent ne pas être respectées, par exemple pour les raisons suivantes :

- Les espèces les plus grandes, notamment en milieu ouvert, ont tendance à fuir la présence humaine.
- Les espèces discrètes ne sont pas détectables à 100 % avec comme conséquence une sous-estimation des populations.
- Si le comportement territorial se trouve accentué par la présence d'autres mâles, la détectabilité de l'espèce sera supérieure à celle obtenue dans un site de moindre densité de population. Cet effet de comportement rend les fortes densités plus faciles à mesurer que les faibles.

Dans le cas de notre étude, les espèces à grands domaines vitaux n'ont pas été prises en considération car l'objectif est de déterminer les relations entre l'habitat et les communautés d'oiseaux à une échelle locale. La diminution de la durée des points d'écoute permet de réduire l'impact de la mobilité des oiseaux. Il reste que la détectabilité des espèces est fonction de leurs densités.

2.3. Inventaire des peuplements forestiers

La caractérisation des peuplements où les points d'écoute ont été réalisés correspond aux placettes de l'inventaire habitat, détaillé au Chapitre 4. La communauté d'oiseaux est mise en relation avec les classes de structures, de compositions et les faciès définis au Chapitre 4. Pour certaines analyses, les classes de structures ont été simplifiées, en regroupant les classes sous les étiquettes 'Petits bois', 'Bois moyens', 'Gros bois' et 'Irrégulier'. Les trois premières sont des structures régulières.

2.4. La communauté d'oiseaux au travers d'indices synthétiques

Les inventaires par point d'écoute ont permis de calculer la richesse spécifique et l'abondance des différentes espèces présentes sur chacune des 100 placettes. Les données sont analysées en fonction d'indices de diversité, de richesse et d'abondance ainsi qu'en fonction de la classification des espèces selon des traits de la biologie des espèces. La description des structures des communautés d'oiseaux à travers différents traits biologiques des espèces constitue une approche directement fonctionnelle par rapport à celle effectuée uniquement à travers les relations entre espèces (Richard, 2004). En effet, regrouper les espèces dans telle ou telle catégorie trophique ou caractériser plusieurs espèces différentes par tel ou tel trait biologique revient à leur attribuer explicitement une fonction qui n'apparaît pas quand on les considère uniquement en tant qu'espèce. De même, la recherche de groupes d'espèces indicatrices correspond également à une approche fonctionnelle. Les espèces ont été différenciées selon leur caractère sédentaire ou migrateur, selon leur classification en cavernicoles ou non cavernicoles et selon les guildes trophiques.

2.4.1. RICHESSE, ABONDANCE ET INDICES DE DIVERSITÉ

L'expression la plus simple de la diversité réside dans la liste d'espèces peuplant un espace, soit la richesse spécifique. La richesse totale en espèces ('richesse') est estimée comme le nombre total d'espèces recensées pour les deux passages. Le nombre total d'individus observés ('Totnb'), soit l'abondance totale, est déterminé par la somme du maximum d'individus observés lors des deux passages d'écoute pour chaque espèce. Selon Betts *et al.* (2005), l'abondance maximale entre les deux passages est le meilleur estimateur de l'activité de reproduction sur base de points d'écoute.

La notion de diversité recouvre deux aspects : la richesse, c'est-à-dire le nombre S d'espèces dans un écosystème et la régularité, c'est-à-dire la façon avec laquelle le nombre total N

des individus recensés se répartissent dans les S espèces identifiées. Une communauté X est moins diversifiée que la communauté Y lorsque le nombre S de catégories des éléments étudiés est plus petit dans X que dans Y ou que parmi les S catégories dénombrées, il y a une plus petite proportion de catégories « abondantes » que dans la communauté Y.

La diversité d'une communauté peut être notamment représentée au moyen d'indices traduisant soit la richesse, soit la régularité, soit la combinaison de la richesse et de la régularité. Les indices de Shannon-Weaver et de Simpson (indépendants d'une hypothèse de distribution) combinent richesse et régularité tandis que l'indice de Pielou constitue un indicateur de régularité. L'indice de Shannon-Weaver est basé sur les proportions d'espèces que l'on observe :

$$H' = - \sum_{i=1}^S [(N_i / N) * \log(N_i / N)]$$

où S est le nombre d'espèces et log est en base 2. Dans la nature, la valeur de H' se situe en général entre 0,5 (très faible diversité) et 4,5 (dans le cas d'échantillons de grande taille de communautés complexes). Bien qu'ayant été calculés, les indices de Pielou et de Simpson n'ont finalement pas été étudiés vu le peu d'information complémentaire qu'ils apportaient.

La richesse varie selon la surface considérée, la variété des habitats et la pression d'échantillonnage. Il est nécessaire de standardiser les méthodes de son estimation pour tenir compte de ces variables. En particulier, la relation entre diversité et taille de l'échantillon dépend des probabilités de distribution des espèces parmi les classes d'abondance. On distingue couramment les diversités α , β , γ , δ qui correspondent à différents types d'information sur la diversité dans l'espace (Blondel, 1995). La diversité α (intra-habitat) est le nombre d'espèces présentes dans un même compartiment de paysage, un même biotope. La diversité β (inter-habitat) est un indice de similitude qui exprime le renouvellement (turnover) d'espèces d'un habitat à l'autre. La diversité γ est la diversité totale à l'échelle d'un paysage (secteur écologique). Enfin, la diversité δ est un indice de similarité inter-secteurs ou inter-régions. La diversité étudiée est la diversité alpha, intra-habitat. La diversité β est étudiée lors de l'analyse de l'homogénéité de l'échantillonnage des communautés d'oiseaux pour les classes de composition et de structure locale des peuplements forestiers (voir § 2.5.2.).

2.4.2. CLASSIFICATION DES ESPECES EN CAVERNICOLE/NON CAVERNICOLE ET EN MIGRATEUR/SEDENTAIRE

La structure des communautés d'oiseaux peut être étudiée à travers différents groupes trophiques ou différents traits biologiques des espèces. Une première classification des espèces selon leurs traits de vie se base sur leur caractère migrateur/sédentaire et cavernicole/non cavernicole. Les relations entre ces deux classifications d'espèces et les caractéristiques de l'habitat ont été examinées en détail du fait que des études antérieures ont montré des changements de composition de communautés selon la structure, la composition et le stade de développement des peuplements forestiers (Helle & Fuller, 1988; Fuller *et al.*, 1989).

Les espèces migratrices sont celles dont la majorité des populations quittent la Belgique en hiver (Tableau 6.1).

Au sein des cavernicoles, on a distingué les cavernicoles primaires, c'est-à-dire ceux qui sont capables de creuser leur loge (soit les pics), des cavernicoles secondaires qui sont incapables de creuser leurs loges. La mésange boréale (*Parus montanus*) et la mésange nonnette (*Parus palustris*) sont des espèces qui sont capables de creuser des cavités mais qui utilisent également

des cavités existantes (Sandström, 1992). Elles sont aussi appelées cavernicoles primaires faibles au sens de Martin & Eadie (1999). Elles ont été considérées comme cavernicoles secondaires puisque chez nous on ne connaît pas la part des cavités occupées qui sont réellement creusées par elles.

Il existe une structure hiérarchique des différents groupes d'oiseaux cavernicoles et des interdépendances potentielles entre chacun des groupes (Martin & Eadie, 1999). Mais ces dépendances peuvent varier d'un habitat à l'autre. Il est dès lors intéressant, en terme de conservation, d'évaluer la relation entre les différents groupes.

Les cavités peuvent être considérées comme la ressource centrale recherchée et les arbres comme la ressource primaire. L'organisation des différents groupes peut se rapprocher du concept de réseau de cavités, analogue au réseau de nourriture (Pimm, 1980), où il y a une ressource centrale produite par des membres de la communauté (les cavités), une hiérarchie de groupes de consommateurs et des relations et connexions entre les espèces des différents groupes (Figure 6.2). Les cavernicoles primaires sont les espèces clés pour la production de cavités requises pour les autres espèces de la communauté. Les cavernicoles primaires faibles utilisent les cavités creusées par les cavernicoles primaires mais peuvent également en produire, d'où leur lien avec la ressource primaire et les cavernicoles secondaires. Ceux-ci sont dépendants des cavernicoles primaires et primaires faibles. La communauté d'espèces non cavernicoles peut entrer en concurrence pour la nourriture et donc peut avoir un effet sur les cavernicoles. Cette hypothèse de l'existence d'un réseau de cavités va être testée.

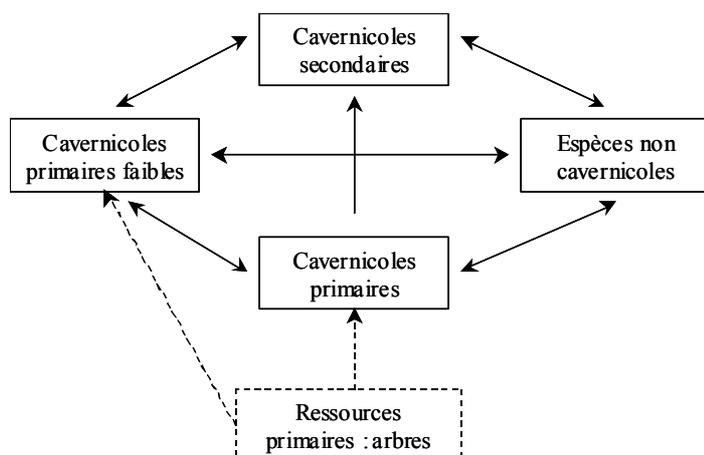


Figure 6.2 : Structure hypothétique des groupes de cavernicoles selon le concept écologique de réseau de cavités.

La proportion d'espèces cavernicoles ('PcCav') et migratrices ('PcMigr') recensées en une station est calculée sur base de la proportion d'individus cavernicoles sur le nombre total d'individus ('Totnb'). La richesse en cavernicoles ('RichCav') et en migrateurs ('RichMigr') ainsi que leur abondance ('AbCav' et 'AbMigr') sont également calculées. Les richesses en cavernicoles primaires et secondaires ont été calculées ('RichCavP' et 'RichCavS').

Dans toutes les analyses, les mesures d'abondance ont été transformées par une fonction logarithmique et les mesures de pourcentage par une fonction arc sinus racine carrée (Donald *et al.*, 1998). La nécessité de ces transformations provient du fait que la distribution des abondances est asymétrique, avec par exemple de nombreuses valeurs faibles et quelques grandes valeurs. Il est alors nécessaire d'effectuer une transformation des données pour donner moins de poids aux variations des grandes valeurs dues aux espèces très abondantes par rapport aux nombreuses espèces plus rares.



Planche photos 1 : Quelques espèces migratrices présentes sur les sites d'études : fauvette grisette, pipit des arbres, fauvette à tête noire, pouillot fitis et pouillot véloce (© Matti Rekilä).

2.4.3. GUILDES TROPHIQUES

Un peuplement est l'ensemble des populations d'espèces différentes coexistant dans un même milieu, donc susceptibles d'avoir des interactions entre elles. Une guildes est un petit groupe d'espèces généralement affines partageant une même ressource importante du milieu (Root, 1967). Par définition, ce groupe d'espèces est isolé de tout autre par une distance écologique supérieure à celle qui sépare les constituants extrêmes de la guildes, de sorte que les interactions entre espèces sont plus fortes à l'intérieur d'une même guildes qu'entre espèces appartenant à des guildes différentes (Blondel, 1995).

La classification en guildes utilisée regroupe l'ensemble des espèces qui, pendant la période de reproduction, se nourrissent de la même manière : même type de nourriture et même méthode de recherche ou de capture (Muller, 1997). Six catégories sont distinguées (Tableau 6.1) :

1. *carnivores terrestres* : oiseaux recherchant à même le sol une nourriture essentiellement animale (invertébrés, petits vertébrés) ;
2. *herbivores terrestres* : oiseaux recherchant à même le sol une nourriture essentiellement végétale (graines, plantes diverses...) ;
3. *grimpeurs* : oiseaux explorant les troncs et les grosses branches à la recherche d'une nourriture essentiellement animale ;
4. *carnivores arboricoles* : oiseaux recherchant de petits invertébrés dans le feuillage et les petites branches des arbres ainsi que dans les buissons ;
5. *herbivores arboricoles* : oiseaux recherchant dans le feuillage et les petites branches des arbres des fruits, graines et bourgeons ;
6. *chercheurs de vertébrés à l'affût* : oiseaux se laissant tomber depuis un perchoir ou un affût aérien sur des vertébrés vivant au sol.

Les analyses selon les guildes trophiques sont réalisées par des mesures de richesse. Le faible nombre d'espèces par guildes ne permet pas une mesure pertinente de l'abondance et de la diversité.



Planche photos 2 : Quelques espèces cavernicoles présentes sur les sites d'étude : grimpereau des bois, pic épeiche juvénile, mésange nonnette et sittelle torchepot (© Matti Rekilä).

3. Composition des communautés d'oiseaux

3.1. Méthodologie

Les courbes aire-espèce qui représentent la richesse cumulée en espèces en fonction du nombre d'échantillons sont utilisées pour estimer la richesse totale de chaque classe d'habitat ou de chaque site d'étude par une extrapolation de type Jackknife de premier ordre disponible dans le logiciel PC-Ord 4.25 (McCune & Mefford, 1999). L'exhaustivité de l'échantillonnage de chaque classe d'habitat est calculée par la division de la richesse totale observée de la classe d'habitat par la richesse totale estimée.

Un indice d'homogénéité de la communauté d'oiseaux de chaque classe d'habitat est calculé par la division de la richesse moyenne pour la classe étudiée par la richesse estimée totale de la classe d'habitat. Cet indice donne la proportion moyenne de la richesse totale qui est détectée lors d'un seul point d'écoute et est donc directement reliée à l'homogénéité de la communauté aviaire de la classe d'habitat. C'est ce que Blondel (1995) nomme la diversité bêta.

Tableau 6.1 : Liste des espèces observées (n=52) et leurs abréviations, leurs caractères migrateurs (M) (n=15) / sédentaires (S) (n=37), cavernicoles primaires (CI) (n=5) ou cavernicoles secondaires (CII) (n=13), leurs appartenances aux différentes guildes trophiques (CT carnivore terrestre (n=13), HT herbivore terrestre (n=8), G grimpeur (n=6), CA carnivore arboricole (n=17), HA herbivore arboricole (n=7), CV chasseur de vertébré à l'affût (n=1)), et les statuts SPEC selon l'IUCN (pour les explications voir texte §2.5.6.) et selon la liste rouge wallonne (NM non menacé, RM risque mineur, D déclinant).

Abrév.	Nom français	Nom latin	Mig./Séd.	Cav	Guilde	Status SPEC	Status LR
AEGCAU	Mésange à longue queue	<i>Aegithalos caudatus</i>	S		CA		NM
ANTTRI	Pipit des arbres	<i>Anthus trivialis</i>	M		CT		D
BUTBUT	Buse variable	<i>Buteo buteo</i>	S		CV		NM
CARCAN	Linotte mélodieuse	<i>Carduelis cannabina</i>	M		HT	4	D
CARCAR	Chardonneret élégant	<i>Carduelis carduelis</i>	M		HA		NM
CARSPI	Tarin des aulnes	<i>Carduelis spinus</i>	M		HA	4	RM
CERBRA	Grimpereau des jardins	<i>Certhia brachydactyla</i>	S	CII	G	4	NM
CERFAM	Grimpereau des bois	<i>Certhia familiaris</i>	S	CII	G		NM
COCCOC	Gros-bec casse-noyaux	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	S		HA		RM
COLOEN	Pigeon ramier	<i>Columba palumbus</i>	S	CII	HT	4	NM
COLPAL	Pigeon colombin	<i>Colomba oenas</i>	S	CII	HT	4	NM
CORCOR	Corneille noire	<i>Corvus corone</i>	S		HT		NM
CUCCAN	Coucou gris	<i>Cuculus canorus</i>	M		CA		D
DENMAJ	Pic épeiche	<i>Dendrocopos major</i>	S	CI	G		NM
DENMED	Pic mar	<i>Dendrocopos medius</i>	S	CI	G	4	RM
DENMIN	Pic épeichette	<i>Dendrocopos minor</i>	S	CI	G		RM
DRYMAR	Pic noir	<i>Dryocopus martius</i>	S	CI	CT		RM
EMBCIT	Bruant jaune	<i>Emberiza citrinella</i>	S		HT	4	RM
ERIRUB	Rougegorge familier	<i>Erithacus rubecula</i>	S		CT	4	NM
FICHYP	Gobemouche noir	<i>Ficedula hypoleuca</i>	M	CII	CA	4	D
FRICOE	Pinson des arbres	<i>Fringilla coelebs</i>	S		HT	4	NM
GARGLA	Geai des chênes	<i>Garrulus glandarius</i>	S		HA		NM
LOXCUR	Bec-croisé	<i>Loxia curvirostra</i>	S		HA		NM
MOTCIN	Bergeronnette des ruisseaux	<i>Motacilla cinerea</i>	S		CT		NM
NUCCAR	Cassenoix moucheté	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	S		HA		RM
PARATE	Mésange noire	<i>Parus ater</i>	S	CII	CA		NM
PARCAE	Mésange bleue	<i>Parus caeruleus</i>	S	CII	CA	4	NM
PARCRI	Mésange huppée	<i>Parus cristatus</i>	S	CII	CA	4	NM
PARMAJ	Mésange charbonnière	<i>Parus major</i>	S	CII	CA		NM
PARMON	Mésange boréale	<i>Parus montanus</i>	S	CII	CA		D
PARPAL	Mésange nonnette	<i>Parus palustris</i>	S	CII	CA		RM
PHYCOL	Pouillot véloce	<i>Phylloscopus collybita</i>	M		CA		NM
PHYSIB	Pouillot siffleur	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	M		CA	4	RM
PHYTRO	Pouillot fitis	<i>Phylloscopus trochilus</i>	M		CA		RM
PICPIC	Pie bavarde	<i>Pica pica</i>	S		CT		NM
PICVIR	Pic vert	<i>Picus viridis</i>	S	CI	CT	2	NM
PRUMOD	Accenteur mouchet	<i>Prunella modularis</i>	S		CT	4	NM
PYRPYR	Bouvreuil pivoine	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	S		HA		NM
REGIGN	Roitelet triple-bandeau	<i>Regulus ignicapillus</i>	M		CA	4	NM
REGREG	Roitelet huppé	<i>Regulus regulus</i>	S		CA	4	NM
SITEUR	Sittelle torchepot	<i>Sitta europaea</i>	S	CII	G		NM
STRDEC	Tourterelle turque	<i>Streptopelia decaocto</i>	S		HT		NM
STRTUR	Tourterelle des bois	<i>Streptopelia turtur</i>	M		HT	3	D
STUVUL	Etourneau sansonnet	<i>Sturnus vulgaris</i>	S	CII	CT		NM
SYLATR	Fauvette à tête noire	<i>Sylvia atricapilla</i>	M		CA	4	NM
SYLBOR	Fauvette des jardins	<i>Sylvia borin</i>	M		CA	4	RM
SYLCOM	Fauvette grisette	<i>Sylvia communis</i>	M		CA	4	NM
TROTRO	Troglodyte mignon	<i>Troglodytes troglodytes</i>	S		CT		NM
TURMER	Merle noir	<i>Turdus merula</i>	S		CT	4	NM
TURPHI	Grive musicienne	<i>Turdus philomelos</i>	M		CT	4	NM
TURPIL	Grive litorne	<i>Turdus pilaris</i>	S		CT	4	RM
TURVIS	Grive draine	<i>Turdus viscivorus</i>	S		CT	4	NM

3.2. Résultats

3.2.1. ANALYSE GENERALE

52 espèces d'oiseaux ont été recensées dans les 100 points d'écoute retenus pour l'analyse. Trois espèces sont présentes dans plus de 90% des placettes : le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et la mésange charbonnière (*Parus major*). En plus de ces trois espèces, 11 espèces sont présentes sur plus de 50% des placettes. Il s'agit du grimpeur des jardins (*Certhia brachydactyla*), du pigeon ramier (*Columba palumbus*), du pic épeiche (*Dendrocopos major*), de la mésange bleue (*Parus caeruleus*), des pouillots fitis (*Phylloscopus trochilus*) et siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*), de la sittelle (*Sitta europaea*), de la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), du troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), du merle noir (*Turdus merula*) et de la mésange nonnette (*Parus palustris*).

La courbe aire-espèces, c'est-à-dire la représentation du nombre moyen d'espèces en fonction du nombre de placettes prises en considération dans l'échantillonnage, montre que le nombre de placettes étudiées est suffisant pour avoir une estimation de la richesse des sites d'étude (Figure 6.3).

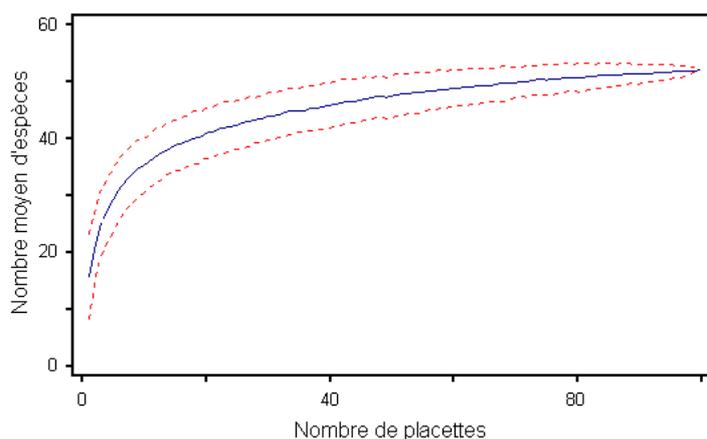


Figure 6.3 : Courbe cumulative des espèces en fonction du nombre de placettes. La courbe rejoint l'asymptote. Celle-ci indique le nombre de placettes à étudier pour avoir un échantillonnage complet.

Pour tous les sites d'étude, l'abondance totale de l'avifaune est directement liée au nombre total des espèces qui la constituent ($r=0,62$; $p<0,001$) (Figure 6.5a). Le logarithme de l'abondance des oiseaux nicheurs (W) croît proportionnellement au logarithme du nombre d'espèces (Z , soit la richesse) ($W = -1,01257 + 3,07702 Z - 0,962978 Z^2$; $F=94,85$; $p<0,001$; $R^2=66,2\%$) (Figure 6.5). Par contre, il n'y a pas de corrélation significative entre l'abondance moyenne par espèce et la richesse ($r=0,08$; $p=0,25$). L'abondance des espèces cavernicoles et migratrices est corrélée à la richesse en espèces cavernicoles et migratrices ($r_{cav}=0,78$ et $r^2_{cav}=52,6\%$; $r_{migr}=0,86$ et $r^2_{migr}=69,5\%$; $p<0,001$ pour tous). L'abondance des espèces cavernicoles secondaires est corrélée à l'abondance des espèces cavernicoles primaires ($r=0,39$; $p<0,001$). De même, la richesse en espèces cavernicoles secondaires est corrélée à la richesse en espèces cavernicoles primaires ($r=0,31$; $p<0,001$).

Selon l'analyse du réseau de cavités, avec une distinction entre cavernicoles primaires et cavernicoles primaires faibles, la corrélation entre l'abondance en cavernicoles primaires et secondaires est de 0,4 ($p<0,001$) et la corrélation entre l'abondance en cavernicoles primaires faibles et secondaires est de 0,37 ($p<0,001$) (Figure 6.4). Les corrélations partielles sont indiquées sur la Figure 6.4.

Le pourcentage de migrateurs est inversement corrélé au pourcentage de cavernicoles ($r=-0,78$; $p<0,001$) (Figure 6.5b). Le pourcentage de cavernicoles explique 56,7% de la variance du pourcentage de migrateurs ($Y = 0,477597 - 0,354422 x - 0,555253 x^2$; $F=63,4$; $p<0,001$).

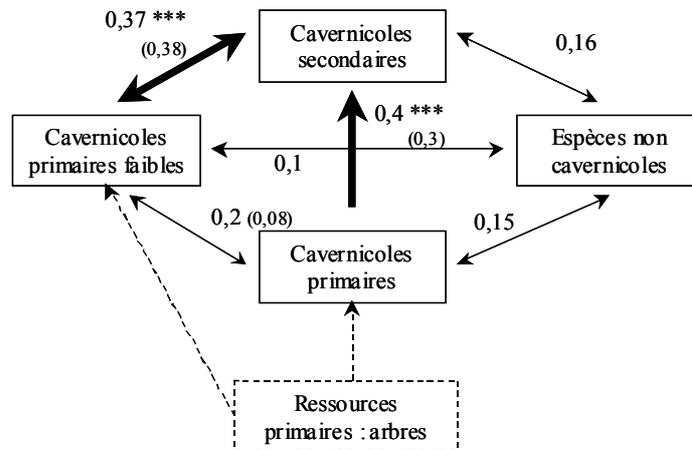


Figure 6.4 : Structure des guildes de cavernicoles avec les coefficients de corrélation simple (Spearman) et les coefficients de corrélation partiels (entre parenthèses) (Spearman) pour les guildes cavernicoles.

Le nombre d’espèces de la guildes des carnivores arboricoles est fortement corrélé au nombre d’espèces migratrices ($r=0,79$; $p<0,001$). C’est également le cas pour le nombre d’espèces de la guildes des grimpeurs et la richesse en cavernicoles ($r=0,76$; $p<0,001$). Les richesses en migrateurs et en cavernicoles expliquent respectivement 62,7 et 58,7 % de la variabilité de la richesse en carnivores arboricoles ($y=2,47+0,89*x$; $S=1,26$; $F=165,06$, $p<0,001$) et en grimpeurs ($y=-0,18+0,5*x$; $S=0,76$; $F=139$, $p<0,001$).

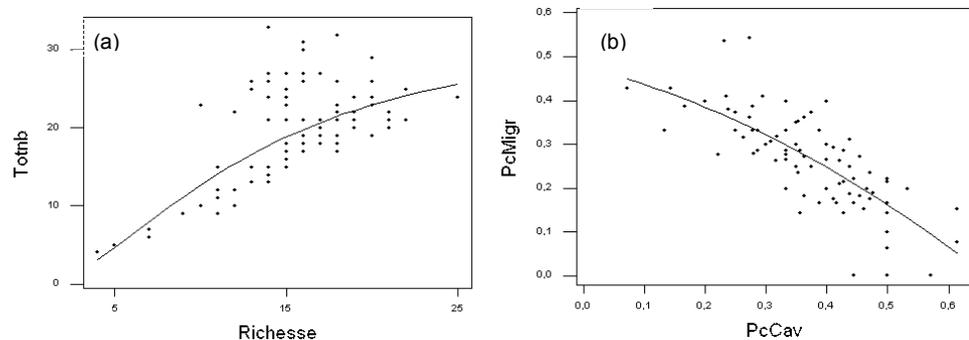


Figure 6.5 : Courbes de régressions (a) entre l’abondance (Totnb) et le nombre d’espèces d’oiseaux pour toutes les placettes (richesse) et (b) entre le pourcentage de migrateur (Pcmigr) et le pourcentage de cavernicoles (Pccav).

3.2.2. COMPARAISON DES SITES D’ETUDE

Sur le site de la Croix-Scaille, 46 espèces différentes sont recensées, contre 48 et 33 espèces pour les sites de Gembes et de Haut-Fays. L’estimation Jackknife de la richesse totale permet d’évaluer l’exhaustivité de l’échantillonnage pour chaque site d’étude (Tableau 6.3). Les trois sites ont une exhaustivité spécifique supérieure à 85 %. De même, les courbes aire-espèces montrent que le nombre de placettes étudiées est suffisant pour avoir une estimation de la richesse des sites d’études.

La richesse moyenne totale est de 15,6 espèces. Les indices d’homogénéité varient de 29 à 40 %. Le site de Haut-Fays a une richesse moyenne et totale plus faible mais par contre une homogénéité des placettes plus forte (Tableau 6.2).

Tableau 6.2 : Comparaison de l'exhaustivité de l'échantillonnage, de la richesse spécifique, de l'homogénéité et des indices de valeur de conservation selon le « Species of European Conservation Concern » (Tucker & Heath, 1994) pour les différents sites d'études.

	Estimation			Richesse moyenne	Ecart-type	Indice d'homogénéité
	Richesse totale	Jackknife de la richesse totale	Exhaustivité spécifique			
Croix-Scaille (n=39)	46	53,8	85,5	15,8	4,2	29,3
Gembes (n=42)	48	54,8	87,6	15,8	3,8	28,8
Haut-Fays (n=19)	33	36,8	89,7	14,7	2	39,9
Total (n=100)	52	57	91,2	15,6	3,7	27,3

La richesse en cavernicoles diffère significativement entre sites ($H=9,56$; $p=0,008$ et $H=10,52$; $p=0,005$). Le site de Haut-Fays est le plus riche en espèces cavernicoles (5,8 espèces en moyenne). Le site de Gembes a en moyenne 5,5 espèces cavernicoles et le site de la Croix-Scaille en moyenne 4,6 espèces cavernicoles. Néanmoins l'indice de diversité de Shannon-Weaver est le plus faible pour le site de Haut-Fays (2,53). Cet indice est de 2,65 et 2,67 respectivement pour les sites de Gembes et de la Croix-Scaille. La diversité est significativement différente entre les sites ($H=10,28$; $p=0,005$).

Le pourcentage tant des cavernicoles que des migrateurs est significativement différent pour les trois sites d'étude ($H_{cav}=21,14$ et $H_{migr}=17,21$; $p<0,001$). Le site de Haut-Fays comprend le plus de cavernicoles (45%) et le moins de migrateurs (20%). Les espèces cavernicoles du site de la Croix-Scaille représentent 33% des espèces pour 38% pour Gembes et les espèces migratrices représentent respectivement 30 et 26% des espèces.

3.3. Discussion

Il n'est pas surprenant de constater que l'abondance croît avec la richesse en espèces. La compétition entre espèces différentes est en effet assez faible et, en tout cas, bien moins intense que la compétition intra-spécifique : de ce fait, plus la forêt offre de niches différentes, plus le nombre total d'oiseaux peut être élevé (Ferry & Frochot, 1974). Toutefois, on peut interpréter le caractère logarithmique de la relation comme dû à un phénomène de saturation du milieu en oiseaux. Ce qui amène à penser que, lorsque l'avifaune est vraiment très abondante, des espèces différentes arrivent à entrer en concurrence (Ferry & Frochot, 1974). L'abondance moyenne des espèces est semblable quelle que soit la richesse totale en espèces.

La compréhension des interactions et inter-dépendances entre les groupes d'espèces cavernicoles est cruciale pour la conservation des communautés d'oiseaux forestiers. L'intérêt porté par les écologues et les gestionnaires forestiers aux espèces cavernicoles est de plus en plus grand parce que ces espèces sont largement dépendantes des vieux arbres et du bois mort pour nicher et se nourrir. Dans notre étude, 35 % des espèces observées sont cavernicoles et 29 % des espèces sont migratrices.

Comme le montrent nos résultats, la densité et la richesse en pics dans les peuplements forestiers a une influence significative sur la richesse et l'abondance des autres espèces requérant des cavités pour nicher. Les cavernicoles secondaires sont significativement corrélés aux cavernicoles primaires et aux cavernicoles primaires faibles. L'absence de corrélation entre les cavernicoles primaires et les cavernicoles primaires faibles peut s'expliquer justement par le fait que les cavernicoles faibles peuvent creuser eux-mêmes leurs cavités, à l'inverse des cavernicoles secondaires.

Il n'y a pas de corrélation entre les cavernicoles et les non cavernicoles, contrairement aux résultats obtenus par Bock *et al.* (1992) qui concluait à une corrélation négative entre ces deux groupes. Afin de vérifier les liens causaux et fonctionnels entre les différents groupes, il serait

nécessaire de réaliser la même analyse au niveau spécifique avec une quantification de l'utilisation des cavités par chaque espèce (Martin & Eadie, 1999).

L'hypothèse de l'existence d'un réseau de cavités structurant les groupes de cavernicoles n'est pas démontrée ici. D'autant plus que l'analyse selon les classes de composition et de structure ne montre pas la même évolution pour les cavernicoles primaires et secondaires (Figure 6.4). Par ailleurs certains cavernicoles secondaires ne dépendent pas entièrement des cavités mais peuvent à l'occasion nicher sous des décollements d'écorces (grimpeaux) ou dans des bris de branches (mésanges).

Dans notre étude, le pourcentage de migrants est inversement corrélé au pourcentage de cavernicoles en raison du fait qu'une seule espèce est cavernicole et migratrice, le gobe-mouche noir, espèce très peu présente sur nos placettes d'étude.

Malgré des différences significatives dans la composition de l'avifaune des trois sites d'études, nous avons pris le parti de globaliser les résultats parce que :

- les distances faibles entre les trois sites (pour des espèces aussi mobiles que des oiseaux) permettent de réfuter que certains sites soient colonisés singulièrement par certaines espèces d'oiseaux ;
- les trois sites sont dans la même région biogéographique.

4. Richesse et diversité des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et de la structure locale

4.1. Méthodologie

Les questions relatives à cette problématique sont les suivantes :

- comment évoluent l'abondance, la richesse et la diversité en oiseaux en fonction de la composition et de la structure locale des peuplements forestiers ? ;
- quelle est la valeur conservatoire des différents habitats en fonction de la composition et des structures locales des peuplements forestiers ? ;
- quelles sont les espèces indicatrices de la composition et de la structure locales des peuplements forestiers ?

Les données analysées sont composées de trois matrices : la matrice 'espèce', la matrice 'diversité' et la matrice 'structure et composition'. Cette dernière est composée uniquement des trois variables synthétiques (voir Chapitre 4) que sont la composition, la structure locale et les faciès. Trois types d'analyses sont définis pour répondre aux trois questions de départ (Figure 6.6) : la comparaison de la richesse et la diversité des communautés d'oiseaux en fonction de la composition et de la structure forestière, la recherche d'espèces indicatrices des classes d'habitats et le calcul de valeurs de conservation de ceux-ci.

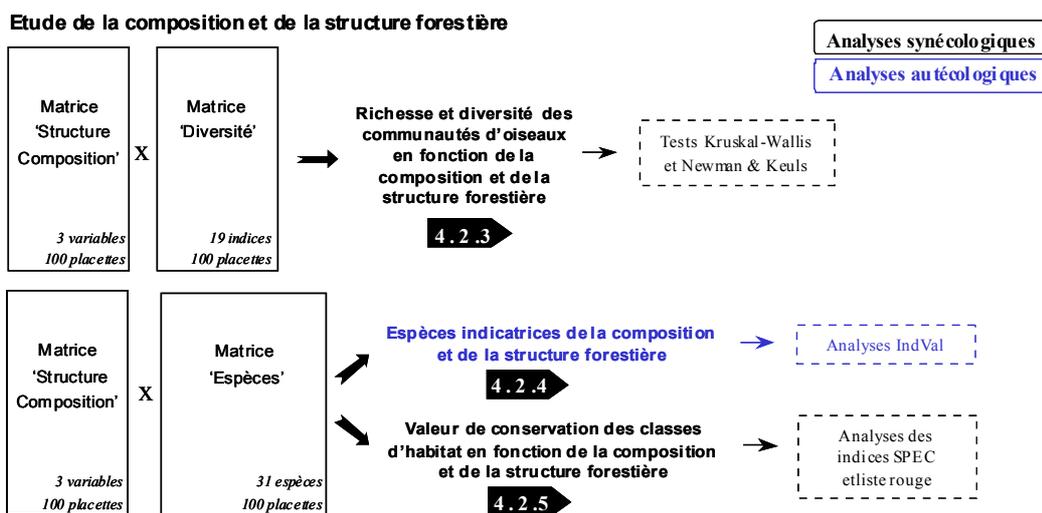


Figure 6.6 : Méthodologie d'analyse synécologique (en noir) et autécologique (en bleu) des données des communautés d'oiseaux : illustration des 3 types d'analyse avec les matrices de données correspondantes et les outils statistiques utilisés (dans les box). Les flèches pleines renvoient aux paragraphes de résultats correspondants.

4.1.1. COMPARAISON DES CLASSES DE STRUCTURE, DE COMPOSITION ET LES FACIÈS

Ce premier type d'analyse considère la matrice des indices synthétiques de diversité des communautés et la matrice des classes de structures, de composition et de faciès. Il s'agit de définir l'évolution de la richesse, de l'abondance et de la diversité pour les différentes classes. Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis est mis en œuvre pour comparer, entre les classes de composition, de structure et les faciès, les indices des communautés d'oiseaux (abondance, richesse, indice de diversité). Ce test a l'avantage d'identifier l'existence éventuelle d'effets de l'habitat sur les variables étudiées, mais également de quantifier ces effets en leur donnant un degré de signification. Le test de Newman et Keuls est utilisé pour la comparaison multiple de moyennes entre classes d'habitat. Ces analyses ont été réalisées en S.A.S. version 8.02 (The SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

4.1.2. L'ANALYSE DES ESPÈCES INDICATRICES

Le deuxième type d'analyse considère la matrice espèce et la matrice des classes de composition, de structure et des faciès afin de déterminer des espèces indicatrices pour les différentes classes.

L'identification d'espèces ou groupes d'espèces capables de prédire un ensemble de variables de milieu constitue la question centrale de la théorie des indicateurs biologiques (Chessel & Thioulouse, 2001). Dans ce cadre, la question est posée de savoir s'il existe des différences d'abondance/occurrence des espèces selon les classes de composition, de structure et de faciès définies a priori et s'il est dès lors possible de déterminer des espèces indicatrices de ces classes d'habitat.

L'analyse des groupements (« cluster analysis »), historiquement la plus ancienne et qui découle de la phytosociologie, cherche à classer les communautés de manière hiérarchique en « communautés types », groupements ou syntaxa, définis à partir d'espèces caractéristiques, différentielles et compagnes. Elle a donné naissance aux techniques de classification et, par extension, à la recherche des espèces indicatrices de types d'habitat : analyse factorielle discriminante, Anova, Manova et plus récemment Twinspan et IndVal (Dufrene & Legendre, 1997).

La présence/absence des espèces selon les classes de composition et de structure a été analysée par la méthode des espèces indicatrices « Indval » (Dufrière, 2001). La méthode Indval utilise une classification des relevés pour identifier les espèces qui en sont indicatrices (Dufrière & Legendre, 1997). Une espèce est considérée comme indicatrice si elle est typique d'une classe d'habitat ou d'un groupe de classes (et absente des autres classes) et si elle est présente dans tous les relevés de cette classe d'habitat ou de ce groupe de classes. Ces deux contraintes permettent de mesurer la spécificité et la fidélité d'une espèce. La spécificité est maximale quand l'espèce n'occupe qu'une classe ou qu'un groupe et la fidélité est maximale lorsque l'espèce est présente dans tous les relevés d'une classe ou d'un groupe de classes.

L'analyse des espèces indicatrices a pour but de tenter d'associer des espèces caractérisant chaque classe d'habitat ou chaque groupe de classes. Les analyses ont été réalisées tant d'une manière hiérarchisée que non hiérarchisée.

L'analyse hiérarchisée part d'une seule classe regroupant toutes les classes d'habitat, puis divise les classes en deux, puis encore en deux et ainsi de suite pour ne plus obtenir qu'une seule classe. Une valeur indicatrice (IV) est calculée pour chaque espèce et chaque classe selon différents niveaux. Cette valeur est testée statistiquement via le test de permutation de Monte-Carlo. Le niveau pour lequel l'espèce est la plus indicatrice est ainsi identifié et le caractère généraliste ou spécialiste d'une espèce est déterminé. En effet, si la valeur Indval diminue au fur et à mesure que les groupes se divisent en niveaux, cela montre que l'on est en présence d'une espèce généraliste. Par contre, si la valeur Indval augmente après division, on est en présence d'une espèce spécialiste (Dufrière, 2001).

Lors de l'analyse non hiérarchique, les espèces indicatrices sont alors recherchées pour chaque classe individuellement ou en regroupant des classes selon un critère logique d'association. L'analyse est menée sur autant de partitions qu'il y a de regroupements de classes. Ainsi, à titre d'exemple, les classes 'régulier petits bois', 'régulier bois moyens' et 'jardiné' ont été regroupées lors d'une analyse Indval pour déterminer si une ou des espèces sont spécialistes de ces trois classes de structure en opposition avec toutes les autres classes. Toutes les partitions étudiées, que ce soit en analyse hiérarchique ou non hiérarchique, sont indiquées à l'Annexe 6.1.

4.1.3. ANALYSE DES VALEURS DE CONSERVATION DES HABITATS

La valeur conservatoire définit le potentiel d'un site à abriter de manière durable un certain nombre d'espèces, de groupements végétaux, d'écotypes ou de faciès rares ou en situation précaire (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). L'évaluation de la valeur conservatoire se fonde le plus souvent sur le nombre d'espèces présentes dans le milieu, auxquelles on attribue un poids d'autant plus élevé qu'elles sont rares ou menacées (Branquart *et al.*, in prep.). Les listes rouges d'espèces menacées établies selon des critères objectifs jouent donc un rôle capital à ce titre. Un très grand nombre d'espèces végétales et animales sont typiquement inféodées aux milieux forestiers dans la mesure où la forêt constitue l'habitat naturel originel en Europe occidentale. Bon nombre d'entre elles sont extrêmement spécialisées et occupent des micro-habitats bien spécifiques (Branquart *et al.*, in prep.). Ce sont ces espèces qui sont à la base d'une haute valeur conservatoire d'un habitat.

L'Union internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) propose un système standard de classification des espèces menacées qui sert de base à la conception des listes rouges. Les principales catégories utilisées à cet effet sont les suivantes : les espèces éteintes (EX), les espèces en danger critique d'extinction (CR), les espèces en danger (EN), les espèces vulnérables (VU) et, enfin, les espèces qui sont à la limite d'être menacées (NT).

L'objectif est ici de comparer la valeur conservatoire des différents habitats sur base de leur appartenance aux classes de composition et/ou de structure. Un indice de valeur de conservation est alors calculé pour chaque classe de structure et de composition de l'habitat par une simple

équation adaptée de Pons *et al.* (2003), qui prend en compte le statut et la fréquence d'occurrence de l'espèce observée dans chaque classe d'habitat. Deux indices de valeur de conservation sont calculés ; chacun d'eux est basé sur un système standard de classification différent (Paquet *et al.*, Submitted).

Le premier système de statut d'espèces est le « Species of European Conservation Concern » ou SPEC (Tucker & Heath, 1994), qui évalue le statut des oiseaux à une échelle européenne sur base des critères de l'Union internationale pour la Conservation de la Nature. Quatre catégories d'espèces sont distinguées :

- SPEC-1 : espèces présentes en Europe et méritant une attention particulière de conservation à l'échelon mondial parce que leur statut mondial les place dans la classification menacée ;
- SPEC-2 : espèces dont la population mondiale est concentrée en Europe et qui ont un statut de conservation défavorable en Europe ;
- SPEC-3 : espèces dont la population mondiale n'est pas concentrée en Europe mais qui ont un statut de conservation défavorable en Europe ;
- SPEC-4 : espèces dont la population mondiale est concentrée en Europe mais qui ont un statut de conservation favorable en Europe.

Une valeur SPEC est assignée à chaque espèce en fonction d'une progression géométrique de l'état de conservation (espèces non SPEC=1 ; SPEC-4=2 ; SPEC-3=4 ; SPEC-2=8 ; SPEC-1=1). La catégorie SPEC-1 est absente des espèces présentes lors des points d'écoute. L'indice de valeur de conservation SPEC est calculé pour chaque classe d'habitat comme suit (Pons *et al.*, 2003) :

$$SPEC - Index = \sum_{i=1}^k [\log(Fi + 1) * valeurSPECi]$$

où k est la richesse spécifique, Fi la fréquence d'occurrence de l'espèce i dans la classe d'habitat considérée.

Le second système de statut d'espèces, développé à une échelle régionale, est la liste rouge des oiseaux de Wallonie (Jacob, 1997) revue par C. Vansteenwegen (Com. pers.). Le degré de menace est évalué en tenant compte de l'abondance actuelle et de l'évolution de l'effectif à moyen terme. Les catégories sont une adaptation du système de l'IUCN. Les statuts de conservation définis sont illustrés au Tableau 6.2.

Tableau 6.2 : Statut de conservation de l'avifaune nicheuse en Wallonie en fonction de la population (en nombre de couples) et en fonction de la tendance du déclin (Jacob & Vansteenwegen com. pers.)

Tendance	Population < 25	< 250	< 2500	> 2500
Déclin > 50 %	Danger extrême	Danger	Vulnérable	Déclinant
Déclin < 50 %	Danger extrême	Vulnérable	Déclinant	Risque mineur
Pas déclin	Vulnérable	Rare	Risque mineur	Non menacé

Une valeur « liste rouge » est assignée à chaque espèce en fonction d'une progression géométrique du statut de conservation : les espèces en danger (EN) =16, les espèces vulnérables (VU) =8, les espèces déclinantes et rares (D et R) = 4, les espèces à risque mineur (RM) = 2 et enfin, les espèces non menacées (NM) =1. Les valeurs pour chaque espèce, selon les deux systèmes, sont données au Tableau 6.1.

4.2. Résultats

4.2.1. EXHAUSTIVITE ET HOMOGENEITE DE L'ECHANTILLONNAGE

Le calcul de l'exhaustivité spécifique pour les classes de composition et de structure (Tableau 6.4 & 6.5) montre que l'échantillonnage est trop faible pour :

- la classe de composition de co-dominance de chêne et hêtre (He-Ch) ;
- les classes de structure « régulier moyen et gros bois » et « régulier gros bois » ;
- la classe de structure « irrégulier à dominance de gros et petits bois » ;
- les classes de « mélange régulier gros bois » et de « mélange irrégulier ».

Toutes les autres classes de structure, composition et faciès ont une exhaustivité spécifique supérieure à 80 %. Les courbes aires-espèces confirment ces observations.

La richesse totale et la richesse estimée sont les plus élevées pour les classes de chêne pur et de mélange (Tableau 6.4). La richesse totale la plus faible est trouvée pour la classe où le hêtre représente 60 à 80 % de la surface terrière. Par contre, en hêtraie pure, la richesse totale est plus faible, contrairement à la richesse totale estimée par la méthode Jackknife. L'indice d'homogénéité en hêtraie mélangée avec un peu de chêne est très élevé. A contrario, la classe mélange a l'indice d'homogénéité le plus faible (Tableau 6.4).

Tableau 6.4 : Comparaison de l'exhaustivité de l'échantillonnage, de la richesse spécifique, de l'homogénéité pour les différentes classes de composition locale du peuplement forestier.

	Richesse totale	Estimation		Richesse moyenne	Ecart-type	Indice d'homogénéité
		Jackknife de la richesse totale	Exhaustivité spécifique			
Hêtre (>80%) (n=12)	36	44,2	81,4	14,8	3,5	33,5
Hêtre (60 à 80%) et chêne (40 à 60%) (n=4)	24	30	80	15,3	0,8	51
Hêtre-chêne (n=9)	38	48,7	78	15,2	2,7	31,2
Chêne (60 à 80%) et hêtre (40 à 60%) (n=21)	40	45,7	87,5	14,7	4,4	32,2
Chêne (>80%) (n=38)	45	51,8	86,9	16,5	3,3	31,9
Mélange (n=16)	43	52,4	82,1	15,3	4,2	29,2
Total (n=100)	52	57	91,2	15,6	3,7	27,3

La richesse totale est plus élevée en régulier gros bois et en régulier bois moyen alors que la richesse moyenne par placette n'est pas significativement différente entre classes de structure ($H=3$, $p>0,05$) bien que la valeur soit plus faible en régulier gros bois (Tableau 6.5). C'est également cette classe qui a l'indice d'homogénéité le plus faible.

Pour les faciès, il apparaît que la richesse de la classe chêne régulier bois moyen est la plus élevée et que la richesse totale de la classe mélange irrégulier est la plus faible, alors que ces deux classes ont une même richesse moyenne par placette (Tableau 6.6). L'estimation de la richesse totale est maximale pour les classes de chêne régulier bois moyens et chêne régulier gros bois. Ces deux classes ont également un indice d'homogénéité plus faible. La plus forte homogénéité est trouvée pour la classe mélange irrégulier.

Tableau 6.5 : Comparaison de l'exhaustivité de l'échantillonnage, de la richesse spécifique, de l'homogénéité pour les différentes classes de structure locale du peuplement forestier.

	Estimation				Ecart-type	Indice d'homogénéité
	Richesse totale	Jackknife de la richesse totale	Exhaustivité spécifique	Richesse moyenne		
Régulier petits bois (n=10)	36	42,3	85,1	15,4	4,8	36,4
Régulier bois moyens (n=28)	42	47,8	87,9	15,9	4,0	33,3
Régulier moyens et gros bois (n=10)	38	48,8	77,9	15,8	4,1	32,4
Régulier gros bois (n=20)	42	53,4	78,7	14,8	2,8	27,7
Jardiné (n=10)	36	45,0	80,0	15,8	3,3	35,1
Irrégulier sans classe dominante (n=14)	39	44,6	87,4	15,9	3,8	35,7
Irrégulier à dominance de gros et petits bois (n=8)	33	43,5	75,9	15,4	2,1	35,4
Total (n=100)	52	57,0	91,2	15,6	3,7	27,3

Tableau 6.6 : Comparaison de l'exhaustivité de l'échantillonnage, de la richesse spécifique, de l'homogénéité pour les différentes classes de composition et de structure du peuplement forestier.

	Estimation				Ecart-type	Indice d'homogénéité
	Richesse totale	Jackknife de la richesse totale	Exhaustivité spécifique	Richesse moyenne		
Hêtre Irrégulier (n=8)	28	34,1	82,1	14,9	1,2	43,7
Hêtre Régulier GB (n=8)	33	40,9	80,7	14,9	4,2	36,4
Chêne Régulier PB (n=10)	36	42,3	85,1	15,4	4,8	36,4
Chêne Régulier BM (n=27)	42	47,8	87,9	16	4,1	33,5
Chêne Régulier GB (n=16)	38	47,4	80,2	15,2	3,2	32,1
Chêne Irrégulier (n=12)	37	41,6	88,9	16,2	4	38,9
Chêne Jardiné (n=10)	36	45,0	80	15,8	3,3	35,1
Mélange Régulier GB (n=7)	34	44,3	76,7	15	2,1	33,9
Mélange Irrégulier (n=2)	22	28	78,6	16	4	57,1
Total (n=100)	52	57	91,2	15,6	3,7	27,3

4.2.2. DESCRIPTION DE L'HABITAT

Les classes de composition avec plus de 50 % de hêtre sont celles où le nombre de gros bois est le plus élevé (Figure 6.7). Les placettes en chênaie et en mélange se caractérisent par une proportion élevée de petits bois. La classe mélange comprend une grande proportion de chêne et de bouleau. Cette classe comprend majoritairement trois essences : le bouleau, le chêne et le hêtre. L'érable y est présent mais en proportion minoritaire. Le nombre de strates est plus élevé pour les classes en hêtre pur et en hêtre avec un peu de chêne. L'indice de stratification verticale croît en fonction de la proportion de chêne dans la placette, avec toutefois une légère diminution pour les placettes en chêne pur (Figure 6.7). Le volume moyen de bois mort disponible est nettement plus important pour les placettes en chêne pur et en mélange. Il y atteint en moyenne des volumes supérieurs à 1 m³/ha. Les placettes à dominance de hêtre ont un sous-bois et des strates basses (de 0 à 2 m) peu développées. Ces variables de l'habitat sont significativement différentes entre classes de composition (Tests de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$; Annexe 6.1).

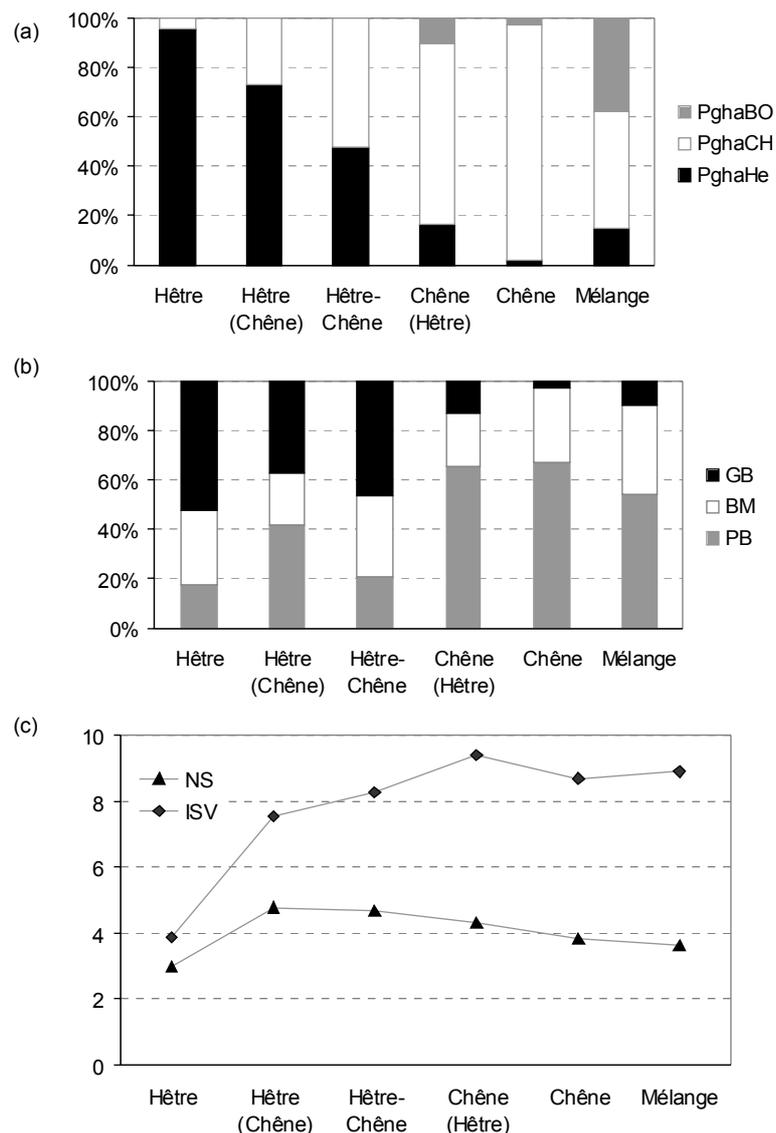


Figure 6.7: Représentation pour les différentes classes de composition locale des peuplements forestiers (a) des proportions de bouleau (BO), chêne (CH) et hêtre (He) en terme de surface terrière dans le peuplement ; (b) de la proportion moyenne de petits (PB), moyens (BM) et gros bois (GB) ; (c) des indices de structure verticale moyens : nombre de strates (NS) et indice de stratification verticale (ISV).

Les proportions de petits, moyens et gros bois pour chaque classe de structure sont illustrées à la Figure 6.8. La classe en régulier bois moyens et gros bois et la classe jardiné sont caractérisées par un indice de stratification élevé alors que le nombre de strates est le plus important pour la classe régulier gros bois (Figure 6.9). Ces classes de structure se distinguent par un recouvrement des strates de 0,5 à 4 m plus élevé et une somme de recouvrement total plus faible par rapport à toutes les autres classes. Par contre, les structures riches en petits bois sont caractérisées par un recouvrement nettement plus élevé des strates du sol jusqu'à 50 cm de hauteur. Les caractéristiques des différentes variables de l'habitat en fonction des classes de composition, de structure et des faciès sont données à l'Annexe 6.2.

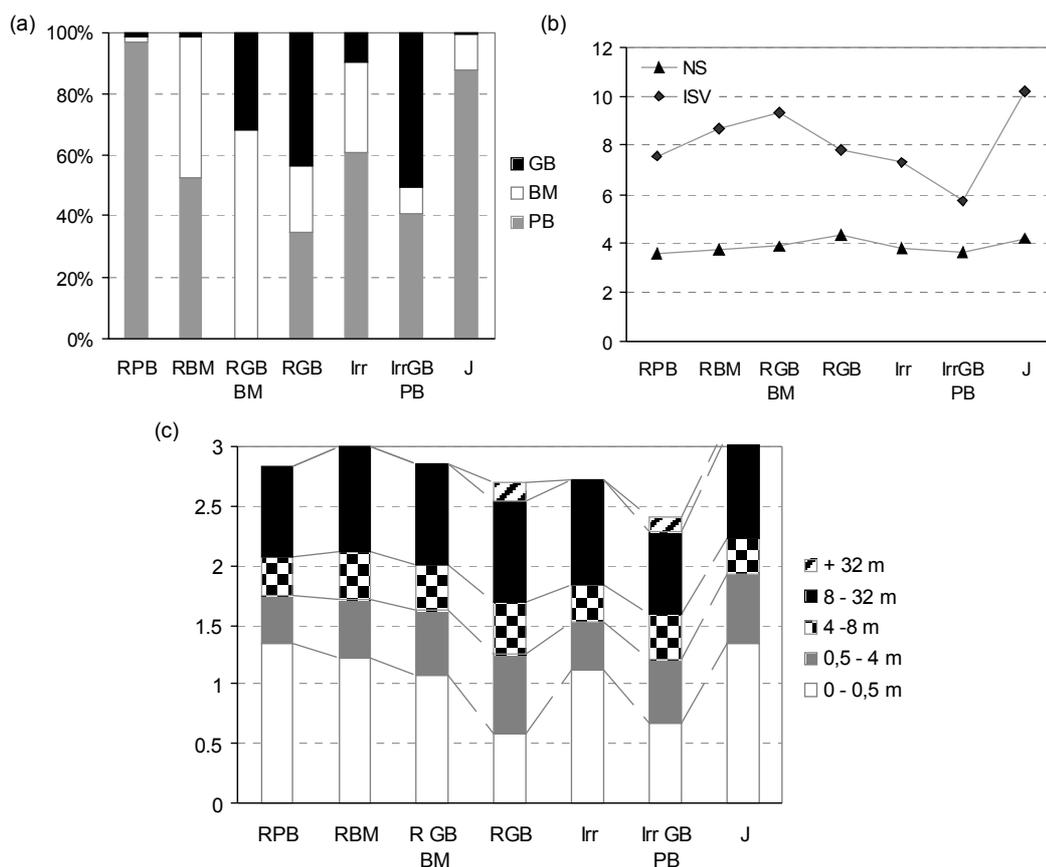


Figure 6.8 : Représentation (a) de la proportion moyenne de petits (PB), moyens (BM) et gros bois (GB) ; (b) des indices de structure verticale moyens : nombre de strates (NS) et indice de stratification verticale (ISV) ; (c) des recouvrements moyens des strates de 0 à 0,5 m, de 0,5 à 4 m, de 4 à 8 m, de 8 à 32 m et de plus de 32 m pour les différentes classes de structure locale des peuplements forestiers (RPB : régulier petits bois ; RBM : régulier bois moyens ; RGB BM : régulier bois moyens et gros bois ; RGB : régulier gros bois ; Irr : irrégulier sans classe dominante ; Irr GB PB : irrégulier à dominance de petits et gros bois ; J : jardiné).

4.2.3. RICHESSE ET DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS D'OISEAUX

4.2.3.1. Influence de la composition locale sur les communautés d'oiseaux

Le nombre d'individus recensés est significativement différent en fonction des classes de composition. Ainsi, c'est dans les peuplements où le hêtre est présent à au moins 50 % que l'abondance totale en oiseaux est la plus grande (Figure 6.9). Cette abondance en oiseaux plus élevée est due aux espèces cavernicoles qui sont plus fréquentes et plus abondantes dans ces peuplements (Figure 6.9), contrairement aux migrateurs (Tableau 6.7). La richesse spécifique et le pourcentage d'espèces migratrices sont significativement plus élevés dans les peuplements à dominance de chêne et en mélange (Figure 6.9). Les espèces de la guildes des carnivores arboricoles, qui se nourrissent d'insectes dans les feuillages, c'est-à-dire les migrateurs et les mésanges, sont également présentes en plus grand nombre dans ces peuplements (Figure 6.9). Les autres guildes ne montrent pas de différence significative entre classes de composition.

La richesse totale et la richesse en espèces cavernicoles ne sont pas différentes selon la composition. Le pourcentage d'espèces cavernicoles est significativement le plus élevé pour la classe « hêtre(chêne) ». Les indices de diversité totale et en espèces cavernicoles ne sont pas significativement différents entre les classes de composition alors que la diversité en espèces migratrices est significativement plus importante dans les classes à dominance de chêne ou en mélange.

Tableau 6.7 : Moyenne et écart-type des indices de communautés d'oiseaux par classe de composition. Test de Kruskal-Wallis (*p<0,05 ; **p<0,01 ; ***p<0,001).

	n	Hêtre	Hêtre (chêne)	Hêtre- chêne	Chêne (hêtre)	Chêne	Mélange	Différences entre classes de composition
		12	4	9	21	38	16	
Abondance		21,6 ± 5,0	27,5 ± 3,4	21,3 ± 6,8	17,1 ± 6,2	19,5 ± 5,0	17,6 ± 6,0	H = 15,7**
Abondance en cavernicoles		9,3 ± 4,3	12,5 ± 1,7	9,2 ± 3,7	5,3 ± 2,7	6,1 ± 2,8	6,8 ± 2,7	H = 20,0**
Abondance en migrants		3,9 ± 1,9	2,75 ± 0,8	4,2 ± 1,6	4,7 ± 2,3	5,6 ± 2,2	3,6 ± 1,6	H = 16,2**
Richesse		14,8 ± 3,5	15,3 ± 0,8	15,2 ± 2,7	14,7 ± 4,4	16,5 ± 3,3	15,3 ± 4,2	H = 7,5
Richesse en cavernicoles		5,8 ± 1,2	6,0 ± 0,7	5,4 ± 1,8	4,5 ± 1,8	5,1 ± 1,8	5,9 ± 1,9	H = 5,9
Rich. en cavernicoles primaires		1,2 ± 0,6	1,3 ± 0,4	1,4 ± 1,3	1,1 ± 0,7	1,1 ± 0,7	1,2 ± 0,5	H = 0,3
Rich. en cavernicoles secondaires		4,6 ± 1,0	4,8 ± 0,4	4,0 ± 0,8	3,3 ± 1,5	3,9 ± 1,4	4,7 ± 1,6	H = 10,5
Richesse en migrants		3,2 ± 1,5	2,8 ± 1,1	3,9 ± 1,3	4,2 ± 1,7	4,9 ± 1,7	3,8 ± 2,0	H = 14,3*
Pourcentage de cavernicoles		0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	H = 15,4**
Pourcentage de migrants		0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	H = 14,9*
Richesse en carnivores terrestres		4,1 ± 1,5	3,8 ± 0,4	4,0 ± 1,1	4,0 ± 1,3	4,3 ± 1,2	3,6 ± 0,9	H = 5,5
Richesse en herbivores terrestres		1,6 ± 0,9	2,0 ± 0,0	1,9 ± 0,6	2,1 ± 0,8	1,8 ± 0,6	1,8 ± 0,9	H = 6,1
Richesse en grimpeurs		2,5 ± 1,0	2,5 ± 0,5	2,7 ± 1,5	2,3 ± 1,2	2,3 ± 1,2	2,8 ± 1,1	H = 2,0
Rich. en carnivores arboricoles		5,3 ± 1,3	5,8 ± 1,1	5,9 ± 1,7	5,6 ± 2,2	7,0 ± 1,9	6,1 ± 2,3	H = 13,0*
Rich. en herbivores arboricoles		0,8 ± 0,6	0,8 ± 0,4	0,4 ± 0,5	0,4 ± 0,6	0,7 ± 0,7	0,8 ± 0,8	H = 5,2
Chasseur de vertébrés à l'affût		0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	H = 2,4
Indice de diversité		2,6 ± 0,2	2,6 ± 0,1	2,6 ± 0,2	2,6 ± 0,4	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,3	H = 9,2
Indice de diversité en cavernicoles		1,7 ± 0,2	1,7 ± 0,1	1,6 ± 0,3	1,4 ± 0,5	1,5 ± 0,5	1,7 ± 0,4	H = 4,5
Indice de diversité en migrants		1 ± 0,5	1 ± 0,25	1,3 ± 0,3	1,3 ± 0,5	1,5 ± 0,4	1,2 ± 0,5	H = 14,8*

4.2.3.2. Influence de la structure locale sur les communautés d'oiseaux

L'abondance, la richesse spécifique et la diversité totale ne sont pas significativement différentes entre les classes de structure (Tableau 6.8).

Les peuplements à structure irrégulière (à dominance de gros et petits bois et sans classe dominante) et les peuplements réguliers à gros bois et gros bois et bois moyens sont significativement les plus riches en espèces cavernicoles et cavernicoles secondaires (Tableau 6.8). C'est le même constat pour l'abondance, le pourcentage et la diversité en cavernicoles (Figures 6.10). La richesse en cavernicoles secondaires ainsi que la diversité en cavernicoles secondaires sont plus élevées en structure irrégulière qu'en structure régulière.

Les classes de structure 'régulier petits bois', 'régulier bois moyens' et 'jardiné' abritent plus d'espèces migratrices tant en terme d'abondance, de richesse spécifique, de pourcentage que de diversité (Figure 6.10).

La richesse en espèces de la guildes trophique des grimpeurs est également significativement différente entre les classes de structure. Elle est en moyenne maximale pour les structures 'irrégulier sans classe de grosseur dominante', 'régulier à gros bois' et 'régulier à gros et moyens bois'.

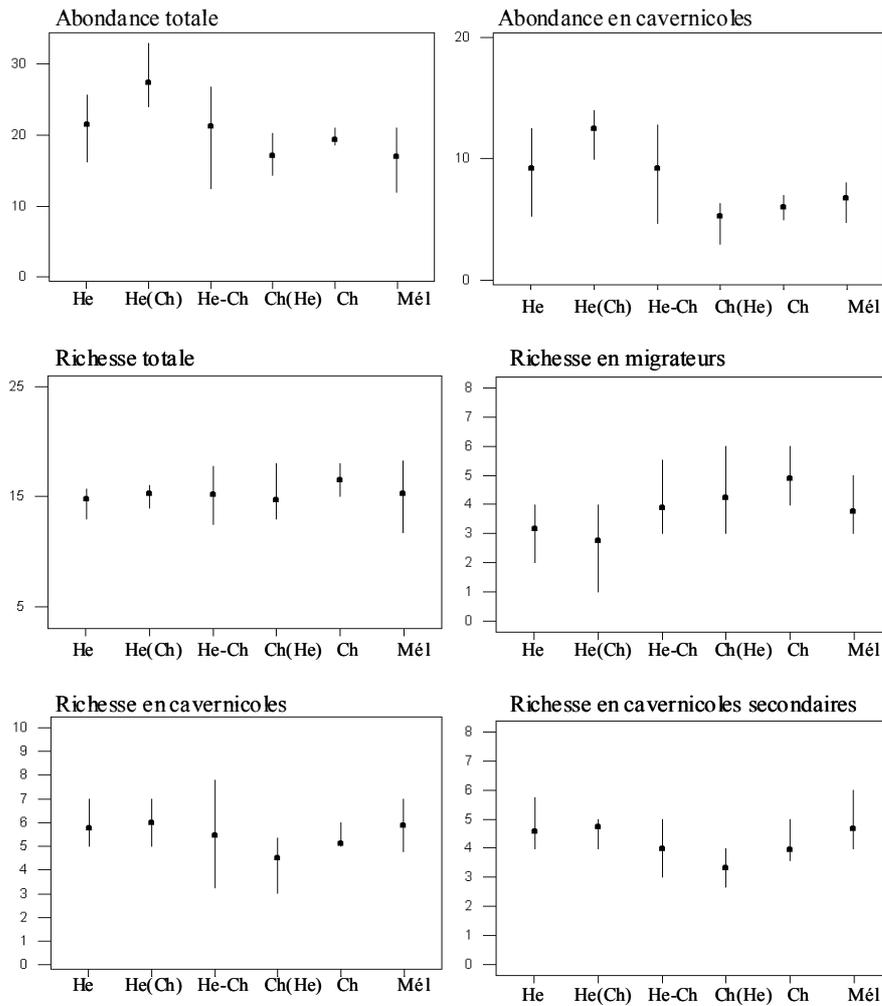


Figure 6.9: Représentation des moyennes et de l'écart-type de l'abondance totale ($p < 0,01$), de l'abondance en cavernicoles ($p < 0,01$), de la richesse, de la richesse en espèces migratrices ($p < 0,05$), de la richesse en cavernicoles, de la richesse en cavernicoles secondaires pour les différentes classes de composition.

Tableau 6.8 : Moyenne et écart-type des indices de communautés d'oiseaux par classe de structure. Test de Kruskal-Wallis (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

	n	Régulier	Régulier	Régulier	Régulier	Jardiné	Irrégulier	Irrégulier	Différences entre classes de structure
		PB	BM	BM GB	GB				
Abondance	10	16,4 ± 5,0	18,0 ± 5,2	19,0 ± 6,0	21,5 ± 5,6	19,2 ± 4,7	18,3 ± 6,1	24,4 ± 6,2	H = 12,5
Ab. en cavernicoles	10	4,4 ± 2,4	5,0 ± 2,4	7,7 ± 2,8	9,3 ± 3,1	5,5 ± 1,5	7,5 ± 3,1	10,9 ± 4,5	H = 33,8***
Abondance en migrants	10	5,3 ± 2,4	5,7 ± 2,3	3,7 ± 2,4	3,6 ± 1,2	5,2 ± 2	4,5 ± 2	3,5 ± 1,4	H = 15,7*
Richesse	28	15,4 ± 4,8	15,9 ± 4,0	15,8 ± 4,1	14,8 ± 2,8	15,8 ± 3,3	15,9 ± 3,8	15,4 ± 2,1	H = 3,0
Richesse en cavernicoles	28	3,7 ± 1,7	4,6 ± 1,8	5,9 ± 1,0	5,8 ± 1,7	5,0 ± 1,3	6,3 ± 1,7	5,9 ± 1,1	H = 18,9**
Rich. en cav. primaires	28	0,7 ± 0,6	1,0 ± 0,7	1,4 ± 0,7	1,5 ± 0,9	1,2 ± 0,6	1,4 ± 0,7	1,1 ± 0,3	H = 10,2
Rich. en cav. secondaires	28	3,0 ± 1,5	3,6 ± 1,5	4,5 ± 0,7	4,3 ± 1,2	3,7 ± 1,1	4,9 ± 1,3	4,8 ± 1,0	H = 16,1*
Richesse en migrants	28	4,9 ± 2,4	5,0 ± 1,8	3,3 ± 1,8	3,5 ± 1,3	4,5 ± 1,5	3,8 ± 1,7	3,6 ± 0,9	H = 13,5*
% de cavernicoles	28	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	H = 24,2***
% de migrants	28	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,0	H = 19,6**
Rich. en carnivores terrestres	10	4,3 ± 1,4	4,1 ± 1,3	4,1 ± 1,6	3,8 ± 1,1	4,0 ± 1,2	4,0 ± 1,1	4,1 ± 0,3	H = 2,9
Rich. en herbivores terrestres	10	2,2 ± 0,7	2,1 ± 0,7	1,8 ± 0,9	2,0 ± 0,7	1,6 ± 0,7	1,7 ± 0,7	1,4 ± 0,5	H = 10,8
Richesse en grimpeurs	10	1,5 ± 0,7	2,1 ± 1,1	3,0 ± 1,0	3,0 ± 1,2	2,2 ± 1,1	2,9 ± 0,9	2,5 ± 1,1	H = 21,1**
Rich. en carnivores arboricoles	10	6,5 ± 2,8	6,7 ± 2,1	5,6 ± 2,1	5,4 ± 1,1	6,7 ± 1,8	6,5 ± 2,4	6,1 ± 1,1	H = 7,1
Rich. en herbivores arboricoles	10	0,5 ± 0,7	0,7 ± 0,7	0,8 ± 0,6	0,5 ± 0,5	1,0 ± 0,6	0,6 ± 0,7	0,8 ± 0,4	H = 6,5
Chasseur de vertébrés à l'affût	10	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3	0,4 ± 0,5	0,2 ± 0,4	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,4	H = 6,1
Indice de diversité	20	2,6 ± 0,5	2,7 ± 0,3	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,2	2,7 ± 0,3	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,2	H = 6,5
Indice de div. en cavernicoles	20	1,2 ± 0,5	1,4 ± 0,5	1,7 ± 0,2	1,6 ± 0,3	1,5 ± 0,3	1,8 ± 0,2	1,7 ± 0,2	H = 16,6*
Indice de div. en migrants	20	1,45 ± 0,6	1,5 ± 0,4	1,0 ± 0,6	1,1 ± 0,4	1,4 ± 0,3	1,2 ± 0,5	1,2 ± 0,3	H = 13,2*

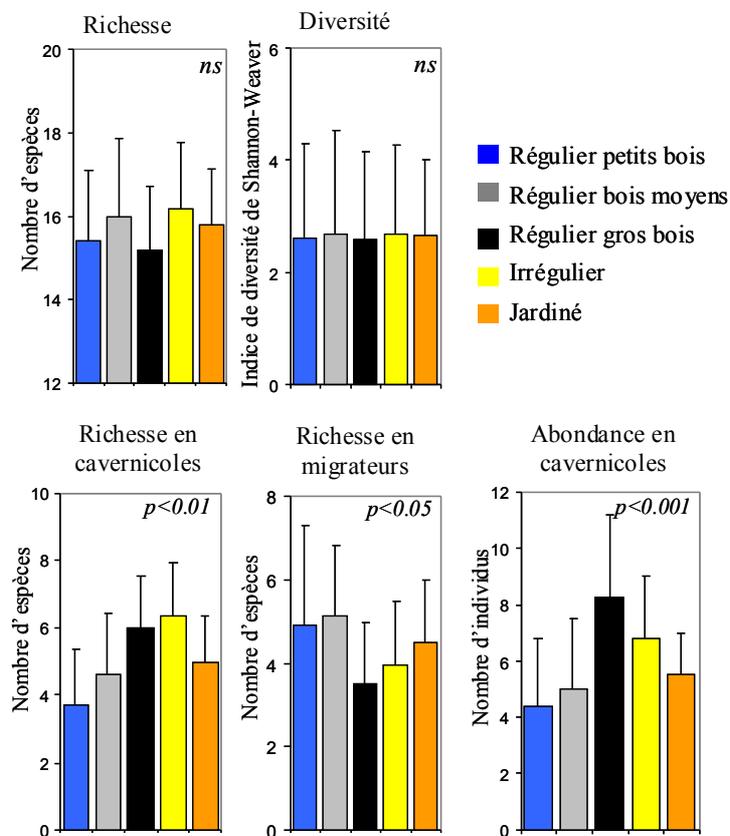


Figure 6.10 : Evolution du nombre d'espèces ou d'individus (moyenne et écart-type) entre les classes de structure simplifiée pour les indices de diversité de Shannon-Weaver, de richesse totale, de richesse en cavernicoles, de richesse en migrants et d'abondance en cavernicoles.

4.2.3.3. Influence des faciès sur les communautés d'oiseaux

L'évolution des indices de communautés d'oiseaux selon les faciès se caractérise par les éléments suivants (Tableau 6.9) :

- Les différences d'abondance totale, de richesse et de diversité obtenues pour les différentes classes ne sont pas significativement différentes.
- La richesse spécifique en cavernicoles et cavernicoles secondaires ainsi que l'indice de diversité en cavernicoles sont les plus élevés en structure régulière à gros bois et en irrégulier et ce, quelle que soit l'essence considérée. Le maximum de ces indices est obtenu dans chacun des cas en chênaie. Le mélange a des valeurs d'indices intermédiaires entre le chêne et le hêtre.
- Le hêtre irrégulier abrite significativement plus d'oiseaux cavernicoles.
- L'abondance et le pourcentage en espèces migratrices sont plus élevés dans les chênaies à bois moyens ou à petits bois ou jardinées alors que la richesse et la diversité en oiseaux sont plus élevées dans ces faciès et en mélange irrégulier. Toutefois, vu le peu de placettes installées dans ce faciès, il est délicat de tirer des conclusions.
- Du point de vue des guildes trophiques, seule la catégorie des grimpeurs est significativement différente selon les faciès, avec une richesse plus élevée en régulier gros bois quelle que soit l'essence dominante et en chêne irrégulier (Figure 6.11).

Tableau 6.9 : Moyenne et écart-type des indices de communautés d'oiseaux par faciès de peuplement forestier. Test de Kruskal-Wallis (*p<0,05 ; **p<0,01 ; ***p<0,001). (pour les guildes : T=terrestres ; A=arboricoles ; V=Chasseur de vertébrés à l'affût).

Données	Faciès										Différences entre classes de structure et de composition
	Hêtre irrégulier	Hêtre régulier bois	Chêne régulier petits bois	Chêne régulier bois moyens	Chêne régulier gros bois	Chêne irrégulier	Chêne jardiné	Mélange régulier gros bois	Mélange irrégulier		
n	8	8	10	27	16	12	10	7	2		
Abondance	25,3 ± 5,8	20,8 ± 3,8	16,4 ± 5,0	18,1 ± 5,3	19,7 ± 6,5	17,5 ± 4,8	19,2 ± 4,7	21,9 ± 5,7	19,5 ± 9,5	H = 14,4	
AbCav	11,8 ± 4,4	8,4 ± 3,0	4,4 ± 2,4	5,0 ± 2,4	8,3 ± 3,0	6,8 ± 2,2	5,5 ± 1,5	9,6 ± 3,6	8,0 ± 4,0	H = 32,6***	
Ab Migr	3,1 ± 1,6	4 ± 2	5,3 ± 2,4	5,7 ± 2,3	3,3 ± 1,5	4,6 ± 2	5,2 ± 2	4 ± 1,4	5,0 ± 2,0	H = 19,3*	
Richesse	14,9 ± 1,2	14,9 ± 4,2	15,4 ± 4,8	16,0 ± 4,1	15,2 ± 3,2	16,2 ± 4,0	15,8 ± 3,3	15,0 ± 2,1	16,0 ± 4,0	H = 5,4	
RichCav	5,9 ± 1,1	5,8 ± 1,2	3,7 ± 1,7	4,6 ± 1,9	6,0 ± 1,5	6,3 ± 1,6	5,0 ± 1,3	5,3 ± 1,7	6,0 ± 2,0	H = 18,7*	
RichCavP	1,1 ± 0,3	1,3 ± 0,7	0,7 ± 0,6	1,0 ± 0,7	1,5 ± 0,6	1,3 ± 0,5	1,2 ± 0,6	1,4 ± 1,2	1,5 ± 1,5	H = 10,8	
RichCavS	4,8 ± 1,0	4,5 ± 0,9	3,0 ± 1,5	3,6 ± 1,5	4,4 ± 1,2	5,0 ± 1,4	3,7 ± 1,1	3,9 ± 0,8	4,5 ± 0,5	H = 16,4*	
RichMigr	3,1 ± 1,1	3,0 ± 1,7	4,9 ± 2,4	5,1 ± 1,7	3,5 ± 1,5	3,9 ± 1,6	4,5 ± 1,5	3,6 ± 1,2	5,0 ± 1,0	H = 19,0*	
PcCav	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	H = 26,2***	
Pc Migr	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,0	H = 26,3***	
Carnivores T	4,1 ± 0,3	3,9 ± 1,8	4,3 ± 1,4	4,1 ± 1,3	4,0 ± 1,1	3,8 ± 1,0	4,0 ± 1,2	3,7 ± 0,9	5,0 ± 1,0	H = 4,1	
Herbivores T	1,5 ± 0,5	1,9 ± 0,9	2,2 ± 0,7	2,1 ± 0,7	1,9 ± 0,8	1,7 ± 0,7	1,6 ± 0,7	2,0 ± 0,5	1,5 ± 0,5	H = 9,7	
Grimpeurs	2,3 ± 0,7	2,8 ± 1,0	1,5 ± 0,7	2,1 ± 1,2	3,1 ± 1,0	3,3 ± 0,9	2,2 ± 1,1	2,9 ± 1,6	2,0 ± 1,0	H = 23,9**	
Carnivores A	5,6 ± 1,0	5,3 ± 1,5	6,5 ± 2,8	6,8 ± 2,1	5,5 ± 1,7	6,7 ± 2,2	6,7 ± 1,8	5,4 ± 0,9	7,5 ± 2,5	H = 10,6	
Herbivores A	0,8 ± 0,4	0,9 ± 0,6	0,5 ± 0,7	0,7 ± 0,7	0,4 ± 0,5	0,7 ± 0,7	1,0 ± 0,6	0,6 ± 0,5	0,0 ± 0,0	H = 8,7	
Chasseurs V	0,4 ± 0,5	0,3 ± 0,4	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,5	0,0 ± 0,0	H = 7,1	
Ind. div	2,6 ± 0,1	2,6 ± 0,3	2,6 ± 0,5	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,3	2,7 ± 0,3	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,1	2,7 ± 0,2	H = 8,9	
Ind. div. cav.	1,6 ± 0,1	1,7 ± 0,2	1,2 ± 0,5	1,4 ± 0,5	1,7 ± 0,3	1,8 ± 0,2	1,5 ± 0,3	1,5 ± 0,3	1,7 ± 0,3	H = 17,4*	
Ind. div. migr.	1,1 ± 0,3	0,9 ± 0,5	1,45 ± 0,6	1,5 ± 0,4	1,15 ± 0,5	1,3 ± 0,5	1,4 ± 0,4	1,2 ± 0,3	1,6 ± 0,2	H = 19,2*	

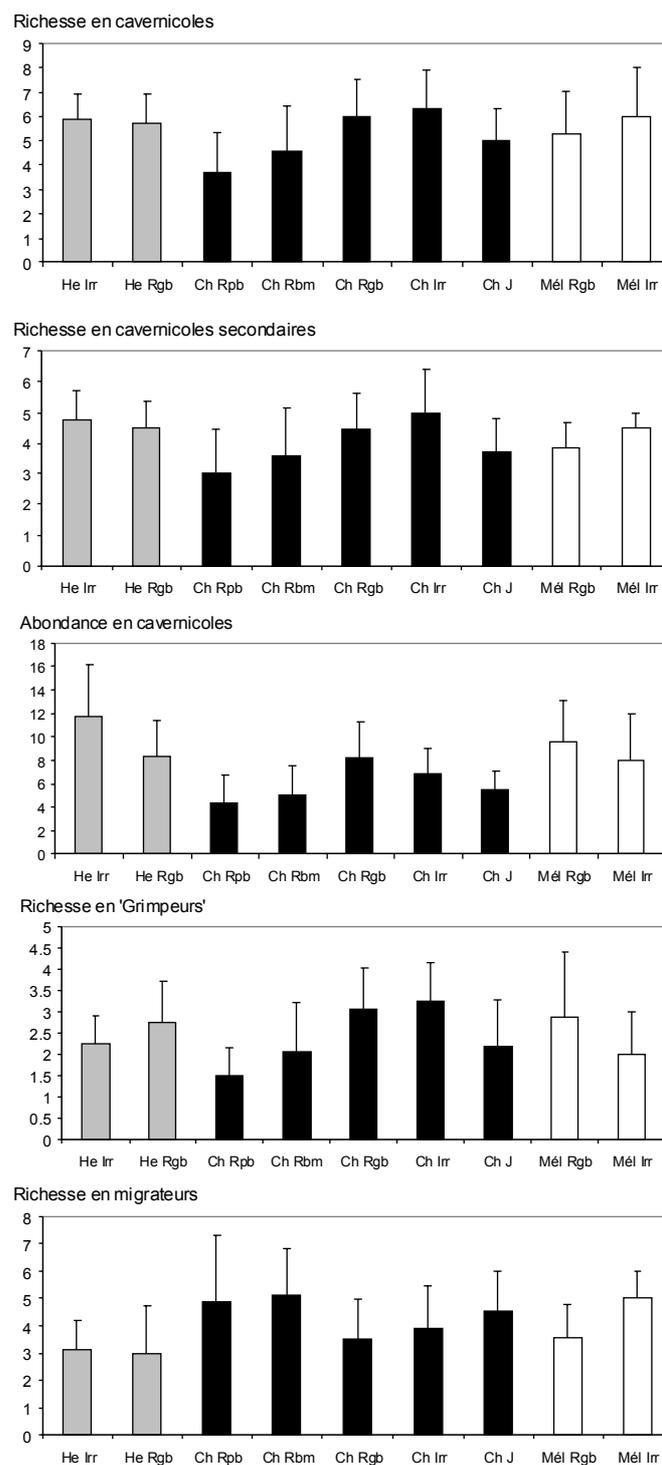


Figure 6.11 : Moyennes et écarts-types d'indices synthétiques des communautés, significatifs pour la comparaison des faciès de peuplements forestiers.

4.2.4. ESPECES INDICATRICES DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE FORESTIERES

Dans les résultats suivants sont reprises les espèces :

- qui sont significativement associées à une classe d’habitat donnée ou à un groupe d’habitat donné ;
- dont la valeur Indval est maximale en considérant toutes les partitions étudiées (voir Annexe 6.2).

4.2.4.1. Espèces indicatrices de classes de composition

Suite aux calculs des indices Indval pour les 52 espèces selon les 6 classes de composition, 6 espèces ressortent comme significativement indicatrices (Figure 6.12). Aucune espèce n'est indicatrice du hêtre pur. Par contre, la fauvette à tête noire, absente des placettes en hêtre pur, se retrouve dans toutes les autres classes d'habitat.

Alors que le pic épeichette est absent de tout peuplement comportant du hêtre, le pouillot siffleur, lui, recherche les peuplements en mélange mais sans dominance du hêtre. Le pouillot véloce se révèle indicateur des peuplements de chêne ou en mélange pour autant que le hêtre ne dépasse pas 60 % de la surface terrière. Le roitelet triple-bandeau est absent des placettes où une essence, que ce soit le chêne ou le hêtre, domine à plus de 80 %. Le roitelet huppé quant à lui est indicateur des placettes avec mélange d'essences pour autant que le hêtre ne soit pas majoritaire en terme de surface terrière.

Les résultats ne montrent pas d'espèces indicatrices des classes de mélange (que soit à base de chêne et de hêtre ou d'autres essences). Quatre espèces sur les six sont des espèces migratrices. Une seule espèce est cavernicole : le pic épeichette. Les valeurs Indval obtenues, bien que significatives, sont toutefois faibles pour cette espèce.

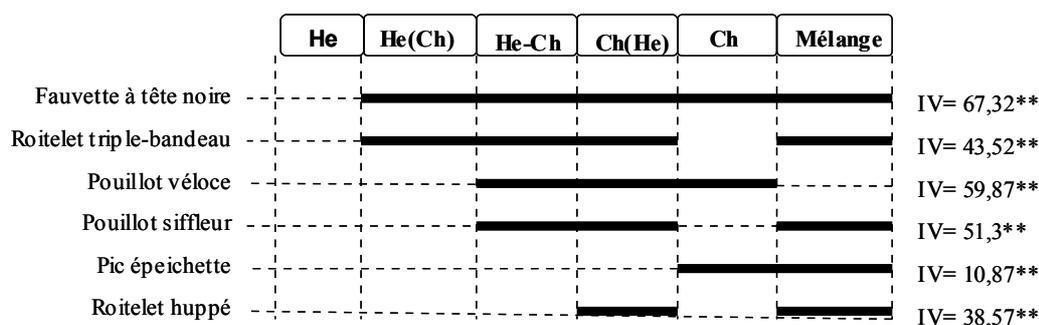


Figure 6.12: Espèces indicatrices des différentes classes de composition selon l'analyse Indval (IV**=valeur Indval significative).

4.2.4.2. Espèces indicatrices de classes de structure

Suite aux calculs des indices Indval sur les 52 espèces selon les 7 classes de structures, 6 espèces ressortent comme significativement indicatrices : une espèce est migratrice et trois sont cavernicoles (Figure 6.13).

Aucune espèce n'est indicatrice d'une structure soit jardinée soit irrégulière sans dominance d'une catégorie de bois. Par contre, le rouge-gorge est absent des classes « jardiné » et « irrégulier ». Le grimpeur des bois occupe majoritairement les placettes à dominance de gros bois, contrairement au pouillot fitis qui est indicateur de toutes autres structures. Le troglodyte occupe les classes à dominance de petits bois. Le pic épeiche est présent uniquement dans les classes de structure régulière sauf en petits bois.

4.2.4.3. Espèces indicatrices des faciès

Huit espèces sont significativement indicatrices des faciès ; quatre d'entre elles sont des espèces indicatrices soit de classes de composition soit de classes de structure (Figure 6.14). Sur les huit espèces indicatrices, trois sont des espèces migratrices et quatre sont des espèces cavernicoles.

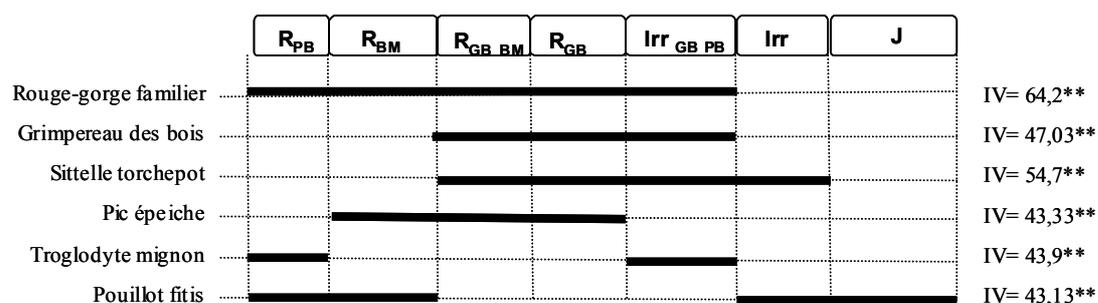


Figure 6.13 : Espèces indicatrices (**) des différentes classes de structure selon l'analyse Indval (IV=valeur Indval).

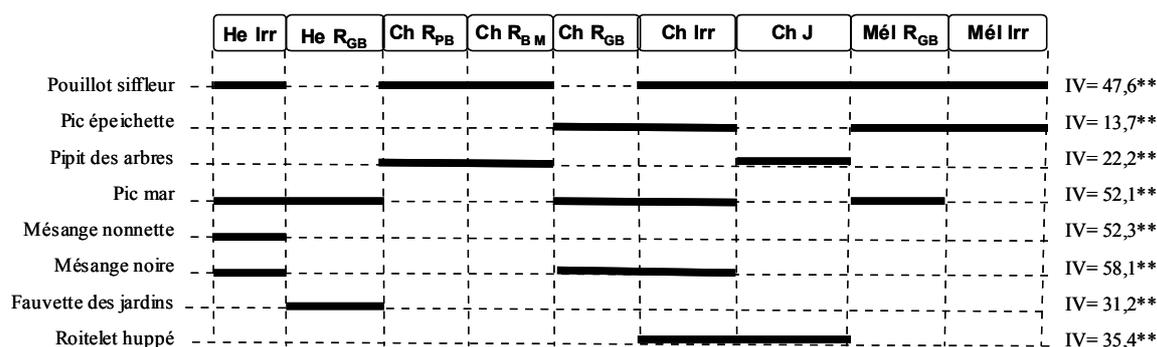


Figure 6.14 : Espèces indicatrices (**) des différents faciès selon l'analyse Indval (valeur Indval (IV=valeur Indval)).

Le pouillot siffleur est une espèce indicatrice des placettes qui ne sont pas en régulier gros bois. A l'inverse du pipit des arbres, le pic mar et le pic épeichette se trouvent uniquement dans les structures irrégulières ou régulières à gros bois quelle que soit l'essence, excepté pour le pic épeichette qui est absent de la hêtraie. La fauvette des jardins ne se retrouve que dans la hêtraie régulière à gros bois. La mésange nonnette est une espèce indicatrice des hêtraies irrégulières. La mésange noire occupe aussi ce faciès ainsi que les chênaies irrégulières ou régulières à gros bois.

Dans cette analyse, le roitelet huppé ressort comme espèce indicatrice des chênaies irrégulières ou jardinées.

4.2.5. VALEURS DE CONSERVATION DES CLASSES D'HABITAT

Les indices de valeur de conservation sont les plus élevés en chênaie et en mélange autre que chêne et hêtre (Figure 6.15). Plus la proportion de chênes croît dans le peuplement, plus la valeur de conservation est élevée. L'indice de valeur de conservation de la classe hêtre est intermédiaire entre le hêtre avec un peu de chêne et le mélange hêtre-chêne. Les différences entre classes de composition sont importantes, ce qui est moins le cas pour les classes de structure locale.

Les classes 'régulier gros bois' et 'régulier bois moyens' présentent les plus hauts indices de valeur de conservation SPEC et de la liste rouge. Par contre, le minimum est obtenu pour la classe « irrégulier gros bois » et « petits bois » quel que soit le système de statut adopté (Tableau 6.10).

Tableau 6.10 : Indices de valeur de conservation selon le « Species of European Conservation Concern » ou SPEC et selon la liste rouge de l'avifaune wallonne pour les sites d'étude, pour les classes d'habitat selon la composition, la structure et selon la composition et la structure.

	Indice de valeur de conservation selon SPEC	Indice de valeur de conservation selon la liste rouge
Hêtre (>80%) (n=12)	79,01	71,85
Hêtre (60 à 80%) et chêne (40 à 60%) (n=4)	60,2	49,42
Hêtre-chêne (n=9)	83,03	77,49
Chêne (60 à 80%) et hêtre (40 à 60%) (n=21)	88,83	76,47
Chêne (>80%) (n=38)	95,43	85,81
Mélange (n=16)	92,15	86,01

Régulier petits bois (n=10)	82,38	78,08
Régulier bois moyens (n=28)	89,89	83,96
Régulier moyens et gros bois (n=10)	84,57	77,95
Régulier gros bois (n=20)	90,96	74,93
Jardiné (n=10)	88,16	74,41
Irrégulier sans classe dominante (n=14)	85,85	79,44
Irrégulier à dominance de gros et petits bois (n=8)	75,29	63,72

Hêtre Irr (n=8)	67,12	57,49
Hêtre Rgb (n=8)	75,74	68,87
Chêne Rpb (n=10)	82,38	78,08
Chêne Rbm (n=27)	90	84,31
Chêne Rgb (n=16)	90,57	72,49
Chêne Irr (n=12)	84,13	76,26
Chêne J (n=10)	88,16	74,41
Mélange Rgb (n=7)	75,69	69,35
Mélange Irr (n=2)	62,81	58,8

Total (n=100)	97,24	88,94

Les indices SPEC et liste rouge ont des évolutions similaires pour les classes de composition et pour les faciès. Par contre, ils sont significativement différents pour les classes de structures (Test de Mann-Whitney : $U=72$; $\alpha=0,05$; $p=0,01$). En terme de structure locale, la valeur de conservation liste rouge est plus faible pour les classes « régulier gros bois » et « jardiné » que par rapport à l'indice SPEC.

Ce sont les faciès 'chêne régulier bois moyens', 'chêne régulier gros bois' et 'chêne jardiné' qui présentent les indices de valeur de conservation les plus élevés. Les différences entre les faciès en hêtre ou en mélange ne sont pas importantes. Il faut toutefois noter des indices de valeur de conservation plus élevés en régulier gros bois (Figure 6.15).

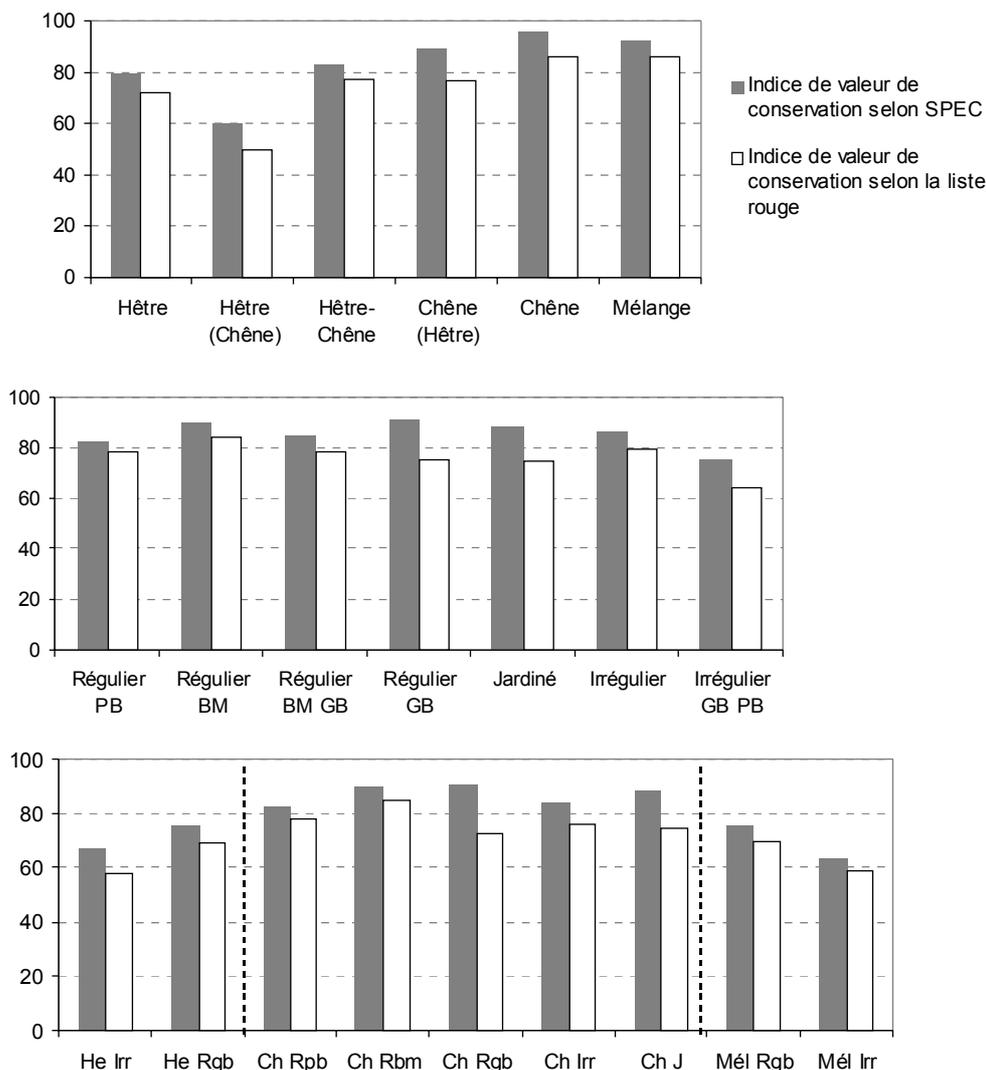


Figure 6.15 : Indices de valeur de conservation selon SPEC et selon la liste rouge wallonne pour les classes d'habitat selon la composition, la structure et le faciès.

4.3 Discussion

La présente étude avait comme objectif l'analyse de l'influence de la composition, de la structure ainsi que des faciès forestiers. Il n'a pas été possible d'étudier les communautés d'oiseaux sur des échantillons de même taille pour toutes les classes différentes des différents indices synthétiques de l'habitat. Certaines classes sont moins bien représentées que d'autres. Il est clair que trois classes de structure (irrégulier à dominance de gros et petits bois, régulier gros bois et régulier gros bois et bois moyens) et une classe de composition (mélange hêtre et chêne) ne sont pas suffisamment échantillonnées. Lors de la discussion, ces éléments sont pris en considération. L'échantillonnage des faciès de mélange est également non exhaustif, et les résultats seront discutés uniquement à titre comparatif.

4.3.1. COMPOSITION

La richesse totale dénombrée et estimée est plus élevée pour les peuplements en chêne pur et en mélange. Les peuplements mélangés échantillonnés sont très hétérogènes. Aussi, bien que la richesse moyenne ne soit pas la plus grande, le nombre total d'espèces estimé est plus élevé. Il n'en va pas de même des peuplements de hêtre comprenant un peu de chêne qui sont très homogènes et où la richesse totale estimée est la plus faible bien que leur richesse moyenne

soit élevée. La richesse totale plus élevée en hêtre pur par rapport aux classes de hêtre mélangé avec du chêne peut s'expliquer par la présence d'espèces spécifiques aux peuplements de hêtre purs. L'analyse des espèces indicatrices a montré que la mésange nonnette est indicatrice de cet habitat.

Bien que la richesse totale soit plus élevée dans les peuplements à dominance de chêne, les chênaies ne sont pas significativement plus riches que les hêtraies en Ardenne. Cependant, la composition de leurs communautés d'oiseaux diffèrent. C'est un résultat intéressant dans la mesure où l'on perçoit les hêtraies comme plus pauvres que les chênaies. Les peuplements mélangés ont des communautés d'oiseaux dont la composition est intermédiaire entre les chênaies et les hêtraies plutôt que fondamentalement différentes.

Les peuplements où se mélangent le hêtre et le chêne comprennent un nombre d'individus plus élevé du fait notamment d'une forte représentativité et abondance des cavernicoles (Figure 6.16). Le pourcentage d'espèces migratrices est faible pour ces peuplements. Cependant, l'interprétation des résultats pour les classes de composition en codominance de chêne et de hêtre doit être menée avec prudence car l'échantillonnage est faible.

La richesse en espèces migratrices est la plus élevée dans les peuplements à dominance de chêne, tout comme les espèces de la guildes trophique des carnivores arboricoles. C'est la guildes qui comprend le plus d'espèces migratrices (soit 50 %) en plus des mésanges. L'abondance des cavernicoles est plus importante quand le hêtre est bien représenté dans les peuplements. Il faut toutefois souligner que la circonférence moyenne, toutes essences confondues, est la plus élevée (> 55 cm) dans les peuplements comprenant au minimum 40 % de hêtre.

Les placettes à dominance de chêne ou en mélange, c'est-à-dire celles où la diversité en espèces migratrices est élevée, sont celles dont la couverture totale de la végétation, l'indice de stratification verticale, le volume de bois mort sur pied et le nombre de petits bois sont les plus élevés. Alors que les classes « hêtre(chêne) » et « hêtre-chêne » ont une circonférence moyenne totale et une circonférence moyenne en chêne plus importantes et respectivement supérieures à 59 et 160 cm, la classe de mélange hêtre-chêne comprend elle plus de 60 gros bois par hectare.

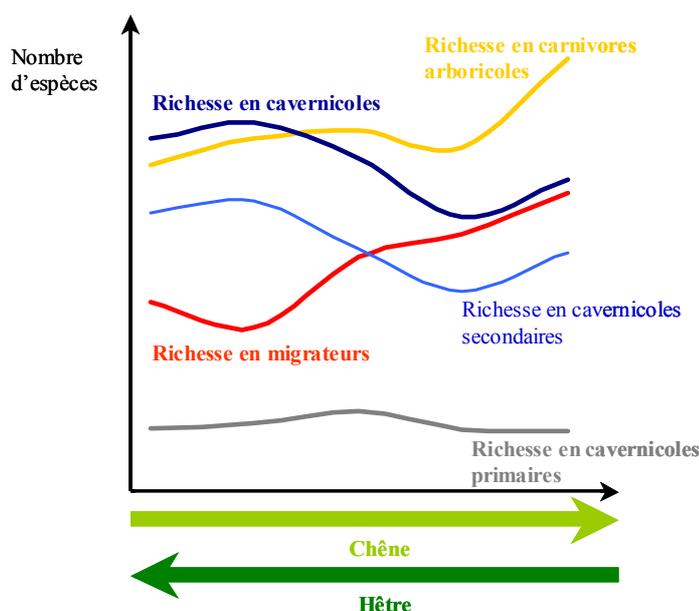


Figure 6.16 : Présentation schématique de l'évolution de la richesse spécifique des différentes catégories d'oiseaux en fonction de l'influence de la proportion de chêne et de hêtre dans les peuplements (pourcentage de chêne et de hêtre en terme de surface terrière).

La préférence des oiseaux pour certains taxons végétaux peut résulter d'une différence dans la disponibilité en nourriture supportée par ces taxons, différence qui peut être fonction du type et du nombre de proies liées à cette essence, des caractéristiques intrinsèques de l'arbre qui influencent la détectabilité des proies et leur accessibilité (par exemple la structure du feuillage), de la morphologie et de l'habileté de certaines espèces d'oiseaux à détecter et à capturer leurs proies (Holmes & Robinson, 1981 ; Robinson & Holmes, 1982 ; Robinson & Holmes, 1984; Holmes & Schultz, 1988 ; Degraaf *et al.*, 1998; Rodewald & Abrams, 2002). En outre, cette préférence peut être induite par la lumière au sol que laisse filtrer le feuillage des taxons végétaux considérés. A cet égard, le traitement sylvicole, et notamment l'intensité des éclaircies, intervient en permettant le développement ou non de la strate arbustive.

Comme le groupe des espèces migratrices comprend majoritairement des espèces insectivores qui se nourrissent sur le feuillage, les différences dans la structure foliaire entre le hêtre et le chêne peuvent affecter la disponibilité en arthropodes pour ces espèces d'oiseaux (Rodewald & Abrams, 2002). La disponibilité en arthropodes vivant dans le feuillage du hêtre est plus faible que celle liée au chêne et au bouleau (Southwood, 1961). Les hêtraies sont davantage sombres, avec une canopée fermée qui ne favorise pas un sous-bois bien développé et bien diversifié et donc la diversité de la faune et la flore y sont plus faibles (Tucker & Evans, 1997).

Les espèces indicatrices de composition sont principalement des espèces migratrices. Une seule est cavernicole : le pic épeichette. Une espèce est indicatrice des peuplements purs de hêtre, alors qu'aucune ne se retrouve spécifiquement dans les peuplements purs de chêne.

Les exigences des espèces indicatrices de la composition dominante du peuplement sont surtout fonction de la proportion d'essences héliophiles dans le peuplement et donc de la recherche de peuplements les plus diversifiés en essences. Ainsi, la présence du pic épeichette, du pouillot véloce, du pouillot siffleur et du roitelet huppé indique-t-elle le caractère héliophile des peuplements forestiers avec pour le pouillot siffleur une occupation des peuplements où l'on retrouve au moins deux essences dominantes dans la futaie.

La comparaison des valeurs de conservation en fonction de la composition montre clairement que les peuplements de chênes et les mélanges abritent plus d'espèces à statut de conservation préoccupant tant au niveau régional qu'europpéen. C'est en grande partie dû aux espèces migratrices insectivores, dont les populations sont déclinantes.

4.3.2. STRUCTURE

Les structures régulières et irrégulières ont une variété d'effets sur les oiseaux nicheurs. La richesse totale, observée ou estimée, est significativement plus élevée pour les structures régulières pour toutes les catégories de bois supérieures ou égales à 90 cm de circonférence. La richesse spécifique la plus faible est obtenue en régulier petits bois. Toutefois, la richesse moyenne et la diversité par classe de structure ne sont pas significativement différentes.

Tout comme les résultats de Diaz *et al.* (2005) en forêt tempérée du Chili, nos résultats montrent une forte influence de la structure locale sur l'abondance et la richesse en cavernicoles, et plus particulièrement pour les espèces de la guildes des grimpeurs.

Les structures à dominance de gros bois (régulier ou irrégulier) abritent plus d'espèces cavernicoles et en plus grand nombre (Figure 6.17). A fortiori la diversité en cavernicoles y est également plus élevée de même que la richesse en espèces de la guildes trophique des grimpeurs. Ces structures offrent plus de gros bois et une diversité en essences de la futaie particulièrement recherchés par les espèces cavernicoles et les grimpeurs (Laiolo, 2002; Nilsson *et al.*, 2002). Les structures irrégulières abritent plus d'espèces de cavernicoles secondaires mais pas plus de cavernicoles primaires. Ces peuplements offrent un potentiel de cavités naturelles en plus grand nombre que les autres structures locales (Sandström, 1992). Néanmoins, c'est toujours la structure

« régulier gros bois » qui abrite proportionnellement le plus grand pourcentage de cavernicoles. Les indices de diversité en cavernicoles sont les plus élevés pour la structure irrégulière sans classe dominante de bois et pour les peuplements réguliers à majorité de gros bois.

Le nombre d'espèces migratrices et leur représentativité sont plus importants dans les peuplements à structure locale jardinée et à base de petits et moyens bois. Ces résultats correspondent à ceux obtenus par Donald *et al.* (1998) en Angleterre.

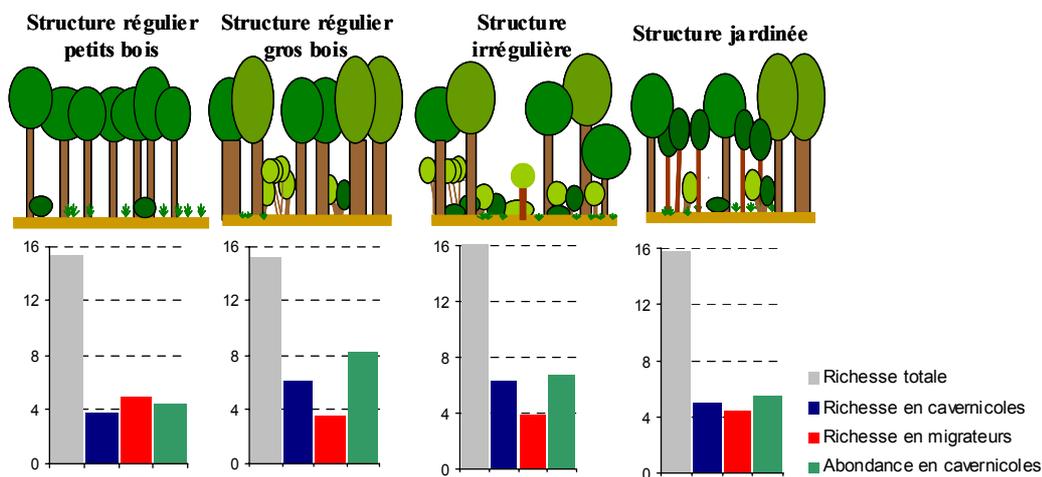


Figure 6.17 : Représentation schématique de la richesse totale, en cavernicoles, en migrateurs et de l'abondance en cavernicoles en fonction des structures locales en petits bois, gros bois, irrégulière et jardinée.

Comme d'autres études l'ont démontré (Helle & Monkkonen, 1990 ; Donald *et al.*, 1998), le stade de développement, et donc l'âge des peuplements, est un facteur déterminant de la structure et de la composition des communautés d'oiseaux. Nos résultats montrent que les peuplements à dominance de petits bois sont caractérisés par un nombre et une diversité d'espèces plus faibles et par une proportion plus importante d'espèces migratrices que les peuplements à gros bois. Ces mêmes résultats sont obtenus par Degraaf *et al.* (1998) et Fuller & Green (1998). Ces peuplements comportent plus d'espèces cavernicoles. Le groupe trophique des carnivores arboricoles est plus abondant dans les structures à dominance de petits bois. D'ailleurs, de toutes les espèces indicatrices de la structure locale, seule l'espèce migratrice est indicatrice des jeunes stades de la futaie : il s'agit du pouillot fitis. Le pouillot fitis est lié aux jeunes stades de futaies ; pourtant Elmberg & Edenius (1999) ont montré que cette espèce est également présente dans des futaies fermées mais que cela était peut-être dû à la configuration des habitats à proximité, à savoir de jeunes plantations ou des milieux ouverts et buissonnants.

Le troglodyte est une espèce indicatrice des structures comprenant de petits bois. Des trois espèces cavernicoles reprises comme indicatrices de structure, seule celle représentée par le pic épeiche est liée aux peuplements réguliers (avec des bois de plus de 90 cm de circonférence) ; les deux autres, à savoir la sittelle torchepot et le grimpereau des bois, sont liées tant aux peuplements réguliers qu'irréguliers mais avec une proportion de gros bois de plus de 20 % de la surface terrière totale. Le grimpereau des bois n'est pas indicateur de la structure irrégulière sans classe dominante.

La sittelle utilise tout un cortège d'essences différentes pour autant que les qualités requises pour son site de nidification soient remplies. Les conditions idéales sont d'avoir des arbres de plus de 140 cm de circonférence avec des cavités de pics (Wesolowski & Rowinski, 2004). La sittelle peut très bien occuper de grandes cavités dont elle réduira la taille en la cimentant pour empêcher

le passage d'oiseaux ou animaux, entre autres prédateurs, plus grands ou plus volumineux qu'elle (Wesolowski & Rowinski, 2004). La sittelle évite de se reproduire dans du bois mort : en forêt de Bialowieza, 90 % des cavités se trouvent dans des arbres vivants (Wesolowski & Rowinski, 2004). La sittelle torche-pot est l'espèce qui niche le plus souvent dans les anciennes loges de pics (Muller, 2004).

Holmes (1990) a montré qu'en peuplement irrégulier, le feuillage est le substrat d'alimentation le plus fréquemment utilisé par 22 espèces insectivores aviaires, supportant jusque plus de 51 % de la biomasse consommante. Les troncs d'arbres constituent le second substrat le plus utilisé avec en moyenne 14 % de la biomasse consommante qui y chasse. Toujours selon cet auteur, la strate la plus recherchée comme site d'alimentation est la sous-canopée (de 8 à 14 m) (31 %), suivie par le gaulis (25 %). Un peuplement plus structuré est plus propice aux insectes et donc offre plus de proies potentielles pour les espèces insectivores.

Les peuplements étudiés ne comprennent pas de stades très âgés. Les résultats n'en tiennent dès lors pas compte. Cependant, il est intéressant de noter que Ferry & Frochot (1990) et Donald *et al.* (1998) ont montré que dans les stades les plus avancés, la proportion de migrateurs ré-augmentait du fait de la réapparition de caractéristiques propres aux jeunes stades, comme une strate buissonnante et une strate de régénération suite à des ouvertures dans la canopée. C'est en partie dû à la colonisation par des espèces migratrices spécialistes des stades âgés comme par exemple le rouge-queue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*) et le gobe-mouche noir (Ferry & Frochot, 1990; Muller, 1995; Müller, 2005). Le rouge-queue à front blanc est absent de nos relevés bien qu'ayant déjà été observé sur le site d'étude de Gembes antérieurement. Le gobe-mouche noir est rare mais bien présent sur ce même site.

D'après nos résultats, il n'y a pas d'espèce exclusivement indicatrice des structures irrégulière ou jardinée. Cependant, trois espèces semblent être de bons indicateurs de structure en terme de disponibilité en gros bois et petits bois : le grimpeur des bois, la sittelle torche-pot et le pouillot fitis. Les deux premières espèces recherchent les gros bois contrairement à la dernière qui affectionne les petits bois.

En Belgique, le milieu principal du grimpeur des bois est formé par les hêtraies du Luzulo-Fagion (Devillers *et al.*, 1988). L'espèce est beaucoup plus rare dans les hêtraies et les hêtraies-chênaies de l'Asperulo-Fagion. Toujours selon cet auteur, le grimpeur des bois paraît absent de la hêtraie de la côte bajocienne et curieusement présent dans les petites enclaves de chênaies (Carpinion), milieu dont il est absent ailleurs. Le grimpeur des bois occupe également les plantations d'épicéas dans le domaine du Luzulo-Fagion c'est-à-dire dans les Hautes-Fagnes, les plateaux de l'est, le plateau des Tailles, la région de Bastogne, le plateau de Recogne et la Croix-Scaille (Lippens & Wille, 1972; Devillers *et al.*, 1988). Mais l'installation de l'espèce dans ces peuplements se fait pour autant que les pessières soient suffisamment âgées ; toutefois, les populations y sont toujours en densité plus faible que dans la hêtraie. Ce grimpeur semble préférer des essences à écorces plutôt lisses (Paquay & Jacob, 1992). Le grimpeur des jardins privilégie quant à lui les essences à écorce rugueuse et crevassée (Géroutet, 1957; Cramp, 1985). Le grimpeur des bois serait ainsi plutôt un habitant des forêts denses et fermées, à sol plus riche et bien garnies d'arbustes hauts alors que son proche parent préférerait les forêts plus clairiérées, plus aérées (Muller, 1999). Le grimpeur des bois n'est pas une espèce en danger mais la fragmentation des forêts et les méthodes d'aménagement modernes peuvent influencer considérablement la distribution et l'abondance locale de cette espèce (Kuitunen & Mäkinen, 1993).

4.3.3. FACIÈS FORESTIERS

La richesse totale est nettement plus élevée en chêne irrégulier et en chêne à gros bois où l'on a observé jusqu'à 42 espèces différentes. C'est également pour ces faciès que la valeur de conservation est la plus élevée, ce qui est dû en partie à la présence en grand nombre des pics mar, de gobemouches noirs et de nombreux migrateurs, comme le pouillot siffleur dont les populations sont en déclin.

En mélange régulier gros bois, la richesse moyenne par placette est faible ; toutefois, toutes les placettes présentent entre elles une forte hétérogénéité de la communauté d'oiseaux, ce qui fait qu'au total, la richesse est la plus élevée par rapport aux autres faciès. La présence de peuplements forestiers forts différents au sein des classes de mélange et de régulier gros bois est à la base de cette forte hétérogénéité. En général, nos résultats montrent que ce sont les structures irrégulières où les communautés d'oiseaux sont les plus homogènes d'un peuplement à l'autre, et ce, quelle que soit la composition. La richesse totale observée et estimée pour les peuplements en hêtre et en mélange est la plus faible. Ces peuplements se caractérisent également par les valeurs de conservation les plus faibles.

La diversité, la richesse et le pourcentage d'espèces migratrices tendent à augmenter dans des peuplements où la proportion de hêtre et de gros bois est faible et où la proportion d'essences héliophiles est élevée. A l'opposé, les espèces cavernicoles sont plus abondantes dans les peuplements à gros bois et a fortiori dans les hêtraies et hêtraies irrégulières en particulier.

La comparaison des peuplements en hêtre, chêne ou mélange selon les classes de structures à base de gros bois, permet de mettre en évidence que les espèces cavernicoles sont plus abondantes en hêtraie. Les chênaies, quant à elles, abritent un nombre d'espèces cavernicoles (dont les cavernicoles secondaires) et de grimpeurs plus élevés et que, les peuplements mélangés abritent une richesse plus importante de migrateurs.

Cependant, peu d'espèces sont indicatrices des chênaies par rapport aux deux autres essences, excepté en ce qui concerne le pipit des arbres et le roitelet huppé. Toutefois, cette dernière espèce se trouve majoritairement en chênaie en raison de la présence de résineux dans ces peuplements et pas en raison d'une affinité quelconque avec le chêne. De fait, cette espèce choisit des peuplements résineux ou mixtes et peut se contenter d'un conifère isolé au sein d'une futaie feuillue (Paquay & Jacob, 1992). En chênaie sur nos sites d'étude, elle occupe régulièrement les bouquets de quelques ares d'épicéas et de douglas plantés dans un but cynégétique. On peut donc difficilement dire que cette espèce soit indicatrice des chênaies en tant que telle. Bien que le pipit des arbres soit présent en chênaie claire, cette espèce est surtout connue pour rechercher les lisères internes et être attiré par la proximité de milieux ouverts (Elmberg & Edenius, 1999; Kumstatova *et al.*, 2004). Il n'est donc pas non plus un indicateur pertinent.

En plus du pipit des arbres, quatre autres espèces sont définies comme indicatrices des faciès indépendamment de la structure seule ou de la composition seule. La mésange nonnette, la fauvette des jardins et la mésange noire sont caractéristiques des faciès à gros bois, les deux premières en hêtre et la troisième en hêtre et chêne. Ces espèces sont également caractéristiques des mêmes faciès selon Ferry & Frochot (1970) et Smith *et al.* (1985). La mésange nonnette, en particulier, est indicatrice des hêtraies irrégulières, tout comme l'a montré Muller (1990) dans les Vosges du Nord. Alors que la mésange noire se reproduit de manière privilégiée dans des forêts âgées, même si elle recherche particulièrement l'épicéa, on la retrouve également en chênaie voire en hêtraie-chênaie (Yapp, 1962; Muller, 1990). Le pic mar est indicateur des faciès à structures irrégulières et à gros bois. Ce même résultat est trouvé par Müller (2005) en Allemagne.

Le pouillot siffleur est une espèce indicatrice de la composition et de la structure. On le retrouve dans des peuplements en mélange où le hêtre ne dépasse pas 50 % de la surface terrière. Il occupe toutes les structures sauf les structures à régulier gros bois en hêtre et en chêne.

Ces structures sont caractérisées par une surface terrière particulièrement élevée (en moyenne 20 m²/ha et plus) et un très faible recouvrement du sous-bois. Ces mêmes facteurs de l'habitat sont définis comme importants pour le pouillot siffleur par Smith *et al.* (1992) en Grande-Bretagne et par Müller (2005) en Allemagne.

5. Facteurs de l'habitat expliquant la richesse et la diversité des communautés

5.1. Méthodologie

5.1.1. INTRODUCTION

L'étude de tout écosystème à travers les interactions faune/milieu conduit à l'obtention d'un ensemble complexe de données qui sont, par nature, multivariées. Ainsi, l'écosystème étudié fait l'objet d'un échantillonnage de plusieurs sites et aboutit à l'obtention de données multidimensionnelles : les sites, les descripteurs.

La réponse d'un ensemble d'espèces (communauté) à des facteurs de variation de l'environnement continus s'étudie traditionnellement par l'analyse des gradients (Gimaret-Carpentier, 1999; Blanc, 2000). L'analyse des gradients cherche à positionner les espèces le long d'un même continuum, en référence à des gradients reconnaissables dans l'environnement. Cette technique englobe les techniques de régression, de calibration et d'ordination.

Les questions posées dans cette partie sont les suivantes :

- quels sont les facteurs de l'habitat qui influencent la composition des communautés d'oiseaux ?
- quels sont les facteurs de l'habitat qui expliquent la richesse et la diversité des communautés d'oiseaux ?
- quels sont les facteurs de l'habitat qui expliquent la présence/absence des différentes espèces de la communauté aviaire ?

Les données analysées sont composées de trois matrices : la matrice 'espèce', la matrice 'diversité' et la matrice 'habitat'. Quatre types d'analyses sont définis pour répondre aux trois questions de départ (Figure 6.18).

5.1.2. L'ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

L'analyse multivariée par le biais de l'analyse en composantes principales est utilisée dans un objectif exploratoire des données. Elle permet d'identifier les variables qui expliquent au mieux le jeu de données et de se faire une idée de la variance expliquée par les variables explicatives les plus pertinentes

Le premier type d'analyse porte sur la matrice habitat et la matrice des indices synthétiques des communautés. Il a pour objectif de déterminer les facteurs de l'habitat susceptibles d'expliquer la richesse, la diversité et l'abondance totale de la communauté ou les indices relatifs aux traits biologiques des espèces. Les variables de l'habitat ont également fait l'objet d'une analyse exploratoire en composante principale (ACP). Les corrélations entre l'abondance, la richesse et le pourcentage des différents groupes d'espèces, d'une part, et les scores des deux premiers axes de l'ACP, d'autre part, ont été mesurées afin d'analyser les relations entre l'habitat et les communautés d'oiseaux. En raison de fortes corrélations entre certaines des 86 variables de l'inventaire habitat, seules 31 variables caractérisant le peuplement forestier sont reprises pour cette analyse. L'élimination des variables redondantes s'est faite en fonction des coefficients de corrélation et de la signification de chaque variable. Ces analyses ont été réalisées sur XLSTAT version 6.0 (Addinsoft Inc.) et Minitab version 12.2 (Minitab Inc.).

Les coordonnées des axes de l'analyse en composantes principales n'ont, volontairement, pas été intégrées dans les régressions. Elles n'ont pas de signification biologique facilement interprétable pour les gestionnaires : leur analyse n'est donc pas pertinente en regard de l'objectif qui vise à déterminer les facteurs intervenant dans l'explication de la variabilité du jeu de données oiseaux.

Etude des facteurs de l'habitat

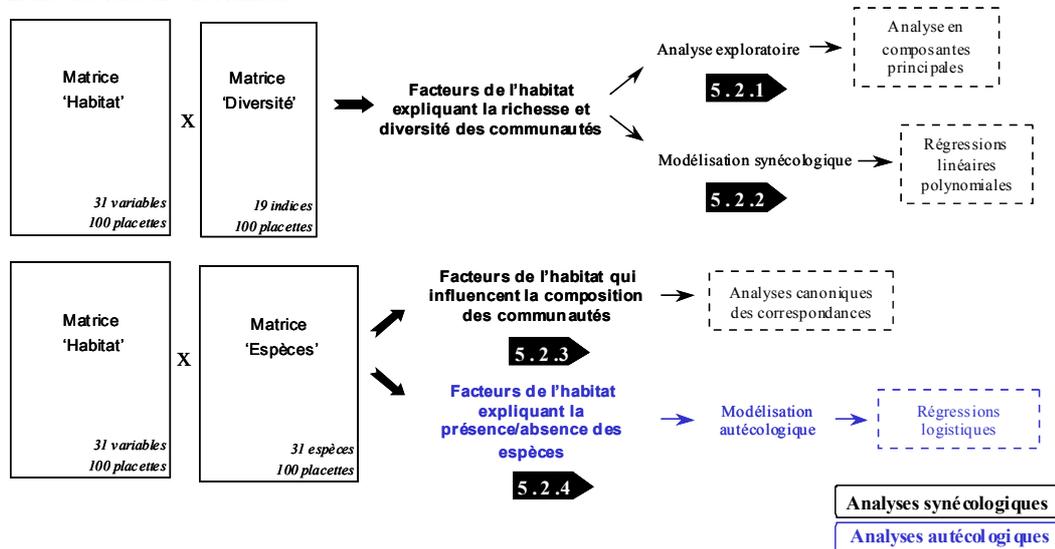


Figure 6.18 : Méthodologie d'analyse synécologique (en noir) et autécologique (en bleu) des données des communautés d'oiseaux : illustration des 4 phases de l'analyse avec les matrices de données correspondantes et les outils statistiques utilisés (dans les box). Les flèches pleines renvoient aux paragraphes de résultats correspondants.

5.1.3. LES MODELISATIONS SYNECOLOGIQUES

La méthodologie suivie pour la construction des modèles de régressions synécologiques des abondances et des richesses en espèces des communautés d'oiseaux en fonction des facteurs de l'habitat est décrite au Chapitre 5 (§3.5).

5.1.4. L'ANALYSE CANONIQUE DES CORRESPONDANCES

Au lieu de chercher, soit à expliquer directement la distribution spatiale des oiseaux par les variables environnementales, soit au contraire à prédire un ensemble de variables de milieu à l'aide d'une structure faunistique, certains auteurs examinent la relation espèces-milieu avec une approche plus symétrique. Plus précisément, ils veulent voir, indépendamment de l'effet temporel, s'il existe une concordance entre la structuration spatiale des stations par le milieu et celle induite par les espèces (Blanc, 2000). La question posée revient à ceci : quelles sont les variables de l'habitat qui expliquent la variation de composition et d'abondance des espèces au sein des communautés aviaires ? Il s'agit donc de comparer deux tableaux de données : un tableau espèces et un tableau variables environnementales.

L'analyse porte sur la matrice espèce et la matrice habitat et cherche à déterminer les variables de l'habitat qui expliquent la variation de composition et d'abondance des espèces au sein des communautés. Les relations entre les communautés d'oiseaux et les variables de l'habitat (31 variables) sont examinées par une analyse canonique des correspondances (ACC) (ter Braak, 1986; ter Braak & Prentice, 1988) avec le logiciel CANOCO (ter Braak, 1988).

L'analyse canonique des correspondances (ACC) est une analyse de gradient directe. Elle est particulièrement intéressante pour identifier directement les facteurs écologiques qui régissent

la structure d'assemblage d'espèces et pour traiter simultanément deux tableaux de données portant sur les mêmes relevés (ou individus), en cherchant à expliquer la structure de l'un par l'autre. L'analyse du couple de tableaux est réalisée en considérant les variables de l'un des deux tableaux comme prédicteurs des variations observées dans le second. Ce sont des méthodes d'ordination dites "sous-contraintes" (ter Braak & Prentice, 1988) car elles contraignent les axes d'ordination à être des combinaisons linéaires des variables du tableau explicatif. Cette analyse procède comme une analyse factorielle des correspondances (AFC) et elle tend donc à maximiser les distances entre les optimums écologiques des espèces avec la meilleure combinaison linéaire possible avec les variables écologiques (Dufrene com. pers.). Toutes les espèces dont la fréquence d'occurrence est supérieure à 10%, soit 31 espèces, ont été considérées pour l'ACC.

L'ACC fournit les corrélations des variables avec les axes canoniques ainsi que la proportion de variance du fichier des espèces qui est expliquée par le fichier des variables écologiques. Cet indice, équivalent à un coefficient de détermination (R^2), peut servir à comparer différents ensembles de variables écologiques et à mesurer leur relative importance (Dufrene, 1992). Le logiciel Canoco (ter Braak, 1988) permet d'éliminer le rôle de certaines variables, de mesurer des relations partielles entre différents fichiers de variables explicatives et de calculer par exemple l'effet de l'autocorrélation spatiale (Legendre & Legendre, 1998). Grâce à la réalisation d'analyses canoniques partielles, la variation d'une matrice 'espèce' peut être décomposée en quatre composantes (qui sont des statistiques de type R^2) : (a) la variation non spatiale expliquée par les variables environnementales, (b) la variation structurée dans l'espace qui est explicable par les variables environnementales, (c) la variation structurée spatialement qui n'est pas expliquée par les variables environnementales et (d) la variation résiduelle non expliquée par les variables explicatives (Figure 6.19) (Legendre & Borcard, 2003).

Variation de la matrice espèce

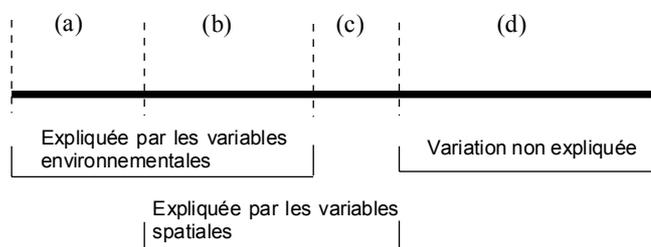


Figure 6.19 : Partitionnement de la variation d'une matrice espèces entre une matrice de variables explicatives environnementales et une matrice de variables spatiales. Le trait horizontal noir représente la variation de la matrice espèce (Legendre & Borcard, 2003).

Ce type d'analyse permet de se débarrasser de la structure spatiale si celle-ci est considérée comme une source de fausses corrélations et de dégager la fraction 'a' non spatialisée pour l'interprétation. Le calcul de ces composantes permet de visualiser le patron de variation des différents ensembles de variables écologiques, de réfléchir à leur origine et de formuler des hypothèses quant aux processus générateurs de cette structure (Legendre & Borcard, 2003). La méthode des permutations permet de déterminer si les différentes composantes sont significatives.

La fraction d'interaction des trois matrices est la mesure de la variance commune à la matrice espèce et à la matrice environnementale qui est expliquée par les coordonnées géographiques. C'est en fait la mesure d'autocorrélation spatiale qui existe dans les données (Voir Chapitre 5). Dans le cas d'une fraction d'interaction élevée, on peut dire que les stations ne sont pas indépendantes les unes des autres.

Les analyses canoniques des correspondances partielles permettent par exemple de pouvoir déterminer la part de variance expliquée par des facteurs de composition et celle expliquée par des facteurs de structure des peuplements forestiers. De fait,, la structure, dans ses composantes verticale et horizontale, est influencée par la composition de la futaie. Il est donc intéressant de chercher à déterminer les facteurs explicatifs les plus pertinents.

5.1.5. LES MODELISATIONS AUTECOLOGIQUES

Des régressions logistiques pour les espèces les plus fréquentes ont été construites afin de déterminer les variables de l'habitat qui expliquent au mieux leurs présence et absence (Hosmer & Lemeshow, 1989). Les données d'abondance des différentes espèces fournissent un jeu de données avec une faible plage de valeurs discrètes. Ces données sont dès lors inadéquates pour réaliser une régression classique car elles ne peuvent être normalisées. Selon Pearce & Ferrier (2001), les prédictions réalisées à partir de modèles construits sur base d'abondances ne sont pas meilleures que celles issues de modèles de régressions logistiques avec des données de présence/absence. Les données d'abondance ont été codées en présence et absence pour les espèces présentes dans au moins 20 % des placettes échantillonnées. Les modèles construits pour des espèces soit trop rares soit trop fréquentes ne sont pas pertinents (Petit *et al.*, 2002) et n'ont donc pas été élaborés. Les données ont été traitées sur S.A.S. version 8.02 (The SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

5.2. Résultats

5.2.1. ANALYSE EXPLORATOIRE

Une analyse en composante principale sur la matrice des variables 'habitat' a été réalisée à titre exploratoire. Les quatre premiers axes expliquent 62,5 % de la variabilité du jeu de données. L'axe 1 (31%) représente un gradient tant pour les gros bois (GB) que pour la proportion de hêtre dans les placettes (que ce soit en terme de proportion de surface terrière, de circonférence moyenne ou de nombre de tiges à l'hectare) (Figure 6.20). Le deuxième axe de l'ACP (12 %) ordonne les placettes selon un gradient de structure verticale (nombre de strates (NS), indice de stratification verticale (ISV) et indice de diversité de la stratification (IDS)) et le troisième axe selon un gradient bouleau-chêne (10 %). Le quatrième axe de l'ACP (9 %) ordonne les placettes selon, d'une part, la circonférence moyenne et, d'autre part, le nombre de tiges à l'hectare de la futaie et la surface terrière totale du peuplement. Les corrélations de chacune des variables de l'habitat avec les trois premiers axes de l'ACP figurent à l'Annexe 6.3.

Les corrélations significatives entre les indices de communautés d'oiseaux et les axes de l'ACP sont résumées au Tableau 6.11. Aucune corrélation n'est significative pour les axes 3 et 4 et un seul indice est significatif pour l'axe 2 : l'indice de diversité de Shannon-Weaver pour les cavernicoles. Cet indice est corrélé négativement avec l'axe 2 et positivement avec l'axe 1. L'indice de diversité en cavernicoles est donc corrélé, d'une part, aux gros bois et au hêtre et, d'autre part, à un faible indice de stratification verticale. Par contre, l'abondance, la richesse et la proportion en cavernicoles sont positivement corrélées avec l'axe 1.

La richesse et la proportion en migrateurs sont négativement corrélées à l'axe 1 et donc à la proportion de gros bois et de hêtre. Les cavernicoles et les migrateurs montrent donc des patterns opposés. L'indice de diversité pour toutes les espèces confondues est corrélé négativement à l'axe 1 contrairement au nombre total d'individus observés.

La richesse en espèces de la guildes des grimpeurs est corrélée à la proportion de gros bois et de hêtre dans les placettes alors que la richesse en carnivores arboricoles montre une tendance inverse (Tableau 6.11).

Tableau 6.11 : Corrélations significatives (* p<0,05 ; ** p<0,01) entre les quatre premiers axes de l'ACP et les indices de communautés d'oiseaux.

	F1	F2	F3	F4
Abondance	0,3 *	-0,063	0,067	-0,019
Abondance cavernicoles	0,5 **	-0,051	0,088	0,07
Abondance migrateurs	-0,37 *	0,008	-0,004	-0,094
Richesse	-0,19	-0,135	-0,064	-0,018
Richesse cavernicoles	0,296 *	-0,175	0,091	0,078
Richesse cavernicoles primaires	0,173	-0,175	0,022	0,077
Richesse cavernicoles secondaires	0,274 *	-0,129	0,129	0,066
Richesse migrateurs	-0,357 *	-0,011	-0,144	-0,044
Richesse en carnivores terrestres	-0,052	-0,167	-0,002	0,016
Richesse en herbivores terrestres	-0,104	-0,094	0,035	-0,015
Richesse en grimpeurs	0,253 *	-0,094	0,095	0,187
Richesse en carnivores arboricoles	-0,278 *	-0,054	-0,190	-0,130
Richesse en herbivores arboricoles	-0,103	-0,071	0,175	-0,005
% Cavernicoles	0,419 **	-0,143	0,124	0,121
% Migrateurs	-0,407 **	0,117	-0,104	0,113
Diversité totale	-0,256 *	-0,123	-0,097	-0,052
Diversité en cavernicoles	0,236 *	-0,208 *	0,086	0,089
Diversité en migrateurs	-0,374 *	0,098	-0,120	-0,145

5.2.2. MODELISATIONS SYNECOLOGIQUES

5.2.2.1. Régressions multivariées

Des modèles de régression linéaire polynomiale ont été construits afin de définir les variables de l'habitat qui expliquent au mieux les indices synthétiques des communautés d'oiseaux (Tableau 6.12). La fraction expliquée de la variabilité des différents indices est en moyenne comprise entre 20 et 60 %.

Les facteurs qui contribuent le plus à expliquer la variabilité en abondance, en richesse et en diversité – toutes espèces confondues – sont la structure verticale, et notamment le nombre de strates, les gros hêtres, le recouvrement des strates de 2 à 8 mètres et le recouvrement de luzules. Ces deux dernières variables ont un impact négatif sur les indices évoqués.

Les variables reprises dans les équations de régression concernant les espèces cavernicoles et ayant un impact positif sont :

- le recouvrement en bouleau pour l'abondance et la richesse en herbivores arboricoles ;
- le volume de bois mort sur pied pour toutes les espèces et au sol pour les grimpeurs ;
- le nombre de gros bois et la circonférence moyenne pour les cavernicoles primaires, les grimpeurs et les carnivores arboricoles ;
- le recouvrement de la strate de 8 à 32 mètres et le nombre d'essences de la futaie pour les carnivores secondaires.

Le recouvrement des strates de 2 à 4 mètres et de 4 à 8 mètres ainsi que le recouvrement en luzules ont en général un impact négatif sur la richesse et l'abondance en cavernicoles quelle que soit l'espèce. Les modèles proposés pour la richesse en espèces selon les guildes trophiques ne sont toutefois pas satisfaisants : la variabilité expliquée est très faible, excepté peut-être pour la guildes des grimpeurs et des carnivores arboricoles.

Tableau 6.12 : Modèles des indices synthétiques de communauté d'oiseaux en fonction des variables de l'habitat (n=100). Tests Anova (F,p). Les données d'abondance sont exprimées en logarithme.

Variable dépendante	Modèle	R ²	S	F	p
Abondance	25,7 - 0,029 NhaT + 12,0 RecBO - 0,37 HhoupMoy - 1,27 CTV ² + 0,250 NS ² - 26,2 RecLuz ²	0,4	5,14	9,86	<0,001
Abondance cavernicoles	10,858 + 0,301 RecBO - 0,000779 NhaBO - 0,0419 CTV ² + 0,00681 NS ² - 0,76 RecLuz ² + 0,000151 VhaBMp ² - 0,000001 NhaT ² - 0,0003 HhoupMoy ² - 0,000078 Hcanop ² + 0,000001 NhaHe ² + 0,000007 CmoyHe ²	0,45	0,2	6,46	<0,001
Abondance migrateurs	0,33 + 0,034 NbS2 + 0,122 IDS ² - 0,000747 ISV ² + 0,176 PghaHelio ² - 0,00014 HmaxF ²	0,37	0,19	11,08	<0,001
Richesse	20,1 + 3,10 RecSSB - 3,75 RecS1 - 9,70 RecLuz + 1,20 Hbou - 0,150 Hcanop + 0,0202 CmoyHe - 3,97 RecS45 ²	0,475	2,79	11,91	<0,001
Richesse cavernicoles	6,73 - 3,9 RecS1 - 4,50 RecS45 + 1,44 CTV - 3,03 RecLuz + 0,00759 CmoyHe - 2,91 RecMyr ²	0,49	1,32	14,53	<0,001
Richesse cavernicoles primaires	1,43 - 0,87 RecS45 - 2,12 RecLuz + 0,01 GB + 1,18 RecS3 ² - 0,00219 HhoupMoy ²	0,6	0,36	10,75	<0,001
Richesse cavernicoles secondaires	4,98 - 1,73 RecS1 - 2,11 RecS45 + 1,09 RecS6 ² - 3,08 RecMyr ² + 0,083 NbF ²	0,39	1,146	12,09	<0,001
Richesse migrateurs	3,53 + 0,28 NbS2 - 5,18 RecRx - 0,000019 NhaT ² + 12,7 RecBO ² - 0,00088 Hcanop ² - 0,00658 Ghabo ² + 1,02 PghaHelio ²	0,37	1,502	7,58	<0,001
Indice diversité	2,77 - 0,674 RecLuz + 0,211 RecSSB ² - 0,237 RecS45 ² - 0,00025 Hcanop ² + 0,000007 CmoyHe ²	0,4	0,232	12,05	<0,001
% cavernicoles	Pccav = 0,446 - 0,0818 RecHo - 0,311 RecSORssb - 0,000817 NhaBO + 0,0151 Ghabo - 0,126 RecS5 ² + 0,000185 VhaBMp ²	0,52	0,071	16,5	<0,001
% migrateurs	0,304 + 0,0564 NbS7 - 0,00510 HmaxF + 0,00647 HhoupMin + 0,0943 RecS1 ² + 0,0735 RecS5 ² - 0,0003 VhaBMp ²	0,44	0,077	12,19	<0,001
Carnivores terrestres	5,20 - 2,18 RecLuz - 0,009 NhaBMp + 0,356 Hbou - 0,0143 NbS1 ² - 0,0669 NbS5 ² - 0,0005 HmaxF ²	0,27	1,09	5,77	<0,001
Herbivores terrestres	2,74 - 1,16 RecS1 + 0,226 Hbou - 0,0363 GhaHe	0,22	0,679	8,89	<0,001
Grimpeurs	1,66 - 1,52 RecS5 ² + 0,0361 NbS6 ² - 6,44 RecLuz ² + 0,000191 VhaBMc ² + 0,00115 GhaF ² + 0,00002 CmoyCH ² + 0,00005 CmoyBO ² + 0,00002 CmoyHe ²	0,48	0,882	10,59	<0,001
Carnivores arboricoles	6,46 - 3,31 RecLuz - 0,0628 Hcanop + 0,0242 Cmoy + 1,85 RecSSB ² - 1,50 RecS45 ²	0,33	1,736	9,04	<0,001
Herbivores arboricoles	0,715 - 0,831 RecCh + 0,846 RecBO + 0,398 PghaHelio ²	0,17	0,608	6,46	<0,001

5.2.2.2. Régressions univariées

(a) Influence de la circonférence moyenne des peuplements

Les modèles de régression entre les indices des communautés d'oiseaux (abondance, richesse et proportions) et la circonférence moyenne des arbres de la futaie ne sont pas significatifs. Par contre, si l'on considère uniquement les placettes contenant du chêne, les modèles de régression sont significatifs entre, d'une part, les variables dépendantes que sont le nombre d'individus totaux, l'abondance en espèces cavernicoles, la proportion d'individus migrateurs et cavernicoles et, d'autre part, la circonférence moyenne des chênes. Les variances expliquées sont

comprises entre 5,8 et 30,1% (Tableau 6.13). Les régressions sur la circonférence moyenne en chêne ont été réalisées uniquement pour les stations comprenant au moins un chêne (n=89). La circonférence moyenne en chêne varie de 45 cm à 221 cm.

Les variations dans le pourcentage de migrateurs et de spécialistes selon la circonférence moyenne en chêne ne sont pas linéaires. La proportion est curvilinéaire croissante pour les spécialistes et décroissante pour les migrateurs (Figure 6.21).

Le nombre total d'individus ainsi que le nombre d'individus cavernicoles augmentent avec la circonférence moyenne en chêne. Il en va de même pour la proportion d'individus cavernicoles. Par contre, la proportion d'espèces migratrices diminue avec l'augmentation de la circonférence moyenne en chêne.

Les mêmes régressions ont été calculées pour la circonférence moyenne en hêtre (uniquement sur les placettes comprenant du hêtre (n=50)), mais aucune régression ne s'avère significative et, corollairement, les variances expliquées sont très faibles.

Tableau 6.13 : Modèles des indices de communautés d'oiseaux en fonction de la circonférence moyenne des chênes (n=89). Test Anova ($F, \alpha=0,05, p$).

Variable dépendante	n	Droite de régression	R ²	F	p
Abondance	89	$y = 14,2 + 0,0425 x$	9,2	8,8	0,004
Abondance en cavernicoles	89	$y = 1,47 + 0,0454 x$	30,1	37,38	<0,0001
% migrateurs	89	$y = 0,276 + 0,00051 x - 0,000004 x^2$	7,2	3,34	0,039
% cavernicoles	89	$y = 0,251 + 0,000973 x$	17,6	18,61	<0,0001

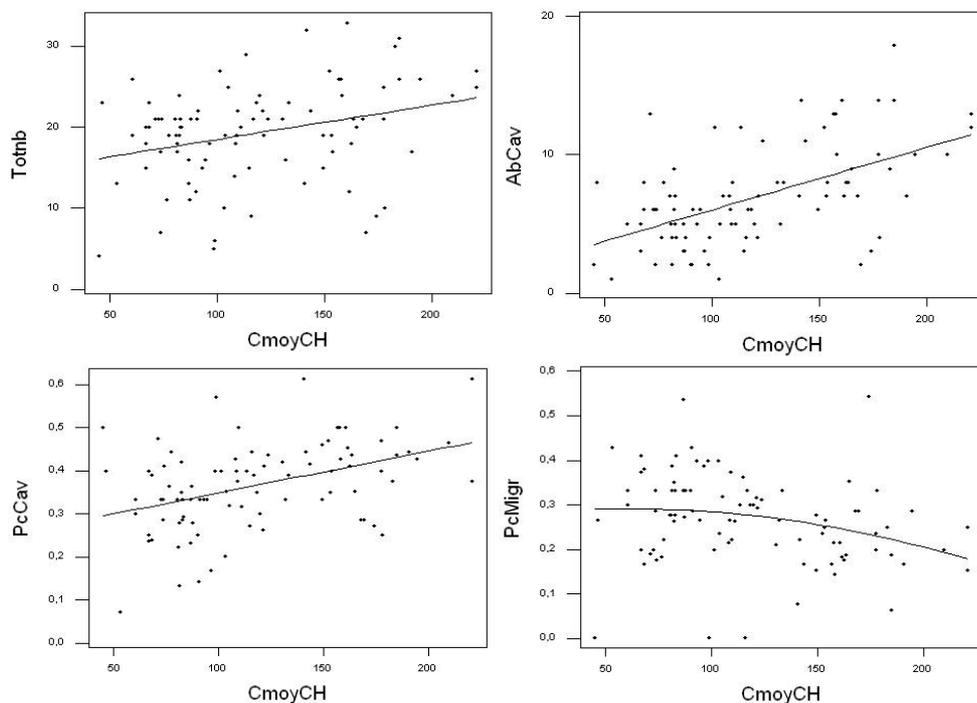


Figure 6.21 : Régressions du (a) nombre total d'individus (Totnb) (b) nombre d'individus cavernicoles (c) pourcentage de cavernicoles (d) pourcentage de migrateurs en fonction de la circonférence moyenne en chêne (CmoyCH).

(b) Influence de la structure verticale

De l'analyse en composante principale émergent trois caractéristiques principales de l'habitat qui influencent les indices des communautés d'oiseaux : la composition (hêtre, chêne), la proportion de petits et gros bois et la structure verticale. Il est dès lors pertinent d'évaluer comment évoluent les différents indices des communautés d'oiseaux en fonction de ces facteurs de l'habitat.

La couverture totale de la végétation et l'indice de diversité de la stratification (soit l'équivalent du 'Foliage Height Diversity Index') sont deux indices de la structure verticale qui, selon la littérature, interviennent dans l'explication de la richesse et de la composition des communautés d'oiseaux en forêt. Les relations entre, d'une part, la couverture totale de la végétation et, d'autre part, l'abondance totale et la richesse en espèces sont très significatives ($W = 1,054 + 0,518621 X - 0,237766 X^2 + 2,57E-02 X^3$ avec $W = \log(\text{Abondance})$; $F_{1,98}=11,7$; $p < 0,001$; $R^2=27,4\%$) ($Z = 1,0987 + 0,126510 X - 3,72E-02 X^2$ avec $Z = \log(\text{richesse})$; $F_{1,98}=7,23$; $p < 0,001$; $R^2=13,3\%$) (Figure 6.22). Les régressions avec l'indice de diversité de la stratification en variable explicative ne sont cependant pas significatives ($p > 0,05$).

L'influence de la structure verticale sur les communautés d'oiseaux a ensuite été analysée en fonction du recouvrement de la strate de 0,5 à 4 m, d'une part, et de la strate de 4 à 8 m, d'autre part. Les recouvrements de ces deux strates de la végétation sont, en effet, ceux qui interviennent le plus dans la variabilité des indices de structure verticale. Par convention, la présence d'une strate de 0,5 à 4 m est considérée dès que le recouvrement de celle-ci dépasse 36 % ; pour la strate de 4 à 8 m, le seuil est de 18 %.

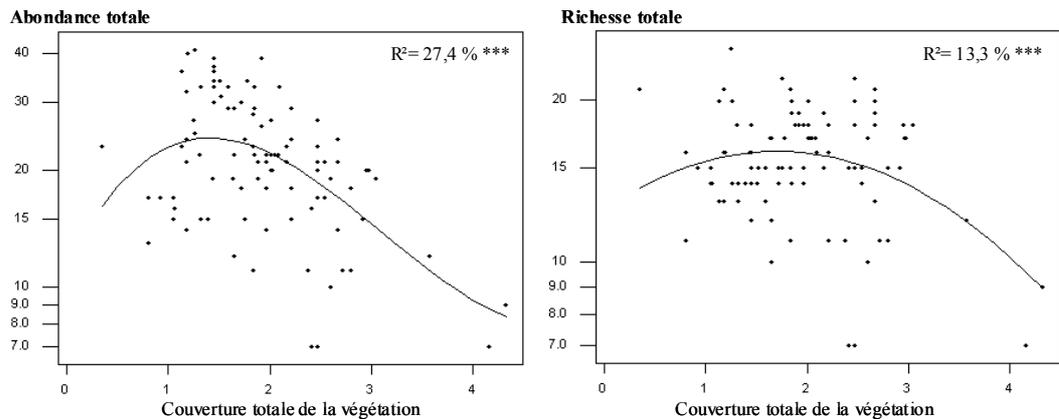


Figure 6.22 : Courbes de régression de l'abondance totale et de la richesse totale en fonction de la couverture totale de la végétation (somme du recouvrement de chacune des strates, %).

Quatre modalités de stratification verticale sont définies :

- pas de strate de 0,5 à 4 m et pas de strate de 4 à 8 m ;
- une strate de 0,5 à 4 m et pas de strate de 4 à 8 m ;
- pas de strate de 0,5 à 4 m et une strate de 4 à 8 m ;
- une strate de 0,5 à 4 m et une strate de 4 à 8 m.

En raison de la faible représentativité du hêtre et du mélange dans les faciès à base de petits et moyens bois, l'analyse a été réalisée uniquement sur les placettes en chêne (n=74). Des analyses de la variance à deux critères des indices des communautés d'oiseaux (abondance, richesse et proportion) en fonction des faciès et des modalités de stratification verticale (SV) montrent que pour les faciès en chêne :

- les deux facteurs influencent significativement la richesse en cavernicoles (SV : $F_{3,67}=13,94$; $p=0,002$ / faciès : $F_{3,67}=25,9$; $p<0,001$) et l'indice de diversité en cavernicoles (SV : $F_{3,67}=6,6$; $p=0,001$ / faciès : $F_{3,67}=10,56$; $p<0,001$) ;
- l'effet des modalités de stratification verticale est significatif pour la richesse totale ($F_{3,67}=3$; $p=0,037$) et la richesse en espèces migratrices ($F_{3,67}=2,7$; $p=0,048$) ;
- l'effet des faciès est significatif sur l'abondance en espèces cavernicoles ($F_{3,67}=8,7$; $p<0,001$).

Les moyennes pour les 14 catégories de faciès et de stratification verticale sont significativement différentes pour la richesse, l'abondance et la diversité en espèces cavernicoles ($H_{RichCav}=28,6$; $p=0,008$ & $H_{AbCav}=26,7$; $p=0,014$ & $H_{IsdwCav}=27,9$; $p=0,009$), la richesse en espèces migratrices ($H_{RichMigr}=25,7$; $p=0,02$) et non significativement différentes pour la richesse totale ($H_{Rich}=13,65$; $p=0,4$).

La présence de l'une ou l'autre strate intermédiaire voire des deux augmente la richesse totale et la richesse en espèces migratrices de manière significative en structure locale petits bois. Par contre, elle a peu d'effet en structure gros bois (Figure 6.23). Malheureusement, la modalité avec les deux strates intermédiaires n'est pas représentée pour les petits bois. De manière générale, les espèces migratrices sont plus nombreuses en présence d'une strate de 0,5 à 4 m pour toutes les structures (sauf en gros bois où l'échantillonnage fait défaut).

La richesse (ainsi que l'abondance et la diversité) en espèces cavernicoles diminue avec la présence de strates intermédiaires, quel que soit la structure locale. La perte d'espèces cavernicoles est d'autant plus importante que les deux strates de 0,5 à 4 m et de 4 à 8 m sont présentes. L'évolution est identique pour toutes les espèces en structure irrégulière.

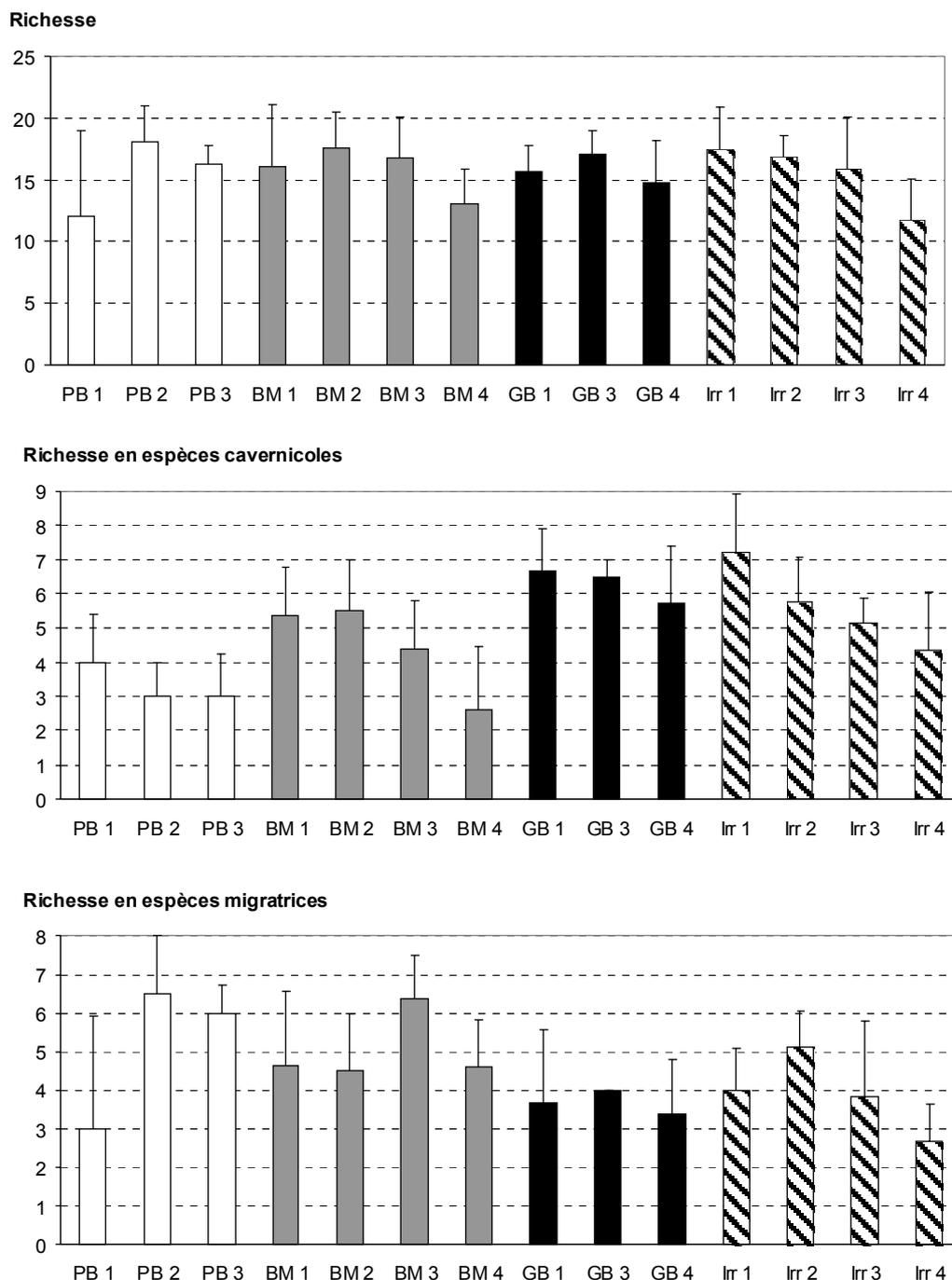


Figure 6.23 : Moyenne et écart-type de la richesse (a) totale (b) en espèces cavernicoles (c) en espèces migratrices pour les placettes de classe de composition chêne ($n=74$) en fonction des faciès et des modalités de stratification verticale (1 : pas de strate de 0,5 à 4 m et pas de strate de 4 à 8 m ; 2 : une strate de 0,5 à 4 m et pas de strate de 4 à 8 m ; 3 : pas de strate de 0,5 à 4 m et une strate de 4 à 8 m ; 4 : une strate de 0,5 à 4 m et une strate de 4 à 8 m).

5.2.3. L'ANALYSE CANONIQUE DES CORRESPONDANCES

L'analyse canonique des correspondances entre la matrice oiseaux (31 espèces) et la matrice habitat (31 variables) donne des proportions de variance expliquée pour les quatre premiers axes respectivement de 6,7%, 4,4%, 3,6% et 3,3%. Ils expliquent donc 18% de la variance du jeu de données (Tableau 6.14). Seul le premier axe répond de manière significative au test de Monte-Carlo. Les vecteurs de la Figure 6.24 illustrent les variables de l'habitat qui contribuent le plus à l'explication des gradients des espèces pour les deux premiers axes. Par

souci de clarté, seules les variables avec les corrélations intra-échantillons les plus fortes (>0,25) sont indiquées.

Tableau 6.14 : Résultat de l'analyse canonique des correspondances entre la matrice espèce (31 espèces) et la matrice habitat (31 variables) pour les quatre premiers axes.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0,07	0,045	0,037	0,035
Test de Monte-Carlo	0,002	0,032	0,058	-
Variance des données oiseaux				
% de variance expliquée	6,7	4,4	3,6	3,3
% de variances expliquées cumulées	6,7	11,1	14,7	18
Variance totale des données oiseaux	1,0425			
Corrélation de Pearson espèces-habitat	0,852	0,742	0,749	0,737
Test de Monte-Carlo	0,002	0,34	0,14	-
Corrélation de Kendall espèces-habitat	0,619	0,51	0,455	-

Le premier axe de l'ACC permet de distinguer les espèces selon la proportion de gros bois (GB) et l'importance du hêtre dans les placettes (PghaHe, NhaHe, CmoyHe) et, à l'opposé, les espèces liées aux petits bois (PB) et avec un recouvrement du sous-bois (RecSSB) (Figure 6.24). Le deuxième axe permet de distinguer plus finement les espèces plutôt liées aux essences héliophiles (PghaHelio), notamment au chêne (NhaCh) et au bouleau (NhaBo), et à des recouvrements des strates basses (de 0 à 2 m) (RecS123), d'une part, de celles liées au hêtre, d'autre part.

Le quart supérieur gauche de l'ordination selon les deux premiers axes comprend les espèces liées au hêtre et aux gros bois, soit la mésange nonnette (PARPAL), le pic noir (DRYMAR), la sittelle (SITEUR), la fauvette des jardins (SYLBOR) et le geai des chênes (GARGLA).

Dans le quart inférieur gauche se trouvent les espèces liées aux gros bois et au chêne : le pic mar (DENMED), la mésange noire (PARATE) et le grimpeur des bois (CERFAM).

Dans le quart supérieur droit sont présentes les espèces liées au bouleau et petits bois, soit le pipit des arbres (ANTTRI), la grive draine (TURVIS), le pouillot fitis (PHYTRO) et le coucou (CUCCAN).

Le quart inférieur droit comprend les espèces liées aux essences héliophiles et au recouvrement des sous-bois et des strates inférieures importantes : le gros bec (COCOC), le roitelet huppé (REGIGN) et triple bandeau (REGREG), la mésange à longue queue (AEGCAU), le pouillot siffleur (PHYSIB), le troglodyte (TROTRO) et la mésange huppée (PARCRI) (Figure 6.24).

La représentation des placettes selon les deux premiers axes de l'ACC en fonction des trois classes de composition (hêtre, chêne et mélange) et en fonction de la dominance de petits, moyens et gros bois permet de voir que les communautés d'oiseaux dépendent de ces caractéristiques (Figure 6.25). Les placettes de classe 'mélange' sont caractérisées par des assemblages d'espèces qui sont intermédiaires entre les placettes de classe 'hêtre' et celles de classe 'chêne'. Par contre, les assemblages d'espèces sont fort semblables pour les placettes à dominance de gros et moyens bois et fort éloignées entre celles-ci et les placettes à dominance de petits bois.

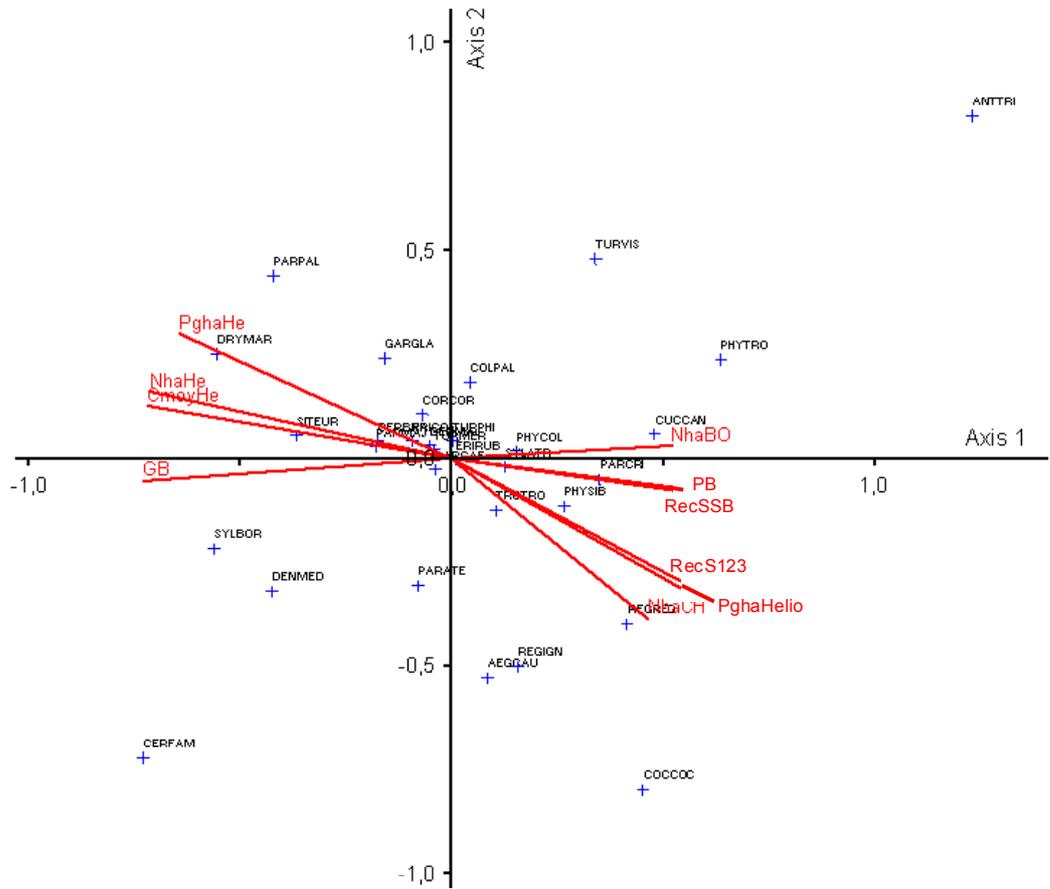


Figure 6.24 : Ordination des espèces selon l'analyse canonique des correspondances entre la matrice espèce (31 espèces) et la matrice habitat (31 variables). Les vecteurs indiquent les relations entre les variables habitat et les axes. Les abrégés des variables habitat sont définies dans le texte et les codes des espèces et leurs noms scientifiques sont donnés au §2.4.2.

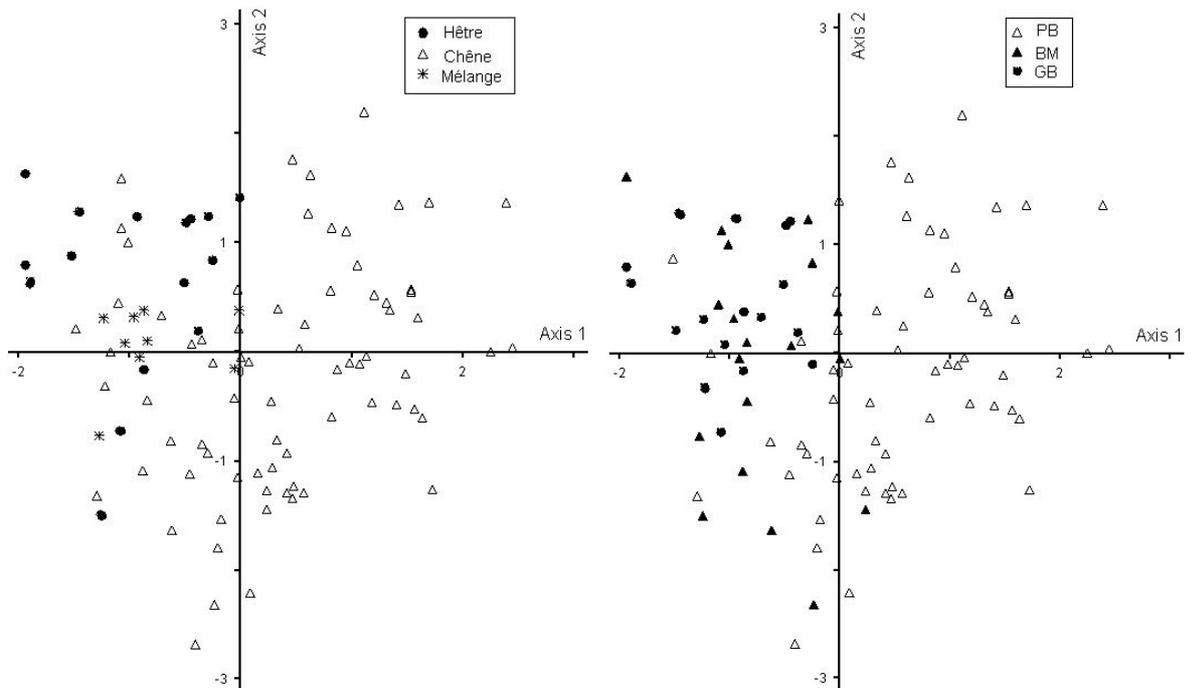


Figure 6.25 : Représentation des placettes selon les deux premiers axes de l'ACC en fonction (a) de la dominance en hêtre, chêne ou de mélange (b) de la dominance de gros bois, moyens bois et petits bois. Les vecteurs habitat ont été omis par souci de clarté mais sont identiques à la Figure 6.24.

Il est intéressant d'évaluer la proportion de variance expliquée par des variables de composition et par des variables de structure et de voir ainsi l'apport de ces deux types de données. A cet effet, une matrice de composition a été créée qui reprend 13 variables de la matrice habitat ainsi qu'une matrice de structure qui reprend 18 variables (Annexe 6.2).

Deux analyses canoniques des correspondances partielles ont ensuite été réalisées pour évaluer la proportion de variance de la matrice espèce expliquée par la composition en éliminant le rôle de la structure et inversement : une première analyse avec la composition comme matrice environnementale et la matrice structure en covariable et une seconde analyse avec la structure en matrice environnementale et la composition en covariable. La variance expliquée par la structure mais qui n'est pas observée dans la matrice composition est de 20 % alors que la variance expliquée par la composition mais qui n'est pas observée dans la matrice structure est de 12,75 % (Tableau 6.15). L'information commune est faible car la valeur de leur interaction est de 4,41 % (Figure 6.26).

Tableau 6.15 : Synthèse de la décomposition des valeurs propres et des proportions de variance expliquée entre la matrice espèce et les deux matrices composition et structure des analyses canoniques des correspondances partielles.

	Valeurs propres	Proportion
Variance totale matrice espèce	1,043	100 %
Variance des espèces qui n'est expliquée ni par la composition ni par la structure	0,655	62,8 %
Variance expliquée par la structure mais qui n'est pas observée dans la matrice composition	0,209	20,04 %
Variance expliquée par la composition mais qui n'est pas observée dans la matrice structure	0,133	12,75 %
Interaction triple	0,046	4,41 %
Variance expliquée	0,388	37,2 %
Variance expliquée par la structure	0,255	24,45 %
Variance expliquée par la composition	0,179	17,16 %

Deux analyses canoniques des correspondances partielles ont été réalisées avec une matrice habitat (31 variables) et une matrice incluant les coordonnées géographiques (5 variables : x , y , x^2y , x^2 , y^2) alternativement en covariable. La variance expliquée de la matrice espèce atteint presque 44,4 %, avec près de 31% de variance expliquée uniquement par la matrice habitat (Tableau 6.16). La variance expliquée par les coordonnées géographiques est faible (moins de 7,3%). L'interaction, c'est-à-dire l'autocorrélation spatiale des variables de l'habitat, est de 6% (Figure 6.27).

Tableau 6.16 : Synthèse de la décomposition des valeurs propres et des proportions de variance expliquée entre la matrice espèce et la matrice habitat et la matrice coordonnées géographiques des analyses canoniques des correspondances partielles.

	Valeurs propres	Proportion
Variance totale matrice espèce	1,043	100 %
Variance des espèces qui n'est expliquée ni par l'habitat ni par les coordonnées géographiques	0,58	55,61 %
Variance expliquée par l'habitat mais qui n'est pas observée dans la matrice des coordonnées géographiques	0,324	31,06 %
Variance expliquée par la matrice des coordonnées géographiques mais qui n'est pas observée dans la matrice habitat	0,076	7,29 %
Interaction triple	0,063	6,04 %
Variance expliquée	0,463	44,39 %
Variance expliquée par la matrice habitat	0,387	37,1 %
Variance expliquée par la matrice des coordonnées géographiques	0,139	13,33 %

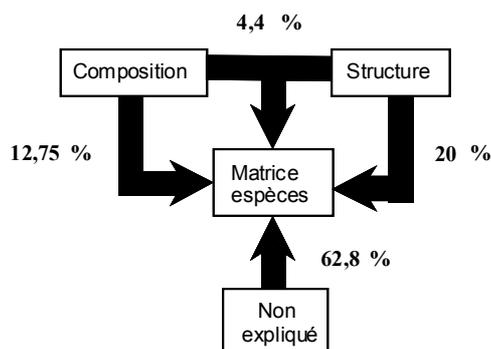


Figure 6.26 : Résultats des analyses canoniques des correspondances partielles basées sur les matrices composition et structure.

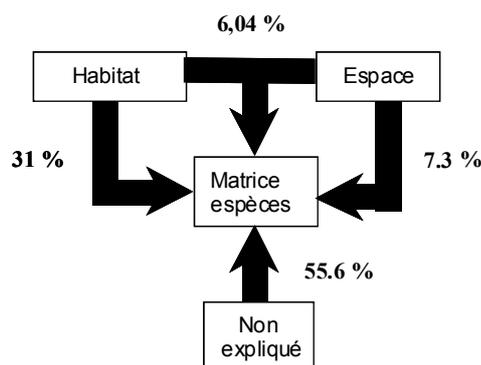


Figure 6.27 : Résultats des analyses canoniques des correspondances partielles basées sur les matrices habitat et espace.

5.2.4. MODELISATIONS AUTÉCOLOGIQUES

Des analyses en régression logistique ont été réalisées pour les 16 espèces dont la fréquence d'occurrence est supérieure à 20 % des placettes. 28 variables prédictives différentes sont incluses dans les modèles des 16 espèces. Les modèles comprennent de 2 à 5 variables prédictives.

Les variables les plus fréquentes sont :

- Le *recouvrement des strates de 2 à 8 m* est une variable significative pour 8 espèces : de manière négative pour 7 espèces (grimpereau des jardins, pic épeiche, pic mar, mésange bleue et nonnette, pouillot siffleur et sittelle) et de manière positive pour la fauvette à tête noire. La variable prédictive négative est chaque fois la plus forte sauf dans le cas de la sittelle.
- Le *pourcentage de surface terrière d'essences héliophiles* est une variable significative pour 4 espèces (pouillot véloce, roitelet triple bandeau, fauvette à tête noire et troglodyte) et uniquement négative pour le troglodyte.
- La *circonférence moyenne des chênes* est une variable significative positive pour le pic mar et la sittelle et négative pour le roitelet triple bandeau et le troglodyte.
- La *circonférence moyenne toutes essences confondues* est significative et positive pour la mésange bleue, la fauvette à tête noire et le troglodyte et négative pour le pouillot fitis.
- La variable *recouvrement du sous-bois* est significative pour 4 espèces (rouge-gorge, mésange nonnette, pouillot fitis, et roitelet huppé). Le coefficient de cette variable est chaque fois positif et élevé.

La variabilité des données 'espèces' expliquée par les modèles logistiques est très faible pour certaines espèces. Ces modèles ne sont pas pertinents. Seuls les modèles qui permettent

d'expliquer plus de 30 % de la variabilité totale observée sont analysés (Tableau 6.17). Il s'agit des modèles pour le pic mar, la mésange bleue, la mésange nonnette, le pouillot fitis et la sittelle. Les autres modèles peuvent être trouvés à l'Annexe 6.4.

Tableau 6.17 : Paramètres des régressions logistiques pour les cinq espèces dont la fréquence d'occurrence est supérieure ou égale à 20 % et pour lesquelles le R^2 ajusté du modèle est >0.3 . Modèles sélectionnés en terme de logit (voir Chapitre 5) avec les variables retenues et leur niveau de signification ainsi que les valeurs des paramètres. Les abréviations des variables de l'habitat sont mentionnées dans le texte.

Espèce	Variable	Coeff.	SE	Chi ²		Chi ²				HL ^(b)			R ² aj.
				Wald	p	AIC	Wald ^(a)	dl	p		dl	p	
Pic mar (20/80)	Intercept	-3,95	1,17	11,36	7E-04	87,12	14,26	4	0,007	5,58	8	0,69	0,32
	RecS45	-3,87	1,47	6,92	0,009								
	CmoyCH	0,01	0,007	5,61	0,01								
	BM	0,01	0,005	6,01	0,01								
	RecRGNH	1,74	1,29	1,8	0,17								
Mésange bleue 26/74	Intercept	2,34	1,36	2,97	0,08	97,33	19,06	5	0,002	13,9	8	0,08	0,4
	RecS45	-3,11	0,95	10,64	0,001								
	HhoupMoy	0,27	0,1	6,94	0,008								
	Hcanop	-0,16	0,05	10,94	9E-04								
	Cmoy	0,04	0,01	5,62	0,01								
	NbFTSSB	-0,27	0,14	3,49	0,061								
Mésange nonnette 36/64	Intercept	-0,29	0,76	0,15	0,69	118,58	17,34	5	0,004	19,15	8	0,01	0,31
	RecS123	-2,38	0,84	7,89	0,005								
	RecS45	-3,11	1,24	6,26	0,01								
	NS	0,83	0,27	9,48	0,002								
	PghaCH	-1,86	0,78	5,68	0,01								
	RecSSBH	2,46	1,09	5,05	0,02								
Pouillot fitis 40/60	Intercept	-5,88	3,45	2,91	0,08	106,1	22,21	5	5E-04	5,57	8	0,69	0,45
	RecSSBH	4,06	1,07	14,38	1E-04								
	IDS	5,56	2,65	4,4	0,03								
	ISV	-0,22	0,08	6,63	0,01								
	Cmoy	-0,03	0,01	5,07	0,02								
	NhaHe	-0,008	0,003	4,31	0,03								
Sittelle 79/21	Intercept	2,73	1,03	6,98	0,008	87,09	18,07	5	0,003	9,71	8	0,28	0,37
	RecS45	-2,4	0,86	7,79	0,005								
	BM	0,01	0,006	2,92	0,08								
	NhaBO	-0,007	0,003	4,73	0,03								
	PghaCH	-3,41	1,06	10,32	0,001								
	CmoyCH	0,01	0,007	5,72	0,01								

^(a) Chi² de Wald effectué sur le jeu de données : cette statistique teste si l'ensemble des paramètres est significativement différent de zéro.

^(b) Résultats du test de « Goodness-of-fit » de Hosmer et Lemeshow

5.3. Discussion

5.3.1. PRÉAMBULE

L'hétérogénéité des systèmes vivants est hiérarchisée de sorte que les processus qui déterminent la diversité biologique s'inscrivent dans des échelles d'espace et de temps spécifiques à chaque niveau des hiérarchies (O'Neill *et al.*, 1986). D'où la nécessité de préciser avec soin l'échelle à laquelle on travaille et de poser des questions pertinentes à ces échelles car les conclusions scientifiques en dépendent étroitement (Wiens, 1989). Les « domaines d'échelle » sont interdépendants de sorte que les problématiques de recherche sont emboîtées les unes dans les autres et doivent pratiquer des allers et retours entre les différents domaines (Blondel, 1995).

Nos résultats sont en accord avec la notion selon laquelle les communautés d'oiseaux répondent de manière complexe à une variété de facteurs structuraux et de composition des peuplements forestiers (Donald *et al.*, 1998). La détection de ces effets dépend de l'échelle de perception, et les comparaisons des différentes études doivent en tenir compte. Les résultats obtenus correspondent à une analyse à l'échelle locale, c'est-à-dire au niveau intra peuplement forestier. MacFaden & Capen (2002) ont montré que les facteurs liés au micro-habitat, à savoir l'habitat local, sont ceux dont les contributions sont les plus significatives pour l'explication de la variabilité des communautés d'oiseaux par rapport à une échelle spatiale de type paysage. De même, Hagan & Meehan (2002) ont trouvé qu'afin d'expliquer la présence et absence d'espèces d'oiseaux forestiers, les modèles de régression qui comportent des variables de l'habitat local ont des taux de prédiction corrects plus importants que des modèles construits avec des variables du paysage. Cela ne veut pas dire que les variables à une échelle plus large ne sont pas intéressantes, mais plutôt qu'il est important de commencer par bien déterminer les facteurs de l'habitat local les plus pertinents dans la sélection de l'habitat pour ensuite passer à un niveau supérieur afin d'affiner les modèles de prédiction. Notre étude s'inscrit dans ce cadre.

Un grand nombre d'études se focalisent sur des indices de diversité aviaire combinant ainsi des informations de richesse et d'abondance afin de déterminer les facteurs de l'habitat les plus pertinents pour la conservation des communautés d'oiseaux (voir e.a. Erdelen, 1984; Welsh & Loughheed, 1987; Gjerde & Saetersdal, 1997; Twedt *et al.*, 1999). Cependant, il est plus approprié de travailler sur des indices tels que la richesse ou l'abondance, qui sont plus facilement utilisables pour le gestionnaire et dont l'interprétation est simple (Poulsen, 2002). Nos résultats montrent que les indices d'abondances et de richesses sont plus fréquemment significatifs que la diversité en espèces.

5.3.2. LIMITES DE L'ÉTUDE

L'influence de l'habitat sur les communautés d'oiseaux est étudiée uniquement en période de reproduction. Les résultats ne peuvent donc pas être généralisés pour les relations établies en période hivernale, c'est-à-dire à une période durant laquelle les espèces migratrices ont délaissé les forêts ardennaises et durant laquelle les espèces sédentaires exploitent des ressources alimentaires différentes.

Une des limites des points d'écoute est de recenser des individus non appariés qui se trouvent dans des habitats de moindre qualité (Hagan *et al.*, 1996). Betts *et al.* (2005) montrent que les points d'écoute ont une précision de prédiction de l'activité reproductrice des oiseaux relativement faible par rapport à des études de succès reproducteur et démographiques et ce, particulièrement en forêt. Cependant, ces auteurs sont aussi d'accord pour dire que la collecte des données démographiques est très onéreuse et qu'elles sont rarement disponibles à une échelle et en quantité suffisantes pour en tirer des mesures de gestion.

Du fait que les stades très âgés de futaies ne sont pas représentés en forêt ardennaise, notre étude porte uniquement sur la distribution et l'abondance des espèces aviaires au sein de futaies jeunes et matures. Il faut également souligner que nos résultats sont issus de sites d'étude composés de forêts continues, comprenant des zones exploitées mais ne se situant pas dans des paysages fragmentés de manière permanente. Donc, l'impact de la fragmentation résultant de l'exploitation tant à l'échelle locale qu'à celle du paysage n'est pas étudiée (Walters, 1998).

Notre étude présente un échantillonnage biaisé. La composition est largement liée à la dimension des arbres. Les peuplements à dominance de hêtre sont ceux qui ont les circonférences moyennes les plus élevées et sont ceux qui comportent le plus grand nombre de gros bois. Toutefois, le biais de notre échantillonnage reflète l'état des chênaies et des hêtraies en région wallonne. Pour toute la région wallonne, la circonférence moyenne des arbres en hêtraie est de 104 cm pour 93 cm en chênaie (Lecomte *et al.*, 2003).

Dans la majorité des cas, les analyses multivariées se basent sur les données de présence/absence des espèces d'oiseaux en raison de la faible amplitude des données d'abondance, due au comptage des individus dans un rayon d'action restreint, soit 50 mètres. Il en résulte que des espèces rares ont autant d'importance que les espèces communes. Vu que l'objectif de ces analyses est de déterminer les facteurs clés de l'habitat pour l'ensemble des espèces de la communauté et non pas d'évaluer l'importance relative de chacune des espèces, les conséquences de cette limite sont relativement faibles. Les autres conséquences sont que les individus mobiles, non appariés et migrateurs sont inclus dans les résultats et que les variations d'activité reproductive au cours d'une saison ne sont pas prises en compte (Betts *et al.*, 2005).

5.3.3. FACTEURS DE L'HABITAT QUI INFLUENCENT LA COMPOSITION ET LA RICHESSE DES COMMUNAUTÉS D'OISEAUX A L'ECHELLE INTRA PEUPLEMENT

Plusieurs études ont montré que les facteurs naturels, comme la diversité floristique et la structure de l'habitat, aussi bien que les facteurs anthropogéniques affectent la composition et la richesse des communautés d'oiseaux. La grande majorité de ces études couvre des domaines de la forêt boréale, américaine ou européenne, et les forêts américaines en général (e.a. Kirk *et al.*, 1996; Hobson *et al.*, 2000; Thompson *et al.*, 2000). Jusqu'il y a peu, les études réalisées en forêts européennes tempérées feuillues étaient peu nombreuses. Récemment, des études comparables ont été réalisées en Italie (Laiolo, 2002; Laiolo *et al.*, 2004), en France (Bersier & Meyer, 1994; Bersier & Meyer, 1995) et en Belgique (du Bus de Warnaffe, 2002).

Les résultats de l'analyse canonique des correspondances montrent que les variables de l'habitat les mieux corrélées avec la variance des communautés d'oiseaux sont relatives à la proportion de gros bois et à la composition de la futaie (hêtre, chêne, bouleau) en terme de proportion de surface terrière et de nombre de tiges à l'hectare. La structure locale intra-peuplement explique plus de variations des données de communautés d'oiseaux que la composition, contrairement aux résultats de Rotenberry (1985) pour qui la structure de la végétation est plus importante pour les oiseaux à une échelle plus large alors que la composition taxonomique est plus importante à une échelle plus fine. Les résultats ne sont toutefois pas surprenants car notre étude est réalisée dans une gamme restreinte de composition, à savoir les chênaies et hêtraies ardennaises, et que les variables de structure comprennent les variables de dimensions des bois qui sont à la base de la plus grande variabilité des peuplements forestiers. La structure verticale est le deuxième facteur explicatif de la variabilité des peuplements forestiers selon l'analyse en composantes principales, mais les indices de richesse et de composition des communautés d'oiseaux n'y sont pas corrélés de manière significative, excepté pour la diversité en cavernicoles. Laiolo (2002) trouve dans les chênaies-hêtraies d'Italie du Nord la même relation avec en plus une corrélation significative pour les grimpeurs.

Malgré la proximité de certaines placettes, l'autocorrélation spatiale est relativement faible (6 %). Le pourcentage de variance des communautés d'oiseaux non expliqué par l'habitat, soit 62,8 %, peut paraître élevé mais il reste néanmoins comparable à d'autres études (Bersier & Meyer, 1995; Kirk & Hobson, 2001; du Bus de Warnaffe & Dufrêne, 2004; Titeux *et al.*, 2004). Cela s'explique en partie par le fait que seuls les facteurs à une échelle intra peuplement sont pris en considération. La variation commune expliquée par la matrice de variables de structure et celle de variables de composition est faible (4,4 %), ce qui, dans le cadre de notre étude, va à l'encontre de l'hypothèse qu'à un faciès de composition correspond une structure verticale (Wiens, 1989; Bersier & Meyer, 1995).

D'après la littérature et nos résultats, quatre catégories de facteurs de l'habitat peuvent être définis comme influençant les communautés d'oiseaux :

- la composition de la futaie ;
- la structure verticale et le nombre de strates ;
- la circonférence moyenne et le gros bois ;
- le bois mort et dépérissant.

5.3.3.1. La composition de la futaie

MacArthur & MacArthur (1961) ont suggéré que la structure verticale est importante dans l'explication des variations de communautés forestières d'oiseaux, contrairement à la composition en essence. Cependant, depuis lors, de nombreuses études ont démontré que la diversité en plantes pouvait être un facteur déterminant de l'utilisation de l'habitat par les oiseaux (Holmes & Robinson, 1981; Robinson & Holmes, 1984).

Un facteur affectant la communauté d'oiseaux est la diversité florale de la futaie ou de la strate équivalente, soit de 8 à 32 m, ce qui concorde avec les résultats de Bersier & Meyer (1994), Laiolo (2002) et Laiolo *et al.* (2004). La richesse en cavernicoles et en grimpeurs ainsi que la proportion de migrants augmentent de manière significative quand le nombre d'espèces au sein de la futaie, ou de la strate équivalente, est supérieur à deux.

Les indices de composition et de diversité des communautés d'oiseaux ne varient pas significativement en fonction de la proportion de chêne ou de bouleau dans le peuplement. Par contre, la composition des communautés d'oiseaux est significativement différente suivant que l'on se trouve en chêne ou en bouleau comme le montrent les résultats de l'ACC. Le recouvrement en bouleau explique l'abondance et la richesse en herbivores arboricoles. Sur nos sites d'étude, les peuplements de bouleau sont des peuplements clairs se situant à proximité de milieux ouverts buissonnants. C'est dans les jeunes stades de bouleau que l'on retrouve des espèces comme le pipit des arbres, la grive draine, le pouillot fitis et le coucou, espèces qui généralement ont des affinités avec les milieux buissonnants ou avec les jeunes futaies clairiérées. Cependant, la grive draine est plutôt un oiseau de futaies matures, sauf en période inter-nuptiale et pour des individus non appariés que l'on peut retrouver dans des milieux plus ouverts (Muller, 1997). La grive draine occupe de grands territoires. Notre étude n'est donc pas adaptée à ces espèces et par conséquent, il n'est pas pertinent d'en tenir compte.

La mésange nonnette, la fauvette des jardins et le pic noir sont associés au hêtre.

Le pourcentage de surface terrière en essences héliophiles intervient de manière positive et significative dans l'explication de la présence/absence de trois espèces (pouillot véloce, roitelet triple bandeau et fauvette à tête noire) qui sont des carnivores arboricoles et des migrants, deux groupes d'espèces pour lesquels la richesse en oiseaux augmente avec le pourcentage d'essences héliophiles dans le peuplement.

Les espèces ont des comportements de recherche de nourriture et une morphologie qui sont fonction des essences auxquelles elles sont inféodées (Karr, 1990). Cependant, comme la diversité en essences influence la structure verticale des peuplements forestiers, il est dès lors difficile de séparer les deux effets (Laiolo, 2002).

5.3.3.2. La structure verticale et le nombre de strates

Des études ont montré que plus l'indice de diversité de la stratification (indice FHD) est élevé plus la diversité des communautés d'oiseaux en forêt est grande (MacArthur & MacArthur, 1961; Blondel *et al.*, 1973; Moss, 1978). Or, nos résultats ne vont pas dans ce sens puisque nous ne trouvons pas de relation significative entre l'indice de diversité de la stratification forestière et l'abondance ou la richesse en espèces aviaires. Cette différence de résultats peut être due au fait que les auteurs des différentes études en question comparent des peuplements forestiers entre tous les stades de la succession (y compris des stades où la végétation est basse) alors que nous nous sommes concentrés sur le stade de la futaie mature. Erdelen (1984) fait la même constatation. De plus, dans notre étude, les peuplements étudiés sont traités tant en système régulier, irrégulier que jardiné. La variabilité des structures verticales y est beaucoup plus importante que pour les autres études.

Nos résultats montrent, par contre, que l'abondance et la richesse en oiseaux augmentent avec la couverture totale de la végétation pour ensuite diminuer quand le couvert des différentes strates est trop important. Les mêmes résultats sont obtenus par Willson (1974). A l'échelle d'un peuplement, la richesse spécifique de l'avifaune augmente avec le degré de stratification exprimé en nombre de strates (Moss, 1978 ; French *et al.*, 1986; Bersier & Meyer, 1994 ; Rodewald & Abrams, 2002). Cette richesse s'explique par la présence de plusieurs niches écologiques au sein d'un même peuplement. Les peuplements à hétérogénéité verticale abritent des espèces d'oiseaux d'écologies différentes. Les peuplements à forte stratification verticale sont donc plus riches en espèces aviaires et a fortiori les peuplements composés de plusieurs essences. Les populations d'oiseaux des peuplements bien stratifiés ne contiennent pas un grand nombre d'individus appartenant à quelques espèces, mais plutôt des individus appartenant à de nombreuses espèces différentes (Gosselin & Laroussinie, 2004), comme c'est le cas en forêt naturelle (Tomialojc & Wesolowski, 2004). Cependant une stratification maximale du peuplement n'a pas un effet positif sur toutes les espèces. Certaines espèces, dont des cavernicoles, préfèrent des forêts avec des gros bois et sans sous-étage.

Les carnivores arboricoles sont influencés négativement par le recouvrement des strates de 2 à 8 m de hauteur et positivement par le recouvrement du sous-bois. De même, la strate de 2 à 8 m de haut a un effet négatif sur la richesse en cavernicoles (primaires et secondaires) et sur la guildes des grimpeurs. Ce même résultat est obtenu en Italie par Laiolo (2002). C'est également le recouvrement des strates de 2 à 8 m qui explique la présence/absence de 4 espèces cavernicoles et ce, de manière négative. Cet effet négatif est sans doute induit par la présence de taillis qui diminuerait la disponibilité en ressources alimentaires potentielles sur les troncs d'arbres. La disponibilité en ressources alimentaires serait dès lors moindre pour les carnivores arboricoles et les cavernicoles.

De manière générale dans nos résultats, un indice de stratification vertical ou un nombre de strates élevé influencent négativement la diversité en cavernicoles alors que la présence d'une strate de végétation au-dessous de la canopée a un effet positif sur la richesse en migrants.

L'augmentation de la structure verticale a un effet positif sur la répartition et la disponibilité des proies potentielles des oiseaux insectivores (Dennis, 1997). La présence de sous-bois est synonyme de plus grande abondance d'arthropodes et donc de proies potentielles pour les oiseaux

insectivores. Les adultes de la plupart des papillons (de jour comme de nuit) recherchent des sources de nectar fournies par les plantes herbacées et celles du sous-bois (Warren & Key, 1989). Les populations de coléoptères phytophages et les hétéroptères déclinent avec l'augmentation de l'ombrage dans les plantations car la plupart de ces espèces se nourrissent sur le sous-bois et la végétation basse. Ainsi des recouvrements de la canopée et du taillis trop importants sont néfastes pour les coléoptères phytophages (Fuller & Warren, 1989). C'est par exemple le cas de taillis trop denses de noisetiers en Angleterre (Fuller *et al.*, 1989). L'effet du taillis serait de diminuer la quantité de lumière arrivant au niveau du tronc et donc induirait une diminution de la quantité d'arthropodes. Cependant, une forte structuration verticale du peuplement forestier permet d'échapper à la sécheresse et contribue ainsi à la présence de populations viables d'arthropodes phytophages tout en fournissant un abri en hiver pour les autres groupes arboricoles (Dennis, 1997).

5.3.3.3. La circonférence moyenne et le gros bois

Le premier axe de l'analyse canonique des correspondances illustre un gradient de dimensions des bois (gros bois et petits bois) et de la composition hêtre-chêne, mais l'on retrouve également des variables telles que le recouvrement du sous-bois et des strates inférieures à 2m de hauteur liées à cet axe. Ces variables sont largement influencées par la dimension des bois et la composition dominante de la futaie.

Les espèces qui s'avèrent être les plus liées aux gros bois et aux hêtres sont la mésange nonnette, le pic noir, la fauvette des jardins, le grimpeur des bois, le pic mar et la sittelle torchepot. Les quatre premières espèces sont bien liées au hêtre et aux gros bois alors que la sittelle est plus liée au gros bois et que le pic mar recherche les gros bois en chênaie. Mais du fait du biais d'échantillonnage, ces deux espèces se retrouvent dans une position intermédiaire entre le chêne et le hêtre. Les espèces corticales que sont les grimpeurs des bois et des jardins nichent majoritairement sous des lambeaux d'écorce dont la base se décolle de l'arbre mais qui demeurent attachés par le haut. Seuls des gros bois présentent de telles caractéristiques.

Dans de nombreuses forêts d'Europe, le nombre d'espèces et surtout les densités en oiseaux augmentent avec la circonférence moyenne des forêts (Moss, 1978 ; Helle & Monkkonen, 1990; Laiolo, 2002). La dimension moyenne des arbres est positivement corrélée au volume des arbres et donc à la productivité des stations qui peut avoir un effet très important sur les communautés d'oiseaux (Jokimaki & Huhta, 1996). Le nombre de gros bois et la circonférence moyenne totale en chêne ou en hêtre ont des effets faibles mais constants et significatifs dans plusieurs analyses de régressions multiples de nos résultats. La richesse totale, la diversité totale et l'abondance et la richesse en cavernicoles (et plus particulièrement les cavernicoles primaires, les grimpeurs et les carnivores arboricoles) sont toutes positivement reliées à la circonférence moyenne des arbres.

L'abondance en cavernicoles augmente significativement avec le nombre de gros bois. Ces espèces sont souvent confinées aux stades âgés des peuplements forestiers de par la grande disponibilité en cavités et crevasses (Smith *et al.*, 1985). Les gros arbres ont également une surface d'écorce importante et d'une plus grande complexité structurale (Nilsson, 1979; Schieck *et al.*, 1995). Les carnivores arboricoles sont plus abondants dans les stades âgés où les invertébrés du bois mort ou pourrissant ainsi que des branches sont plus abondants que dans des peuplements jeunes (Laiolo, 2002).

5.3.3.4. Bois mort et déperissant

Les gros arbres morts sur pied et les arbres à cavités (vivants ou morts) sont utilisés comme perchoirs, comme sites de nidification pour les cavernicoles primaires et secondaires et comme dortoirs pour les chauves-souris et d'autres mammifères comme les écureuils, les mustélidés (Thompson *et al.*, 2003) et les gliridés (loir, lérot, muscardin). Les espèces aviaires inféodées au bois mort et aux arbres sénescents constituent à elles seules plus de la moitié des espèces forestières menacées (Berg *et al.*, 1995; Halkka & Lappalainen, 2000). Les arbres morts ont un rôle majeur comme ressource alimentaire pour les oiseaux insectivores. Ce sont en général des oiseaux cavernicoles, et plus particulièrement des pics qui s'alimentent sur les arbres morts sur pied (Darveau & Desrochers, 2001). Les densités d'oiseaux se nourrissant sur le tronc ou sur les branches sont plus élevées dans les stades âgés, là où les densités en invertébrés du bois mort ou vieillissant sont plus importantes. Par exemple, les adultes de coléoptères saproxyliques recherchent les sources de nectar à proximité du bois mort où les larves se sont développées et nourries pendant des années (Dennis, 1997). Le bois mort de taille intermédiaire, soit de 50 à 70 cm de circonférence, abrite plus d'espèces et plus d'individus de coléoptères que des bois de plus petites ou plus grandes tailles (Kappes & Topp, 2004). Ces espèces sont majoritairement des espèces de *Scolytidae* dans le bois mort de hêtre, contrairement au bois de chêne où ces espèces sont minoritaires (Kappes & Topp, 2004).

Dans nos résultats, le bois mort n'est pas le facteur qui influence le plus la richesse en espèces. Il intervient essentiellement par rapport à l'abondance et à la proportion d'espèces cavernicoles au sein de la communauté d'oiseaux. Le nombre d'individus cavernicoles sera d'autant plus élevé que le volume de bois mort sur pied et la circonférence moyenne des hêtres seront élevés.

Cependant, deux limites méthodologiques sont à noter quant à l'étude de l'influence du bois mort sur les communautés d'oiseaux. Le bois mort quantifié dans notre étude prenait en compte uniquement le nombre de bois intégralement morts sur pied et le volume de bois mort au sol. Les parties de houppiers desséchés ou morts ne sont pas considérées dans l'estimation du bois mort. Les peuplements où le nombre de bois morts sur pied est faible correspondent à ceux où la circonférence moyenne compte parmi les plus élevées (soit en hêtraie, soit dans les structures à base de gros bois voire de bois moyens). C'est dû au fait que les peuplements à dominance de petits bois peuvent contenir pas mal de petits bois secs. Le dispositif d'échantillonnage permet donc difficilement d'évaluer l'impact du bois mort indépendamment du nombre de gros bois disponibles et de la composition.

6. Conclusion

D'une manière générale, la composition et la structure locale ont une influence importante sur les communautés d'oiseaux et plus particulièrement sur les espèces migratrices et sur les espèces cavernicoles. L'analyse des communautés d'oiseaux sous un angle structural par le biais de la distinction des espèces selon les guildes trophiques est pertinente : elle permet de mettre en évidence l'influence de la composition et des structures locales sur les carnivores arboricoles et les grimpeurs.

Les espèces indicatrices pertinentes de la structure locale des peuplements sont le grimpeur des bois, la sittelle, le pic mar et le pouillot fitis. La mésange nonnette, la fauvette à tête noire, le pic épeichette sont les principales espèces indicatrices de composition dans un contexte de peuplements de hêtre et de chêne. Le pouillot siffleur est à la fois indicateur de composition et de structure dans ce contexte.

La valeur de conservation des chênaies et des peuplements mélangés en forêt est importante que ce soit selon la classification des espèces à l'échelle européenne et en région wallonne. L'apport du chêne dans les peuplements de hêtre est important en terme de composition des communautés d'oiseaux de ces peuplements. Toutefois, il serait nécessaire de pouvoir distinguer la richesse et composition des communautés d'oiseaux en hêtraie pour des structures à dominance de petits bois.

L'habitat local des communautés d'oiseaux peut être décrit par un certain nombre de facteurs. La dimension des arbres, la structure verticale et le bois mort sur pied en sont les principaux. L'abondance en oiseaux tend à augmenter avec la dimension des arbres. La plupart des espèces cavernicoles préfèrent les peuplements avec des arbres matures, alors que les espèces migratrices sont restreintes aux peuplements avec des arbres plus jeunes. La structure verticale influence de manière importante les communautés d'oiseaux. Les oiseaux forestiers se distinguent par la structure et la composition des peuplements forestiers qu'ils occupent pour la recherche de nourriture et pour la nidification. Il est généralement accepté que l'augmentation de la complexité structurale des peuplements fournit une plus grande diversité de sites d'alimentation, permettant la présence de plus d'espèces dans les communautés. Toutefois, nos résultats montrent que les espèces cavernicoles sont largement affectées par une structure verticale trop importante, contrairement aux migrateurs qui occupent les peuplements à structure verticale les plus importantes, soit les structures jardinées et les chênaies ou les peuplements mélangés. L'abondance en oiseaux cavernicoles est d'autant plus élevée que la circonférence moyenne des hêtres et le volume de bois mort sur pied sont élevés. Par contre le taillis, au même titre qu'un encombrement spatial trop important, sera néfaste aux espèces cavernicoles.

Les indices de structure verticale simples, comme le nombre de strates, la présence de sous-bois ou de taillis, le recouvrement de strate de 0 à 2 m et de 2 à 8 m, sont de meilleurs facteurs de prédiction de la richesse et de la composition des communautés d'oiseaux que des indices plus sophistiqués, comme l'indice de diversité de la stratification ou l'indice de stratification verticale, par ailleurs plus difficiles à interpréter et plus difficiles à standardiser lors de la comparaison d'études.

**Chapitre
7****Sélection et modélisation de l'habitat
local du pouillot siffleur****1. Introduction****1.1. Ecologie et habitat du pouillot siffleur**

Le pouillot siffleur, l'un des plus grands pouillots européens, est aussi le plus coloré, avec un plumage arborant du jaune et du vert vif. C'est d'ailleurs le seul de nos pouillots qui présente sur la face inférieure du corps un contraste entre la poitrine et la gorge jaune soufre et le ventre blanc. Vu du dessus, son plumage est vert jaunâtre avec un miroir bien jaune sur l'aile pliée. Il arbore aussi un très long sourcil jaune soufre pâle. Les deux sexes présentent le même plumage.

Ce passereau est facilement détectable au chant, au printemps, alors qu'il revient d'Afrique. Il devient ensuite fort discret.

Son aire de nidification est européenne, avec des apparitions sporadiques dans les steppes boisées de la Sibérie Sud-Ouest (Voous, 1960). Une extension lente mais constante se déroule, tant vers le nord (Hogstad & Moksnes, 1986 ; Nilsson, 1986) que vers l'est (Fouarge, 1968). En Norvège, où l'espèce ne nichait apparemment pas antérieurement, elle occupe actuellement tout le sud du pays et maintient des stations avancées plus à l'ouest et au nord depuis au moins 1949 (Hogstad & Moksnes, 1986). En Suède, elle a été trouvée nichant jusqu'à 67°N alors qu'au siècle passé, elle ne dépassait pratiquement pas 60°N. Le pouillot siffleur, dans toute son aire de nidification, est parmi les plus forestiers de nos passereaux. Il est strictement dépendant de la forêt.

L'aire d'hivernage du pouillot siffleur comprend la Côte d'Ivoire, le Togo, le sud du Nigéria et du Cameroun, le nord du Congo, le nord de l'Ouganda et le nord-est du Kenya. Cet oiseau est rarement observé au sud de l'équateur.

Selon Jouard (1935), en France, l'espèce ne niche pas au dessus de 1400 m. Pour la Suisse, Glutz von Blotzheim & Bauer (1980) le signalent comme nicheur régulier jusqu'à 1200 à 1300 m. En montagne, le pouillot siffleur ne dépasse pas l'étage des forêts.

En Europe, il occupe à peu près toute la zone du hêtre, sauf dans le sud-est (Grèce et Turquie) (Fouarge, 1968 ; Nilsson, 1986). Il en déborde principalement à l'est et au nord-est (Pologne, Russie et Sibérie) mais aussi largement en Norvège, en Suède et en Finlande (Cramp, 1985; Hogstad & Moksnes, 1986). Outre les hêtraies, il exploite également les aulnaies, les boulaies et les chênaies, voire les forêts de pins en Russie (Fouarge, 1968). En Grande-Bretagne, bien que l'aire de distribution du hêtre soit limitée au sud-est du pays, le pouillot siffleur est abondant, surtout à l'ouest où le hêtre est pratiquement absent (Bibby, 1989). Il y occupe des chênaies à canopée fermée avec peu de sous-bois et où le pâturage est encore présent.

D'après Fouarge (1968), en Belgique, l'espèce doit être considérée comme rare et avec une densité faible au nord du sillon Sambre et Meuse, à l'exception peut-être de la forêt de Soignes. Il est un peu mieux représenté dans la partie du Hainaut située au nord de la Sambre et dans le Brabant septentrional. Le pouillot siffleur se rencontre bien plus communément au sud du sillon Sambre et Meuse et au gré des forêts qui lui conviennent le mieux. La plus grande partie des effectifs est massée dans les forêts ardennaises à prédominance de hêtre. Le plateau de Herve, peu boisé, et la haute Ardenne, à prédominance de résineux, sont peu occupés par l'espèce.

En Belgique, l'estimation de la population du pouillot siffleur dans les années '70 était d'environ 31.000 couples (Devilleers *et al.*, 1988). Localement, dans les forêts feuillues propices à l'espèce (hêtraies, chênaies-charmaies comportant éventuellement un peu de hêtres), des densités de 5 mâles / 10 ha sont observées en Famenne et en Calestienne (Paquay & Jacob, 1992). En France, dans les formations forestières propices à ce pouillot, sa densité maximale atteint 4 ou 5 mâles / 10 ha, rarement plus (Yeatmann-Berthelot & Jarry, 1995), mais elle reste toutefois inférieure à la moyenne de 6 à 8 mâles / 10 ha dénombrés en forêt primaire en Pologne (Tomialojc & Wesolowski, 1990). Sa fréquence est plus faible dans les résineux à sous-bois feuillus et rare dans les boisements purs de résineux.

Dans le cadre du système de surveillance de l'état de l'environnement wallon par bio-indicateurs, une diminution du pouillot siffleur est constatée en général pour toute la Wallonie (Vansteenwegen & Jacob, 2000). C'est dans la région limoneuse que l'espèce souffre le plus, avec une chute de 80 % en 9 ans (Figure 7.1). La tendance moyenne est une diminution de 8 % par an sur tout le territoire. En France, de 1989 à 2003, les populations de pouillots siffleurs ont montré des déclinés importants (-74 %) (Jiguet & Julliard, 2004). Jiguet & Julliard (2004) ont montré que le déclin était le plus prononcé pour le pouillot siffleur, espèce spécialiste vis-à-vis de l'habitat, contrairement au pouillot véloce et au pouillot fitis qui sont des généralistes des milieux buissonnants ou forestiers.

La nourriture de base du pouillot siffleur se compose de petits insectes ailés, de petites chenilles, coléoptères, araignées, mouches (Cramp, 1985). Les adultes prennent des lépidoptères, diptères, coléoptères et hémiptères (Witherby, 1938). Selon Lippek (1996), le régime alimentaire de l'espèce est composé à 63 % de diptères (pour majeure partie des tipules) et d'insectes du genre *Panorpa* et à 34 % de chenilles de lépidoptères (e.a. *Tortrix viridana*).

La nidification du pouillot siffleur est observée en Belgique dans des futaies avec des branches basses, principalement des hêtraies, dans des futaies sur taillis clair et dans de hauts taillis espacés (Fouarge, 1968). En Grande-Bretagne, ce sont de jeunes futaies (6-8 m de haut) en régénération naturelle (troncs distants de 3-5 m) (Hogstad & Moksnes, 1986 ; Bibby, 1989) qui hébergent cette espèce, ainsi que des chênaies avec couvert de la canopée important et sous-bois peu développé (pâturage) (Bibby, 1989).

En Belgique, l'occupation de la haute futaie totalement dépourvue de basse végétation semble aussi exceptionnelle que le choix par l'espèce des peuplements de conifères à l'état pur. Les bois de conifères d'au moins 30 à 40 ans suffisamment éclaircis pour permettre le vol nuptial de l'oiseau et la repousse d'une souille feuillue, si légère soit-elle, peuvent être habités, au moins par endroits et sporadiquement. La densité globale y est toujours faible. Il semblerait que les arbres de futaie deviennent inutiles pour l'oiseau dès qu'un dôme fermé est présent et recouvre des espaces libres (Fouarge, 1968).



Planche photo 1 : Différentes postures du pouillot siffleur (© M. Paquay, C. Kerihuel, Ph. Jacquet) et différents types d'habitat (© L. Delahaye)

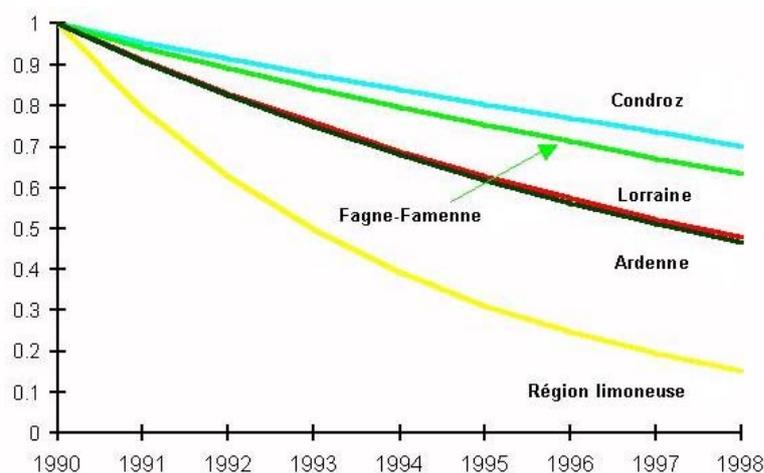


Figure 7.1 : Résultats de la surveillance de l'avifaune par points d'écoute, pouillot siffleur.

Source : [http://mrw.wallonie.be/dgme/sibw/organisations\OFFH/progISB/oiseaux/survois/physib.htm]

D'après la littérature, on pourrait résumer plus facilement les biotopes qui semblent rebuter totalement le pouillot siffleur, plutôt que ceux qu'il affectionne :

- jeunes taillis très serrés où le vol nuptial est impossible ;
- plantations de conifères ;
- futaies trop claires, avec troncs très espacés, les couronnes des arbres ne se rejoignant pas, avec taillis insuffisant ou absent.

Bibby (1989) observe qu'en Grande-Bretagne, la densité du pouillot siffleur est plus élevée dans des forêts sur sols acides (chênaies et boulaies), et donc moins productives, là où le sous-bois est le moins développé et où le pâturage est une pratique plus fréquente.

Quand il chante, le mâle quitte régulièrement son perchoir, généralement une branche sous la canopée, vole à 2-4 mètres de haut assez lentement et va se poser sur un autre perchoir à quelques mètres de là. On le voit fort bien à cette occasion alors que les autres pouillots se tiennent généralement plus cachés. Il peut également se déplacer haut dans le feuillage. Alors que le pouillot siffleur se nourrit dans les frondaisons les plus hautes, il niche toujours à terre (Fouarge, 1968). Il apprécie les biotopes à relief accidenté. Le nid est généralement bien caché dans la houlque, les ronces, les fougères ou les feuilles mortes : la végétation herbacée est importante pour dissimuler le nid. Le nid se trouve toujours à proximité d'une branche basse ou d'un buisson servant de dernier relais lors de l'approche du nid, sur un secteur en pente ou comportant dans le détail un très grand nombre de petits accidents de reliefs (Moreau, 2001). Cela peut être dû au fait que les nids ainsi placés sont mieux dissimulés, d'une part, et plus accessibles, d'autre part, le trou d'envol étant pour l'oiseau qui s'approche, plus facilement repérable sur sol incliné que sur sol plat. Près de la moitié des cas de nids trouvés par Fouarge (1968) se trouvent dans des endroits où la végétation herbacée présente une couverture complète du sol.

Le pouillot siffleur fréquente de préférence des endroits où existent des branches basses (même peu nombreuses) pouvant servir de perchoirs pour le chant ou de relais pour l'approche du nid. Favorables aussi sont les zones où pousse un sous-bois ou un taillis pas trop dense, moyen à haut (2 à 4 m). Le manque de branches basses explique probablement l'absence de l'oiseau dans certaines hêtraies a priori favorables à son installation.

Les essences du sous-bois dépendent souvent du type de forêt ou du type de futaie. Leur nature semble ne pas présenter trop d'importance pourvu que leur croissance soit plus verticale que latérale de façon à ménager des espaces libres pour le vol. C'est ainsi que les taillis ou les sous-bois de hêtres, bouleaux, chênes et charmes sont beaucoup plus propices que les taillis de noisetier, aubépine et prunellier.

Le pouillot siffleur est une espèce qui se rencontre dans les massifs forestiers continus et d'une certaine superficie (van Dorp & Opdam, 1987). La fragmentation des habitats forestiers affecte sa distribution (Berg, 1997) et augmente les facteurs d'extinction : démographie, effet génétique, taux de dispersion (Dale, 2001). Plus les taux de dispersion sont élevés moins les femelles ont de chance de trouver les mâles (Dale, 2001).

1.2. Cadre et objectifs

Quelle est l'importance du hêtre dans la nidification du pouillot siffleur ? Certains ont cru qu'il a un rôle alimentaire et que les oiseaux apprécient l'abondance de petits diptères attirés par les excréments sucrés des pucerons installés sur les feuilles des hêtres et par les fourmis (Fouarge, 1968). En admettant que cet élément ne soit pas négligeable, il ne peut être essentiel. En Grande-Bretagne, c'est dans les chênaies du Pays de Galles (où le hêtre est pratiquement absent) que les plus fortes densités de pouillots siffleurs sont observées (Bibby, 1989) alors que l'espèce délaisse les quelques parcelles de hêtres pour s'installer dans les vieilles pinèdes.

Selon Géroutet (1957), Fouarge (1968) et Balent & Courtiade, (1986), le pouillot siffleur préfère à toute autre « la belle futaie de hêtres ». Néanmoins, en Région wallonne, les observations de l'espèce semblent de moins en moins fréquentes dans les hêtraies et sont par contre plus régulières dans les chênaies, voire dans les boulaies. Comment se fait-il qu'une espèce que l'on considérait autrefois comme inféodée aux hêtraies, déserte souvent ce type d'habitat de nos jours ? Quelles sont les caractéristiques d'un peuplement forestier qui déterminent s'il sera occupé ou non par l'espèce ?

La question serait dès lors de savoir si ce n'est pas une structure ou une stratification verticale particulière que le pouillot siffleur recherche.

Les facteurs de l'habitat qui influencent la distribution régionale de ce pouillot, notamment en Ardenne, ne sont pas encore bien déterminés. C'est pourquoi ce chapitre s'attache à identifier précisément les facteurs qui caractérisent l'habitat de l'espèce et à définir, pour ces facteurs, des seuils en dessous desquels sa présence diminue de façon significative tant dans les hêtraies que les chênaies ardennaises. L'étude de la sélection de l'habitat constitue le premier objectif du présent chapitre.

Le second objectif est de déterminer l'influence de la cohésion sociale sur l'occupation des habitats par le pouillot siffleur. De fait, selon Herremans (1993), les territoires du pouillot siffleur sont groupés en agrégats ou en chaînes. Les observations de cette espèce ne seraient dès lors pas indépendantes les unes des autres et ne dépendraient pas uniquement des conditions d'habitat mais également du comportement de l'espèce. Le troisième objectif est de voir s'il est possible de modéliser l'habitat local du pouillot siffleur permettant de prédire l'occupation d'un habitat par cette espèce.

Les questions posées dans le cadre de cette étude de l'habitat local du pouillot siffleur et sa modélisation sont les suivantes :

1. Quelle est l'influence de la composition et de la structure des peuplements forestiers ?
2. Dans quels types de peuplements se trouve l'espèce en Ardenne ?
3. Quelles sont les caractéristiques de l'habitat qui influencent la répartition du pouillot siffleur ?
4. Quelle est l'importance de la cohésion sociale de l'espèce sur le choix des sites de nidification ?
5. Existe-t-il une sélection différente des habitats par le pouillot siffleur selon les peuplements forestiers ?

2. Matériel et Méthodes

2.1. Sites d'étude

Les sites d'étude concernés sont ceux de la Croix-Scaille, de Gembes, de Halma et de Haut-Fays (voir Chapitre 3). Le pouillot siffleur est présent en nombre dans chacun de ces sites. Les quatre sites nous permettent donc d'étudier des situations variées quant à la composition et à la structure des peuplements forestiers.

2.2. Recensement du pouillot siffleur

Au printemps, le retour de migration du pouillot siffleur ne passe pas inaperçu car le mâle ne cesse d'émettre son chant. Cela permet de le détecter, car son plumage aux teintes verdâtres le dissimule dès qu'il se tient immobile dans les frondaisons. Grâce à son chant très caractéristique et qui porte loin, le pouillot siffleur peut donc être facilement localisé et dénombré en quelques passages sur le terrain (Bibby, 1989).

La localisation d'un mâle chanteur permet de déterminer avec précision son territoire. Le territoire d'un pouillot siffleur occupe 1 à 3 ha si la densité en individus de l'espèce est faible, mais se réduit à 0,1 à 0,2 ha au cours de la nidification (Cuisin *in* Géroudet, 1957).

Le pouillot siffleur a été recensé sur l'intégralité des sites d'étude, soit 1975 ha, durant le mois de juin en 2001 et 2002 entre 6h30 et 10h30 du matin. Deux passages sont effectués au cours de la même année de reproduction. L'espèce est réputée cantonnée à un endroit si un mâle chanteur au moins a été entendu ou observé lors des deux passages de l'observateur au cours de la même saison de reproduction. Les observateurs parcouraient l'ensemble des sites d'étude selon des transects systématiques espacés de 200 mètres. Les recensements ont été réalisés par Laurence Delahaye et Xavier Vandevyvre.

2.3. Inventaire des peuplements forestiers

L'étude de l'habitat a été réalisée sur les 255 placettes de l'inventaire habitat dont 108 comprennent au moins un canton de pouillot siffleur. Celles-ci se répartissent en 39 placettes occupées sur le site de Gembes (n=77), 39 sur le site de la Croix-Scaille (n=75), 20 sur le site de Halma (n=83) et 10 placettes occupées sur le site de Haut-Fays (n=20).

Les variables de l'habitat considérées sont celles décrites au Chapitre 4 (§3), c'est-à-dire tant les variables mesurées que les variables synthétiques qui caractérisent les placettes au niveau de la composition et de la structure forestière.

2.4. Analyse des données

2.4.1. PRESENTATION GENERALE

L'étude de l'habitat local du pouillot siffleur repose sur l'analyse de deux matrices de l'habitat en fonction de trois variables de l'espèce. Les trois variables qui concernent le pouillot siffleur sont : les observations brutes pour l'étude de la cohésion sociale, la variable de présence/absence pour les 255 placettes de description de l'habitat et une variable de présence pour 108 placettes (Figure 7.2). Les deux matrices de l'habitat sont celle des variables mesurées continues et celle des variables synthétiques catégorisées de composition et de structure forestières.

Les matrices de l'habitat et la variable de présence/absence du pouillot siffleur sur les 255 placettes permettent d'étudier la sélection de l'habitat (§3.2) et la construction de modèles

logistiques (§3.4). Suite à l'analyse de la cohésion sociale (§3.3), les modèles logistiques sont affinés en intégrant un terme d'autocorrélation spatiale des données de pouillot siffleur (§3.4). Les modèles obtenus sur l'entièreté des placettes ne sont pas suffisamment performants. Des modèles de régressions logistiques sont dès lors construits pour trois habitats du pouillot siffleur (§3.5).

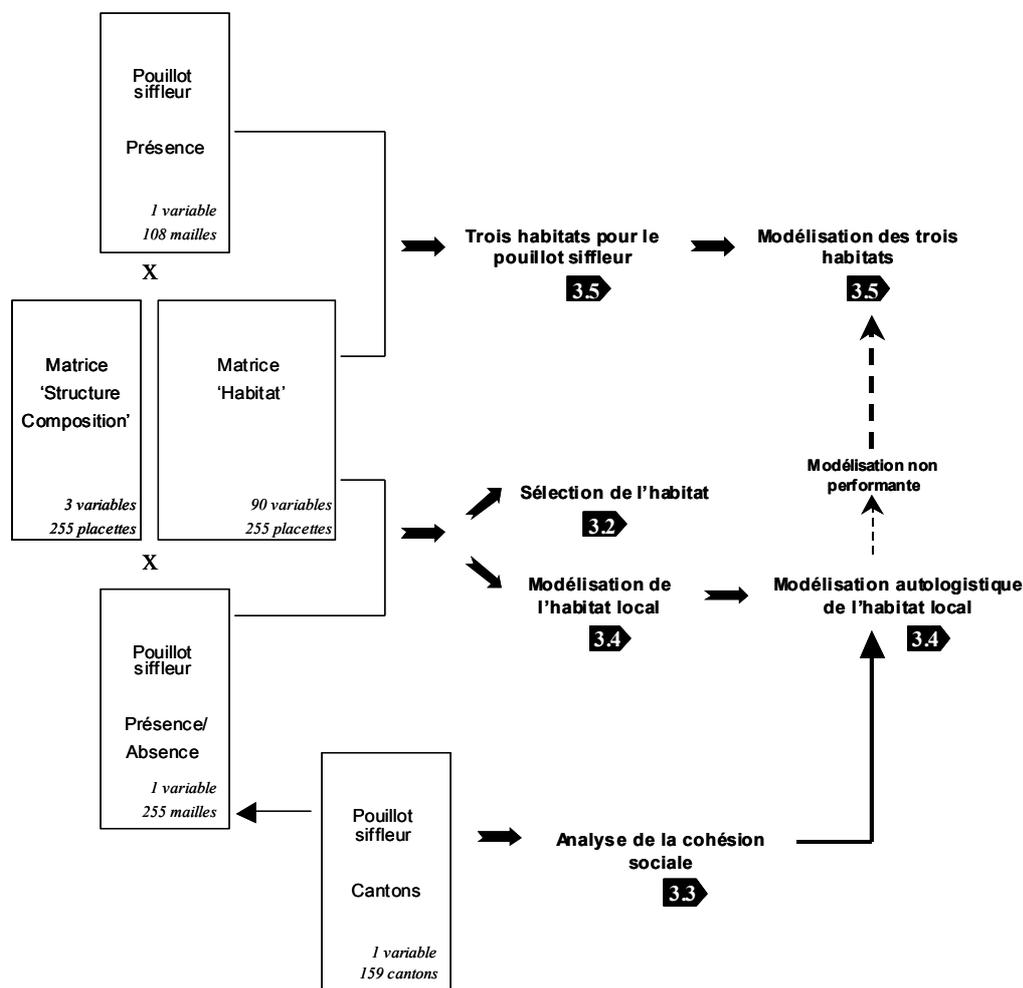


Figure 7.2 : Méthodologie d'analyse de l'étude de la sélection et de la modélisation de l'habitat local du pouillot siffleur : illustration des 3 phases de l'analyse avec les matrices de données correspondantes. Les flèches pleines renvoient aux paragraphes de résultats correspondants.

2.4.2. ÉTUDE DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT

L'étude de la sélection des types de peuplement et des catégories de composition et de structure a été réalisée en comparant l'importance de leur utilisation par le pouillot siffleur par rapport à leur disponibilité pour l'ensemble des placettes par la méthode du χ^2 et par le calcul des intervalles de confiance de Bonferroni (Voir Chapitre 5, §2.2.).

Les placettes avec et sans canton de pouillot siffleur ont été comparées en fonction de toutes les variables mesurées sur le terrain (tests non paramétriques de comparaison de moyenne de Kruskal-Wallis (H)). Pour les variables ayant des contributions significativement différentes, nous avons cherché à définir des seuils en deçà desquels la probabilité de trouver du pouillot siffleur est très faible voire nulle ($\alpha=0,05$).

2.4.3. ETUDE DE LA COHESION SOCIALE

La modélisation de la relation entre les espèces et l'habitat peut être affectée de deux manières par l'autocorrélation spatiale. D'abord, les localisations voisines peuvent montrer des conditions environnementales similaires dues à la proximité spatiale, avec pour conséquence une autocorrélation positive des variables prédictives. Ensuite, et de manière indépendante des conditions environnementales, la présence d'un individu d'une espèce peut ne pas être indépendante de la présence d'autres individus de l'espèce à des localisations voisines du fait de comportements spécifiques, avec pour conséquence une autocorrélation de la variable à prédire (Augustin *et al.*, 1996). L'échelle d'analyse, l'espèce et son type de comportement peuvent influencer la présence ou non d'autocorrélation spatiale au sein de la variable 'réponse'. Des comportements comme la territorialité et la compétition auront comme conséquence de voir apparaître une autocorrélation spatiale négative, au contraire de la cohésion sociale et des dortoirs. Dans tous les cas, les résidus des modèles montreront une autocorrélation spatiale significative si les dépendances spatiales ne sont pas modélisées efficacement. Dans certaines situations, les variables de l'habitat peuvent, à elles seules, suffire à éliminer les dépendances spatiales dans les résidus des modèles (Gumpertz *et al.*, 1997). Dans d'autres, seule l'intégration d'un terme d'autocorrélation permet de se départir de l'autocorrélation de la variable à prédire. En conséquence, les inférences basées sur des analyses statistiques inappropriées peuvent mener à des conclusions erronées sur les relations espèce-habitat. La présence d'autocorrélation spatiale résulte en une inflation de l'estimation des paramètres de l'équation de régression et pourrait avoir comme conséquence de déclarer trop souvent les résultats significatifs (Cliff & Ord, 1981 ; Legendre & Fortin, 1989).

La cohésion sociale a été étudiée par l'analyse de l'autocorrélation spatiale des observations et du calcul d'un indice de voisinage.

Dans le cas du pouillot siffleur, les corrélogrammes ont été construits pour les données brutes de présence et absence (c'est-à-dire indépendamment de la grille d'échantillonnage) et pour les placettes avec présence et absence selon la grille d'échantillonnage. Dans un premier cas, on obtient une information sur la cohésion sociale entre pouillots siffleurs. Dans le second cas, l'autocorrélation spatiale au sein des placettes échantillonnées pour la modélisation de l'habitat est estimée. Le second cas est appliqué aux pics, pour lesquels il ne semble pas y avoir de phénomène de cohésion sociale et pour lesquels les recensements ont été effectués par échantillonnage.

2.4.4. CARACTERISATION DES TROIS HABITATS DU POUILLOT SIFFLEUR

Une classification hiérarchique ascendante a été réalisée pour les placettes avec cantons de pouillot siffleur (n=108) en fonction des variables de l'habitat (59 variables). Trois habitats différents peuvent être distingués.

2.4.5. MODELISATIONS

La méthodologie de construction des modèles logistiques et autologistiques est décrite au Chapitre 5.

3. Résultats

Les recensements effectués durant les années 2001 et 2002 ont permis d'observer 197 mâles chanteurs et d'identifier 159 cantons au total sur les quatre sites d'étude (Figure 7.3).

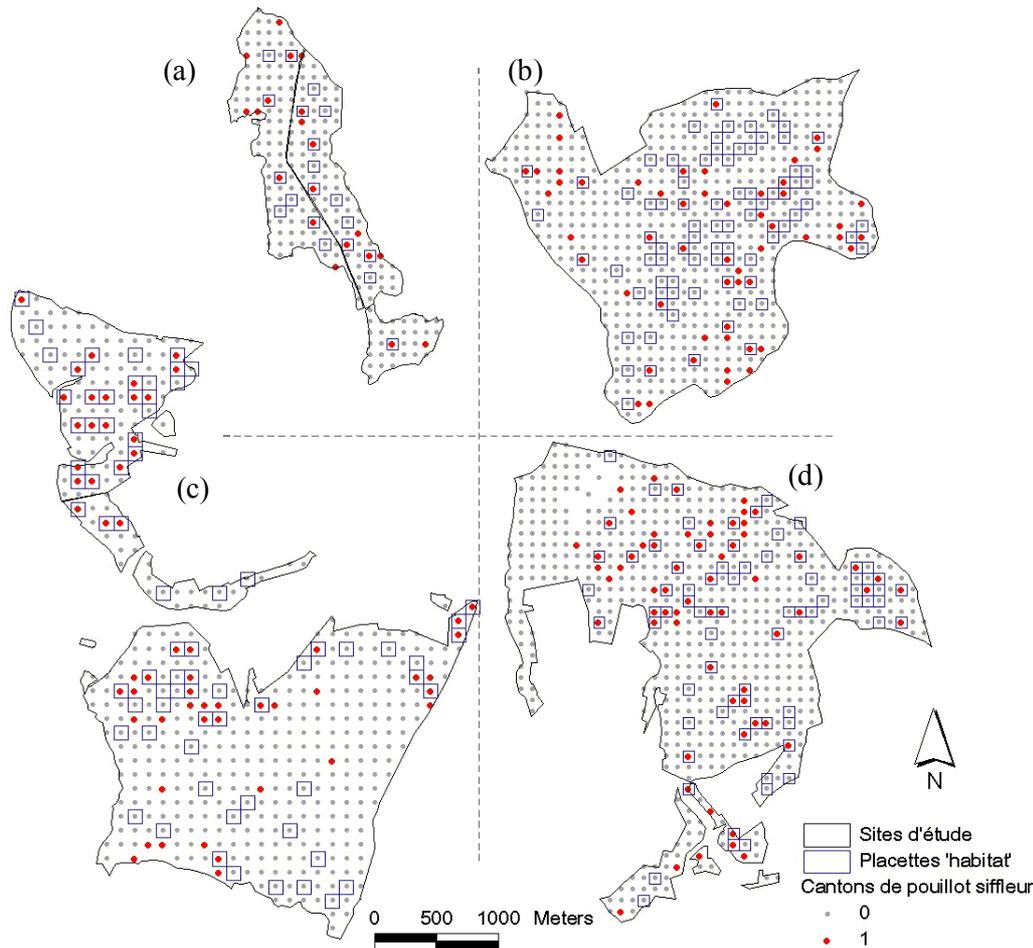


Figure 7.3 : Représentation des centres de mailles en fonction de la présence (points rouges) et absence (points gris) de pouillots siffleurs pour les sites (a) de Haut-Fays, (b) de Halma, (c) de la Croix-Scaille et (d) de Gemmes. Les mailles encadrées de bleu sont celles qui ont fait l'objet d'un inventaire de l'habitat (n=255).

3.1. Représentativité de l'inventaire des peuplements forestiers

Une analyse en composantes principales sur base de 59 variables de l'habitat (dendrométriques, de composition et de structure) pour les 255 placettes montre clairement que la composition et la structure expliquent la plus grande part de la variabilité des données. Les variables ont été sélectionnées en fonction de la matrice de corrélation (Pearson) (Annexe 7.1). Le premier axe de l'ACP explique 32 % de la variabilité du jeu de données alors que le deuxième axe en explique 9 % et le troisième 8,2 % (Tableau 7.1).

- Le premier axe sépare les placettes à fort pourcentage de hêtre (en terme de surface terrière (GhaHe, PghaHe) et de nombre de tiges (NhaHe)) ainsi qu'à dominance de gros bois (GB), d'une part, des placettes à taux de recouvrement élevé en sous-bois (RecSSb) (notamment le noisetier (RecCou)) et proportion élevée en essences héliophiles en terme de surface terrière, d'autre part (PghaHelio) (Figure 7.4).
- Le deuxième axe distingue les placettes où le chêne est majoritaire (NhaCh, GhaCh, PghaCh, RecCh) des placettes à forte présence de bouleau (NhaBo, GhaBo, PghaBo, CmoyBo).

- Les variables qui contribuent le plus à la variabilité du troisième axe sont liées à la structure verticale : le nombre de strates (NS), l'indice de diversité de la stratification (IDS) et le recouvrement des strates de 2 à 8 mètres de haut (RecS45).

Tableau 7.1 : Informations relatives aux valeurs propres pour les cinq premières composantes principales.

	F1	F2	F3	F4	F5
<i>Valeur propre</i>	16,5	4,6	4,28	3,5	2,96
<i>% variance</i>	31,9	9	8,2	6,8	5,7
<i>% cumulé</i>	31,9	40,9	49,1	55,9	61,5

Si les placettes sont représentées en fonction des classes de composition sur les deux premiers axes F1 et F2 de l'analyse en composantes principales, on observe un gradient net des placettes, en forme d'arche, depuis la classe du hêtre pur jusqu'au mélange (Figure 7.5). Les placettes avec pouillot siffleur se répartissent sur l'ensemble du gradient et donc dans toutes les classes de composition (Figure 7.7). La représentation des placettes en fonction des classes de composition pour les axes F1 et F3 montre que les placettes en chêne pur ou en mélange comportent des peuplements qui ont une structure verticale beaucoup plus variable que les placettes en classe de composition où le hêtre est présent (Figure 7.6). En outre, les placettes occupées par le pouillot siffleur sont plus abondantes pour des valeurs positives de l'axe F3 (Figure 7.8).

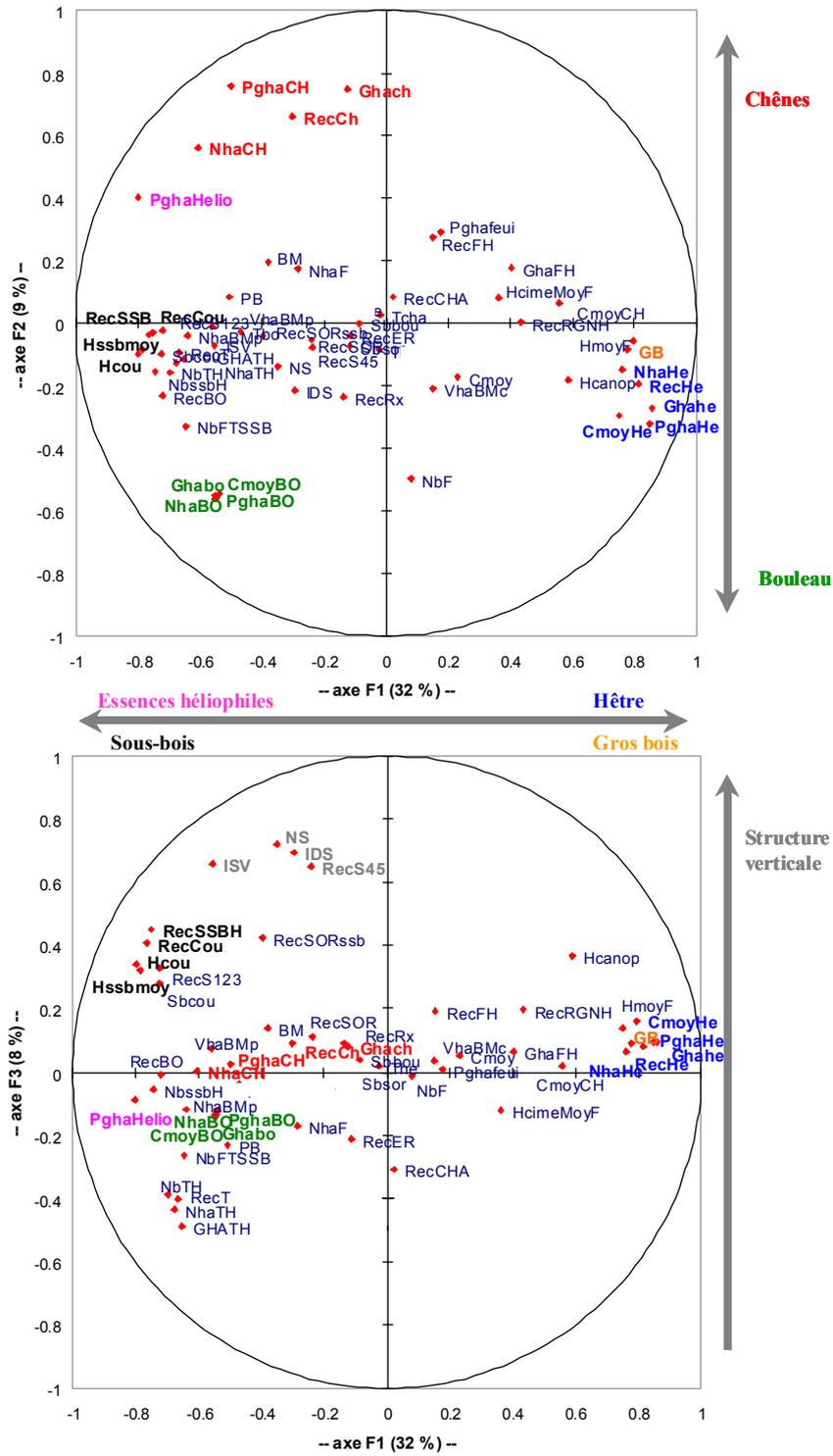


Figure 7.4 : Représentation des variables 'habitat' dans le cercle de corrélation du plan formé par les trois premiers axes de l'ACP. Les corrélations pour les variables en fonction des composantes principales figurent à l'Annexe 7.2.

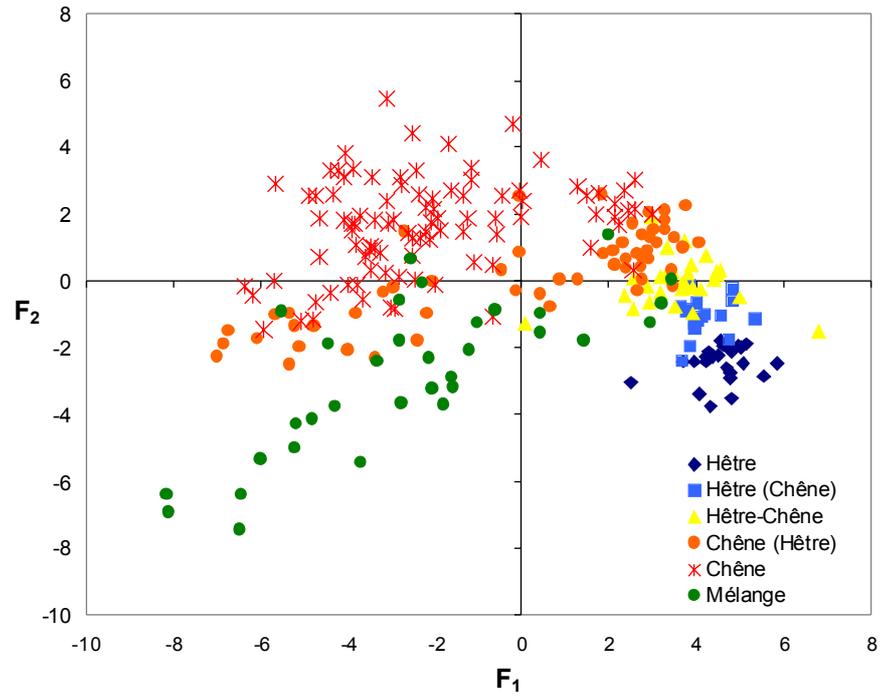


Figure 7.5 : Représentation des placettes sur les deux premiers axes F1 et F2 de l'analyse en composantes en fonction de la classe de composition.

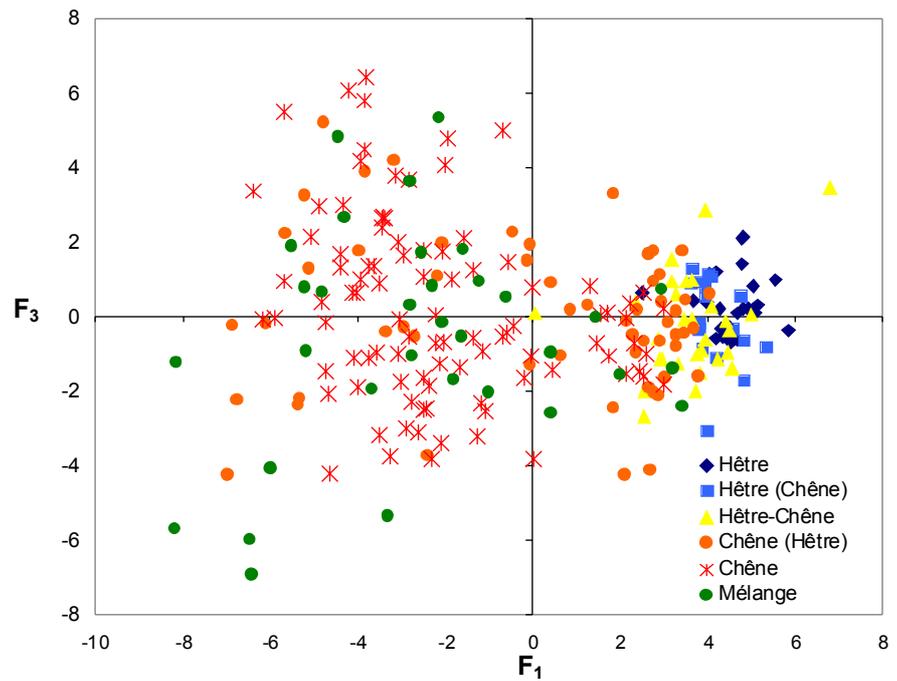


Figure 7.6 : Représentation des placettes sur les deux premiers axes F1 et F3 de l'analyse en composantes en fonction de la classe de composition.

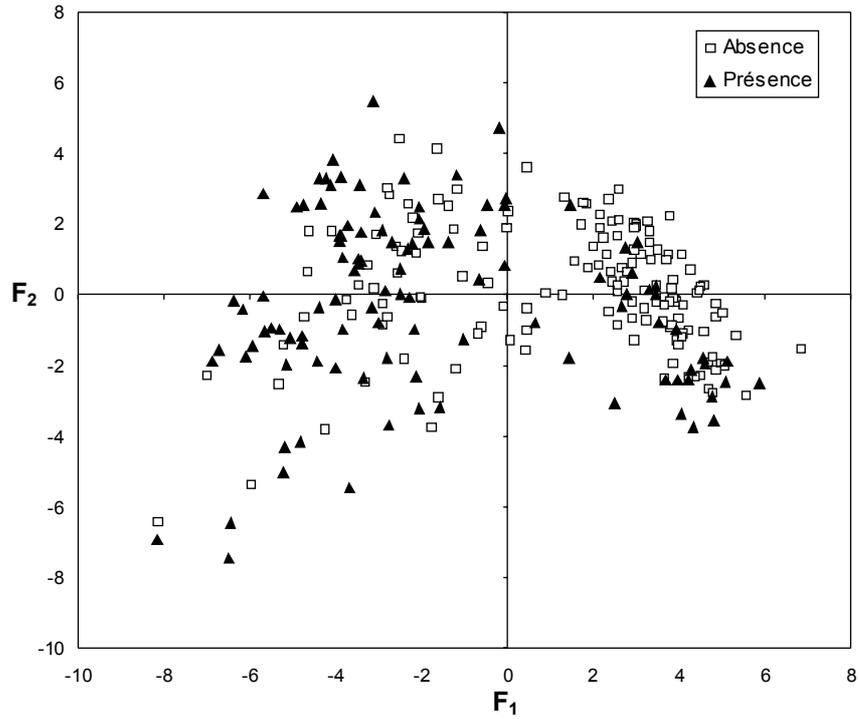


Figure 7.7 : Représentation des placettes avec et sans canton de pouillot siffleur sur les deux premiers axes de l'ACP (F_1 : 32% et F_2 : 9%).

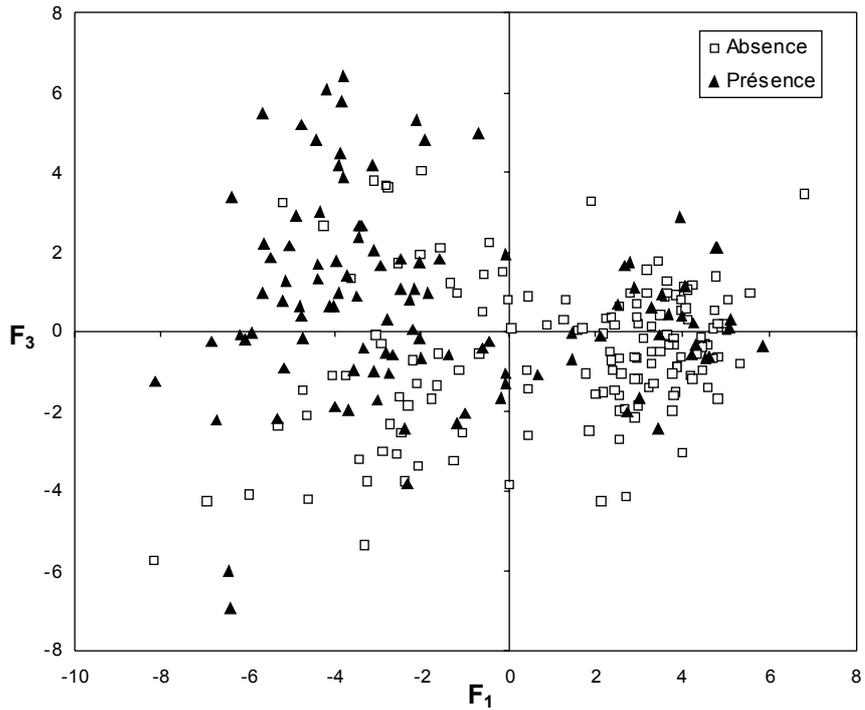


Figure 7.8 : Représentation des placettes avec et sans canton de pouillot siffleur sur les premier et troisième axes de l'ACP (F_1 : 32% et F_3 : 8,2%).

3.2. Comparaison des placettes avec et sans canton de pouillot siffleur

3.2.1. INDICATEURS DE COMPOSITION ET STRUCTURE

Il n'y a pas de différence significative entre le pourcentage de placettes avec canton de pouillot siffleur et celui sans pouillot siffleur selon les classes de composition ($\chi^2=3,55$; $n=5$; $\alpha=0,05$) (Figure 7.9 & Annexe 7.2). Il n'y a pas de sélection d'une classe de composition particulière même si la classe 'chêne pur' est la plus fréquente (> 45 % des placettes avec pouillot siffleur).

Une sélection des structures est identifiée sur base de la comparaison entre la disponibilité et de l'utilisation par le pouillot siffleur ($\chi^2=13,66$; $n=6$; $\alpha=0,05$). Les placettes de structure 'régulier petits bois' et 'régulier bois moyens' sont plus fréquemment utilisées par l'espèce (Figure 7.9 & Annexe 7.2). Les placettes en 'régulier bois moyens' sont sélectionnées positivement ($p_0=0,23$, $p_i=0,35$; $IC(-)=0,24$; $IC(+)=0,46$) et celles en 'régulier gros bois' négativement ($p_0=0,365$, $p_i=0,26$; $IC(-)=0,15$; $IC(+)=0,36$).

Les classes de richesse ($\chi^2=0,48$; $n=6$; $\alpha=0,05$) et les indices de structure verticale (nombre de strates, indice de diversité de la stratification, indice de stratification verticale et couverture totale de la végétation) ne sont pas significativement différents entre les placettes avec présence et celles en absence de pouillot siffleur.

3.2.2. TYPE DE PEUPEMENT ET POUILLOT SIFFLEUR

Une première sélection des types de peuplements par le pouillot siffleur est déterminée pour les trois types de peuplements suivants : futaies de chêne, taillis-sous-futaie et futaies de hêtre ($\chi^2=14,65$; $n=2$; $\alpha=0,05$). Les types de peuplements en taillis-sous-futaie sont sélectionnés positivement ($p_0=0,32$, $p_i=0,5$; $IC(-)=0,38$; $IC(+)=0,61$) alors que les types en hêtraies pures sont sélectionnés négativement ($p_0=0,5$, $p_i=0,36$; $IC(-)=0,25$; $IC(+)=0,47$).

On retrouve la majorité des placettes avec pouillot siffleur dans le type de peuplement 'chênaie à dominance de petits bois avec taillis important et diversité ligneuse élevée' (type 5) (plus de 45 % des placettes avec observation). Le second type le plus important est celui de la hêtraie-chênaie à dominance de hêtre en peuplement irrégulier (type 8). Les autres types de peuplements sont minoritaires (Figure 7.9 & Annexe 7.2).

Les placettes sont sélectionnées par le pouillot siffleur selon les huit types de peuplements ($\chi^2=16,43$; $n=7$; $\alpha=0,05$). Le type 5 est sélectionné positivement ($p_0=0,29$, $p_i=0,45$; $IC(-)=0,34$; $IC(+)=0,56$) alors que le type 8 ne l'est pas ($p_0=0,38$, $p_i=0,30$; $IC(-)=0,19$; $IC(+)=0,4$). Cela veut dire que l'utilisation du type de peuplement 5 est plus importante que sa disponibilité alors que le type 8, bien que très fréquent, est utilisé de manière inférieure à sa disponibilité. Le pouillot siffleur n'utilise donc pas toutes les placettes de type 8 en proportion de leur disponibilité.

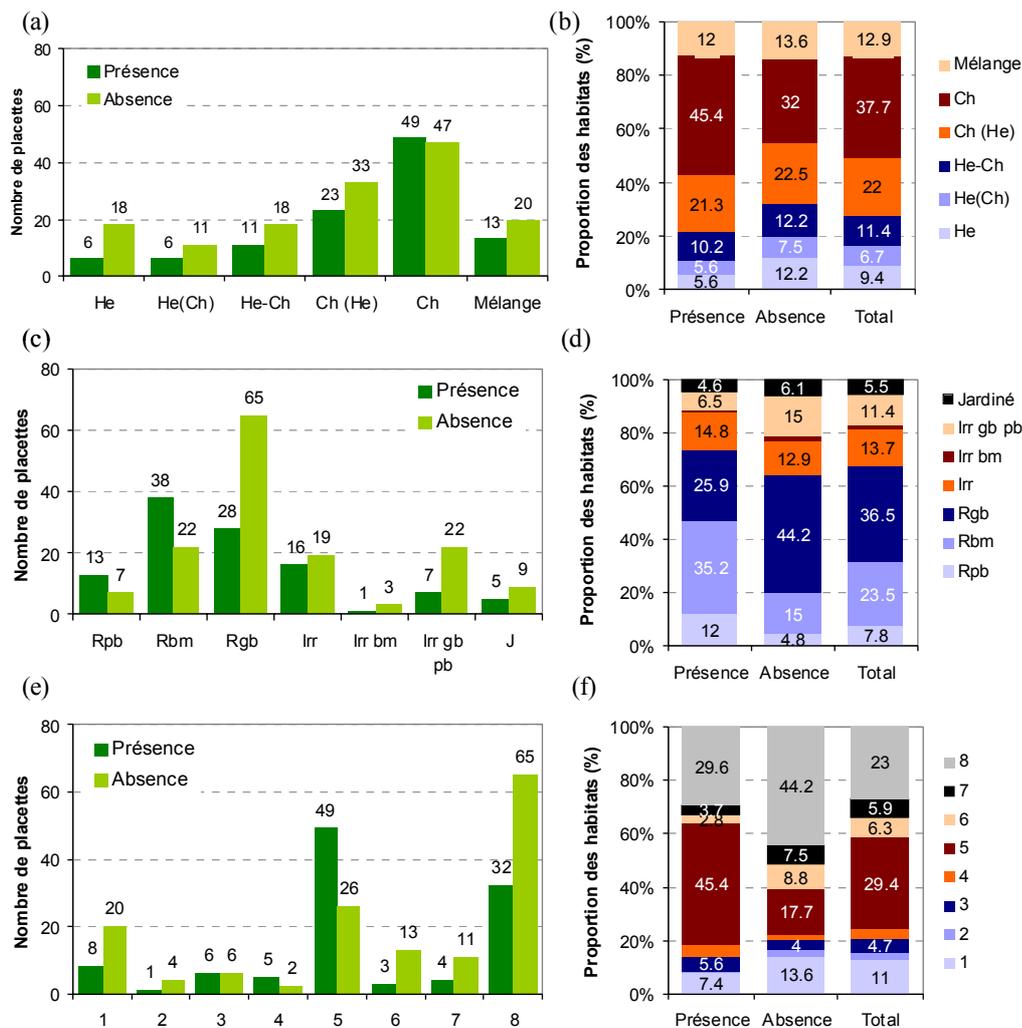


Figure 7.9 : Représentativité des placettes occupées ou non par le pouillot siffleur en fonction des différentes classes de composition (a & b), de structure locale (c & d) et des différents types de peuplements (e & f).

3.2.3. ANALYSE UNIVARIEE DES VARIABLES DE L'HABITAT

A partir de toutes les variables décrites au Chapitre 5, seules 31 sont significativement différentes (tests H_{KW} ; $p < 0,05$) entre les données de présence et d'absence du pouillot siffleur (Tableau 7.2).

Les principales caractéristiques de l'habitat des placettes où le pouillot siffleur est présent sont :

- une proportion plus importante de chêne que de hêtre dans la futaie ;
- une proportion d'essences héliophiles plus élevée ;
- un nombre important de petits et moyens bois ;
- un plus grand nombre d'essences (taillis, sous-bois et futaie) ;
- un nombre élevé de cépées de taillis ;
- une hauteur de sous-bois plus élevée ;
- un recouvrement plus important de noisetier ;
- une hauteur moyenne de la futaie plus faible ;
- des recouvrements des strates de 0,5 à 4 m et de 2 à 4 m plus faibles ;
- un recouvrement de la futaie et de la régénération plus faible ;
- un recouvrement du taillis et des strates herbacées (de 0 à 0,5 m) plus important ;
- un recouvrement en houlque plus important.

Tableau 7.2 : Moyennes (moy_) et écarts-types (sd_) des variables de l'habitat significatifs au test de Kruskal-Wallis (H) en fonction de la présence (P) et de l'absence (A) de pouillot siffleur et pour toutes les placettes (T).

	moy_P	sd_P	moy_A	sd_A	moy_T	sd_T	H	p
	n	108	147		255			
<u>Structure de la futaie</u>								
Nombre de petits bois	139,72	152,33	90,09	128,28	111,11	141,12	12,71	<0,001
Nombre de bois moyens	69,67	63,07	49,25	47,37	57,90	55,50	5,92	0,01
Nombre de gros bois	25,83	29,64	38,43	27,45	33,09	29,07	14,25	<0,001
Hauteur moyenne de la futaie (m)	23,01	4,66	26,03	7,55	24,75	6,66	21,09	<0,001
<u>Sous-bois et taillis</u>								
Nombre de cépées de taillis	56,17	82,27	22,23	50,25	36,61	67,85	15,83	<0,001
Nombre d'essences dans le taillis	1,12	1,08	0,61	0,85	0,82	0,98	15,74	<0,001
Hauteur moyenne du sous-bois	2,18	2,58	1,62	2,67	1,86	2,65	6,10	0,01
Recouvrement du noisetier	0,23	0,32	0,18	0,30	0,20	0,31	3,97	0,05
Présence de sous-bois de noisetier	0,44	0,50	0,26	0,44	0,33	0,47	8,71	0,003
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>								
Recouvrement de la futaie	0,85	0,22	0,90	0,16	0,88	0,19	5,30	0,02
Recouvrement du taillis	0,33	0,32	0,18	0,26	0,25	0,30	14,35	<0,001
Recouvrement de la régénération	0,40	0,25	0,49	0,26	0,45	0,26	8,51	0,004
Rec. des strates de 0 à 0,125 m	0,66	0,28	0,51	0,30	0,57	0,30	17,24	<0,001
Rec. des strates de 0,125 m à 0,5 m	0,36	0,30	0,28	0,30	0,32	0,30	5,70	0,02
Rec. des strates de 2 à 4 m	0,28	0,28	0,35	0,28	0,32	0,28	4,93	0,03
Rec. des strates de 0 à 0,5 m	1,02	0,52	0,79	0,51	0,89	0,53	15,67	<0,001
Rec. des strates de 0,5 à 4 m	0,49	0,38	0,61	0,44	0,56	0,42	4,07	0,04
Nbre d'essences dans la strate de 2 à 4 m	1,04	1,10	1,21	1,00	1,14	1,04	3,92	0,05
<u>Composition de la futaie</u>								
Nombre de tiges de hêtre	60,95	137,33	125,11	202,87	97,94	180,88	13,60	<0,001
% de surface terrière en hêtre	0,19	0,28	0,31	0,32	0,26	0,31	11,87	<0,001
Nombre de tiges de chêne	175,82	168,97	105,25	126,89	135,14	150,30	15,68	<0,001
% de surface terrière en chêne	0,69	0,31	0,60	0,32	0,64	0,32	5,41	0,02
Nombre de tiges de bouleau	35,11	82,87	10,43	42,45	20,88	64,00	11,67	<0,001
% de surface terrière en bouleau	0,08	0,16	0,03	0,11	0,05	0,13	10,64	0,001
<u>Essences du peuplement</u>								
Importance du hêtre dans la futaie	42,71	60,24	72,47	67,97	59,86	66,45	14,51	<0,001
Importance des chênes dans la futaie	130,09	63,50	107,07	64,69	116,82	65,19	7,51	0,01
Importance du bouleau dans la futaie	17,71	34,96	6,95	25,09	11,51	30,15	11,07	<0,001
% de surf. terrière en essences héliophiles	0,80	0,28	0,67	0,33	0,72	0,32	13,88	<0,001
Nombre d'essences	3,66	1,88	2,82	1,54	3,17	1,74	13,14	<0,001
<u>Composition de la strate herbacée</u>								
Recouvrement de la houlque	0,34	0,38	0,15	0,28	0,23	0,34	20,63	<0,001
<u>Bois mort</u>								
Nombre de bois morts sur pied	33,57	44,71	15,00	24,74	22,87	35,83	15,81	<0,001

Finalement, on peut dire que les placettes occupées par le pouillot siffleur se caractérisent par un recouvrement important de la futaie avec une proportion significative de chêne par rapport au hêtre, la présence de taillis, notamment de noisetier, et un recouvrement faible à moyen (inférieur à 50%) des strates intermédiaires de 0,5 à 4 m (Figure 7.10).

3.2.4. DEFINITION DE SEUILS POUR LA STRUCTURE VERTICALE

En termes de structure verticale, trois facteurs sont significativement différents en fonction de la présence du pouillot siffleur sur les placettes ($H > 4$; $p < 0,05$) : le recouvrement de la végétation de 0 à 0,5 m, de 0,5 à 4 m et le recouvrement de la végétation de plus de 8 m. L'analyse de la distribution du nombre de placettes en fonction de la somme des recouvrements de chacune de ces trois variables et de leurs statistiques conduit aux résultats suivants :

- sélection des recouvrements de la végétation de 0 à 0,5 m ($\chi^2=14,55$; $n=6$) avec une sélection négative des classes de recouvrement de 25 à 50 % ($p_0=0,2$, $p_i=0,08$; $IC(-)=0,018$; $IC(+)=0,15$) et une sélection positive des classes supérieures à 100 % de recouvrement ;
- une utilisation plus importante que la disponibilité des classes de moins de 25 % de recouvrement pour les strates de 0,5 à 4 m (Figure 7.11).

La construction de graphiques illustrant le pourcentage de présence du pouillot siffleur en fonction des différentes catégories de recouvrement des strates de 0,5 à 4 m permet de définir un seuil de recouvrement optimal pour le pouillot siffleur. En dessous d'un taux de présence de 5 %, on peut considérer que l'espèce n'est plus significativement présente (Figure 7.12). Cela nous permet de définir un seuil de 100 % de recouvrement des strates entre 0,5 à 4 m au-delà duquel le pouillot siffleur ne sera plus significativement présent. Si l'on considère la strate de 0,5 à 4 m comme une strate unique, contrairement à notre méthodologie où deux strates de 0,5 à 2 m et de 2 à 4 m sont mesurées sur le terrain, un seuil maximum de recouvrement de 50 % peut être défini.

La même démarche est appliquée au recouvrement de la strate de plus de 8 mètres. Ce second seuil est de 85 %. En deçà de ce recouvrement, la présence du pouillot siffleur est jugée non significative (Figure 7.12).

Si l'on superpose ces seuils minima et maxima aux profils de stratification des différents types de peuplements (Figure 7.13), on observe que les types 1 et 2 sont exclus car le recouvrement moyen de 0,5 à 4 mètres est de plus de 100 % et que les types de peuplements 2, 4, 6 et 7 ont des recouvrements moyens de la strate de plus de 8 mètres inférieurs à 85 %. Seuls les types de peuplements 3, 5 et 8 ont des recouvrements moyens des strates en question correspondant aux seuils définis.

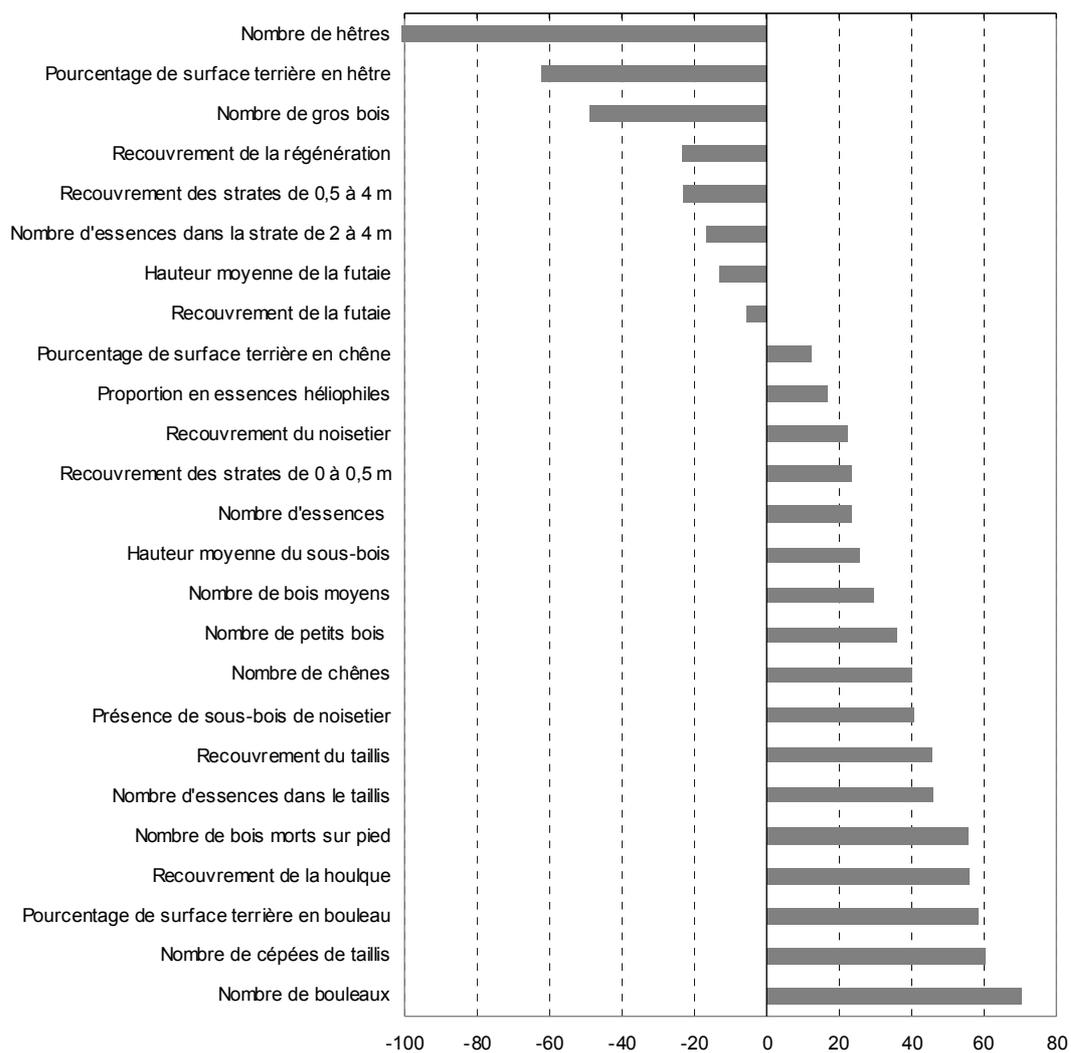


Figure 7.10 : Histogramme des pourcentages de différence entre la moyenne de la variable là où le pouillot siffleur est présent et la moyenne là où l'espèce est absente. Toutes les variables sont significativement différentes entre les placettes où le pouillot siffleur est présent et celles où il est absent (test de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$)).

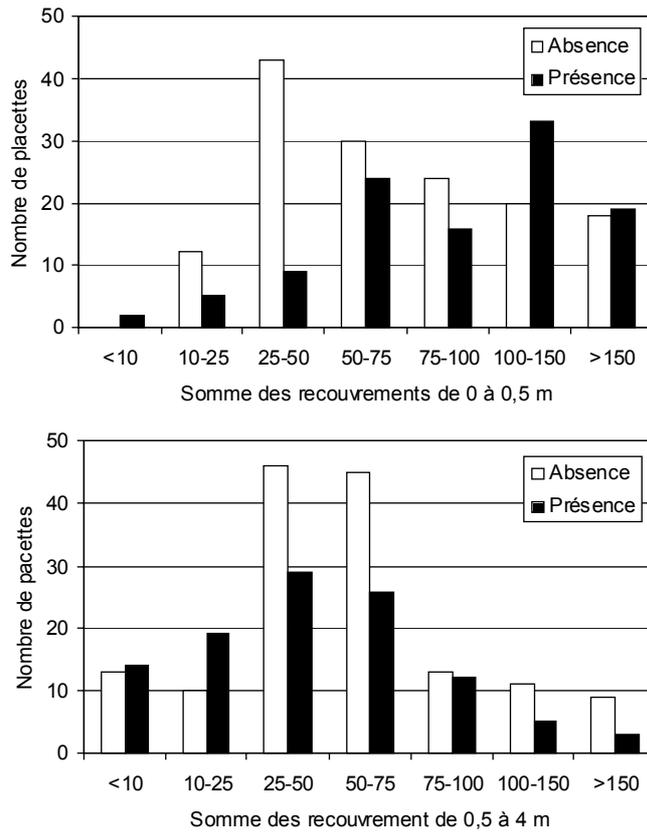


Figure 7.11 : Nombre de placettes avec et sans observations de pouillot siffleur (a) par classe de recouvrement de la végétation du sol à 0,5 m de haut (b) et par classe de recouvrement de la végétation de 0,5 m à 4 m de haut.

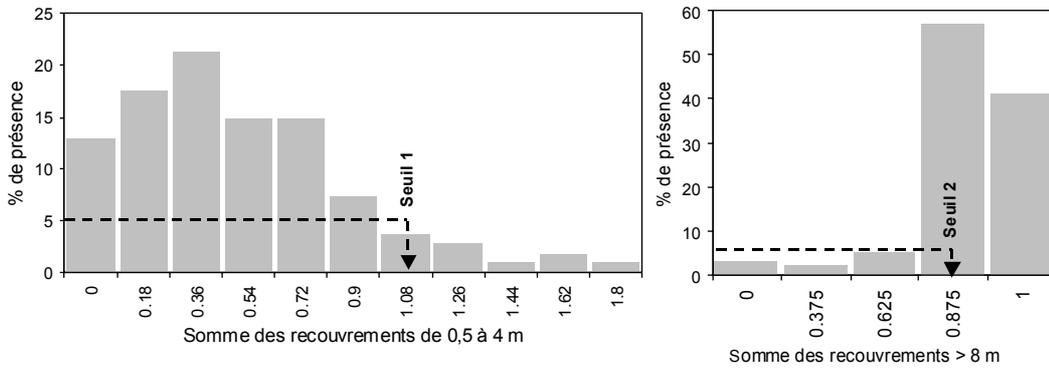


Figure 7.12 : Pourcentage de présence du pouillot siffleur en fonction des médianes de chaque catégorie de recouvrement (Braun-Blanquet) des strates de 0,5 à 4 m et des strates de 8 à 32 m.

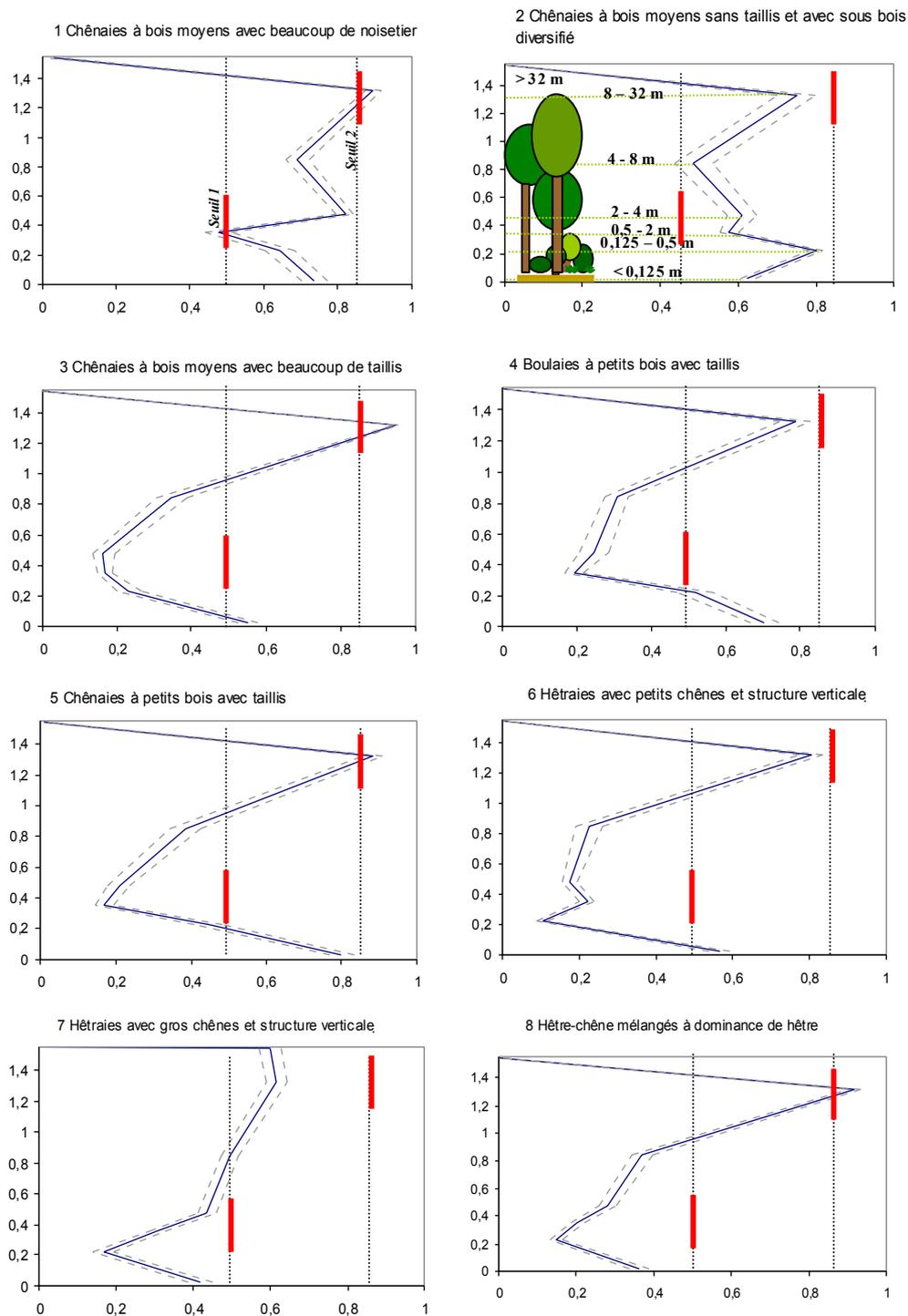


Figure 7.13 : Profils de stratification des huit types de peuplements, construits sur base des pourcentages de recouvrements moyens de chaque strate (abscisse) et de leurs intervalles de confiance. L'axe des ordonnées représente la hauteur sous forme logarithmique. Les deux seuils de recouvrements définis pour les strates de 0,5 à 4 m et de 8 à 32 m sont illustrés.

3.3. Influence de la cohésion sociale sur la sélection des habitats chez le pouillot siffleur

3.3.1. DISTANCES ENTRE CANTONS

La moyenne des distances minimales entre pouillots siffleurs contactés, c'est-à-dire la moyenne des distances entre voisins les plus proches, est de 73 mètres pour tous les sites d'étude confondus. La distance moyenne entre chanteurs est de 228 m. Les distances minimales et moyennes par site d'étude sont données au Tableau 7.3. Ceci reste une approximation compte tenu de la précision que l'on peut avoir lors du pointage sur carte des individus. (Herremans, 1993) trouve une distance moyenne de 150 m et mentionne que les siffleurs respectent une distance minimale de 50 m entre eux. Au total, seuls 5 individus, soit 3,5 % des individus recensés, se trouvent à plus de 500 m de leurs plus proches voisins et peuvent être considérés comme isolés (Herremans, 1993).

Tableau 7.3 : Moyenne des distances minimales (m) et écarts-types entre cantons de pouillot siffleur en 2002 (n=106).

	Croix-Scaille	Wellin	Haut-Fays	Halma
n	39	37	10	20
distance moyenne (m)	278,3	224,2	222,5	185,3
distance minimale (m)	77	87,3	64,2	65
écart-type (m)	183,5	106,1	83,2	83,7

3.3.2. MESURES DE L'AUTOCORRÉLATION SPATIALE DES DONNÉES BRUTES DE POUILLOT SIFFLEUR

Le corrélogramme des indices I de Moran montre une autocorrélation spatiale des observations brutes de pouillots siffleurs positive et significative (Figure 7.14). Par 'observations brutes', nous entendons les positions exactes (x, y) des individus cantonnés, non recalés sur la grille d'échantillonnage. La présence de pouillots siffleurs est fortement autocorréllée à faible distance (75 et 150 mètres). Les pouillots siffleurs ont donc tendance à se regrouper dans l'espace et à ne pas être répartis de manière aléatoire.

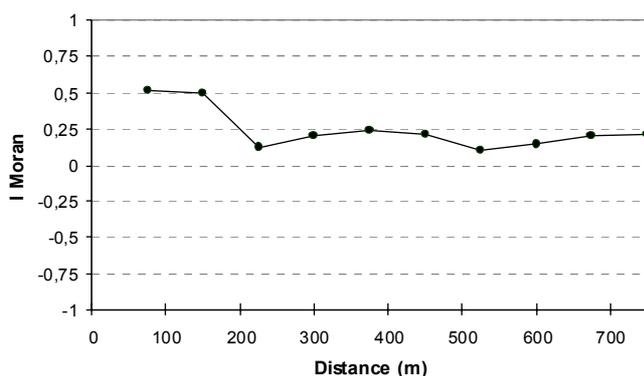


Figure 7.14 : Corrélogramme des indices d'autocorrélation spatiale de Moran pour les observations brutes de présence et absence de pouillots siffleurs sur les quatre sites d'étude (toutes les valeurs de I sont statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$)).

3.4. Modélisation sur base des données de présence et absence

3.4.1. MODELE GLOBAL DE SELECTION DE L'HABITAT

Afin de tester l'influence des différentes variables (significatives au test de Kruskal-Wallis pour la comparaison avec et sans pouillot siffleur), des modèles univariés ont été construits, permettant de déterminer les variables qui expliquent au mieux la présence/absence de l'espèce. Les variables les plus influentes sont : le nombre de tiges à l'hectare de chênes, le recouvrement de la houlque, le nombre de cépées de taillis à l'hectare et le nombre de bois morts sur pied à l'hectare. Bien qu'elles soient significatives, aucune de ces variables ne peut, à elle seule, expliquer correctement la présence du pouillot siffleur (Tableau 7.4). La variance expliquée (R^2 de Nagelkerke) est inférieure à 10 % et les taux de classement correct sont d'environ 65 %.

Parmi les huit modèles construits à partir de toutes les variables, on retiendra le modèle de régression logistique de 4 variables : le recouvrement des strates de 0,5 à 4 mètres (RecS34), le nombre de bois moyens (BM), le recouvrement de la houlque (RecHo) et le nombre de cépées de taillis (NhaT) (Tableau 7.5) ($D=39,19$; $AIC=318,32$; $W=31,8$, $n=5$, $p<0,001$; $G^2=39,19$, $n=5$, $p<0,001$; $HL=7,8$, $n=8$, $p=0,45$). Les données de recouvrement sont transformées par la fonction 'arcsinus' de racine carrée (Legendre & Legendre, 1998). Toutes les variables sont significatives au test de Wald. Ce modèle explique 20 % de la variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur (r^2 de Nagelkerke).

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pouillot siffleur avec un taux de classement correct (CCR) de 69 % pour tous les sites dont 82 % pour les présences et 77 % pour les absences. La prévalence est de 0,42. Le taux de faux positifs (soit le fait de prédire une présence alors que l'espèce est absente) est de 15 % et le taux de faux négatifs (soit le fait de prédire une absence alors que l'espèce est présente) est de 52 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une adéquation modérée du modèle aux données ($\kappa=0,34$). La valeur de l'aire sous la courbe ROC est de 68 %. Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est 0,51.

Ce modèle, bien qu'étant le meilleur des huit modèles construits, n'est pas satisfaisant quant à la détermination de la probabilité de présence du pouillot siffleur.

*Tableau 7.4 : Résultats des modélisations pour chaque variable la plus influente pour la présence du pouillot siffleur dans les quatre sites d'étude. G^2 est le $-2\log$ du maximum de vraisemblance ; CCR% est le pourcentage de placettes correctement classées par le modèle (avec l'hypothèse que $P>0,5=$ occupé) ; R^2 est la statistique de Nagelkerke (analogue au r^2 des régressions linéaires) ; AIC est l'Akaike's Information Criterion ; HL la valeur du test de Hosmer et Lemeshow ; AUC la mesure de l'aire sous la courbe ROC ; * $P<0,05$, ** $P<0,01$, *** $P<0,001$ des différences entre le modèle nul et le modèle testé.*

	G^2	R^2	AIC	HL	CCR%	AUC
Nombre de tiges de chênes	13,89**	0,07	337,6	5,77	0,64	0,62
Recouvrement de la houlque	19,45***	0,1	332	5,35	0,64	0,61
Nombre de cépées de taillis	17,18***	0,09	334,3	1,21	0,65	0,62
Nombre de bois morts sur pied	17,85***	0,09	333,6	5,65	0,65	0,62

Tableau 7.5 : Modèle par régression logistique pour le pouillot siffleur (avec signification des tests de χ^2 de Wald entre les coefficients du modèle et les valeurs nulles).

	Coefficient	Erreur standard	Wald χ^2	P
Intercept	-0,73	0,34	4,66	0,03
Nombre de cépées de taillis	0,01	0,002	8,27	< 0,001
Nombre de bois moyens	0,01	0,002	4,9	0,03
Recouvrement des strates de 0,5 à 4m	-0,92	0,49	3,49	0,046
Recouvrement de la houlque	0,88	0,29	9,31	< 0,001

3.4.2. MESURES D'AUTOCORRÉLATION SPATIALE POUR LES PLACETTES DE L'INVENTAIRE HABITAT

L'indice d'autocorrélation I de Moran pour les observations de pouillot siffleur sur l'échantillon des 255 placettes à une distance de 100 m est de 0,29 avec une déviation standard normale Z de 2,67. Le test de signification associé à cette valeur est significatif ($p=0,01$). Les observations de pouillots siffleurs sont donc autocorrélées positivement. L'indice C de Geary est de 0,72 ($Z=1,7$) (Tableau 7.6). Les indices de Moran pour les rayons d'analyse suivants sont toujours positifs et significatifs au test de Monte Carlo sauf pour le rayon de 200 m (Figure 7.15) où l'autocorrélation spatiale est plus faible quoique toujours positive. L'autocorrélation spatiale calculée pour les données de pouillot siffleur sur base de la grille d'inventaire est plus faible que sur base des données brutes. Ceci s'explique du fait qu'un point de la grille peut regrouper plusieurs cantons de pouillot siffleur et est moins représentatif de la réalité. Il est toutefois indispensable d'estimer l'autocorrélation spatiale sur base de la grille d'échantillonnage puisque les données servant à la modélisation (régression logistique et autologistique) sont issues de cette grille d'échantillonnage.

Tableau 7.6 : Statistiques d'autocorrélation spatiale pour les observations de présence et absence de pouillot siffleur sur les 255 placettes.

Distance	I Moran	Z	p	C Geary	Z	p
100	0,29	2,67	0,01	0,72	1,7	0,01
200	0,09	1,17	0,168	0,86	1,28	0,079
300	0,21	3,79	0,01	0,77	2,67	0,01
400	0,25	4,44	0,01	0,74	2,96	0,01
500	0,12	2,65	0,03	0,85	1,93	0,02
600	0,17	3,45	0,01	0,81	2,41	0,01

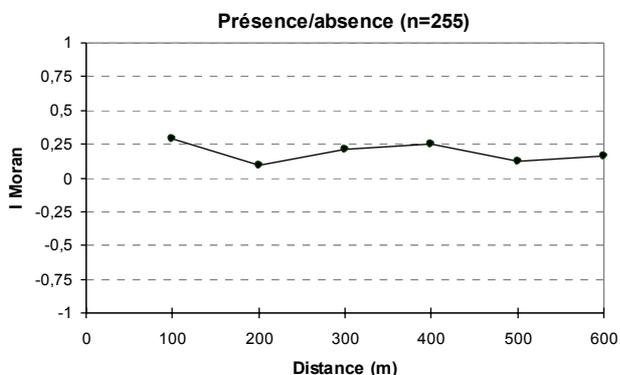


Figure 7.15 : Corrélogramme des I de Moran pour les observations de présence et absence de pouillot siffleur sur les 255 placettes des quatre sites d'étude (toutes les valeurs de I sont statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$)).

Une des causes possibles de l'autocorrélation spatiale positive des observations de pouillots siffleurs pourrait être un effet comportemental de voisinage. En outre, les variables environnementales peuvent également jouer un rôle dans l'autocorrélation spatiale obtenue. Afin de déterminer si l'effet de voisinage joue un rôle dans la distribution des observations de pouillots siffleurs, son importance a été évaluée au travers de la modélisation autologistique.

3.4.3. INTÉGRATION DE L'AUTOCORRÉLATION SPATIALE DANS LA MODÉLISATION

3.4.3.1. Intégration de l'autocorrélation spatiale des observations

Un modèle de régression logistique a été construit avec le terme d'autocorrélation spatiale afin d'évaluer l'effet de voisinage entre pouillots siffleurs. L'indice δ a été calculé pour chaque placette de l'inventaire habitat (n=255) en tenant compte dans son voisinage de tous les cantons de pouillots siffleurs de toutes les mailles de la grille d'échantillonnage (n=2112).

Les régressions autologistiques univariées ont été construites pour 6 rayons de distance (100, 200, 300, 400, 500 et 600 mètres). Le quatrième rayon (à savoir donc l'influence du nombre de voisins dans un rayon de 400 mètres) est celui qui produit le modèle autologistique le plus parcimonieux et donc avec l'AIC la plus faible. Les paramètres estimés du modèle autologistique multivarié, avec les mêmes variables d'habitat que le modèle logistique, sont indiqués au Tableau 7.7.

Tableau 7.7 : Paramètres estimés pour les modèles de régression logistique et autologistique pour le pouillot siffleur avec un effet de voisinage dans un rayon de 400 mètres (** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,5$) (RecHo : recouvrement de la houlque ; RecS34 : recouvrement des strates de 0,5 à 4 m ; NhaT : nombre de cépées de taillis ; BM : nombre de bois moyens).

Modèle	Intercept	RecHo	RecS34	NhaT	BM	Autocov.	AIC	CCR
Régression logistique	-0,73*	0,88***	-0,92*	0,01***	0,01*	-	318	69 %
Régression autologistique	-1,2**	0,78**	-0,92*	0,006**	0,004*	5,38**	312	73 %

Toutes les variables sont significatives au test de Wald, y compris la variable d'autocorrélation ($p < 0,01$). Le modèle a un taux de classement correct (CCR) de 73 %. La prévalence est de 0,4. Le taux de faux positifs est de 9 % et le taux de faux négatifs est de 55 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une adéquation modérée du modèle aux données ($\kappa = 0,39$). La valeur de l'aire sous la courbe ROC est de 72 %. Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est 0,62.

Le corrélogramme des I de Moran des résidus de Pearson du modèle de régression logistique montre une autocorrélation positive, particulièrement pour les distances de 100, 300 et 400 mètres (bien que non significative pour la distance de 100 mètres). Le modèle autologistique enlève presque complètement toute autocorrélation spatiale positive comme le montre le corrélogramme des résidus de la régression autologistique (Figure 7.16). Toutefois, les coefficients de Moran sont non significatifs quelle que soit la distance étudiée.

L'intégration d'un terme d'autocorrélation spatiale dans le modèle de régression logistique augmente la précision dans la prédiction de probabilité de présence du pouillot siffleur. Cette analyse confirme l'effet d'une cohésion spatiale positive pour les observations de pouillots siffleurs.

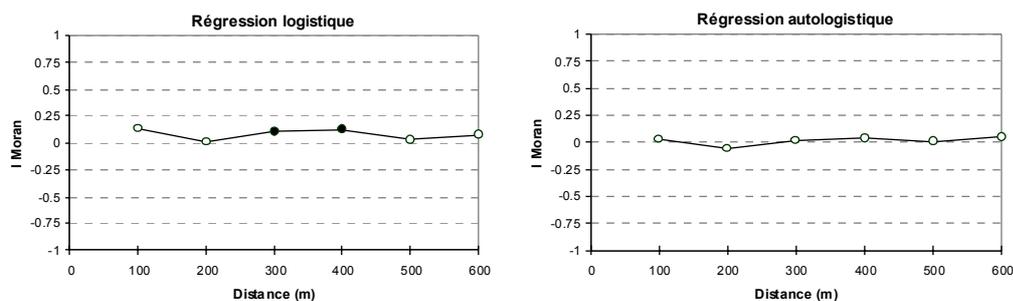


Figure 7.16 : Corrélogrammes des I de Moran des résidus de Pearson des régressions logistique et autologistique. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

3.4.3.2. Analyse de l'autocorrélation spatiale des variables reprises dans les modèles

Les corrélogrammes des I de Moran ont été construits pour chaque variable d'habitat reprise dans le modèle logistique (Figure 7.17). Les recouvrements des strates de 0,5 à 4 m et de la houlque ainsi que le nombre de cépées de taillis et le nombre de bois moyens sont autocorrélés positivement pour toutes les catégories de distances. Les I de Moran sont significatifs excepté pour le nombre de cépées de taillis à une distance de 600 m et pour le recouvrement des strates de 0,5 à 4 m à une distance de 500 mètres (Figure 7.17). En général, l'autocorrélation spatiale est plus forte à faible distance. Les variables 'nombre de cépées de taillis' et 'nombre de bois moyens' sont nettement plus autocorrélées à faible distance (100 et 200 mètres) que ne le sont les deux autres variables.

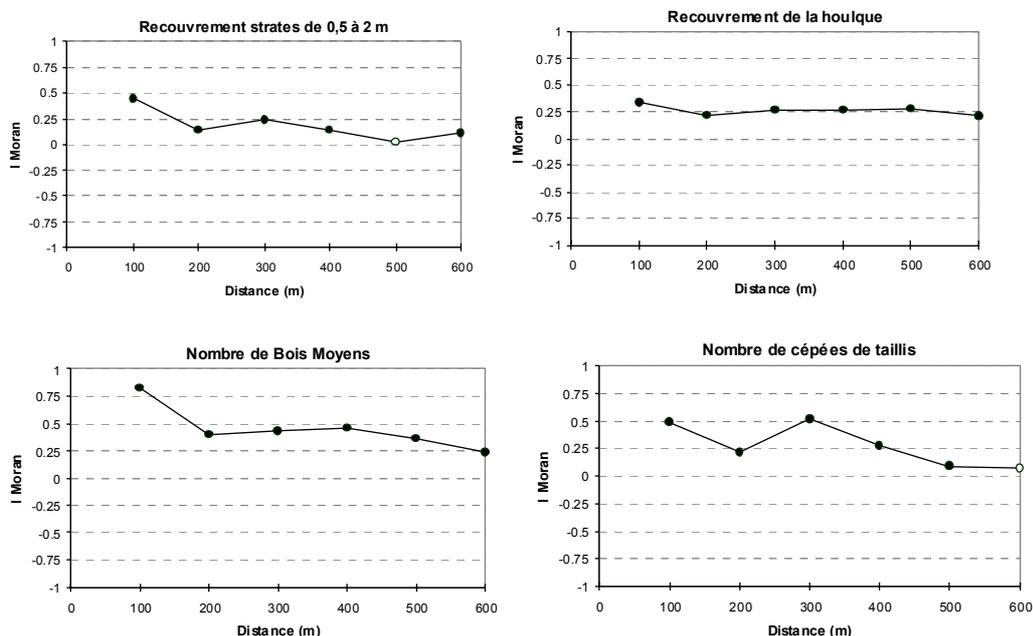


Figure 7.17 : Corrélogrammes des I de Moran pour les variables d'habitat reprises dans les régressions logistiques. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

3.4.4. CONCLUSION

Le corrélogramme des résidus de la régression logistique montre une autocorrélation spatiale positive mais restant relativement faible et surtout souvent non significative. Le corrélogramme des résidus pour la régression autologistique indique une diminution de l'autocorrélation spatiale pour toutes les classes de distance. Toutefois, cette autocorrélation spatiale reste positive mais non significative. Le modèle construit sur base de la régression

autologistique permet de diminuer légèrement l'effet de l'autocorrélation spatiale mais n'apporte rien en terme de prédictibilité de l'espèce. Pour toutes les variables de l'habitat, l'introduction du terme d'autocorrélation diminue l'amplitude des paramètres estimés pour la régression logistique.

Aucun des modèles définis jusqu'à présent pour le pouillot siffleur n'est satisfaisant que ce soit en prenant en compte l'autocorrélation spatiale ou non. L'habitat utilisé par le pouillot siffleur semble trop hétérogène pour être caractérisé avec un seul modèle. Pour mieux cerner l'habitat de cet oiseau et tenter d'améliorer la pertinence de la modélisation, il conviendrait d'essayer de distinguer les principaux types d'habitat de cette espèce.

3.5. Différents sous-habitats du pouillot siffleur

Une analyse par classification hiérarchique ascendante sur les placettes où le pouillot siffleur a été observé (n=108), permet de définir trois classes bien distinctes qui représentent trois sous-habitats de l'oiseau. La distribution de ces trois sous-habitats dans les quatre sites d'étude est illustrée au Tableau 7.8.

Tableau 7.8 : Répartition des placettes selon les sites d'étude et les sous-habitats du pouillot siffleur.

		Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	Total
<i>Présence de pouillot siffleur</i>	<i>sous-habitat 1</i>	8	16	1	0	25
	<i>sous-habitat 2</i>	21	20	5	0	46
	<i>sous-habitat 3</i>	10	3	14	10	37
	<i>Total</i>	39	39	20	10	108
<i>Absence de pouillot siffleur</i>	<i>Total</i>	38	36	63	10	147

3.5.1. CARACTÉRISATION DES TROIS SOUS-HABITATS

Les trois sous-habitats du pouillot siffleur peuvent être définis de la manière suivante :

- **Sous-habitat 1 – « Chênaie-boulaie petits bois »** : Des placettes à dominance de bouleau et de chêne avec une forte proportion de petits bois, un sous-bois de noisetier bien développé, une hauteur de houppier et de canopée peu élevée, un tapis herbacé composé majoritairement de houlque et une surface terrière accrue de taillis.
- **Sous-habitat 2 – « Chênaie petits et moyens bois »** : Des chênaies avec une proportion significative de petits et moyens bois, une hauteur de canopée et de houppier peu importante. Une bonne représentation de sous-bois de noisetier et un tapis herbacé composé de houlque et de ronces. Ces peuplements sont issus de taillis et convertis en futaie.
- **Sous-habitat 3 – « Hêtraie-chênaie gros bois »** : Les hêtraies-chênaies irrégulières à forte proportion de gros bois et sans taillis de noisetier, avec un tapis herbacé peu important composé notamment de luzules et avec une hauteur de canopée et de houppier élevée.

Le Tableau 7.9 donne les moyennes et les écarts-types des différentes variables pour les trois sous-habitats.

Ces trois sous-habitats du pouillot siffleur ont en commun un recouvrement moyen de la strate arborée de 8 à plus de 32 m de 90 % et des strates de 0,5 à 4 m de 50 %. Les variables relatives aux recouvrements des strates de plus de 0,5 m de haut ne sont jamais significativement différentes entre les trois sous-habitats (Tableau 7.9).

Tableau 7.9 : Moyennes (moy_) et écarts-types (sd_) des variables significativement différentes entre les trois sous-habitats (_1, _2, _3) (test de Kruskal-Wallis (n=108)) pour les placettes où le pouillot siffleur est présent et celles dont il est absent (_0).

	moy_0	sd_0	moy_1	sd_1	moy_2	sd_2	moy_3	sd_3	H ₁₂₃	p
	n	147	25	46	37					
<u>Structure de la futaie</u>										
Nombre de petits bois	90,09	128,28	190,19	132,3	173,41	179,07	63,72	84,41	31,12	<0,001
Nombre de bois moyens	49,25	47,37	66,79	45,9	94,17	76,46	41,15	36,81	14,74	0,0021
Nombre de gros bois	38,43	27,45	11	14,26	8,33	15,86	57,62	23,97	82,09	<0,001
Hauteur de houppier moyenne (m)	8,52	3,57	7,23	4,13	7,34	3,69	11,16	3,39	21,99	<0,001
Hauteur de la canopée (m)	22,71	18,35	14,10	6,83	14,8	7,19	22,36	3,41	54,09	<0,001
<u>Sous-bois et taillis</u>										
Nombre de cépées de taillis	22,23	50,25	108,71	104,79	64,39	78,51	10,45	25,21	58,05	<0,001
Surface terrière du taillis	0,49	1,64	2,67	4,3	1,53	2,56	0,2	0,53	50,81	<0,001
Hauteur moyenne du noisetier	1,47	2,23	4,44	2,06	2,43	1,96	0,05	0,23	68,34	<0,001
Présence de sous-bois de noisetier	0,26	0,44	0,92	0,27	0,52	0,5	0	0	5,74	0,1251
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>										
Recouvrement de la futaie	0,9	0,16	0,83	0,19	0,82	0,29	0,91	0,08	7,99	0,0463
Recouvrement du taillis	0,18	0,26	0,54	0,26	0,39	0,32	0,12	0,23	52,00	<0,001
Recouvrement du sous-bois	0,21	0,32	0,43	0,32	0,36	0,33	0,01	0,04	49,79	<0,001
Recouvrement de la régénération	0,49	0,26	0,22	0,19	0,35	0,23	0,57	0,2	40,45	<0,001
Rec. de la strate de 0 à 0,125 m	0,51	0,3	0,8	0,28	0,76	0,25	0,45	0,18	44,87	<0,001
Rec. de la strate de 0,125 m à 0,5 m	0,28	0,3	0,55	0,3	0,43	0,29	0,15	0,16	34,45	<0,001
Rec. de la strate de 0,5 à 2 m	0,26	0,23	0,17	0,18	0,21	0,23	0,24	0,11	7,81	0,0501
Rec. de la strate de 2 à 4 m	0,35	0,28	0,33	0,34	0,25	0,29	0,29	0,18	7,77	0,0511
Rec. de la strate de 4 à 8 m	0,42	0,29	0,49	0,33	0,34	0,32	0,39	0,25	5,56	0,1350
Rec. de la strate de 8 à 32 m	0,87	0,2	0,91	0,08	0,89	0,22	0,85	0,19	6,21	0,1018
Rec. de la strate de plus de 32 m	0,05	0,18	0	0	0	0	0,07	0,22	6,92	0,0744
Rec. des strates de 0 à 0,5 m	0,79	0,51	1,35	0,54	1,18	0,42	0,6	0,28	48,92	<0,001
Rec. des strates de 0,5 à 4 m	0,61	0,44	0,5	0,46	0,46	0,43	0,53	0,23	6,34	0,0962
Rec. des strates de plus de 8 m	0,93	0,22	0,91	0,08	0,89	0,22	0,92	0,25	5,27	0,1531
Indice de diversité de la stratification	1,45	0,21	1,51	0,15	1,48	0,16	1,47	0,21	2,63	0,4529
Couverture totale de la végétation	1,88	0,81	2,39	0,62	2,1	0,7	1,52	0,45	31,63	<0,001
Nombre de strates	3,56	1,48	3,96	1,18	3,67	1,29	3,54	1,55	2,56	0,4639
Indice de stratification verticale	7,59	6,24	10,09	5,18	8,45	5,12	5,86	4,03	15,38	0,0015
<u>Composition de la futaie</u>										
Surface terrière pour le hêtre	6,52	7,28	0,33	0,9	0,53	1,47	11,74	6,32	92,24	<0,001
% de surface terrière en hêtre	0,31	0,32	0,02	0,06	0,03	0,08	0,5	0,26	87,78	<0,001
Surface terrière pour les chênes	11,87	7,17	8,64	4,41	16,76	7,04	11,45	6,6	25,69	<0,001
% de surface terrière en chêne	0,6	0,32	0,56	0,27	0,93	0,17	0,47	0,25	68,46	<0,001
Circ. moyenne des bouleaux	133,43	65,25	90,17	40,93	93,51	29,91	153,28	56,25	43,36	<0,001
% de surface terrière en bouleau	0,03	0,11	0,3	0,2	0,01	0,04	0	0,02	113,39	<0,001
<u>Essences du peuplement</u>										
Rec. total du hêtre	0,27	0,25	0,04	0,1	0,06	0,12	0,44	0,18	76,83	<0,001
Rec. total du chêne	0,49	0,28	0,43	0,3	0,64	0,22	0,39	0,21	23,06	<0,001
Rec. total du bouleau	0,06	0,17	0,3	0,22	0,07	0,11	0,00	0,03	74,72	<0,001
Importance du hêtre	72,47	67,97	4,04	11,42	6,33	18,09	114,05	48,49	89,65	<0,001
Importance des chênes	107,07	64,69	103,07	51,43	184,83	35,08	80,28	41,89	71,78	<0,001
Importance du bouleau	6,95	25,09	70,05	39,34	2,41	7,88	1,37	5,96	115,38	<0,001
% de surface terrière en essences										
héliophiles	0,67	0,33	0,94	0,15	0,96	0,1	0,5	0,26	81,51	<0,001
Nombre d'essences de la futaie	1,89	0,68	2,36	0,56	1,39	0,79	2,16	0,59	46,54	<0,001
Nombre d'essences	2,82	1,54	5,68	1,32	3,46	1,77	2,54	1,11	52,17	<0,001
<u>Composition de la strate herbacée</u>										
Recouvrement de la houlque	0,15	0,28	0,51	0,43	0,44	0,37	0,09	0,15	42,43	<0,001
Recouvrement de la ronce	0,15	0,29	0,17	0,26	0,27	0,32	0,04	0,15	22,48	<0,001
Recouvrement de la canche	0,2	0,31	0,34	0,33	0,24	0,27	0,08	0,15	14,98	0,0018
Recouvrement de la myrtille	0,09	0,18	0,11	0,23	0,14	0,26	0,05	0,14	5,12	0,1632
Recouvrement des luzules	0,06	0,12	0	0	0,01	0,04	0,1	0,14	26,34	<0,001
Recouvrement de la fougère aigle	0,2	0,29	0,4	0,36	0,33	0,3	0,05	0,13	30,14	<0,001
<u>Bois mort</u>										
Nombre de bois morts sur pied	15,00	24,74	54,1	51,49	42,82	46,30	8,21	18,58	53,59	<0,001

Dans le cas du sous-habitat 3, le recouvrement du taillis et le recouvrement du sous-bois sont très faibles (notamment du noisetier). Par contre, la régénération naturelle y est plus développée (avec en moyenne plus de 50 % de recouvrement). La composition de la strate de 0,5 à 4 mètres est donc différente selon le sous-habitat.

3.5.2. LES TROIS SOUS-HABITATS ET LA TYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS

Dans la littérature, même si l'occupation de chênaies a été noté, l'habitat typique décrit pour le pouillot siffleur est la hêtraie. Or, selon nos résultats, le pouillot siffleur n'est présent que dans 37 placettes de hêtraie sur un total de 108 placettes avec présence de pouillots siffleurs, soit un tiers des placettes.

De ces 37 placettes, 35 appartiennent aux types de peuplements en 'hêtraie' (types 6, 7, 8) établis sur la classification des 255 placettes indépendamment de toute analyse de l'habitat du pouillot siffleur (voir chapitre 4 - 4.5.1). La majorité (95 %) des placettes du sous-habitat 1 sont de type 'hêtraie' alors que 87 % des placettes du sous-habitat 2 et 72 % des placettes du sous-habitat 3 sont de type 'taillis-sous-futaie' (Tableau 7.10).

On peut donc légitimement se demander pourquoi le pouillot siffleur fréquente si peu les types de peuplements en 'hêtraie' (types 6, 7 et 8). Les types 6, 7 et 8 représentent 128 placettes. Pour les observations de pouillots siffleurs en sous-habitat 3, trois placettes avec observations se trouvent en type 6, 4 placettes en type 7 et 28 en type 8. Si l'on compare l'utilisation des placettes pour les différents types de peuplements en 'hêtraie' avec leur disponibilité pour le sous-habitat 3, on remarque une proportion plus importante de placettes occupées par le siffleur en type 8 (29 %) comparativement aux types 6 (19 %) et 7 (27 %). La différence est significative ($\chi^2=12,51$, $n=2$, $p=0,001$).

Le pouillot siffleur occupe les placettes des hêtraies (sous-habitat 3 et types 6, 7, 8) qui ont un recouvrement des strates de 0,5 à 4 m le plus élevé (Tableau 7.11). En chênaie-boulaie et en chênaie, le pouillot siffleur est présent dans des placettes qui présentent un recouvrement moindre des strates de 0,5 à 4 m (sous-habitats 1 et 2, types 4 et 5).

Tableau 7.10 : Concordance entre les types de peuplements et les trois sous-habitats exprimée par le nombre de placettes avec canton de pouillot siffleur.

	Types de peuplements								Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
sous-habitat 1 - Présence	5		1	5	12			2	25
sous-habitat 2 - Présence	3	1	4		36			2	46
sous-habitat 3 - Présence			1		1	3	4	28	37
Total - Présence	8	1	6	5	49	3	4	32	108
Total - Présence et absence	28	5	12	7	75	16	15	97	255

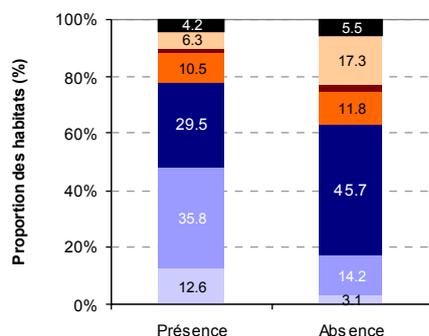
Tableau 7.11 : Moyenne des recouvrements de 0,5 à 4 m de hauteur (%) pour les types de peuplements majoritaires des trois sous-habitats du pouillot siffleur.

	sous-habitat 1		sous-habitat 2	sous-habitat 3		
	Type 4	Type 5	Type 5	Type 6	Type 7	Type 8
Absence (n=147)	27	40	41	37	71	47
Présence (n=108)	51	26	18	50	83	50

3.5.3. LES TROIS SOUS-HABITATS ET LA STRUCTURE

Si l'on compare, d'une part, les sous-habitats 1 et 2 et, d'autre part, le sous-habitat 3 en fonction des classes de structure, on observe des différences majeures. Les placettes où le pouillot siffleur est présent sont principalement de structures régulières et notamment 'régulier bois moyens' alors qu'en absence de l'espèce, les placettes présentent une structure irrégulière (Figure 7.18 & Annexe 7.2). Bien qu'il y ait sélection des placettes selon la structure pour les sous-habitats 'chênaie-boulaie' et 'chênaie' ($\chi^2=14,15$, $n=6$, $p=0,05$), il n'y a pas de classe sélectionnée de manière positive ou négative. Par contre, pour le sous-habitat 3 'hêtraie-chênaie', la classe 'irrégulier' est sélectionnée positivement ($p_0=0,13$, $p_1=0,46$; $IC(-)=0,26$; $IC(+)=0,66$) tandis que la classe 'régulier gros bois' est sélectionnée négativement ($p_0=0,36$, $p_1=0$) ($\chi^2=1187$, $n=6$, $p=0,05$). Aucun pouillot siffleur n'occupe de placette de structure 'régulier gros bois' pour le sous-habitat 3 'hêtraie-chênaie'.

(a) Habitat "Chêne-Bouleau"



(b) Habitat "Hêtre"

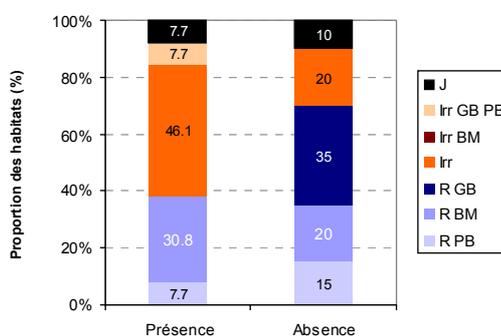


Figure 7.18 : Pourcentage de placettes avec et sans observation de pouillot siffleur pour (a) les sous-habitats 1 et 2 soit « chênaie-boulaie » et « chênaie » et (b) le sous-habitat 3 soit « hêtraie-chênaie » en fonction des classes de structure.

3.5.4. LES TROIS SOUS-HABITATS ET LA DISTANCE ENTRE CANTONS

Pour les placettes en hêtraie-chênaie (sous-habitat 3), 35 % des cantons de pouillots siffleurs se trouvent à moins de 150 m d'un autre canton occupé par l'espèce. Par contre, pour les chênaie-boulaie et chênaie (sous-habitats 1 et 2), respectivement 78 et 88 % des cantons se situent à proximité d'un autre canton. L'éloignement des cantons en hêtraie-chênaie est nettement plus important, comme l'illustre la Figure 7.19.

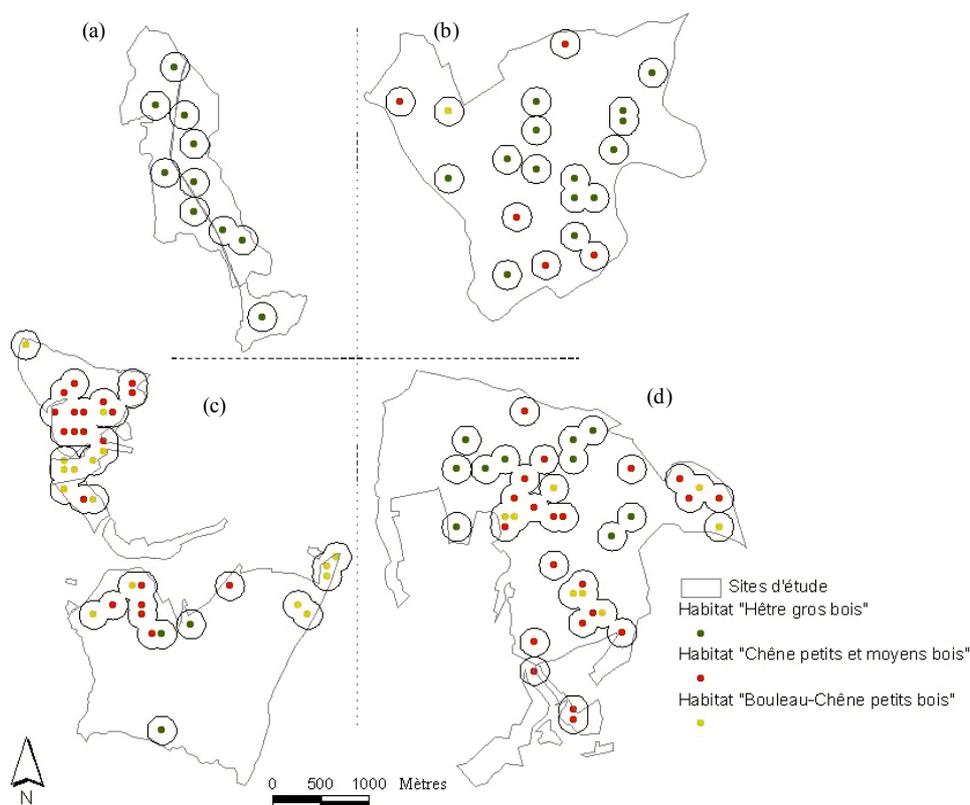


Figure 7.19 : Répartition des cantons de pouillots siffleurs en 2002 sur les quatre sites d'étude en fonction de leur appartenance aux trois sous-habitats. Les polygones comprennent les cantons voisins qui se situent à distance de moins de 150 mètres.

3.6. Modélisation de la présence du pouillot siffleur selon les trois sous-habitats

Etant donné la mise en évidence de trois sous-habitats distincts pour le pouillot siffleur, la modélisation sera menée distinctement pour chacun de ces sous-habitats.

3.6.1. MODELISATIONS LOGISTIQUES

Des modèles de régression logistique sont construits pour chaque sous-habitat du pouillot siffleur.

(a) Le sous-habitat 1 : chênaie-boulaie petits bois

Les variables retenues pour ce modèle sont le recouvrement de la régénération (RecRGN) qui influence négativement la probabilité de présence du pouillot siffleur, le recouvrement de la strate de 8 à 32 mètres (RecS6), le nombre d'essences de la futaie, du sous-bois et du taillis (NbFTSSB), la présence de sous-bois de coudrier (Sbcou) et l'importance du bouleau dans la futaie (lvbo) ($D=48,65$; $AIC=60,65$; $W=20,11$, $n=5$, $p=0,0012$; $G^2=114,9$, $n=5$, $p<0,001$; $HL=7,1$, $n=5$, $p=0,21$). Toutes les variables sont significatives au test de Wald (Tableau 7.12). Ce modèle explique 47,5 % de la variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur (r^2 de Nagelkerke).

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pouillot siffleur pour le sous-habitat « chênaie-boulaie petits bois » avec un taux de classement correct (CCR) de 95,7 % pour tous les

sites dont 87,5 % pour les présences et 99,5% pour les absences. La prévalence est de 0,1. Le taux de faux positifs est de 2 % et le taux de faux négatifs est de 24 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une très bonne adéquation du modèle aux données ($\kappa=0,752$). La valeur de l'aire sous la courbe ROC est de 95,7 % (Figure 7.20). Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est de 0,45.

Tableau 7.12 : Modèle par régression logistique pour le sous-habitat « chênaie-boulaie petits bois » (avec signification des tests de χ^2 de Wald entre les coefficients du modèle et les valeurs nulles)

	Coefficient	Erreur standard	Wald χ^2	p
Intercept	-19,76	5,09	15,07	<0,001
Recouvrement de la régénération	-6,03	2,32	6,72	0,010
Recouvrement de la strate de 8 à 32 m	11,485	3,72	9,55	0,002
Nombre d'essences	1,048	0,3	12,4	<0,001
Présence de sous-bois de noisetier	2,68	1,215	4,9	0,027
Importance du bouleau dans la futaie	0,06	0,015	17	<0,001

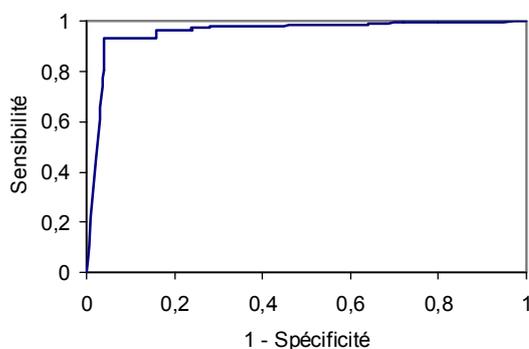


Figure 7.20 : Courbe ROC pour le modèle du sous-habitat « chênaie-boulaie petits bois » du pouillot siffleur.

(b) Le sous-habitat 2 : chênaie petits et moyens bois

Les variables retenues dans le modèle « chênaie petits et moyens bois » sont le recouvrement de la houlque (RecHo), le nombre de gros bois à l'hectare (GB), l'importance en futaie du bouleau (lvbo) et du chêne (lvch) et le recouvrement moyen des strates de 0,5 à 8 mètres (RecS345S) (D=130,21 ; AIC=142,21 ; W=49,22, n=5, p<0,001 ; G²=110,49, n=5, p<0,001 ; HL=2,33, n=8, p=0,96). Toutes les variables sont significatives au test de Wald sauf le recouvrement de la houlque (Tableau 7.13). Ce modèle explique 57,5 % de la variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur (r^2 de Nagelkerke).

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pouillot siffleur pour le sous-habitat « chênaie petits et moyens bois » avec un taux de classement correct (CCR) de 88 %. La prévalence est de 0,18 et l'aire sous la courbe ROC est de 90,4 % (Figure 7.21). Le taux de faux positifs est de 8,6 % et le taux de faux négatifs est de 26 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une bonne adéquation du modèle aux données ($\kappa=0,621$). Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est 0,38.

Tableau 7.13 : Modèle par régression logistique pour le sous-habitat « chênaie petits et moyens bois » (avec signification des tests de χ^2 de Wald entre les coefficients du modèle et les valeurs nulles)

	Coefficient	Erreur standard	Wald χ^2	p
Intercept	-2,927	1,25	5,51	0,019
Recouvrement de la houlque	0,794	0,62	1,624	0,203
Nombre de gros bois	-0,04	0,014	10,51	0,001
Importance du chêne dans la futaie	0,022	0,006	12,28	0,001
Importance du bouleau dans la futaie	-0,05	0,02	5,57	0,019
Recouvrement des strates de 0,5 à 8 m	-0,93	0,37	6,27	0,012

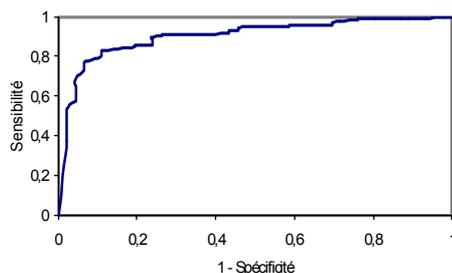


Figure 7.21 : Courbe ROC pour le modèle de le sous-habitat « chênaie petits et moyens bois » du pouillot siffleur.

(c) Le sous-habitat 3 : hêtraie gros bois

Les variables retenues dans le modèle « hêtraie gros bois » sont le recouvrement de la strate de moins de 0,125 m de haut (RecS1), la présence de sous-bois de noisetier (Sbcou), le nombre de gros bois à l'hectare (GB) et l'importance du hêtre dans la futaie (Ivhe) (D=158,36 ; AIC=168,36 ; W=16,29, n=4, p<0,0027 ; G²=52,83, n=4, p<0,001 ; HL=3,49, n=5, p=0,62). Toutes les variables sont significatives au test de Wald sauf le recouvrement de la strate de moins de 0,125 m de hauteur et la présence de sous-bois (Tableau 7.14). Ce modèle explique 33 % de la variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur (r^2 de Nagelkerke).

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pouillot siffleur pour le sous-habitat « hêtraie gros bois » avec un taux de classement correct (CCR) de 85 %. La prévalence est de 0,15 et l'aire sous la courbe ROC est de 81,7 % (Figure 7.22). Le taux de faux positifs est de 0 % et le taux de faux négatifs est de 86 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une pauvre adéquation du modèle aux données ($\kappa=0,32$). Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est 0,69.

Tableau 7.14 : Modèle par régression logistique pour le sous-habitat « hêtraie gros bois » (avec signification des tests de χ^2 de Wald entre les coefficients du modèle et les valeurs nulles)

	Coefficient	Erreur standard	Wald χ^2	P
Intercept	-3,77	0,83	20,8	<,0001
Recouvrement de la strate de 0 à 0,125 m	1,247	0,9	1,93	0,16
Présence de sous-bois de noisetier	-12,76	186,4	0,005	0,94
Nombre de gros bois	0,026	0,009	9,1	0,003
Importance du hêtre dans la futaie	0,007	0,003	4,08	0,043

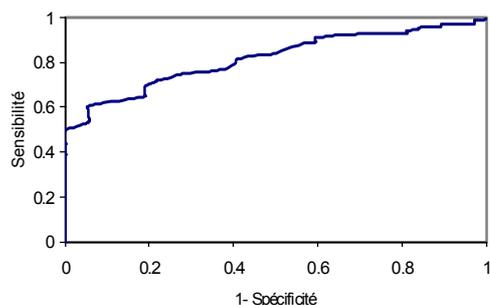


Figure 7.22 : Courbe ROC pour le modèle du sous-habitat « hêtre-chêne gros bois » du pouillot siffleur.

(d) Le sous-habitat du pouillot siffleur hors « hêtre-chêne »

Un quatrième modèle a été élaboré en regroupant les deux premiers sous-habitats. Ce regroupement, fondé sur ces deux sous-habitats proches, pourrait permettre de réduire le nombre de modèles à utiliser pour le pouillot siffleur.

Le modèle hors hêtre-chêne est construit en fonction des présences et absences du pouillot siffleur conjointement dans les sous-habitats 1 et 2. Il se base ainsi sur les données en dehors du sous-habitat hêtre-chêne. Ce modèle est constitué des variables de recouvrement des strates de 0,5 à 8 m de hauteur (RecS345), de présence d'un sous-bois de noisetier (Sbcou), de nombre de gros bois à l'hectare (GB) et de l'importance du hêtre dans la futaie (Tableau 7.14) ($D=166,9$; $AIC=176,9$; $W=46,35$, $n=4$, $p<0,001$; $G^2=134,72$, $n=4$, $p<0,001$; $HL=10,44$, $n=8$, $p=0,235$). Toutes les variables sont significatives au test de Wald (Tableau 7.15). Ce modèle explique 60 % de la variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur (r^2 de Nagelkerke).

Tableau 7.15 : Modèle par régression logistique pour les sous-habitats « hors hêtre-chêne » (avec signification des tests de χ^2 de Wald entre les coefficients du modèle et les valeurs nulles)

	Coefficient	Erreur standard	Wald χ^2	P
Intercept	1,172	0,44	7,22	0,007
Recouvrement des strates de 0,5 à 8 m	-2,04	0,56	13,2	<0,001
Présence de sous-bois de noisetier	1,64	0,44	13,65	<0,001
Nombre de gros bois	-0,036	0,011	10,75	0,001
Importance du hêtre dans la futaie	-0,03	0,008	12,49	<0,001

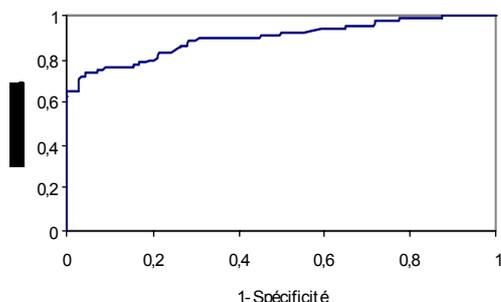


Figure 7.23 : Courbe ROC pour le modèle des sous-habitats « hors hêtre-chêne » du pouillot siffleur.

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pouillot siffleur pour les sous-habitats hors « hêtraie-chênaie » avec un taux de classement correct (CCR) de 84 % pour tous les sites dont 70 % pour les présences et 90% pour les absences. La prévalence est de 0,28 et l'aire sous la courbe ROC est de 89,6 % (Figure 7.23). Le taux de faux positifs est de 11 % et le taux de faux négatifs est de 30 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une bonne adéquation du modèle aux données ($\kappa=0,59$). Le seuil optimal de détermination de présence du pouillot siffleur est de 0,53.

La bonne adéquation de ce quatrième modèle montre que, même si trois sous-habitats ont été distingués, les sous-habitats 1 et 2 peuvent être modélisés ensemble.

3.6.2. MODELISATIONS AUTOLOGISTIQUES

Seuls les modèles pour les sous-habitats « chênaie-boulaie petits bois » et « chênaie petits et moyens bois » intègrent un terme d'autocorrélation de manière significative.

Le modèle de régression autologistique pour le sous-habitat « chênaie-boulaie petits bois » comprend en plus des variables reprises dans le modèle logistique, un effet de voisinage dans un rayon de 100 mètres ($D=42,5$; $AIC=56,5$; $W=19,8$, $n=6$, $p=0,003$; $G^2=116,4$, $n=6$, $p<0,001$; $HL=1,3$, $n=4$, $p=0,85$). Toutes les variables sont significatives au test de Wald ($p<0,03$). Le modèle explique 79 % de la variance.

Le modèle de régression autologistique pour le sous-habitat « chênaie petits et moyens bois » comprend outre les variables reprises dans le modèle logistique, un effet de voisinage dans un rayon de 400 mètres ($D=125,7$; $AIC=139,7$; $W=49,5$, $n=6$, $p<0,001$; $G^2=115$, $n=6$, $p<0,001$; $HL=11$, $n=8$, $p=0,2$). Toutes les variables sont significatives au test de Wald sauf le recouvrement en houlque. Le modèle explique 60 % de variance dans l'occupation des placettes par le pouillot siffleur.

4. Discussion

4.1. Influence de la composition et de la structure des peuplements sur l'occupation des forêts par le pouillot siffleur en Ardenne

Alors que la variabilité des placettes est liée en grande partie à la composition, les différences permettant d'expliquer la présence du pouillot siffleur se basent presque exclusivement sur des variables de structure.

Les peuplements étudiés ont uniquement comme essences dominantes le hêtre, les chênes indigènes et le bouleau. Or, ce sont précisément les essences recherchées par l'espèce du fait de leur forte disponibilité en proies potentielles (Bibby, 1989). Selon Lippek (1996), la disponibilité en insectes volants est plus importante dans les peuplements forestiers feuillus que mélangés ou résineux : dans les chênaies notamment, de mai à juin, il y a dix fois plus de proies potentielles pour le pouillot siffleur qu'en pessières et 8,4 fois plus qu'en peuplements de mélèzes. La préférence du pouillot siffleur pour les habitats feuillus correspond à ces différences de disponibilité en proies. Dans notre étude, étant donné que l'analyse ne porte pas sur des habitats à composition défavorable pour l'espèce (e.a. pessière), il est cohérent de ne pas trouver de sélection particulière en termes de classe de composition.

Dans nos résultats, le pouillot siffleur sélectionne les peuplements à dominance de bois moyens et également de petits bois. Ces peuplements sont majoritairement des chênaies. Les peuplements à dominance de gros bois sont évités. Quelle & Lemke (1988) ont trouvé que la majorité des territoires du pouillot siffleur en Allemagne étaient situés dans des peuplements à

petits bois (de circonférence inférieure à 65 cm) et à bois moyens (entre 65 et 125 cm de circonférence). Pour ces auteurs, les gros bois constituent un facteur limitant pour l'établissement du pouillot siffleur. La sélection de jeunes peuplements est une caractéristique typique des espèces migratrices comme nous l'avons montré au Chapitre 6.

Dans les peuplements composés majoritairement de hêtres, la structure optimale est la structure irrégulière. Ces résultats concordent avec ceux de Quelle & Lemke (1988).

En terme de type de peuplement, le pouillot siffleur se rencontre principalement dans des chênaies de type taillis-sous-futaie avec des arbres de la futaie de dimensions moyennes (90 à 149 cm de circonférence) et un taillis souvent haut et vieilli (notamment de noisetier) ainsi que dans des futaies de hêtre en mélange avec du chêne à structure irrégulière. Il y a une sélection positive des chênaies alors que les hêtraies-chênaies sont disponibles en plus grand nombre par rapport à leur utilisation par le siffleur. C'est également le cas en Allemagne (Quelle & Lemke, 1988).

4.2. Importance du couvert forestier et du sous-bois

Sharrock (1976) décrit l'habitat du pouillot siffleur par les facteurs suivants : une bonne canopée, peu de strates intermédiaires et une couverture au sol éparse, mais avec une disponibilité suffisante en branches basses lui fournissant des perchoirs lors du nourrissage des jeunes et des abris contre les intempéries. Nos résultats concordent avec ces considérations mais permettent de définir, pour ces facteurs de l'habitat, des seuils pour la présence de l'espèce en chênaies et hêtraies ardennaises.

Le pouillot siffleur est une espèce qui requiert un couvert forestier important, à plus forte raison s'il se trouve en chênaie. Si le couvert de la strate de 8 à 32 mètres est inférieur à 80 %, il y a très peu de chance que l'espèce s'y cantonne pour la reproduction. Ce résultat concorde avec celui de Bibby (1989).

Par ailleurs, l'espèce recherche des peuplements forestiers où le sous-bois est suffisamment présent pour lui offrir des perchoirs, comme relais au nid notamment, et des postes de chasse (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980). Ceci peut expliquer que des hêtraies ne soient pas, ou plus, occupées par le pouillot siffleur pendant la période de nidification. En effet, sur nos sites d'études, les hêtraies présentent une faible stratification comprenant rarement un sous-bois propice à l'établissement du siffleur. Selon nos résultats, le pouillot siffleur occupe minoritairement la hêtraie (un tiers des cantons). Les hêtraies occupées sont précisément celles qui ont un recouvrement important des strates de 0,5 à 4 mètres. Les autres peuplements occupés sont ceux où le chêne domine. Les essences héliophiles permettent le développement de branches basses et d'un sous-étage plus important et plus diversifié. Pour nos sites d'étude, ce sont les peuplements à dominance de chêne qui ont une plus grande variabilité de structure verticale. La hauteur atteinte par les noisetiers leur confère un intérêt pour cet insectivore qui peut les utiliser comme perchoirs, sous les frondaisons.

Mais l'encombrement sous la canopée ne doit pas être trop important pour que l'oiseau puisse chasser dans le sous-bois et surtout qu'il ait un accès aisé au nid qui se trouve au sol. Les peuplements présentant un recouvrement des strates de 0,5 à 2 m et de 2 à 4 m de plus de 50 % en moyenne pour chacune des deux strates, sont défavorables à l'établissement du pouillot siffleur. Dans les peuplements à base d'essences héliophiles, comme les chênes indigènes, et où les bois atteignent déjà une certaine dimension, la lumière qui arrive au sol permet le développement d'une strate arbustive importante. Dans certains cas, elle pourrait être si importante qu'elle pourrait gêner l'installation du pouillot siffleur. En Angleterre, Bibby (1989) a également montré que la répartition du pouillot siffleur, que ce soit en chênaie ou en boulaie, coïncide avec les sites les plus pauvres, c'est-à-dire là où la strate arbustive est la moins dense. Balent & Courtiade (1986) ont montré que,

dans la région des Pyrénées françaises, le pouillot siffleur occupait jadis de vieilles peupleraies typiques de la ripisylve garonnaise où le sous-bois était exploité pour le pâturage, ce qui, en cantonnant les broussailles au pied des arbres, maintenait le milieu dans un état favorable pour l'espèce. Actuellement, ces peupleraies sont envahies par d'importants ronciers, rendant improbable la nidification du pouillot siffleur.

Comment expliquer qu'autrefois, et encore dans pas mal de pays européens (e.a. Allemagne), le pouillot siffleur se cantonne en hêtraie ? Nous serions tentés de croire que le rôle primordial joué par le hêtre dans l'installation et la nidification du pouillot siffleur est d'empêcher, notamment par concurrence radiculaire et par son tempérament sciaphile, le développement d'une strate inférieure buissonnante importante. Cette absence est un trait structural normal et spontané de toutes les hêtraies à l'état de futaie. Le sous-bois ne s'y installe que dans les trouées naturelles ou artificielles. Le hêtre ne serait ainsi important pour le pouillot siffleur que par son action sur la strate inférieure. N'oublions pas, en plus, que les pouillots siffleurs se fixent dans les hêtraies bien souvent avant leur feuillaison. Les oiseaux se nourrissent alors dans le sous-bois (charmes, érables, bouleaux) ou dans les autres essences à feuillaison plus précoce. Il semblerait ainsi que ce soit avant tout l'aspect de la strate intermédiaire (buissons-taillis) qui détermine l'espèce à se fixer. La définition des seuils minima de recouvrement de la futaie et maxima de recouvrement de la strate arbustive permet, par exemple, de bien expliquer pourquoi le pouillot siffleur est présent majoritairement dans les peuplements forestiers de type hêtraie-chênaie mélangée et irrégulière et de type taillis-sous-futaie de jeunes chênes.

Dans nos résultats, une strate herbacée développée est particulièrement recherchée par l'espèce, ce que lui fournit soit la houlque soit, dans une moindre mesure, la luzule en hêtraie. En chênaie, le pouillot siffleur recherche les plages de houlque afin d'y dissimuler son nid. Le recouvrement minimal de la strate herbacée de moins de 50 cm de haut semble être au minimum de 50 %.

En résumé, bien qu'il importe que la strate herbacée soit bien développée, elle semble néanmoins jouer un rôle mineur dans le choix du biotope. La strate des arbres est par contre indispensable mais peut, dans certains cas, être réduite à un haut taillis ou à une très jeune futaie, pour autant que les couronnes des arbres les plus hauts soient jointives. La strate buissonnante ou arbustive semble à ce titre jouer un rôle au moins égal à celui des arbres :

- soit elle est totalement absente et provoque le rejet du biotope par le pouillot siffleur, sauf si elle est remplacée par des branches basses issues de la futaie ;
- soit elle est très dense et exclut la présence de l'oiseau ;
- soit encore, elle est clairsemée, ou irrégulière sous la futaie, et semble représenter le milieu le plus propice à une bonne densité.

4.3. Importance de la cohésion sociale sur le choix des sites de nidification de l'espèce ?

Sur base des observations brutes de pouillots siffleurs, on peut clairement montrer un regroupement des individus dans l'espace, sans pouvoir toutefois déterminer si ce regroupement des cantons est indépendant d'une éventuelle autocorrélation spatiale des variables environnementales. Sur base de la grille d'inventaire, les analyses montrent des autocorrélations spatiales positives tant pour la réponse de l'espèce que pour les variables de l'habitat retenues comme les plus explicatives de la présence de l'espèce à l'échelle locale.

Le modèle de régression autologistique à l'échelle locale pour les types de peuplements n'est pas beaucoup plus performant que le modèle sans autocovariable. Cependant, comme le montrent l'analyse des résidus et le caractère significatif de l'autocovariable au test de Wald, le

modèle autologistique permet de se départir de l'autocorrélation spatiale positive des variables prédictives et de présence de l'espèce. La cohésion sociale chez cette espèce, évoquée par d'autres auteurs (e.a. Herremans, 1993) est ici démontrée grâce au modèle de régression autologistique. Les territoires du pouillot siffleur sont groupés en agrégats.

La cohésion sociale chez le pouillot siffleur peut s'expliquer par une plus grande efficacité dans la recherche des sites de nidification. De fait, en tant qu'espèce migratrice, le pouillot siffleur arrive tard dans la région de nidification et doit trouver rapidement un site propice. Or, on peut supposer que les premiers individus arrivés (plus âgés ou plus expérimentés) occupent les meilleurs sites. Les individus suivants ont dès lors tout intérêt à s'installer à proximité. Cependant, il est à noter que d'après des études de baguage de pouillots siffleurs menées sur plusieurs années (Nilsson, 1986; Herremans, 1993), la fidélité aux territoires des années antérieures est très faible. Ce n'est toutefois pas l'avis de Fouarge (1968) qui obtient un taux de fidélité de 26 % (avec une mortalité de 45 % minimum) et considère que le pouillot siffleur a une fidélité stricte ou au moins partielle à ses lieux de nidification. Cette fidélité semble s'appliquer aux adultes et non pas aux jeunes bagués au nid. L'acquisition d'expérience dans la connaissance du site de reproduction serait donc partielle.

La deuxième raison, et probablement la plus importante, qui justifie cette cohésion sociale chez le pouillot siffleur est la proportion plus importante de mâles que de femelles (Fouarge, 1968 ; Herman, 1971; Herremans, 1993). Les femelles, en privilégiant des mâles dont le territoire a de nombreux voisins, s'assurent un succès de reproduction supérieur (Dale, 2001). Un mâle non apparié a donc plus de chance de se reproduire s'il se trouve à proximité d'autres mâles appariés (Herremans, 1993). Ceci montre aussi que la fragmentation des habitats est néfaste pour le pouillot siffleur (Berg, 1997).

La distance entre cantons de pouillots siffleurs au sein des sites d'étude varie en fonction des trois sous-habitats. Le degré d'isolement des individus est plus grand pour les peuplements en hêtraie. Dans les autres habitats, plus de trois individus sur quatre se trouvent à moins de 150 mètres d'un autre individu. Il est dès lors cohérent d'en conclure que l'introduction d'un terme autocovariable dans la régression logistique augmente la variance expliquée du modèle et sa précision. Toutefois, c'est l'introduction de l'autocorrélation spatiale des observations de pouillot siffleur pour les sous-habitats en chênaie et en boulaie qui sont les plus pertinentes.

4.4. Interprétation des modèles

L'analyse de la régression logistique montre qu'à l'échelle locale, la probabilité de présence de l'espèce peut être positivement associée à la présence de cépées de taillis, au nombre de bois moyens, au recouvrement de la houlque et au recouvrement des strates de 0,5 à 4 mètres. Les variables reprises dans la régression logistique concordent avec les variables d'habitat reconnues comme pouvant être associées à la présence du pouillot siffleur (Fouarge, 1968 ; Quelle & Lemke, 1988). Toutefois, ces variables seules ne suffisent pas à expliquer de façon satisfaisante la présence ou l'absence de l'espèce.

La construction de modèles distincts en fonction des trois sous-habitats permet d'augmenter considérablement la prédiction de présence de l'espèce. Les variables 'gros bois' et les recouvrements des différentes strates de la végétation ainsi que la proportion de chacune des essences dominantes dans la futaie déterminent au mieux la probabilité de présence du pouillot siffleur et ce, quel que soit l'habitat considéré. Les modèles logistiques définis pour chaque sous-habitat du pouillot siffleur permettent de prédire la présence de l'espèce avec un taux de classement correct d'au moins 85% et avec une bonne adéquation du modèle aux données.

Il est intéressant de noter que dans le modèle du pouillot siffleur pour le sous-habitat « hêtraie-chênaie gros bois », une des variables explicatives est le recouvrement de la strate de végétation inférieure à 125 cm. Or, cette variable est inversement corrélée au nombre de gros bois et au hêtre en général (Annexe 6.5). Par contre, le recouvrement de cette strate est fortement corrélée aux différents indices de stratification. Cela confirme que là où le pouillot siffleur est présent en « hêtraie-chênaie gros bois », il y a une stratification verticale plus importante.

Sur base des proportions de chaque essence principale dans la futaie, il est donc possible de déterminer le sous-habitat et d'ensuite estimer une probabilité de présence de l'espèce par des modèles distincts. Ces modélisations ont un objectif de prédiction locale et concernent la région biogéographique de l'Ardenne. Le fait que le pouillot siffleur occupe des habitats multiples pourrait être dû à une détérioration de son habitat originel et à l'utilisation par l'espèce d'un ou de plusieurs habitats de substitution.

Par contre, on ne s'explique pas complètement la proportion très importante de faux négatifs générés par la validation croisée du modèle logistique en hêtraie. Ces faux positifs auraient pu être le fait de la cohésion sociale, des individus occupant un habitat non optimal en raison de la proximité d'autres individus, mais ce n'est pas le cas. Par contre, comme le montrent les résultats de l'analyse en composantes principales, les peuplements de hêtre sont relativement homogènes sur les sites d'étude (tant en composition qu'en structure), ce qui ne permet peut être pas d'obtenir des modèles très précis et performants. Ceci pourrait être testé dans le cas d'une validation sur des données externes au jeu de données de départ.

Les trois modèles pour les trois sous-habitats du pouillot siffleur sont performants, même sans intégrer un terme d'autocorrélation spatiale. Le calcul de ce terme et son intégration dans les modèles permettent de démontrer le rôle de la cohésion sociale dans deux des trois sous-habitats du pouillot siffleur. En hêtraie-chênaie, le terme autocovariable n'est pas significatif. Ceci peut s'expliquer par le fait que cet habitat ne permet pas (ou plus) de supporter des densités élevées de pouillots siffleurs, contrairement aux chênaies et aux boulaies.

5. Conclusion

Les habitats utilisés par le pouillot siffleur en Ardenne sont soit des chênaies, soit des hêtraies avec une proportion non négligeable de chênes dans la futaie. Le pouillot siffleur est peu ou pas présent dans la hêtraie pure en raison de l'absence de sous-étage. Cet oiseau est par contre présent dans la majorité des hêtraies à composition diversifiée et à structure irrégulière.

Notre approche a permis de définir des seuils pour le recouvrement des strates arbustives et arborées requis pour l'établissement du pouillot siffleur sur un site. Cette étude met en évidence l'importance de la structure verticale des peuplements forestiers dans le choix des sites occupés par le pouillot siffleur.

Des seuils de recouvrement de moins de 80 % pour la strate de 50 cm à 4 mètres de haut et de plus de 85 % pour la strate de plus de 8 mètres sont identifiés. Un recouvrement trop peu important de la futaie et un recouvrement trop important ou nul des strates intermédiaires sont des facteurs limitant la présence de l'espèce. Les hêtraies peu structurées n'accueillent pas le pouillot siffleur, pas plus que les chênaies à sous-bois ou taillis bas trop dense. Le pouillot siffleur est présent dans les hêtraies où soit des arbustes, soit de la régénération naturelle sont présents. Les facteurs limitants pour l'habitat de l'espèce sont différents en fonction du type de peuplement étudié, ce qui auparavant n'a jamais été montré.

La chênaie et la chênaie-boulaie apparaissent comme des habitats de meilleure qualité pour le pouillot siffleur car ils offrent un plus grand potentiel de sites de nidification. Les cantons y sont fortement regroupés dans l'espace (à moins de 150 m dans 83 % des cas) contrairement aux sites en hêtraie qui n'accueillent que des cantons isolés les uns des autres et ne peuvent accueillir des densités élevées de pouillot siffleur.

La modélisation de l'habitat local du pouillot siffleur est particulièrement délicate à mener en raison :

- de l'influence de la cohésion sociale des individus ;
- de l'utilisation par l'espèce d'habitats fort différents ;
- de l'influence d'éléments de la structure verticale qui ne sont pas facilement quantifiables.

A partir du moment où l'essence dominante de la futaie est identifiée, la modélisation de l'habitat devient tout à fait réalisable. Les variables relatives à l'importance du chêne, du bouleau et du hêtre dans la futaie sont très pertinentes pour l'étude du pouillot siffleur.

Enfin, nos résultats sont basés sur la comparaison de données de présence et absence de l'espèce. Les habitats occupés par le pouillot siffleur peuvent ne pas être optimaux et ne pas garantir une reproduction optimale pour l'espèce. De fait, les analyses ne tiennent pas compte de données démographiques (taux de fécondité en fonction des habitats). Afin de se départir de l'occupation de mauvais habitats par des individus sous la contrainte de cohésion sociale, les modèles construits devraient non plus se baser sur des données de présence/absence mais sur des données de type individu nicheur avec succès ou non. Ce type de données est nettement plus difficile, et donc plus coûteux, à obtenir. Néanmoins, cela reste une perspective intéressante à mettre en place en vue d'une meilleure compréhension de la cohésion sociale chez le pouillot siffleur.

La conservation de l'habitat du pouillot siffleur en Région wallonne dépend donc du maintien de peuplements à base de chênes indigènes, notamment en taillis-sous-futaie, et de la diversification des hêtraies et/ou d'une plus forte structuration verticale de celles-ci. Cependant, la régénération du chêne est déficiente en raison d'une pression trop importante des ongulés et d'une compétitivité moindre des semis de chêne face au hêtre. Une attention particulière envers la régénération des chênes indigènes en Région wallonne est indispensable. Les hêtraies sont de plus en plus monospécifiques avec un sous-bois maigre. Les hêtraies jardinées sont trop fermées pour accueillir le pouillot siffleur. La conservation des habitats de l'espèce nécessite la mise en place de hêtraies à structure irrégulière et mélangées.

Chapitre

8

Sélection et modélisation de l'habitat de pics insectivores spécialistes**1. Introduction****1.1. Caractérisation de l'habitat des pics en général**

Comme nous l'avons vu au Chapitre 2 (§3.3), les pics sont des espèces clés intéressantes par leur forte dépendance aux forêts et leur activité excavatrice qui permet le maintien et le développement de populations de cavernicoles secondaires (Angelstam & Mikusinski, 1994; Winkler *et al.*, 1995; Mikusinski *et al.*, 2001).

Toutes les espèces de pics partagent des fonctions similaires dans les écosystèmes forestiers. Ceci reflète des caractéristiques morphologiques et comportementales semblables (Short, 1982). Beaucoup de pics évitent les forêts à canopée très fermée car trop froides, humides et à populations d'arthropodes réduites. La majorité d'entre eux préfèrent des forêts plus claires, les lisières et les clairières. Par contre, les zones ouvertes et fortement anthropisées sont peu attrayantes pour les pics, excepté pour le pic vert.

Toutefois, il y a une étroite différenciation de l'habitat de reproduction et de nourrissage des espèces de pics européens. Par exemple, les arbres morts au sol et le bois pourrissant sont utilisés par le pic noir et le pic cendré qui chassent les fourmis à même le sol dans les zones ensoleillées. La discussion sur la séparation des niches de pics européens est d'autant plus intéressante qu'elle permet d'analyser les facteurs de l'habitat les plus importants qui déterminent la qualité des habitats des pics (Scherzinger, 2001). Celle-ci peut être déterminée à quatre niveaux fonctionnels (distribution de l'espèce, population, couple nicheur et individu) et selon quatre fonctions (ressources alimentaires, sites de reproduction, prédation et compétition). Les facteurs clés de la structure de l'habitat pour chacune des espèces de pics présentes chez nous sont détaillés au Tableau 8.1.

Les plus grandes densités de pics en Europe peuvent être trouvées dans les forêts riveraines ou alluviales (zones hydromorphes). Ces forêts contiennent un nombre important d'essences à bois tendre recherchées par un grand nombre d'espèces de pics (pic épeichette, pic épeiche, pic cendré et pic vert) (Short, 1982). Les arbres y poussent généralement plus vite. En Europe centrale, de grandes surfaces sont couvertes par des forêts mixtes d'essences feuillues (chêne, charme, érable, hêtre, tilleul, frêne) riches en pics (e.a. pic mar, pic noir et pic vert). Dans les zones les plus froides ou sur les sols les moins riches, le hêtre tend à dominer. Les hêtraies pures sont des habitats typiques des espèces puissantes que sont les pics noir, épeiche et à dos blanc (absent chez nous). Dans ce type de peuplement, ils sont toutefois fort dépendants des arbres âgés ou malades, le bois de hêtre étant particulièrement dur.

Bien que les pics soient capables de récolter la sève des arbres (e.a. pic mar), ouvrir des noisettes ou décortiquer des cônes d'épicéas (e.a. pic épeiche), ils se nourrissent principalement d'arthropodes et sont spécialisés dans la recherche des proies à la surface des arbres. Les techniques de nourrissage vont du 'picorage' (e.a. pic mar) au glanage dans le feuillage (e.a. pic épeichette) et au déchiquetage du bois (e.a. pic noir) (Jenni, 1983; Winkler *et al.*, 1995). Toutes ces techniques impliquent l'utilisation différentielle du bec, de la langue, des pattes et des plumes de la queue. Le type d'essence utilisé par chaque espèce de pic est fonction du cortège d'insectes qui y est lié mais également de la technique de nourrissage. Celle-ci est en partie à la base de la

différenciation des niches des espèces de pics. Si l'on compare les substrats de nourrissage des différents pics, à peu près toutes les strates sont utilisées depuis le collet des racines (e.a. pic noir) jusqu'aux plus petites branches (e.a. pic épeichette). Les plus petites espèces de pics exploitent principalement les branches alors que les plus grandes exploitent les troncs.

Tableau 8.1 : Caractéristiques de l'habitat des 6 espèces de pics présentes en Région wallonne pour le macro-habitat, le substrat de nourrissage et le site de nidification (Alatalo, 1978; Cramp, 1985 ; Winkler et al., 1995 ; Stenberg, 1996; Pasinelli & Hegelbach, 1997; Scherzinger, 2001).

	Pic mar	Pic épeichette	Pic noir	Pic vert	Pic cendré	Pic épeiche
<i>Macro-habitat</i>						
Canopée fermée						++
Trouées		+	+++	+	+++	+++
Morcellement		+++	+	++	+++	++
Parcs arborés		+++	++	++	+++	+++
Lisières forestières		+++	++	++	++	++
Bosquet				++	++	+
Verger	++	+++		++	++	++
Chablis			++	++	+++	++
Coupes à blanc			+	+	++	+
Forêts de conifères			++	+	+	++
Forêts mixtes		+	+++	++	++	+++
Forêts feuillues	+++	++	++	+++	++	++
Forêts alluviales	+++	+++	++	++	++	++
Bois tendres		+++				++
Bois morts			++		++	++
Vieilles forêts	+++		+++		++	+++
<i>Substrat de nourrissage</i>						
Sol et litière			+++	+++	+++	
Sous-bois		+				
Collier racinaire			++			
Base du tronc			+++	++	+++	+++
Milieu du tronc	+	+		+		+
Niveau supérieur du tronc	+++	+		++		++
Centre de la couronne	+++		++	+++		++
Bas de la couronne			++	++		+++
Haut de la couronne	++	+++				++
Sommet de l'arbre		+++				++
Bois morts au sol			+++		+++	++
Chandelles	++		++			++
Branches mortes	++	++	+			+++
Grosses branches	+++		+			++
Petites branches	+	++				++
Ecorce rugueuse	+++					
<i>Sites de nidification</i>						
Diamètre des troncs (cm)	>36		> 35			
Hauteur (m)	5-10	2-8	8-15	2-10	2-8	3-8
Diamètre à l'entrée (cm)	3,2-4,5	3,2	8,5-13	6,5	5,7	4,5-5,7
Diamètre intérieur (cm)	12	10-12	> 25	15-20	9-12	13
Profondeur (cm)	21-34	10-18	31-55	25-55	29-50	35
Bois tendre	+++	++		++	++	++
Bois feuillus	+++	+++	++	+++	+++	+++
Bois résineux			+			+
Bois sain			++	+	+	+
Bois vieux ou malade	+++	+++	+	+++	+++	+++
Bois morts	+	+++		?	?	++

La densité et la diversité des proies diffèrent avec la micro-structure et l'architecture de la surface des arbres : les arbres à écorce rugueuse comptent plus d'insectes du fait de leur plus grande surface et de la présence de crevasses (Jenni, 1983 ; Pavlik, 1994). C'est principalement le cas pour les chênes, les tilleuls, le frêne et les arbres fruitiers. Les arbres très âgés d'autres essences peuvent également développer des surfaces irrégulières et fournir des habitats potentiels pour les arthropodes (crevasses, décollements d'écorce, cassures, gélivures). Les branches principales du houppier ainsi que les plus hautes sont particulièrement riches en arthropodes, et donc intéressantes pour les pics, car bien exposées à la lumière. Tous ces facteurs sont des indices de la plus grande attractivité des arbres âgés pour les pics. En Europe, seul le pic noir est

capable de s'attaquer à des arbres sains et en bonne santé pour rechercher sa nourriture. Les autres pics profitent toujours de la faiblesse de certains arbres.

Trois espèces recherchent les fourmis à même le sol : le pic noir, le pic vert et le pic cendré. Le bois sénescant ou mort joue un rôle central dans la fourniture en nourriture pour les pics. Certaines espèces en sont totalement dépendantes (e.a. pic cendré). Encore faut-il que ces bois sénescants ou morts se trouvent dans des conditions optimales pour le développement des arthropodes, c'est-à-dire dans des conditions suffisantes de lumière (Scherzinger, 2001). L'abondance en proies est dépendante du climat local. Comme la chaleur est nécessaire au bon développement des arthropodes, des ouvertures dans la canopée permettent aux strates basses de recevoir un minimum d'ensoleillement et de supporter plus d'arthropodes. Les trouées dans les peuplements forestiers, particulièrement à proximité de bois morts ou sénescants et une végétation arbustive éparse sont très attractives pour les pics en général. Les plus grandes ouvertures permettent le développement de fourmilières au bénéfice des pics myrmécophages. Les arbres de lisière, plus exposés, fournissent des coulées de sève plus abondantes. Les brûlures locales d'écorce sont également source de nourriture et de sites à cavités potentiels.

La structure forestière doit également offrir suffisamment de sites de tambourinage optimaux, à savoir des bois secs qui ont une meilleure résonance acoustique. Cependant, l'augmentation significative du bois mort et sénescant peut se faire de manière synchrone avec une diminution du couvert forestier, ce qui est défavorable aux pics. On a ainsi pu voir en Bavière des peuplements entiers de résineux vides de pics alors que les arbres morts, décimés par les scolytes, dominaient tout le paysage forestier (Scherzinger, 2001). Ces deux exigences peuvent donc parfois être conflictuelles.

Le pic noir et le pic mar semblent avoir des exigences strictes en terme de site de nidification. Pasinelli & Hegelbach (1997) ont montré que les arbres de 113 à 163 cm de circonférence sont visités fréquemment par le pic mar et que ceux dont la circonférence est comprise entre 163 et 226 cm sont significativement préférés par l'espèce. De même, le pic noir recherche des troncs d'au moins 110 cm de circonférence avec une écorce lisse, exempts de branches et à bonne résonance. Ces éléments permettent de réduire le risque de prédation, particulièrement par la martre. Les arbres qui ont poussé dans des stations riches en eau et en nutriments sont plus adaptés aux pics surtout en présence de champignons lignivores (Scherzinger, 2001) que des arbres dont le bois montre des cernes de croissance très fins en raison d'un développement en conditions trophiques ou climatiques défavorables.

La plupart des autres espèces de pics préfèrent les arbres affaiblis par des champignons, avec des branches mortes, des troncs pourrissants, de préférence feuillus. En raison de leur résine, les conifères en bonne santé apparaissent comme le substrat le moins désirable. Pour les sites de reproduction, le bois mort est important mais aucune espèce n'en est totalement dépendante à partir du moment où elle se satisfait de branches mortes (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980).

1.2. Caractéristiques propres aux espèces cibles

L'objectif de ce chapitre 8 est de définir l'habitat local de deux espèces de pics insectivores spécialistes : le pic mar et le pic épeichette. Les deux espèces étudiées sont des spécialistes des forêts feuillues à dominance de chênes ou mélangées avec des essences telles que le hêtre ou le bouleau verruqueux. Comme nous l'avons souligné au Chapitre 2, ces espèces sont indicatrices de la qualité des habitats étudiés et ont donc été choisies comme espèces cibles. Ces deux espèces sont des pics insectivores spécialistes, selon la terminologie de Mikusinski & Angelstam (1997), et ont un domaine vital compatible avec une étude à l'échelle de la parcelle ou d'un massif forestier.

Bien que n'étant pas le pic le plus spécialisé au niveau de la recherche de nourriture, le pic mar est dépendant d'une gamme étroite d'essences (Pettersson, 1983).

Le pic mar est une espèce considérée en régression à l'échelle de l'Europe (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; Tucker & Heath, 1994). Ses populations sont cependant en expansion en Région wallonne (Schmitz, 1993) ou stables dans certaines régions de France (e.a. en Bourgogne) (Villard, 1984). Il est dès lors pertinent de caractériser l'habitat du pic mar dans des régions où ses populations sont importantes et de pouvoir définir les facteurs clés pour sa reproduction et le maintien de ses habitats.

Les études portant sur la modélisation de l'habitat du pic mar en Europe présentent des résultats sur la sélection des sites de reproduction, soit l'essence utilisée, le diamètre moyen, l'âge des arbres et leur état sanitaire (Jenni, 1983; Pettersson, 1983; Wesolowski & Tomialojc, 1986; Stenberg, 1996; Pasinelli & Hegelbach, 1997), sur la sélection de l'habitat à l'échelle du paysage (Kosenko & Kaigorodova, 2001; Kosinski & Winiecki, 2005) mais peu décrivent les habitats fréquentés par le pic mar au sein de son domaine vital en fonction des caractéristiques sylvicoles des peuplements. La modélisation des habitats de ce pic a été réalisée en Suisse (Pasinelli, 1999) en chênaie pure et en Allemagne en hêtraie et en aulnaie (Müller, 1982; Weiss, 2003). Il n'existe cependant pas d'étude sur la modélisation des habitats du pic mar dans le but de définir les capacités d'accueil du milieu en chênaies et hêtraies.

Le pic épeichette, présent majoritairement en forêt alluviale (Weiss, 2003), est une espèce dépendante des essences forestières à bois tendre et de la disponibilité en bois morts pour ses sites de nidification (Stenberg, 1996). Les études concernant cette espèce sont peu nombreuses (voir e.a. Olsson *et al.*, 1992; Olsson *et al.*, 2000; Olsson *et al.*, 2001) et portent principalement sur des forêts en région boréale.

La sélection de l'habitat, et la modélisation qui en découle, permet de définir les facteurs clés de l'habitat à l'échelle locale pour ces deux espèces. Notre étude porte sur l'analyse de la sélection des habitats au niveau de l'individu et pour les fonctions de ressources alimentaires et des sites de reproduction. Des valeurs seuils pour les facteurs de l'habitat permettront de pouvoir déclarer l'espèce potentiellement présente ou absente dans un site donné en fonction d'une description fine de l'habitat et de donner des orientations de gestion locale en conséquence.

Les facteurs de l'habitat sélectionnés par les deux espèces seront comparés et feront également l'objet d'une comparaison avec le pic épeiche, une espèce omnivore (Mikusinski & Angelstam, 1997). Le pic épeiche est une espèce généraliste de par la sélection de son habitat, la composition de son régime alimentaire (e.a. taille et nature de ses proies) et son comportement de recherche de nourriture (Jenni, 1983; Török, 1990).

Enfin, la diversité des communautés d'oiseaux associées aux deux espèces cibles est analysée.

2. Ecologie et habitat du pic mar

Jusque récemment, le pic mar était une espèce peu étudiée comparativement aux autres pics européens. De taille moyenne, cette espèce sédentaire est présente surtout dans les forêts de chênes (Winkler *et al.*, 1995). En hiver, elle se manifeste peu et est particulièrement difficile à observer. Pendant le reste de l'année, le pic mar se trouve dans les huppriers. Ce n'est qu'en période de reproduction que cet oiseau est facilement détectable.



Photos 1 & 2 : Pic mar sur un chêne sain et sur un arbre mort (© C. Kerihuel, © Ph. Jacquet)

L'aire de distribution du pic mar coïncide avec celle du charme et par conséquent avec celle de la forêt feuillue primitive européenne (Cramp, 1985). L'espèce est en déclin sur une large partie de son aire de répartition suite à la destruction de son habitat due à une exploitation forestière importante (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; Mikusinski & Angelstam, 1997). Kosenko & Kaigorodova (2001) montrent l'effet négatif de la fragmentation des habitats forestiers sur les populations de pic mar avec une proportion de jeunes à l'envol plus faible qu'en forêt continue.

Bien que cette espèce soit actuellement en expansion en Belgique (Schmitz, 1993), elle est en régression et menacée dans de nombreuses autres régions européennes. A long terme, elle est également menacée en Wallonie (Colmant, 1996).

L'estimation de la population belge de pic mar dans les années '70 était d'environ 250 couples (Devillers *et al.*, 1988). En Famenne-Calestienne, la population a augmenté de 15-20 couples en 1985-88 à 40-50 en 1991 (Paquay & Jacob, 1992). Les différentes prospections dédiées au pic mar en Wallonie ont montré une occupation presque continue des forêts feuillues : de la Lorraine belge, de l'Ardenne méridionale et de la ceinture forestière de Saint-Hubert, ainsi que sa présence dans l'Entre-Sambre-et-Meuse et dans le sud des Cantons de l'Est (Devillers *et al.*, 1988; Schmitz, 1993). Ses populations se rencontrent dans les vieilles chênaies. Leur avenir est donc lié à celui de ces peuplements (Colmant, 1996; Muller, 1997). Les autres formations utilisées par l'espèce sont marginales et peuvent se composer notamment de hêtre ou de frêne. Il est absent des forêts pures de résineux. Actuellement, en Région wallonne, l'espèce est en expansion et des individus nicheurs sont observés de plus en plus fréquemment dans le Condroz et en Hesbaye.

L'importance des chênes pour le pic mar est bien documentée (Jenni, 1983 ; Pasinelli & Hegelbach, 1997; Robles & Olea, 2003) et peut être expliquée par la richesse des chênes en arthropodes. Le pic mar développe des techniques de recherche de nourriture bien adaptées à cette essence. Les chênes ont de nombreuses branches mortes et une écorce qui s'épaissit et se crevasse avec l'âge. Le picorage et le glanage permettent au pic de capturer les proies en surface des feuilles, dans les crevasses des écorces et sous les écorces décollées du bois mort.

En période de reproduction, les arthropodes composent 90 % du volume de la nourriture du pic mar (Madon, 1930). Les proies sont principalement des insectes de la surface des feuilles et des écorces, plutôt que des insectes xylophages, à l'inverse des autres espèces du genre *Dendrocopos* (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; Cramp, 1985).

En hiver, les branches mortes des chênes sont très souvent visitées. La faune arthropode de ces branches est spécialement riche tant que de l'écorce couvre le bois mort, maintenant ainsi une humidité suffisante. Les araignées constituent la part la plus importante de la biomasse de ces

branches mortes. Les thysanoptères, les collemboles et les coléoptères s'y retrouvent aussi en grand nombre (Pettersson, 1983).

Au printemps, la nourriture végétale peut devenir prépondérante dans le régime alimentaire de l'oiseau. En effet, les oiseaux sortent d'une période au cours de laquelle le nombre de proies a diminué fortement. La montée de la sève leur procure une nouvelle source de nourriture. Le pic mar entaille les écorces de bouleau, d'érable, de chêne, de charme, de hêtre et de frêne et lèche les coulées de sève (Jenni, 1983 ; Pettersson, 1983). Cette source de nourriture est abondamment utilisée au mois de mars en Suisse (Jenni, 1983) et en avril en Suède (Pettersson, 1983).

En période de nidification, les oiseaux cherchent leur nourriture dans le sommet des houppiers. Ils capturent énormément de chenilles défoliatrices comme, par exemple, celles de la tordeuse verte du chêne *Tortrix viridiana* L. (Jenni, 1983; Pettersson, 1983). Les cochenilles sont aussi très souvent choisies et elles peuvent représenter plus de 35 % des proies apportées aux jeunes alors que les larves de lépidoptères constituent près de 25 % des proies dans des chênaies suédoises (Pettersson, 1983). Selon Jenni (1983), la proportion de lépidoptères dans le régime des jeunes au nid atteint 77 % en Suisse. En période de reproduction, les branches vivantes sont néanmoins utilisées plus fréquemment que les branches mortes, contrairement au pic noir (Jenni, 1983; Pasinelli, 1999 ; Pasinelli, 1999).

Pasinelli *et al.* (1999) ont étudié le domaine vital du pic mar par radiopistage dans le nord-est de la Suisse. Les domaines vitaux des individus diminuent de l'hiver (18,8 ha) au printemps (8,8 ha) pour ensuite augmenter en été (20,7 ha).

Le pic mar a un comportement territorial distinct selon les saisons : peu ou pas territorial en hiver, très territorial au printemps (Pasinelli *et al.*, 1999). Les territoires de pic mar sont de 4,3 ha au printemps et 2,2 ha en période de reproduction (Bachmann & Pasinelli, 2002).

Pasinelli (1999) a constaté que le domaine vital de cette espèce est inversement corrélé à la densité d'arbres à cavités et à l'offre en nourriture. Celle-ci est caractérisée d'une part, par la densité de chênes de plus de 113 cm de circonférence et d'arbres à écorce rugueuse (*Quercus sp.*, *Salix sp.*, *Alnus sp.*, *Pinus sp.*), et d'autre part, par la longueur des branches mortes dans la couronne des arbres.

Les études de Pasinelli (2000) suggèrent que la densité d'arbres à cavités est un facteur limitant pour le développement d'une population de pic mar en période de nidification. Or, ce ne serait pas le cas des facteurs liés à l'offre en nourriture (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980). Selon cet auteur, cette espèce creuse sa loge de préférence dans les arbres pourrissants ou affaiblis, contrainte basée sur la dimension de son bec et des muscles du cou. Une nouvelle cavité est creusée chaque année (Pasinelli, 2001).

Schmitz (1993) montre que lors de recensements, près de la moitié des données de pic mar est située dans des peuplements de surface terrière de 15 à 21 m² /ha, ce qui correspond à des valeurs normales pour de vieilles chênaies ou chênaies-hêtraies. Pettersson (1984) n'a observé d'échecs de reproduction que pour des surfaces terrières inférieures à 10 m² /ha. Deflorenne (*in* Schmitz, 1993), par contre, signale qu'il a plus souvent rencontré le pic mar dans les parcelles en taillis-sous-futaie où la coupe de taillis ne date pas de plus de 5 ou 6 ans et que la distribution locale des territoires peut suivre la suite des coupes. Schmitz (1993) estime qu'une canopée dense est plus favorable car elle conduit à une présence importante de bois morts et que le dépérissement des chênaies favorise le pic mar. Le pic mar a probablement également progressé ces dernières années en relation avec le vieillissement des chênaies. Le même phénomène fut observé pour le pic épeichette (*Dendrocopos minor*) lors de la vague de dépérissement des ormes et des peupliers euraméricains (Olsson, 1998). Mais la phase de dynamisme qui est actuellement

observée ne serait que temporaire. En effet, l'analyse de la structure des chênaies montre clairement une pénurie de bois de petites dimensions et une proportion très élevée de très gros bois (>200 cm). Si les peuplements sont exploités selon les révolutions définies, le déficit en gros bois aura, d'ici une soixantaine d'années, des conséquences dramatiques pour cette espèce. Ce pic sédentaire aurait selon Pettersson (1984) une faible capacité de dispersion.

3. Ecologie et habitat du pic épeichette

Le pic épeichette (*Dendrocopos minor*) a une très large répartition couvrant toutes les régions tempérées du Paléarctique où il occupe principalement les forêts feuillues (Winkler *et al.*, 1995). Les populations du pic épeichette déclinent depuis quelques décennies, en Suède, en Finlande et probablement localement en Allemagne (Olsson, 1998). Dans ces pays, l'oiseau fréquente surtout les vieilles forêts caducifoliées. Or, en raison de l'exploitation intensive actuelle, il est contraint de vivre dans des forêts très modifiées et l'habitat qui lui convient le mieux est désormais très fragmenté (Wiktander *et al.*, 1992).



Photos 3 & 4 : Pic épeichette (mâle et femelle) à l'entrée de cavités (© J. Hlasek)

En Belgique, l'estimation de la population de pics épeichettes dans les années '70 était d'environ 500 couples (Devillers *et al.*, 1988). En Famenne-Calestienne, la population est estimée à 80 couples, ce qui représenterait une des plus fortes densités en Région wallonne où l'effectif est évalué à 200 couples (Paquay & Jacob, 1992).

L'habitat principal du pic épeichette est la vieille forêt feuillue non gérée avec une grande densité d'arbres morts sur pied (Wiktander *et al.*, 1992). Il est fréquent dans les forêts alluviales de l'*Alno-Padion* composées d'aulnes glutineux (*Alnus glutinosa*) et de saules (*Salix spp.*). En Suède, c'est dans ce type de forêt très humide qu'il y a le plus d'arbres morts favorables aux pics épeichettes (Olsson *et al.*, 1992). Les vieilles chênaies-charmaies du *Carpinion* accueillent aussi des populations importantes de pics épeichettes mais en densité plus faible que l'*Alno-Padion*.

Une importante population forestière en Région wallonne occupe la chênaie-charmaie de la dépression de Fagne-Famenne. Dans cette région, un premier type d'habitat est constitué par les

formations de vallée (peupleraies, aulnaies, saulaies) et de bas de pente (parties inférieures des hêtraies mélangées). Le second type d'habitat est représenté par les chênaies-charmaies où on le rencontre soit dans les très vieilles futaies, soit dans des zones à sol plus acide et humide, enrichies en bouleaux et trembles, soit encore dans de vieux taillis dépérissants (Paquay & Jacob, 1992). Dans les chênaies de Bourgogne, la densité d'épeichette n'est jamais forte mais elle augmente sensiblement lors du vieillissement (Ferry & Frochot, 1970). Les taillis dépérissants sont également occupés par le pic épeichette.

Le pic épeichette évite les massifs de résineux pour la nidification mais il s'y réfugie et s'y nourrit parfois en hiver. Il est aussi très peu fréquent dans les forêts mixtes de feuillus et résineux (Cramp, 1985).

L'étendue des domaines vitaux des pics épeichettes est étonnamment grande pour un oiseau de cette taille (Cramp, 1985; Wiktander *et al.*, 2001). Dans le sud de la Suède, le domaine vital couvre jusqu'à 742 ha en hiver. Il se réduit progressivement à 355 ha au début du printemps puis à 103 ha à la fin, juste avant la ponte, pour atteindre finalement 43 ha pendant l'élevage des jeunes (Wiktander *et al.*, 1994 ; Olsson, 1998; Wiktander *et al.*, 2001). Par comparaison, dans la même région, la sittelle (*Sitta europaea*), un oiseau de taille comparable, a un territoire de 2 à 3 ha (Nilsson, 1987) et le pic épeiche (*Dendrocopos major*) a un territoire de 7,5 ha maximum par couple pendant l'élevage des jeunes. En Allemagne, la taille du domaine vital de l'épeichette est de 319 ha avant la période de reproduction et de 37 ha au cours de la nidification (Nilsson, 1979). Le territoire des individus a une surface moyenne de 15 à 25 ha (Wesolowski & Tomialojc, 1986; Spitznagel, 1990; Wiktander *et al.*, 1992).

Vu la dimension du domaine vital de l'oiseau, la superficie du massif influence la présence du pic épeichette (Wiktander *et al.*, 1994 ; Olsson, 1998). En Suède, son occurrence augmente avec la superficie de forêt décidue. Elle est de 24% dans la classe de surface feuillue inférieure à 17 ha, 62 % dans la classe de 17 à 38 ha et 80 % dans la classe supérieure à 38 ha. De plus, le pic épeichette a besoin de superficies plus grandes dans les forêts exploitées que dans les forêts naturelles (Wiktander *et al.*, 1992).

La présence du pic épeichette dans un milieu dépend de la richesse en nourriture de l'habitat durant l'hiver (Wiktander *et al.*, 1992). Le choix d'un territoire et la réussite de la reproduction d'un couple sont liés à l'abondance de proies durant les quelques semaines avant la ponte (Olsson, 1998 ; Wiktander *et al.*, 2001). En automne, en hiver et au début du printemps, le pic épeichette a un régime alimentaire spécialisé : il recherche ses proies principalement dans le bois mort. Le micro-habitat d'alimentation est alors constitué de fines branches mortes encore recouvertes d'écorce (1 à 5 cm) (Cramp, 1985 ; Olsson, 1998). Il extrait les larves d'insectes xylophages en picorant à travers l'écorce et parfois dans le bois. Avant l'apparition des feuilles, il passe très peu de temps à glaner des proies à la surface du substrat. Généralement, il se nourrit surtout à mi-hauteur des arbres ; occasionnellement, il picore du bois se trouvant au sol (Olsson, 1998). Le débouillage des feuilles, au début du mois de mai, annonce l'émergence des proies intéressantes pour le pic épeichette, depuis les pucerons jusqu'aux chenilles et araignées (Wiktander *et al.*, 1992). Simultanément, une large proportion de larves du bois mort éclosent et quittent les branches mortes. Celles-ci ne seront remplacées que tard dans l'été quand les œufs de la seconde génération seront pondus. En conséquence, face à une diminution des proies, les pics vont s'orienter vers une recherche de nourriture dans le feuillage des arbres. Ce qui fait que le pic épeichette, d'abord spécialiste sur le bois mort, devient un généraliste du glanage des proies à la surface des feuilles.

L'épeichette a un bec de petite taille. Bien qu'il soit capable d'entamer les arbres sains, il préfère creuser sa loge dans le bois tendre ou friable d'un arbre sec ou d'un tronçon de branche morte, le plus souvent dépourvue de son écorce. Le mâle comme la femelle occupent les cavités

creusées par eux-mêmes ou par d'autres espèces de pics. Les œufs sont déposés dans la cavité, trou qui est en grande partie creusé par le mâle l'année même de la reproduction. Les cavités se trouvent presque toujours dans des arbres morts d'essences feuillues, que ce soit le bouleau, l'aulne, le saule ou le peuplier tremble (Scherzinger, 2001). La sélection du site de nidification se fait en fonction de la densité d'arbres vivants et morts (Wiklander *et al.*, 1994).

4. Matériel et méthodes

4.1. Sites d'étude

Les sites d'étude sont ceux de la Croix-Scaille, de Gembes, de Halma et de Haut-Fays (voir Chapitre 3).

4.2. Recensement des pics

4.2.1. MODE OPERATOIRE

La méthode de recensement utilisée est celle des points d'écoute couplée à la repasse (Bibby *et al.*, 1992). La repasse est un moyen de recensement particulièrement adapté aux espèces territoriales, stimulant la réponse accrue des individus présents sur le site échantillonné par la diffusion de l'enregistrement du chant de l'espèce concernée. Cette technique est couramment utilisée pour la recherche des pics en forêt (Schmitz, 1993 ; Randler, 2000; Kosinski & Winiecki, 2004).

Parmi le genre *Dendrocopos*, le pic mar est le seul qui émette ce que l'on peut définir comme un véritable chant, les autres espèces manifestant leur présence au printemps par un tambourinage assez stéréotypé dont les fonctions sont analogues à celles du chant des autres oiseaux.

Les recensements de pics ont été réalisés de fin février à la mi-avril, soit la période la plus propice pour contacter les individus, de 2000 à 2003 avec un minimum de trois passages au cours d'une année sur chaque placette inventoriée. Les recensements ont été réalisés entre 6h30 et 10h30 du matin lorsque les conditions météorologiques étaient favorables, soit des matinées sans grands vents et sans pluie. Sur chaque placette, l'observateur reste 15 minutes sans effectuer de repasse et, en cas d'absence d'une espèce après ce laps de temps, la repasse est réalisée à deux reprises pendant une minute. Ensuite, l'observateur reste encore immobile pendant un quart d'heure. Les recensements ont été effectués par Laurence Delahaye, Xavier Vandevyvre, Antoine Derouaux et David Monticelli.

Afin de s'assurer de la réelle occupation d'une placette par l'espèce, celle-ci est déclarée occupée par le pic si - et seulement si - elle est contactée au moins deux fois au cours d'une même année de reproduction. Les pics mar et épeichette ont été recensés sur les 255 placettes de l'inventaire habitat des quatre sites d'étude.

Ces deux espèces ont fait l'objet de recherches spécifiques, ce qui n'est pas le cas des autres espèces de pics, dont le pic épeiche. Toutefois, la présence ou absence de ces espèces ont été notées lors de chaque passage pour tous les sites sauf pour celui d'Halma. L'abondance en pics (épeiche, épeichette, mar et noir) a été déterminée par la somme, pour toutes les espèces, du nombre maximum d'individus observés par espèce au cours des inventaires ornithologiques successifs.

4.2.2. LIMITES DE LA MÉTHODE

Bien que le pic épeichette ait répondu régulièrement à la repasse, il faut toutefois remarquer que cette espèce est plus discrète et peut passer plus facilement inaperçue. La réponse à la repasse dépend fortement du statut reproducteur de l'individu. Le pic épeichette qui a un domaine vital relativement étendu pour un oiseau de cette taille, 25 à 40 ha en période de reproduction, peut ne pas répondre à la repasse tout en étant présent sur le site. Il en résulte une moindre performance de la méthode de recensement pour le pic épeichette par rapport au pic mar. Cependant, il n'y a pas d'alternative pour étudier la présence et l'absence de l'espèce avec un minimum d'efficacité, sauf peut-être à augmenter le nombre de passages.

On sait que si une espèce est présente en densité faible, les oiseaux sont plus silencieux que là où les densités sont plus élevées (Cuisin, 2000). En effet, l'absence de stimulation résultant de l'espacement des individus induit un certain mutisme. Il se peut également que certains sujets soient moins loquaces que d'autres et que, certaines années, les manifestations acoustiques soient plus rares. C'est une limite à l'étude du pic mar sur les sites de la Croix-Scaille et de Haut-Fays, et pour l'étude du pic épeichette en général.

L'étude de l'abondance totale en pics est réalisée à titre accessoire puisque aucun protocole d'étude n'a été défini a priori pour la détermination de l'abondance en espèces. Cette partie cherche à déterminer les facteurs de l'habitat qui expliquent la variation dans l'abondance. Les limites de cette analyse sont importantes car celle-ci est basée sur la recherche spécifique des deux espèces de pics insectivores spécialistes, ce qui n'est pas le cas pour le pic épeiche et le pic noir. L'abondance de ces deux espèces a été plus que probablement sous-estimée. De plus, l'échelle à laquelle est réalisée l'étude n'est évidemment pas adéquate à l'étude du pic noir. C'est pourquoi, on s'intéresse plus à une variation d'abondance en individus de pics qu'à des valeurs en absolu.

4.3. Inventaire des peuplements forestiers

L'étude de la sélection et de la modélisation des habitats des pics se base sur les 255 placettes de l'inventaire habitat décrites au Chapitre 4.

4.4. Analyses des données

4.4.1. ORGANISATION DES ANALYSES

Les analyses réalisées pour la sélection et la modélisation de l'habitat de pics insectivores peuvent être regroupées en trois parties :

- L'analyse autécologique qui concerne la sélection et la modélisation de l'habitat local du pic mar et du pic épeichette.
- L'analyse synécologique qui a pour objectif de comparer l'habitat de deux espèces insectivores spécialistes à l'habitat d'un pic omnivore, le pic épeiche, en vue de déterminer les facteurs clés de l'habitat de ce dernier et de voir l'influence de la présence du pic mar sur la sélection de l'habitat du pic épeiche. L'analyse synécologique permet aussi la caractérisation de l'habitat en fonction de l'abondance totale en pics.
- L'analyse de la diversité étudie l'influence de la présence du pic mar, du pic épeichette et de la diversité en pics sur la diversité aviaire en général (Figure 8.1).

L'analyse des données repose sur des outils tels que les tests de Chi², de Kruskal-Wallis, ainsi que sur des méthodes de classification et des régressions (Figure 8.1). Tous ces outils d'analyse statistique ont été détaillés au Chapitre 5.

Des régressions logistiques et autologistiques ont été construites pour le pic mar et pour le pic épeichette. Elles ont toutes été validées par validation croisée. Les modèles définis pour le pic mar sont en outre validés sur le site d'étude de Saint-Hubert.

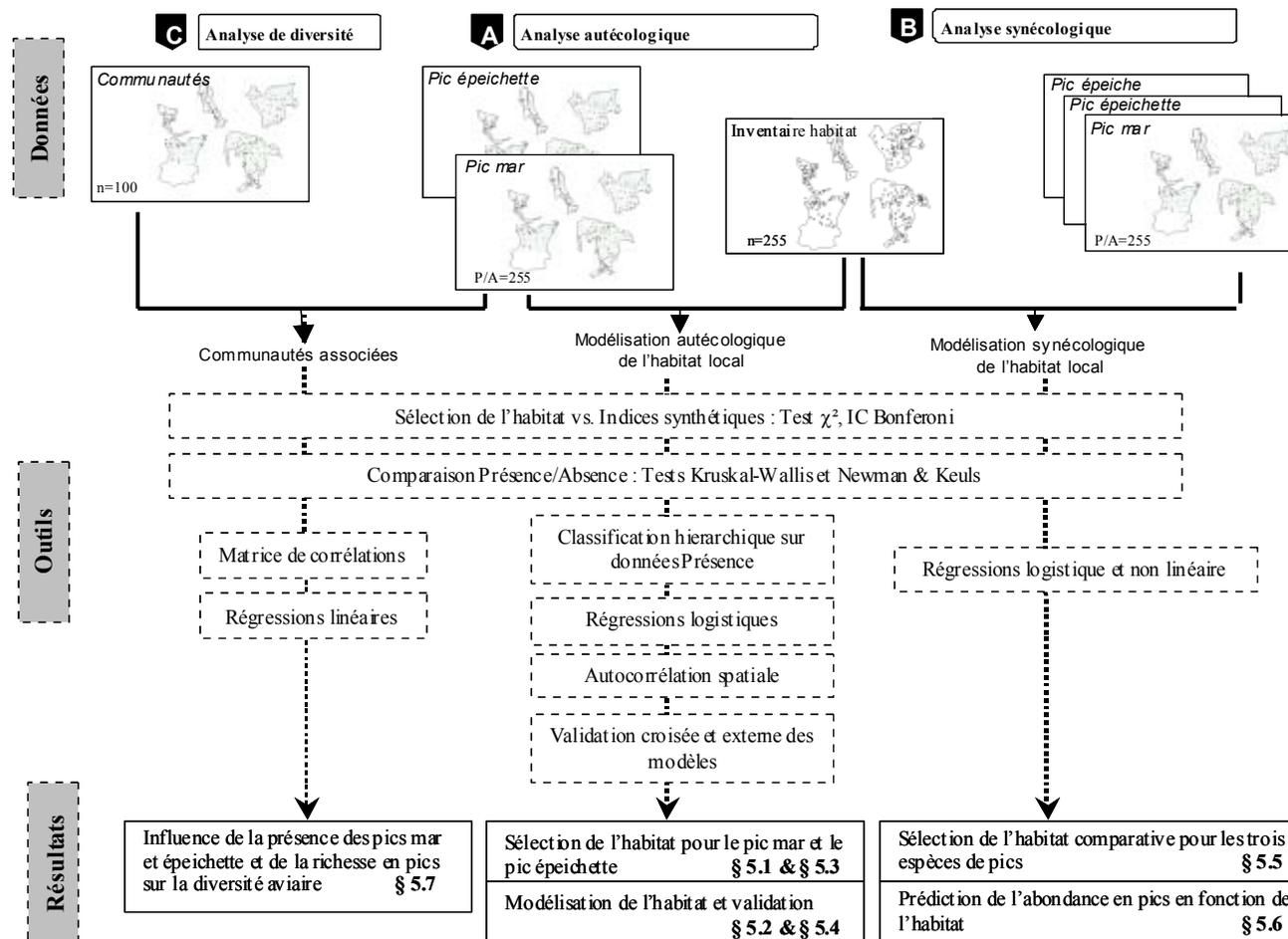


Figure 8.1 : Méthodologie d'analyse des données de l'habitat local de pics.

5. Résultats

Les pics mar et épeichette ont été recensés sur les 255 placettes de l'inventaire habitat. Le pic mar a été observé au moins lors de deux passages au cours de la même saison de reproduction sur 71 placettes et le pic épeichette sur 61 placettes (Figure 8.2). Au total, la présence de l'épeiche est prise en compte sur 72 placettes. La répartition des cantons des pics par site d'étude est illustrée au Tableau 8.2. Le pic noir a été noté lors de chacune de ses manifestations sonores, soit sur 7 placettes.

Tableau 8.2 : Nombre de placettes décrites par l'inventaire habitat, ventilées par site d'étude et par l'occupation des trois espèces de pics.

	Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	Total
Absence pic mar	43	67	54	20	184
Présence pic mar	34	8	29	0	71
Absence pic épeichette	49	58	68	19	194
Présence pic épeichette	28	17	15	1	61
Absence pic épeiche	48	44	/	8	100
Présence pic épeiche	29	31	/	12	72
Inventaire habitat	77	75	83	20	255

Le pic mar et le pic épeichette sont considérés présents simultanément dans 23 placettes. Le pic épeiche est présent sur respectivement 26 et 24 placettes où l'on retrouve du pic mar ou du pic épeichette. Le pic noir est déclaré présent sur 7 placettes dont 4 avec présence de pic mar et 2 avec pic épeichette (Tableau 8.3).

Tableau 8.3 : Correspondance entre le nombre d'observations des différents pics recensés.

	Pic mar	Pic épeichette	Pic épeiche	Pic noir
Pic mar	71			
Pic épeichette	23	61		
Pic épeiche	26	24	48	
Pic noir	4	2	5	7



Figure 8.2 : Placettes occupées (a) par du pic mar et (b) par du pic épeichette pour les quatre sites d'étude (en noir) et placettes sans observation (en blanc).

Sur les 255 placettes de l'inventaire habitat, l'abondance maximale en pics recensés au sein d'une placette donnée est de sept individus (Figure 8.3).

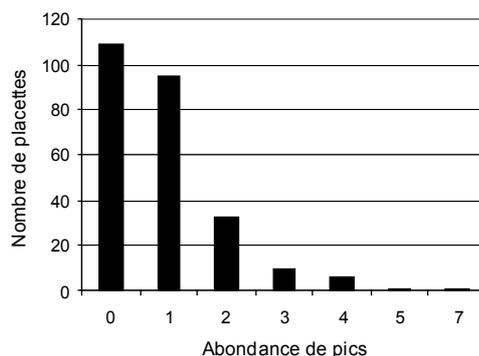


Figure 8.3 : Distribution du nombre de placettes en fonction de l'abondance totale en pics.

5.1. Sélection de l'habitat par le pic mar

5.1.1. COMPARAISON DES SITES D'ETUDE

Les observations de pic mar sont nettement mieux représentées pour les sites de Gembes (n=34) et de Halma (n=29) (Tableau 8.2). Les données de mar sur le site de la Croix-Scaille se situent dans les zones les plus riches en chênes (lieux-dits des Rousseries et Erelles) sauf dans deux cas où le pic mar se trouve en hêtre. Aucune placette n'a été définie comme occupée par le pic mar sur le site de Haut-Fays bien que l'espèce y ait été observée à une occasion.

Le site de la Croix-Scaille se caractérise par une circonférence moyenne des chênes nettement inférieure à celle des autres sites (75,5 cm). Le nombre de petits bois y est en moyenne particulièrement élevé et le nombre de gros bois faible (PB=145 ; GB=14) (Annexe 4.1). La proportion de chênes en surface terrière est plus faible à Haut-Fays : 40 % contre respectivement 74 %, 62 % et 62 % pour les sites de Gembes, de la Croix-Scaille et de Halma. Le nombre de strates y est particulièrement élevé (4,45) et le bois mort quasiment absent (en moyenne moins d'un arbre par hectare). Les sites de Haut-Fays et de Halma comprennent le plus de gros bois (>50 unités/ha), les circonférences moyennes en chênes y sont également en moyenne les plus élevées (> 145 cm de circonférence).

5.1.2. ANALYSE DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT VIA LES INDICATEURS DE STRUCTURE ET DE COMPOSITION, LES STATIONS ET LA TYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS

Plus de 80% des observations se trouvent dans des peuplements de surface terrière supérieure à 15 m²/ha. 93 % des observations de pic mar se trouvent dans des peuplements comprenant au minimum 40 % de chênes en terme de surface terrière (classes 'Chêne(Hêtre)', 'Chêne' et 'Mélange'). Les 5 observations qui font exception sont situées en hêtre pure ou en boulaie.

Il y a une sélection significative des classes de composition ($\chi^2=16,59$, dl=5, $\alpha=0,05$) avec une sélection négative des classes 'Hêtre' ($p_o=0,11$, $p_i=0,042$; $IC_{(-)}=-0,02$; $IC_{(+)}=0,1$) et 'Hêtre(Chêne)' ($p_o=0,081$, $p_i=0,028$; $IC_{(-)}=-0,02$; $IC_{(+)}=0,1$).

Les tests de Chi² et les intervalles de confiance de Bonferroni indiquent une sélection des classes de structure ($\chi^2=34,06$, dl=7, $\alpha=0,05$) avec une sélection négative des structures 'régulier petit bois' ($p_o=0,086$, $p_i=0,056$; $IC_{(-)}=0,008$; $IC_{(+)}=0,081$), 'jardiné' ($p_o=0,07$, $p_i=0,014$; $IC_{(-)}=-0,018$;

$IC_{(+)}=0,047$), 'irrégulier bois moyens' ($p_o=0,022$, $p_i=0$) et 'régulier bois moyens' ($p_o=0,272$, $p_i=0,14$; $IC_{(-)}=0,043$; $IC_{(+)}=0,24$). Les proportions des habitats par classe de structure et de composition en fonction de la présence du pic mar et pour toutes les placettes sont illustrées à la Figure 8.4.

Il n'y a pas de sélection des classes de richesse en fonction de leur disponibilité et de leur utilisation par l'espèce ($\chi^2=14,06$, $dl=6$, $\alpha=0,05$). Les indices de structure verticale (ISV, IDS, CTV et NS) ne sont pas significativement différents entre les placettes avec et sans pic mar ($H<0,9$; $p>0,3$).

Enfin, le pic mar ne témoigne pas de préférence selon les huit types de peuplement ($\chi^2=5,13$, $dl=7$), ni selon les stations forestières ($\chi^2=8,85$, $dl=9$) même si les hêtraies acidophiles et les hêtraies humides semblent plus fréquentées.

5.1.3. COMPARAISON DES PLACETTES AVEC ET SANS OBSERVATION DE PIC MAR SUR BASE DES CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT

Le relief, l'altitude et la pente ne sont pas significativement différents en fonction de la présence du pic mar. Par contre, la différence est significative pour la variable exposition Est-Ouest ($H=6$, $p=0,014$). Les placettes à exposition Est sont plus fréquentes en présence de pic mar. Toutefois, lorsque seules les placettes dont la pente est supérieure à 5 ou 10 degrés sont sélectionnées, il n'existe plus de différences significatives, alors qu'il s'agit justement de celles pour lesquelles les effets thermiques liés à l'exposition sont plus marqués. Les placettes où le pic mar a été observé se singularisent aussi par leur éloignement des cours d'eau (longueur moyenne des tronçons de cours d'eau dans un rayon de 100, 300 ou 500 m) ($H>5$, $p<0,05$).

Les variables suivantes sont significativement plus élevées pour les placettes où le pic mar est présent :

- la surface terrière ;
- le recouvrement en chênes ;
- la circonférence moyenne des chênes ;
- le nombre de gros bois ;
- le recouvrement de la ronce ;
- le nombre d'essences de 8 à 32 mètres ;
- le recouvrement de 8 à 32 mètres ;
- le recouvrement de la futaie ;
- le recouvrement de la régénération (Tableau 8.4).

Le pourcentage de chênes en terme de surface terrière dans la futaie est en moyenne de 70 %. La circonférence moyenne des chênes est de 140 cm. Le nombre moyen de gros bois est supérieur à 40 tiges à l'hectare et le nombre de petits bois est de 7,5 unités.

Les recouvrements des strates de 0,5 à 2 m, de 2 à 4 m et de 4 à 8 m ne sont pas significativement différents en fonction de la présence de pic mar ($H_{RecS3}=1,77$, $p=0,18$; $H_{RecS4}=0,23$, $p=0,62$; $H_{RecS5}=2,4$, $p=0,12$).

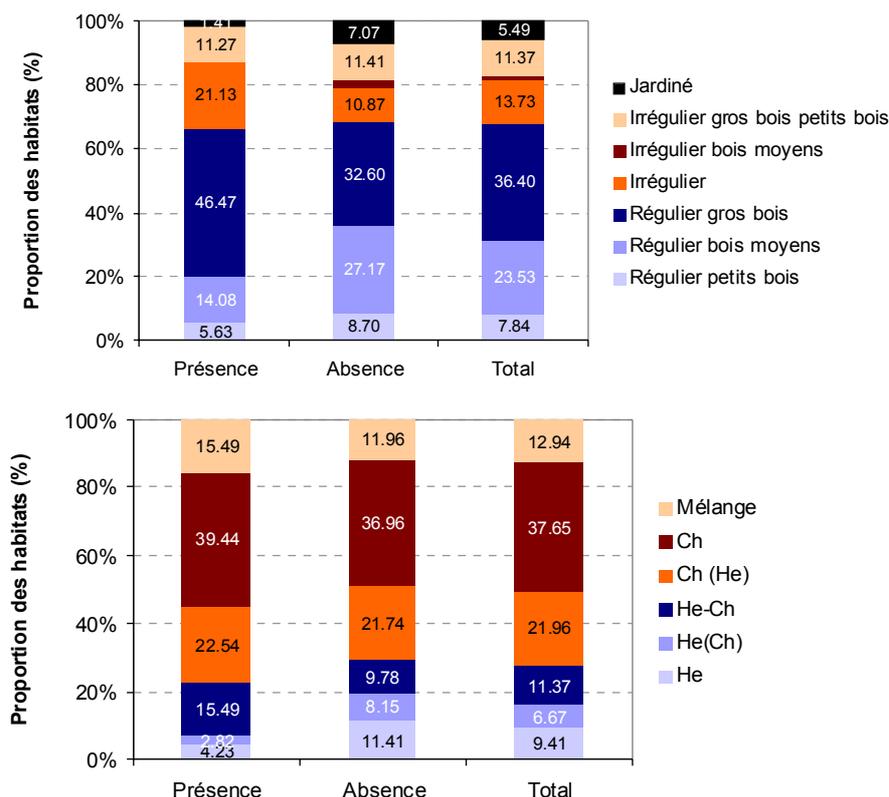


Figure 8.4 : Proportion des habitats pour (a) les classes de structure et (b) les classes de composition en fonction de la présence du pic mar.

Tableau 8.4 : Variables de l'habitat significativement différentes au test de Kruskal-Wallis entre les placettes sans (_Abs) et avec canton (_Pres) de pic mar, exprimées par leur moyenne (Moy_) et leur écart-type (Sd_).

	Moy_Abs	Sd_Abs	Moy_Pres	Sd_Pres	H	p
Recouvrement de la futaie	0,87	0,19	0,9	0,19	4,14	0,042
Recouvrement de la régénération	0,42	0,25	0,54	0,26	9,66	0,002
Recouvrement de 8 à 32 mètres	0,86	0,22	0,9	0,12	5,92	0,015
Nombre d'essences de 8 à 32 mètres	1,96	1	2,3	1,02	4,81	0,028
Recouvrement de la ronce	0,13	0,26	0,22	0,34	4,03	0,045
Recouvrement des chênes	0,48	0,28	0,55	0,25	4,29	0,038
Circonférence moyenne des chênes	119,2	62,8	139,6	53,3	6,47	0,011
Surface terrière des chênes	11,7	7,24	14,2	6,9	5,85	0,016
Nombre de petits bois	125	149	75,3	112,7	7,53	0,006
Nombre de gros bois	29,85	28,84	41,51	28,39	8,36	0,004

Les variables suivantes ne sont pas significativement différentes en fonction de la présence de pics mar :

- la hauteur totale des arbres (H=1,1 ; p=0,2) ;
- la hauteur de la canopée (H=0,4 ; p=0,3) ;
- la hauteur de houppier moyenne (H=3,4 ; p=0,065) ;
- la circonférence moyenne des hêtres (H=0,5 ; p=0,4) ;
- le pourcentage d'essences héliophiles dans la futaie (H=0,25 ; p=0,6) ;
- le nombre de bois morts sur pied (H=0,42 ; p=0,5) ;
- le volume de bois morts sur pied (H=0,07 ; p=0,78).

5.1.4. CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT EN FONCTION DES CLASSES DE COMPOSITION ET DE STRUCTURE

Comme nous l'avons vu, le taux d'occupation des placettes par le pic mar n'est pas identique dans les six classes de composition et les sept classes de structure. Il est dès lors intéressant de caractériser l'habitat pour ces classes de composition et de structure en fonction de la présence et de l'absence de l'espèce.

En présence de pic mar, les classes à dominance de chênes ('Chêne', 'Chêne(Hêtre)') comprennent en moyenne plus de gros bois ($H=7,9$, $p=0,005$; $H=10$, $p=0,001$; $dl=1$) et une circonférence moyenne des chênes plus élevée ($H=12$, $p<0,001$, $dl=1$) (Tableau 8.5).

Comparativement aux placettes sans observation, les placettes hébergeant du pic mar situées en classe Mélange sont caractérisées par une circonférence moyenne des chênes plus élevée ($p>0,05$) et un nombre de gros bois à l'hectare plus grand ($p>0,05$). Le nombre de bois morts sur pied n'est pas significativement différent en fonction de la présence du pic mar. Mais quelque soit le statut de l'espèce, c'est la classe de composition qui comprend le nombre de bois morts sur pied significativement le plus important par rapport à toutes les autres classes ($H=4,83$, $dl=1$, $p=0,028$). La classe en mélange a, par contre, un faible nombre de gros bois à l'hectare.

Pour les cinq observations de pic mar qui se trouvent dans les classes de composition où le hêtre représente plus de 60 % en terme de surface terrière, le nombre de gros bois à l'hectare est en moyenne de plus de 50 unités et la circonférence moyenne des hêtres dépasse 200 cm de circonférence ($H=50,1$, $p=0,025$, $dl=1$) (Tableau 8.5).

L'analyse de toutes les placettes ($n=255$) selon les classes de structure montre des différences significatives pour :

- le nombre de tiges de bois morts sur pied ($H=72,6$, $dl=7$, $p<0,001$),
- le volume de bois morts sur pied ($H=50,1$, $dl=7$, $p<0,001$),
- le volume moyen unitaire du bois mort sur pied ($H=42,8$, $dl=7$, $p<0,001$).

Mais ces variables ne sont pas significativement différentes d'une placette à l'autre en fonction de la présence ou non du pic mar pour les différentes classes de structure. Par contre, si l'on compare les placettes avec et sans observation de pics mar d'une part pour les structures sans dominance de gros bois (c'est-à-dire comprenant moins de 35 gros bois à l'hectare, soit les classes 'régulier petits bois', 'régulier moyens bois', 'jardiné', 'irrégulier' et 'irrégulier bois moyens' ; $n=133$) et d'autre part pour les structures à dominance de gros bois (c'est-à-dire comprenant plus de 35 gros bois à l'hectare ; $n=122$), on observe que :

- les placettes avec observation de pics mar pour les classes de structure sans dominance de gros bois ($n=30$) ont toujours un nombre de bois morts sur pied moyen à l'hectare de plus de 30 unités et sont celles qui ont des circonférences de chênes significativement plus grandes ($H=11,15$, $p=0,001$, $dl=1$) ;
- les placettes à dominance de gros bois avec observation de pics mar ($n=41$) ont un volume et un nombre de bois morts sur pied plus élevés mais non significatifs ($H>1,88$; $p>0,1$) et un pourcentage de surface terrière en chênes significativement plus important (68 % contre 47 %) ($H=13,39$, $p<0,001$).

Tableau 8.5 : Moyennes de variables dendrométriques de l'habitat pour les classes de composition en fonction de la présence ou de l'absence du pic mar sur les placettes (n=nombre de placettes)

		Hêtre	Hêtre (Chêne)	Hêtre- Chêne	Chêne (Hêtre)	Chêne	Mélange
Absence	n	21	15	18	40	68	22
	Nombre de gros bois (/ha)	49,1	54,4	57,3	33,6	11,7	21,4
	Circonférence moyenne (cm)	61,4	64,1	57,9	52,3	48,5	54,2
	Circonférence moyenne en hêtre (cm)	148,7	146,9	122,9	62,9	18,4	40,4
	Circonférence moyenne en chênes (cm)	73	189,9	176,8	138	100,1	92,4
	Nombre de bois mort sur pied (/ha)	6	5,2	3,8	27,5	34,7	41
	Volume de bois morts sur pied (m ³ /ha)	0,5	0,08	0,2	2,3	3,6	4,2
	Nombre de chênes (/ha)	3,7	23,6	57,3	136,3	270,8	63,4
	Surface terrière en chênes (m ² /ha)	1,1	6,7	11,5	14,7	16,1	5,6
	Proportion de chênes en terme de surface terrière	0,05	0,3	0,5	0,7	0,9	0,3
Présence	n	3	2	11	16	28	11
	Nombre de gros bois (/ha)	55,7	54	57,2	60,2	27,3	28,6
	Circonférence moyenne (cm)	56,2	56,8	51	50,6	58,3	52,2
	Circonférence moyenne en hêtre (cm)	202,4	206,6	129,7	107,5	26,1	61
	Circonférence moyenne en chênes (cm)	0	208,2	156,6	168,9	131,5	126,2
	Nombre de bois mort sur pied (/ha)	0	0	8	13,4	23,8	20,5
	Volume de bois morts sur pied (m ³ /ha)	0	0	0,5	10,8	8,8	3,6
	Nombre de chênes (/ha)	0	24,6	70,5	81,6	168,8	79,5
	Surface terrière en chênes (m ² /ha)	0	8,5	11,9	17,3	17	9,8
	Proportion de chênes en terme de surface terrière	0	0,4	0,5	0,7	1	0,4

5.1.5. INFLUENCE DE LA STRATIFICATION

Similairement à l'analyse de Fauvel *et al.* (2001), une classification hiérarchique ascendante sur base des 6 strates de végétation (excluant la strate +32 m) des observations de pic mar (n=71) est réalisée afin de définir des groupes d'observations avec des structures verticales similaires ou proches. Une matrice de distance euclidienne et la méthode de liaison de Ward ont été utilisées à cette fin. La classification a permis l'individualisation de 3 groupes de 6, 19 et 46 données de pic mar, soit respectivement 8, 27 et 65 % des données.

Un type d'habitat peut être associé à chacun de ces trois groupes. Les trois types d'habitat sont globalement hétérogènes pour chaque recouvrement de strate jusque 8 m de haut mais aussi pour le nombre et le volume de bois morts sur pied à l'hectare, la circonférence moyenne des chênes, le pourcentage de hêtre en terme de surface terrière (Tableau 8.6) et la proportion de gros bois (Tableau 8.8). La circonférence moyenne des arbres n'est pas significativement différente pour les trois types d'habitats (H=0,51, p=0,774). La surface terrière totale et en chênes ainsi que le pourcentage de surface terrière en chênes ne sont pas significativement différents entre les trois types (H<4, p>0,14, dl=2).

Les trois types d'habitat peuvent être décrits comme suit (Tableau 8.6) :

- La **vieille chênaie** pure avec une moyenne de 80 % de chênes et une circonférence moyenne des chênes de 150 cm. On y retrouve 6 placettes, toutes situées dans la zone d'étude de Gembes.
- La **chênaie plus jeune** dont la circonférence moyenne des chênes est de 118,5 cm et dont le nombre de bois morts sur pied est élevé (en moyenne plus de 30 tiges à l'hectare). Ce type d'habitat comprend 19 placettes dont 13 sur Gembes, 5 sur la Croix-Scaille et 1 sur Halma. Le nombre de bois morts sur pied à l'hectare est significativement plus élevé par rapport aux autres types d'habitat (H=18,7, p<0,001, dl=2) et par rapport à toutes les

autres placettes (absences comprises : $H=17,5$, $n=4$, $p=0,001$, $dl=1$). Le nombre de bois morts sur pied y représente une proportion de 14,5 % du peuplement en nombre de bois.

- La **chênaie-hêtraie** avec en moyenne 65 % de chênes et une proportion non négligeable de hêtre (en moyenne 29 % du peuplement en terme de surface terrière) ($H=10,44$, $p=0,005$, $dl=2$) ainsi qu'une circonférence moyenne des chênes de 147 cm de circonférence. Le volume de bois morts sur pied est le plus faible pour cet type d'habitat à pic mar (1 m^3/ha) ($H=17,8$; $p<0,001$; $dl=2$). Cet habitat représente 46 placettes avec canton dont 28 à Halma (soit plus de 95 % des placettes de ce site d'étude), 15 à Gembes et 3 à la Croix-Scaille.

Tableau 8.6 : Caractéristiques dendrométriques des peuplements pour les données de présence de pic mar ($n=71$) pour les trois types d'habitats. Tests de Kruskal-Wallis.

	Vieille chênaie		Jeune chênaie		Chênaie- hêtraie		Total		Test KW	
	Moy	Sd	Moy	Sd	Moy	Sd	Moy	Sd	H	p
<i>n</i>	6		19		46		71			
Surface terrière de la futaie	18,8	2,5	19	7,1	22,1	8	21	7,6	3,9	0,14
Surface terrière des chênes	14,8	1,4	14,7	7,3	14	7	14,2	6,8	0,2	0,8
Nombre de tiges de chênes	96,6	58,8	187,2	169	78,2	55,7	108,9	110,5	6,8	0,03
Surface terrière de hêtre	3,2	3,4	1,5	2,6	7,1	7,3	5,2	6,6	11,6	0,002
Nombre de tiges de hêtre	91,7	122,01	23,3	54	150,1	255,7	111,2	218	9,3	0,009
% de la surface terrière en hêtre	0,15	0,16	0,08	0,14	0,3	0,3	0,2	0,2	10,4	0,005
% surface terrière en chênes	0,8	0,14	0,8	0,2	0,65	0,3	0,7	0,3	3,5	0,16
Circonférence moyenne	58,7	14,1	55,3	14,8	53,4	19,7	54,4	18,2	0,5	0,8
Circonférence moy. en chênes	150,2	25,2	118,6	32,3	147	59,6	139,6	53	8	0,02
% d'essences héliophiles	0,85	0,16	0,9	0,15	0,7	0,3	0,8	0,3	11,4	0,003
Nombre de bois morts sur pied	14,7	9,3	32,5	20,3	10,7	19,5	16,8	21,3	18,7	< 0,001
Volume de bois morts sur pied	4,2	6	8,6	20,6	1,1	3,15	3,6	6,4	17,8	< 0,001

Tableau 8.7 : Degré de signification des tests de Newman & Keuls (***) $p<0,05$ pour la comparaison de moyenne des caractéristiques dendrométriques des peuplements significatives au test de Kruskal-Wallis pour les données de présence de pic mar ($n=71$) entre les trois types d'habitats (1=Vieille chênaie ; 2=Jeune chênaie ; 3=Chênaie-hêtraie).

	1-2	2-3	1-3
Nombre de tiges de chênes		***	
Surface terrière de hêtre		***	
Nombre de tiges de hêtre	***	***	***
Proportion de la surface terrière en hêtre		***	
Circonférence moy. en chênes	***	***	
Proportion de la surface terrière en essences héliophiles		***	
Nombre de bois morts sur pied	***	***	
Volume de bois morts sur pied	***		***

En moyenne, il y a respectivement 52,4 et 47,2 gros arbres à l'hectare pour les types d'habitats 'Vieille chênaie' et 'Chênaie-hêtraie' contre 24,3 en habitat 'Jeune chênaie' ($H=10,97$; $p=0,004$; $dl=2$) et 33 en absence de pic mar (Tableau 8.8). Le nombre de bois moyens est de 87,4 tiges par hectare pour l'habitat 'Jeune chênaie' alors que les habitats 'Vieille chênaie' et 'Chênaie-hêtraie' ont respectivement en moyenne 32,7 et 46,8 tiges par hectare. Le nombre de bois moyens pour l'habitat 'Jeune chênaie' est significativement plus grand qu'en absence de pic mar ($H=8,01$; $p=0,009$; $dl=1$).

Tableau 8.8 : Moyenne du nombre de bois à l'hectare par catégorie de grosseur pour les données de présence de pic mar (n=71) entre les trois types d'habitats. Tests de Kruskal-Wallis (H) et de Newman & Keuls (N&K) (p<0,05) (1=Vieille chênaie ; 2=Jeune chênaie ; 3=Chêne-hêtre).

	Présence				Absence	Total	H	p	N&K
	Vieille chênaie	Jeune chênaie	Chêne-hêtre	Total					
Nombre de bois < 90 cm	59	115,8	60,6	75,3	125	111	3,4	0,17	
Nombre de bois 90-150 cm	33	87	46,7	56,4	58,4	58	5,7	0,05	
Nombre de bois > 150 cm	52,4	24	47,2	41,5	30	33	10,9	0,004	1-2 ; 2-3

En terme de stratification, bien que les recouvrements de la futaie et de la strate de 8 à 32 m ne soient pas significativement différents, les profils diffèrent nettement d'un type d'habitat de pic mar à l'autre. Les vieilles chênaies présentent un développement de la strate arbustive important (Recs3=0,58, RecS4=0,875, RecS5=0,83), un nombre de strates et un indice de structure verticale très élevés (NS = 5,5, ISV = 17,9) contrairement aux deux autres types d'habitat. Les chênaies-hêtraies fréquentées par le pic mar sont les moins structurées avec en moyenne un recouvrement des strates de 0,5 à 8 m très faible (RecS2=0,15, RecS3=0,18, RecS4=0,22, RecS5=0,3) (Tableau 8.9 & Figure 8.5).

Tableau 8.9 : Moyenne (Moy) et écart-type (Sd) des recouvrements de chacune des strates et des indices de structure verticale pour les données de présence de pic mar (n=71) pour les trois types d'habitats à pic mar. Tests de Kruskal-Wallis et de Newman & Keuls (p<0,05) (1=Vieille chênaie ; 2=Jeune chênaie ; 3=Chêne-hêtre).

	Vieille chênaie		Jeune chênaie		Chêne-hêtre		KW	p	N&K		
	Moy	Sd	Moy	Sd	Moy	Sd			1-2	2-3	1-3
n	6		19		46						
Recouvrement de 0 - 0,125 m	0,44	0,25	0,84	0,15	0,44	0,15	29,18 < 0,001	***	***		
Recouvrement de 0,125 - 0,5 m	0,55	0,38	0,74	0,23	0,16	0,23	36,97 < 0,001	***	***	***	
Recouvrement de 0,5 - 2 m	0,58	0,17	0,33	0,24	0,18	0,24	17,31 < 0,001	***	***	***	
Recouvrement de 2 - 4 m	0,88	0,13	0,33	0,30	0,23	0,30	16,60 < 0,001	***		***	
Recouvrement de 4 - 8 m	0,83	0,16	0,34	0,19	0,30	0,19	15,22 < 0,001	***		***	
Recouvrement de 8 - 32 m	0,98	0,05	0,85	0,18	0,94	0,18	5,4	0,06			
Indice de diversité de stratification	1,70	0,07	1,60	0,13	1,35	0,13	29,51 < 0,001		***	***	
Couverture totale de la végétation	3,22	0,69	2,46	0,55	1,51	0,55	37,82 < 0,001	***	***	***	
Nombre de strates	5,50	0,76	4,68	1,22	3,02	1,22	24,07 < 0,001		***	***	
Indice de stratification verticale	17,8	5,27	11,98	5,18	4,82	5,18	34,46 < 0,001	***	***	***	

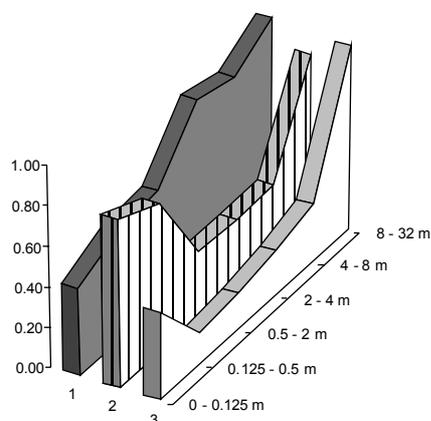


Figure 8.5 : Recouvrement moyen de chaque strate pour les trois types d'habitat du pic mar (1) vieille chênaie, (2) jeune chênaie, (3) chênaie-hêtre.

5.2. Modélisation de l'habitat du pic mar

5.2.1. MODELES UNIVARIÉS ET BIVARIÉS

Aucun modèle logistique univarié n'explique correctement la présence du pic mar sur les placettes d'étude.

Deux modèles comprenant deux variables de l'habitat permettent une classification correcte des données. Pour le premier, les variables retenues sont la circonférence moyenne en chênes (C_{moyCH}) et la proportion de la surface terrière des chênes dans le peuplement (P_{ghaCH}) ($G^2=146,1$, $AIC=214$, test de Wald : $\chi^2=9,36$, $dl=2$, $p=0,009$; test de HL : $\chi^2=17,85$, $dl=8$, $p=0,022$; $R^2=21\%$; $CCR=64\%$)³ :

$$P = \frac{\exp(-1,363 + 0,9132 * P_{ghaCh} + 0,006178 * C_{moyCh})}{1 + \exp(-1,363 + 0,9132 * P_{ghaCh} + 0,006178 * C_{moyCh})}$$

Le modèle permet de définir des seuils de circonférence moyenne en chênes et de surface terrière des chênes au sein du peuplement pour avoir du pic mar. Par exemple, si l'on considère que le pic mar est présent dès que la probabilité de présence atteint la valeur de 0,5 (le seuil optimal de détermination de présence est de 0,52), la circonférence moyenne en chênes doit être d'au moins 160 cm lorsque les chênes représentent 40 % du peuplement en terme de surface terrière (Figure 8.6). Par contre, en peuplement pur de chêne, la circonférence moyenne minimale en chênes peut être de 80 cm. La circonférence minimale en chênes pour avoir du pic mar est de 220 cm quand les chênes ne représentent plus que 5 % de la surface terrière du peuplement.

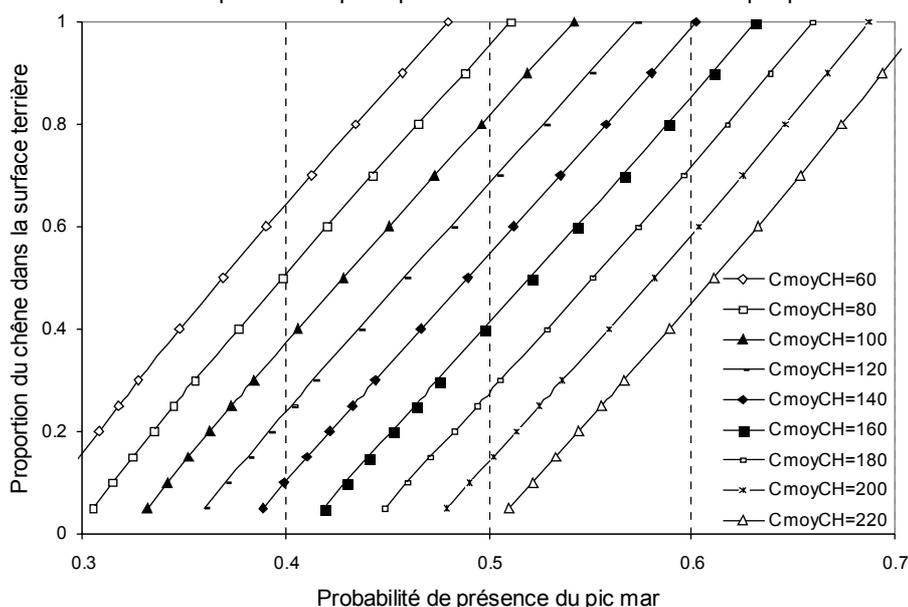


Figure 8.6 : Probabilité de présence du pic mar en fonction de la proportion en chênes de la surface terrière du peuplement pour différentes circonférences moyennes de chênes dans le peuplement (C_{moyCH} en cm).

Dans le second modèle bivarié analysé, les variables reprises sont la proportion de la surface terrière en chênes dans le peuplement (P_{ghaCH}) et le nombre de gros bois par hectare (GB) (>150 cm de circonférence) ($G^2=141,99$; $AIC=212$; test de Wald : $\chi^2=17,66$, $dl=2$, $p<0,001$; test de HL : $\chi^2=5,64$, $dl=7$, $p=0,58$; $R^2=23\%$; $CCR=67\%$) :

³ G^2 est le $-2\log$ du maximum de vraisemblance ; AIC est 'Akaike's information criterion' ; test de HL : test de Hosmer et Lemeshow ; CCR : taux de classement correct suite à la validation croisée.

$$P = \frac{\exp(-2.712 + 2.079 * PghaCh + 0.023 * GB)}{1 + \exp(-2.712 + 2.079 * PghaCh + 0.023 * GB)}$$

Le seuil optimal de détermination de la présence du pic mar est de 0,47.

Un minimum de 30 gros bois à l'hectare est nécessaire pour avoir du pic mar en chênaie pure (Figure 8.7). Au-delà de 100 gros bois à l'hectare, la probabilité de présence de l'espèce est toujours supérieure à 0,47 quelle que soit la proportion de chênes dans le peuplement.

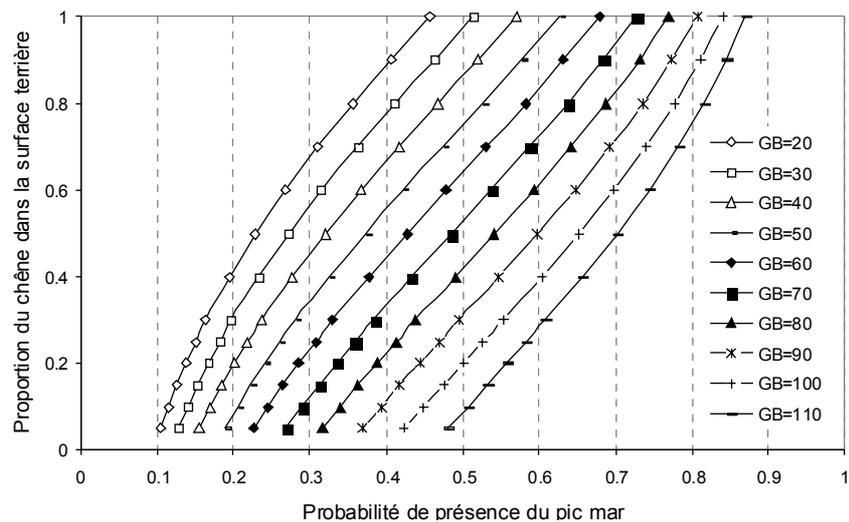


Figure 8.7 : Probabilité de présence du pic mar en fonction de la proportion en chênes de la surface terrière du peuplement pour différentes classes de nombre de gros bois disponibles.

5.2.2. MODELES MULTIVARIÉS

Les variables qui entrent en compte dans les modèles multivariés de probabilité de présence du pic mar et qui sont significatives au test de Wald, sont :

- la circonférence moyenne des chênes,
- la surface terrière des chênes,
- la proportion de surface terrière des chênes,
- le nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m,
- le recouvrement des strates de 2 à 8 m,
- le recouvrement de la végétation,
- la présence de sorbier dans le sous-bois et
- l'exposition Est-Ouest.

Aucun terme quadratique (variable au carré) n'améliore les modèles de manière significative. Par contre, deux interactions ont été retenues dans les régressions logistiques avec la procédure *Forward* ($p=0,05$ pour l'entrée des variables dans le modèle) : « circonférence moyenne en chênes et pourcentage de surface terrière en chênes » et « surface terrière en chênes et nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m ».

Six modèles de régressions logistiques comportant de 1 à 6 variables ont été construits. En outre, deux modèles ont été calculés par la procédure *STEPWISE* et la procédure *BACKWARD*. Ces huit modèles ont été élaborés avec, d'une part, les indices sélectionnés et, d'autre part, les indices et leurs interactions. De ces modèles, 6 ont été retenus et sont illustrés au Tableau 8.10.

Tableau 8.10 : Comparaison des caractéristiques des équations de modélisation de présence du pic mar (n =nombre de variables comprises dans le modèle ; G^2 est le $-2\log$ du maximum de vraisemblance ; AIC est 'Akaike's information criterion' ; tests de Wald (Chi^2 , degrés de libertés et p) ; HL : test de Hosmer et Lemeshow (Chi^2 , degrés de libertés et p) (RecS45=recouvrement des strates de 2 à 8 m ; NbS6=nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m ; RecRGN = recouvrement de la régénération ; GhaCh=surface terrière en chênes ; GhaF=surface terrière de la futaie ; PghaCh=proportion de surface terrière en chênes ; CroyCh=circonférence moyenne des chênes ; Sbsor=présence de sous-bois de sorbier ; expEW=exposition est-ouest). Le modèle complet de la régression logistique est ' $\exp(\text{équation}) / 1 + \exp(\text{équation})$ '

	n	Equation	G^2	AIC	Wald			HL		
					Chi^2	dl	p	Chi^2	dl	p
Stepwise	4	-3,86- 2,15*RecS45+0,55*NbS6+0,1 *GhaCh+2,125*RecRGNH	187,11	197,11	27,39	4	<0,001	15	8	0,6
Stepwise interactions	4	-2,54+2,11*RecRGNH- 2,127*RecS45+0,042*NbS6/ GhaCh	189,5	197,5	26,6	3	<0,001	7,3	8	0,5
Backward	5	-5,39+2,32*RecRGNH- 2,237*RecS45+0,522*NS6+0, 057*GhaF+2,5*PghaCH	185,65	197,65	27,36	5	<0,001	11	8	0,19
Backward interactions	5	-3- 1,89*RecS45+0,477*NbS6+1, 97*SbSor+0,017*CroyCH/Pg haCH	187,2	197,2	27,05	4	<0,001	11	8	0,22
FFM	6	-4,29- 1,92*RecS45+0,55*NbS6+0,0 9*GhaCh+1,9*RecRGNH+1,9 9*Sbsor+0,83*expEW	182,32	196,32	29,4	6	<0,001	11	8	0,18
FFM interactions	4	-2,54+0,042*NbS6/Ghach- 2,127*RecS45+2,11*RecRG NH	189,5	197,5	26,6	3	<0,001	7,3	8	0,5

Toutes les variables retenues dans les modèles sont significatives. Les tests de Wald pour les différents modèles sont significatifs. Les tests de Hosmer et Lemeshow sont non significatifs, ce qui montre l'adéquation de tous les modèles aux données. Les AIC sont comprises entre 197,1 et 197,6. La différence étant inférieure à 2, la performance des modèles peut être considérée comme équivalente. Toutefois, le modèle comprenant 6 variables est moins parcimonieux que les autres.

Les résultats des validations croisées de ces 6 modèles sont illustrés au Tableau 8.11. Le meilleur modèle (Stepwise 4 variables) décrit l'occupation des placettes par le pic mar avec un taux de classement correct (CCR) de 73 %. La prévalence est de 0,28 et l'aire sous la courbe ROC est de 74 % (Figure 8.8). Le taux de faux positifs est de 10 % et le taux de faux négatifs est de 32 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une adéquation modérée du modèle aux données ($\kappa=0,37$). Le seuil optimal de détermination de présence du pic mar est de 0,52.

Le modèle retenu est celui issu de la procédure *Stepwise* et qui comprend seulement quatre variables. Le R^2 de Nagelkerke est de 38 %. Les variables qui expliquent au mieux la présence du pic mar sont le recouvrement de la régénération (RecRGNH), le recouvrement des strates de 0,5 à 4 m (RecS45), le nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m (NbS6) et la surface terrière en chênes (GhaCH). Tous les coefficients des variables sont positifs excepté pour le recouvrement des strates de 0,5 à 4 m. Cette variable influence négativement la présence du pic mar.

Tableau 8.11 : Comparaison des caractéristiques de la validation croisée pour les 6 modèles réalisés (AUC est l'aire sous la courbe ROC ; CCR% est le pourcentage de placettes correctement classées par le modèle (avec l'hypothèse que $p > 0,5 =$ occupé)).

	K	AUC	cutpoint	Prev	CCR	fneg	fpos	ODP
Stepwise	0,37	0,74	0,52	0,28	0,73	0,32	0,1	0,72
Stepwise interactions	0,36	0,75	0,57	0,28	0,73	0,81	0,06	0,72
Backward	0,346	0,74	0,5	0,28	0,74	0,68	0,1	0,72
Backward interactions	0,31	0,74	0,56	0,28	0,73	0,83	0,04	0,72
FFM	0,37	0,76	0,34	0,28	0,73	0,37	0,22	0,72
FFM interactions	0,36	0,75	0,57	0,28	0,73	0,81	0,06	0,72

5.2.3. VALIDATION SUR DES DONNEES EXTERNES

Le modèle choisi ('Stepwise') comprend quatre variables qui ont également été relevées sur le terrain dans la zone d'étude de Saint-Hubert. Cela permet de réaliser une validation externe de ce modèle.

Le jeu de données de Saint-Hubert ayant servi à la validation du modèle comprend 50 points d'écoute des pics réalisés (selon la méthodologie décrite au §4.2.) sur la forêt communale de Saint-Hubert dans le cadre du Projet de gestion intégrée du massif forestier de Saint-Hubert (PGISH) en 2003. Les points ont été sélectionnés sur base de leur appartenance aux trois types de peuplements feuillus définis : hêtraie, chênaie et feuillus mélangés. Ils se répartissent comme suit : 28 points en hêtraie, 12 points en chênaie, 10 points en feuillus mélangés.

Le modèle décrit l'occupation des placettes par le pic mar avec un taux de classement correct (CCR) de 90 %. La prévalence est de 0,1 et l'aire sous la courbe ROC est de 80 % (Figure 8.8). Le taux de faux positifs est de 2,6 % et le taux de faux négatifs est de 26 %. L'évaluation du coefficient Kappa montre une adéquation modérée du modèle aux données ($\kappa=0,37$). Le seuil optimal de détermination de présence du pic mar est de 0,68.

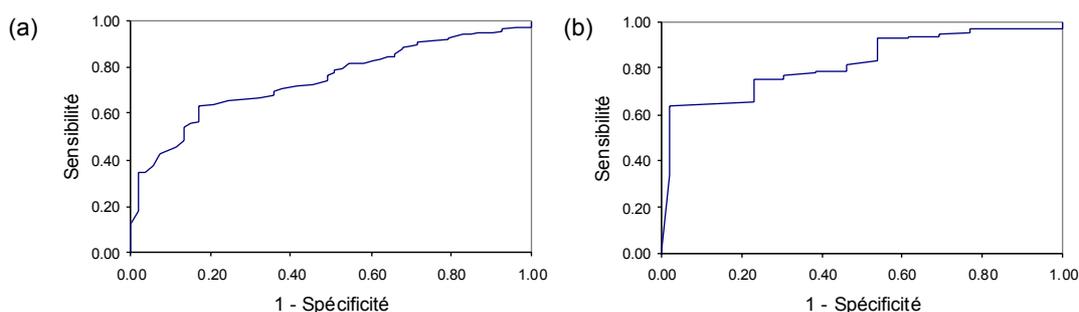


Figure 8.8 : Courbe ROC pour (a) la validation croisée des données et (b) la validation externe du modèle Stepwise à 4 variables de l'habitat local du pic mar.

5.2.4. INTÉGRATION DE L'AUTOCORRÉLATION SPATIALE DES OBSERVATIONS

L'effet du voisinage entre les individus de pic mar a été testé par la construction d'un terme d'autocorrélation spatiale. Il a été calculé en chaque placette de l'inventaire habitat ($n=255$) pour 6 rayons de distance (de 100 à 600 mètres) (Tableau 8.12 & Figure 8.9). L'indice de Moran est de 0,71 pour le rayon de distance de 100 m. L'autocorrélation est la plus forte à cette distance.

Les régressions autologistiques univariées pour les rayons de 100 et 400 m ont l'AIC la plus faible (AIC = 198). Ces deux termes ont été intégrés dans des régressions autologistiques reprenant les mêmes variables que le modèle logistique sélectionné ('Stepwise'). Les facteurs estimés et leur degré de signification sont indiqués au Tableau 8.13. Toutes les variables de l'habitat sont significatives au test de Wald. Les variables d'autocorrélation ne sont par contre pas significatives.

Tableau 8.12 : Statistiques d'autocorrélation spatiale pour les observations de pic mar pour les 255 placettes.

Distance	I Moran	Z	p	C Geary	Z	p
100	0,71	6,51	0,01	0,57	2,59	0,01
200	0,36	4,55	0,01	0,81	1,75	0,02
300	0,20	3,62	0,01	0,95	0,61	0,03
400	0,22	3,93	0,01	0,84	1,85	0,02
500	0,05	1,13	0,14	1,00	-0,04	0,50
600	0,15	3,23	0,01	0,93	0,86	0,02

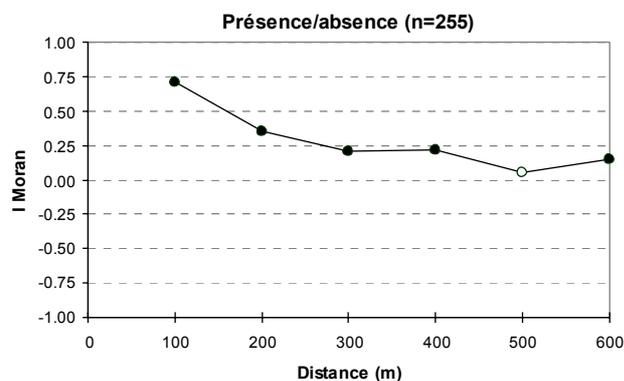


Figure 8.9 : Corrélogramme des I de Moran pour les observations de présence du pic mar dans les 255 placettes des quatre sites d'étude. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

Tableau 8.13 : Facteurs estimés pour les modèles de régression logistique et autologistique pour le pic mar avec un effet de voisinage de rayon de 100 et 400 mètres (test de Wald : *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$) (RecRGN = recouvrement de la régénération ; GhaCh=surface terrière en chênes ; RecS45=recouvrement des strates de 2 à 8 m ; NbS6=nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m).

Modèle	Intercept	RecS45	NbS6	GhaCH	RecRGNH	Autocov.	AIC	CCR
Régression logistique	-3,86***	-2,15**	0,55**	0,1***	2,125**	-	197	73 %
Régression autologistique $\bar{\sigma}=100\text{ m}$	-4***	-2,12**	0,59**	0,1***	2,21**	-0,55	198	77,5%
Régression autologistique $\bar{\sigma}=400\text{ m}$	-3,99***	-2,17**	0,59**	0,1***	2,31**	-1,03	196	78%

Les corrélogrammes des variables de l'habitat reprises dans le modèle multivarié sélectionné ('Stepwise') montrent une très faible autocorrélation pour la variable nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m, et ce quelle que soit la distance d'analyse, et des corrélations de Moran supérieures pour les trois autres variables (Figure 8.10). Toutefois tous les indices de Moran restent bien inférieurs à 0,5.

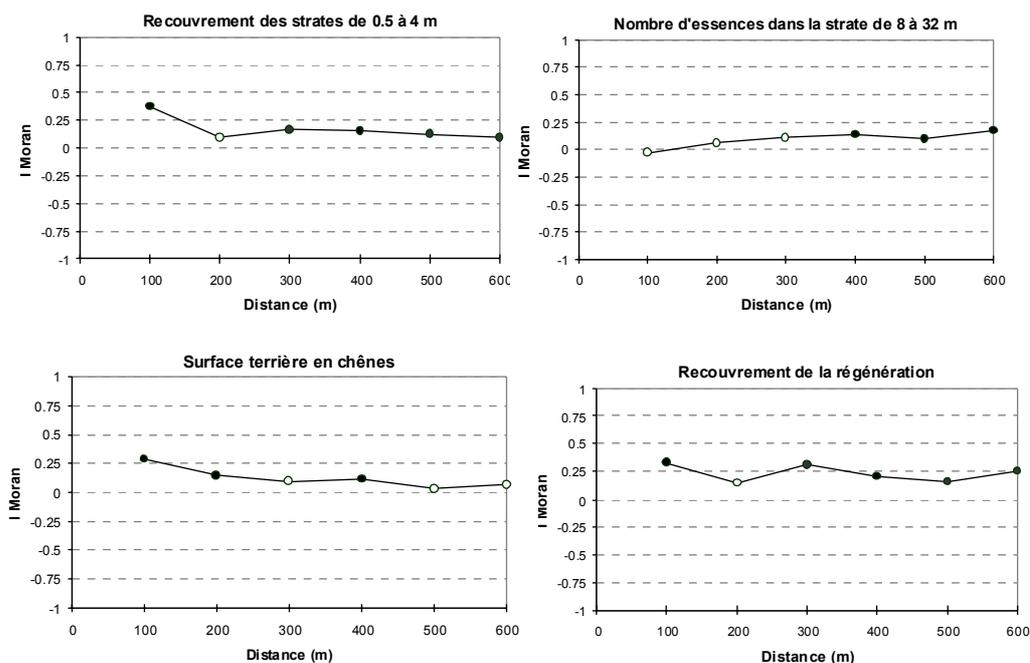


Figure 8.10 : Corrélogrammes des I de Moran pour les variables d'habitat reprises dans la régression logistique. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

5.3. Sélection de l'habitat par le pic épeichette

5.3.1. FACTEURS TOPOGRAPHIQUES ET STATIONNELS

La pente, l'altitude et la topographie n'ont pas d'influence sur la présence du pic épeichette. Par contre, le pic épeichette se trouve préférentiellement dans les placettes à orientation Est. Toutefois, quand on sélectionne uniquement les placettes dont la pente est supérieure à 5 ou 10 degrés, pour lesquelles les effets thermiques liés à l'exposition sont plus marqués, il n'existe plus de différences significatives ($H=1,64$, $p=0,2$ & $H=2,93$, $p=0,087$). Les placettes avec canton de pic épeichette ne se trouvent pas significativement plus près de cours d'eau que les autres, et ce quels que soient la distance (rayon de 100, 300, 500 m autour de la placette) et le descripteur (présence ou longueur de cours d'eau) considérés (Tableau 8.14).

Tableau 8.14 : Présence et longueur moyenne de cours d'eau (m) pour les trois rayons de distance autour des placettes avec pic épeichette (*_Pres*) et sans pic épeichette (*_Abs*).

	Moy_Pres	Moy_Abs	H	p
Longueur de cours d'eau dans un rayon de 100 m	17,3	8,65	0,2	0,64
Longueur de cours d'eau dans un rayon de 300 m	302	177	1,12	0,29
Longueur de cours d'eau dans un rayon de 500 m	951,5	710	1,78	0,18
Présence de cours d'eau dans un rayon de 100 m	0,11	0,05	1,75	0,18
Présence de cours d'eau dans un rayon de 300 m	0,53	0,45	3,17	0,07
Présence de cours d'eau dans un rayon de 500 m	0,8	0,8	3,04	0,08

Il y a pas de sélection des stations selon la présence de pic épeichette ($\chi^2=8,7$, $df=9$). Les hêtraies acidoclines représentent 48 % des placettes occupées par le pic épeichette. Elles tendent à être utilisées de manière plus importante que leur disponibilité. Leur sélection n'est toutefois pas significative.

5.3.1. COMPARAISON DES SITES D'ETUDE

Le taux d'occupation des sites d'étude par le pic épeichette (Tableau 8.2) est significativement différent ($H=13,04$, $p<0,001$, $dl=1$). Le site de Gembes comprend plus de 45 % des placettes avec présence de l'espèce pour respectivement 28 et 25 % pour les sites de la Croix-Scaille et de Halma.

Par rapport aux sites de Halma et de Haut-Fays, le site de Gembes se caractérise par :

- une proportion élevée de la surface terrière des chênes ;
- une proportion élevée de la surface terrière en essences héliophiles ;
- une surface terrière plus importante en bouleaux ;
- un nombre de tiges de bouleaux nettement plus important (Annexe 4.1).

Le nombre d'essences dans le sous-bois, le taillis et la futaie est en moyenne plus important pour les sites de Gembes (3,8) et de la Croix-Scaille (3,7) que pour les sites de Halma (2,4) et de Haut-Fays (2,1). Ce dernier site est caractérisé en moyenne par un recouvrement plus important de hêtre et plus faible de chênes et par une moyenne plus élevée en bois morts avec un nombre moyen de tige à l'hectare de 39.

5.3.2. ANALYSE DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT VIA LES INDICATEURS DE STRUCTURE ET DE COMPOSITION

Il n'y a pas de sélection des classes de richesse ($\chi^2=11,8$; $dl=6$; $\alpha=0,05$) et des classes de structure ($\chi^2=13,6$; $dl=6$, $\alpha=0,05$). Par contre, une sélection des classes de composition est constatée ($\chi^2=19,13$; $dl=5$). La sélection est négative pour les classes de hêtre pur ('Hêtre') ($p_0=0,11$, $p_i=0,16$; $IC_{(-)}=-0,01$; $IC_{(+)}=0,047$) et de hêtre dominant ('Hêtre(Chêne)') ($p_0=0,77$, $p_i=0,32$; $IC_{(-)}=-0,01$; $IC_{(+)}=0,07$) (Figure 8.11).

Les indices de structure sont tous significativement différents en fonction de la présence de pic épeichette ($p<0,05$). Les placettes avec pic épeichette ont un indice de stratification verticale, un indice de diversité de la stratification, un nombre de strates et une couverture totale de la végétation nettement plus élevés que celles sans observation de l'espèce (Tableau 8.15).

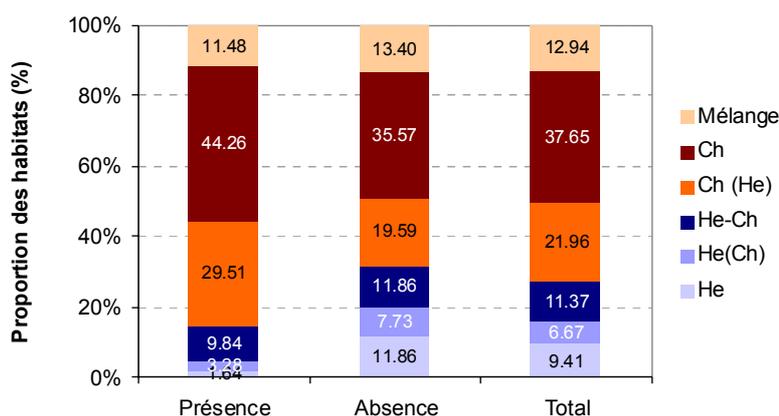


Figure 8.11 : Pourcentage de placettes selon la présence de pic épeichette pour les différentes classes de composition.

Tableau 8.15 : Moyenne (Moy_) et écarts-types (Sd_) des indices de structures pour les placettes avec observation (Pres) et sans observation (Abs) de pic épeichette (Test de Kruskal-Wallis).

	Moy_Abs	Sd_Abs	Moy_Pres	Sd_Pres	H	p
Indice de stratification verticale	1,45	0,20	1,51	0,20	4,30	0,038
Couverture totale de la végétation	1,82	0,66	2,23	0,98	5,89	0,015
Nombre de strates	3,49	1,37	4,03	1,59	4,78	0,029
Indice de diversité de la stratification	6,97	4,90	10,24	7,55	5,75	0,016

5.3.3. COMPARAISON DES PLACETTES AVEC ET SANS OBSERVATION DE PIC EPEICHETTE SUR BASE DES CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT

Les placettes avec pic épeichette sont caractérisées par des recouvrements et un nombre d'essences plus élevés dans les strates de 0,125 à 2 m de haut (Tableau 8.16). Le recouvrement de la dernière strate, de plus de 32 m, est par contre plus faible en présence de pic épeichette. Le recouvrement des herbacées, comme la fougère et la ronce, est plus important en présence de pic épeichette, contrairement au recouvrement en luzules et en houlque.

Tableau 8.16 : Variables de l'habitat significativement différentes entre les placettes sans (_Abs) et avec canton (_Pres) de pic épeichette (moyenne, écart-type et résultats des tests de Kruskal-Wallis).

	Moy_Abs	Sd_Abs	Moy_Pres	Sd_Pres	H	p
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>						
Recouvrement du sous-bois	0,2	0,3	0,34	0,38	6,63	0,01
Recouvrement de 0,125 à 0,5 m	0,28	0,29	0,42	0,32	10,84	0,001
Recouvrement de 0,5 à 2 m	0,21	0,19	0,33	0,25	13,52	<0,001
Recouvrement de + de 32 m	0,05	0,19	0	0	5,23	0,022
Recouvrement de 0 à 2 m	0,65	0,5	0,88	0,51	11,16	0,001
Nombre d'essences de 0,125 à 0,5 m	1,10	1,21	1,57	1,11	11,33	0,001
Nombre d'essences de 0,5 à 2 m	0,96	0,97	1,37	0,94	11,54	0,001
<u>Composition de la strate herbacée</u>						
Recouvrement de la fougère aigle	0,19	0,29	0,32	0,32	9,96	0,002
Recouvrement en luzules	0,06	0,11	0,04	0,12	4,47	0,035
Recouvrement de la ronce	0,13	0,25	0,25	0,35	7,04	0,008
Recouvrement de la houlque	0,25	0,34	0,17	0,32	5,51	0,019
<u>Bois morts</u>						
Volume de bois morts sur pied	1,89	6,14	9,07	25,73	4,79	0,029
<u>Composition de la futaie</u>						
Recouvrement des chênes	0,47	0,27	0,59	0,27	9,5	0,002
Surface terrière en chênes	11,87	7,36	14,02	6,54	4,49	0,034
% de surface terrière en chênes	0,61	0,33	0,73	0,25	5,27	0,022
Proportion de chênes dans la futaie	3,48	1,46	4,03	1,16	6,06	0,014
Proportion de hêtre dans la futaie	2,11	1,42	1,58	0,91	4,48	0,034
<u>Sous-bois et taillis</u>						
Recouvrement du noisetier	0,17	0,28	0,3	0,37	5,81	0,016
Hauteur du noisetier	1,54	2,23	2,33	2,41	5,38	0,020
Hauteur minimale du sous-bois	1,41	2,08	2,16	2,34	5,54	0,019
Hauteur moyenne du sous-bois	1,57	2,19	2,29	2,46	4,53	0,033

Les placettes avec observation de pic épeichette se singularisent par une grande quantité de bois morts sur pied. La moyenne est de 9 m³/ha pour les placettes avec pic épeichette contre 2 m³/ha sans l'espèce. Les placettes hébergeant le pic présentent une surface terrière moyenne en chênes de 14 m³/ha ; ceux-ci représentent 73 % du peuplement en surface terrière alors que dans

le cas contraire, la surface terrière moyenne est de 12 m²/ha avec 61% de chênes en surface terrière. La proportion des chênes est plus élevée en présence de pic épeichette contrairement à la proportion du hêtre (Tableau 8.16). Le noisetier est bien représenté, en moyenne 30% de recouvrement, en présence de l'espèce. Sa hauteur y est également significativement plus élevée. D'ailleurs, le sous-bois est généralement plus haut dans les placettes avec observation de l'espèce.

5.3.4. CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT DU PIC EPEICHETTE EN FONCTION DE LA TYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS

Si l'on analyse la répartition des placettes selon la typologie des peuplements réalisée au Chapitre 4, une sélection significative est constatée ($\chi^2=68,4$, dl=7, $\alpha=0,05$). La sélection est positive pour la classe 1, soit les chênaies à bois moyens avec beaucoup de noisetier ($p_o=0,061$, $p_i=0,26$; $IC_{(-)}=0,13$; $IC_{(+)}=0,4$), et négative pour les classes 6 ($p_o=0,077$, $p_i=0,017$; $IC_{(-)}=-0,022$; $IC_{(+)}=0,055$) et 7 ($p_o=0,077$, $p_i=0$), soit les hêtraies. Les classes 1 et 5 (Chênaies à petits bois avec taillis) ainsi que la classe 8 (Hêtraie-chênaie) sont les mieux représentées avec plus de 20 % des effectifs pour les deux premières classes et 40 % pour la classe 8 (Figure 8.12).

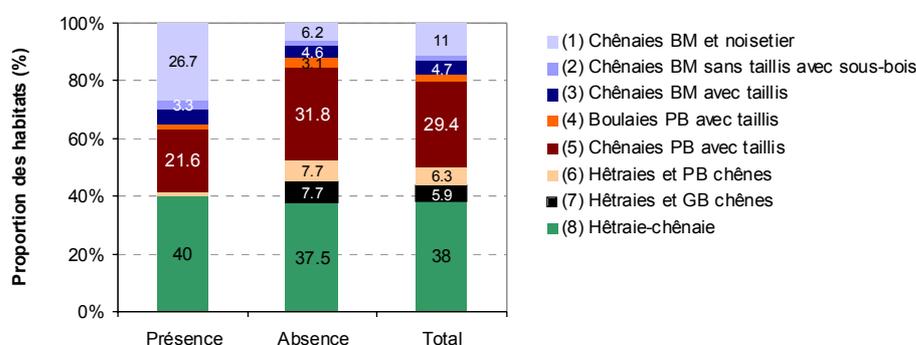


Figure 8.12 : Pourcentage de placettes en fonction de la présence de pic épeichette pour les différents types de peuplements.

5.4. Modélisation de l'habitat du pic épeichette

5.4.1. MODELES UNIVARIE ET BIVARIE

Aucun modèle logistique univarié n'explique correctement la présence du pic épeichette sur les placettes d'étude.

Le meilleur modèle bivarié est celui comprenant le recouvrement en chênes (RecCh) et le volume de bois morts sur pied à l'hectare (VhaBmp) ($D=258$; $AIC=264$; χ^2 Wald=13,5, dl =2, $p=0,012$; $G^2=1935$, dl =2, $p<0,001$; HL=2,5, dl=7, $p=0,9$) :

$$P = \frac{\exp(-2,18 + 0,04 * VBMp + 1,61 * RecCH)}{1 + \exp(-2,18 + 0,04 * VBMp + 1,61 * RecCH)}$$

Les coefficients des deux variables sont positifs et significatifs au test de Wald. Le taux de classement correct est de 77% avec un taux de faux positifs de 0,5 % et de faux négatifs de 31 %. L'AUC vaut 0,64 et le coefficient Kappa est de 0,23. Le seuil de détermination de présence du pic épeichette est de 0,41.

A un recouvrement en chênes de 40 %, la probabilité de présence du pic épeichette atteint le seuil de détermination de présence pour un volume de 30 m²/ha de bois morts sur pied (Figure

8.13). A un recouvrement complet de chêne, le pic serait présent à n'importe quel seuil de volume de bois morts sur pied.

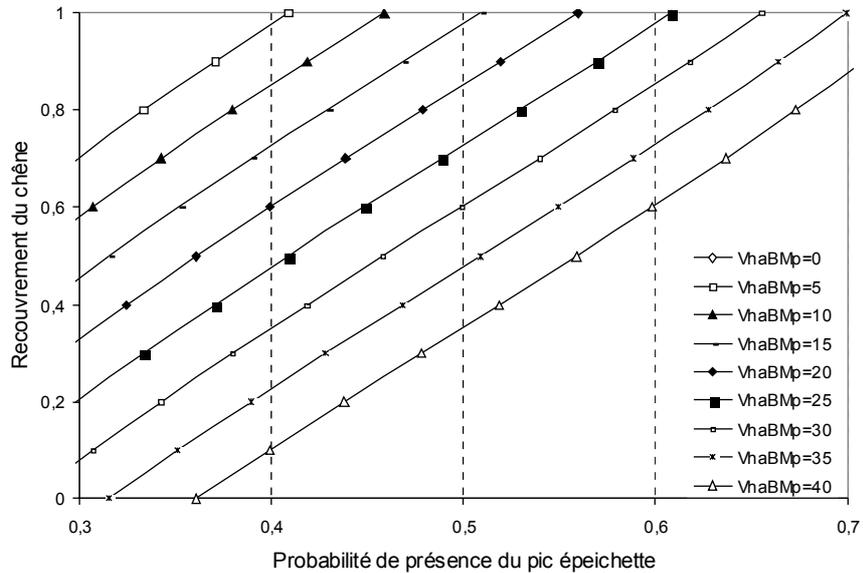


Figure 8.13 : Probabilité de présence du pic épeichette en fonction du recouvrement des chênes au sein du peuplement pour différentes classes de volume de bois morts sur pied (m³/ha).

5.4.2. MODELE MULTIVARIE

Le modèle logistique retenu comprend quatre variables (D =248 ; AIC=258 ; χ^2 Wald=24, df =4, p<0,001 ; G²=32,5, dl =4, p<0,001 ; HL=13, dl=8, p=0,11). Ces variables sont le recouvrement de la strate de 0,125 à 0,5 m (RecS3), le recouvrement des chênes (RecCh), la hauteur de houppier moyenne (HCimeMoy) et le volume de bois morts sur pied (VhaBMp) :

$$P = \frac{\exp(-3,46 + 2,5 * RecS3 + 0,04 * VBMp + 1,61 * RecCH + 0,08 * HCimeMoy)}{1 + \exp(-3,46 + 2,5 * RecS3 + 0,04 * VBMp + 1,61 * RecCH + 0,08 * HCimeMoy)}$$

Tous les coefficients des variables sont positifs. Les tests associés à chacune des variables du modèle sont significatifs, excepté pour la hauteur de houppier moyenne. Le R² de Nagelkerke est de 28 %. Le taux de classification correcte est de 74 %.

La prévalence est de 0,24. Le taux de faux positifs est de 1% et de faux négatifs de 45%. L'évaluation du coefficient Kappa montre une adéquation modérée aux données ($\kappa=0,38$). La valeur de l'aire sous la courbe ROC est de 71,2 %. Le seuil optimal de détermination de la présence du pic épeichette est de 0,53.

5.4.3. MODELE AUTOLOGISTIQUE

Les données de présence et d'absence du pic épeichette sont très fortement autocorrélées spatialement : l'indice de Moran est de 1 à une distance de 100 m (Tableau 8.17 & Figure 8.14). L'autocorrélation spatiale est toujours positive et significative jusqu'à 400 m.

Tableau 8.17 : Statistiques d'autocorrélation spatiale pour les observations de pic épeichette pour les 255 placettes.

Distance	I Moran	Z	p	C Geary	Z	p
100	1,00	10,65	0,01	0,54	2,80	0,01
200	0,52	6,63	0,01	0,78	2,01	0,03
300	0,22	3,94	0,01	0,89	1,28	0,11
400	0,14	2,48	0,01	0,91	1,03	0,15
500	0,00	0,18	0,40	0,98	0,23	0,43
600	0,02	0,49	0,38	0,98	0,28	0,41

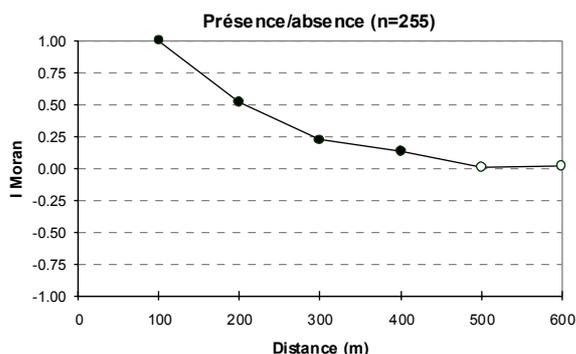


Figure 8.14 : Corrélogramme des indices I de Moran pour les observations du pic épeichette dans les 255 placettes. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

L'analyse de l'autocorrélation spatiale des variables reprises dans le modèle multivarié pour les différentes distances montre qu'elles sont inférieures à 0,5 pour le recouvrement de la végétation de 0,5 à 2 m, la hauteur de houppier moyenne et le recouvrement des chênes. Par contre, la variable volume de bois morts sur pied montre une très forte autocorrélation spatiale à 100 m (Figure 8.15).

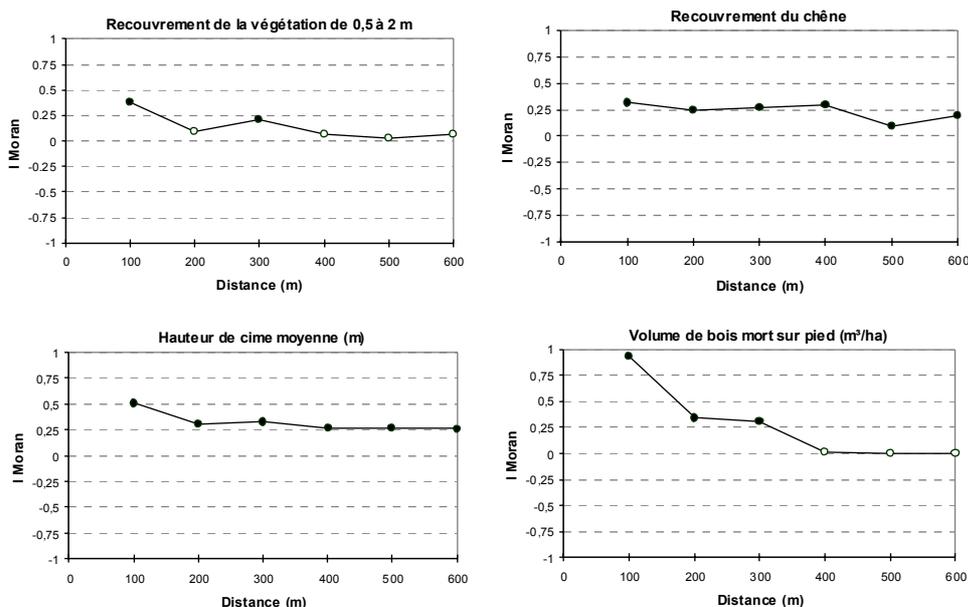


Figure 8.15 : Corrélogrammes des indices I de Moran pour les variables de l'habitat reprises dans la régression logistique. Les cercles vides indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

Les régressions autologistiques univariées pour les rayons de 100 et 400 m ont l'AIC la plus faible ($AIC_{100} = 215$; $AIC_{400}=220$). Ces deux termes ont été intégrés dans des régressions autologistiques reprenant les mêmes variables que le modèle logistique sélectionné. Les facteurs estimés et leur degré de signification sont indiqués au Tableau 8.18. Les variables d'autocorrélation sont hautement significatives. Dans le modèle avec le terme autocovariable $\delta=100$ m ($D = 203$; $AIC=215$; χ^2 Wald=50,4, dl =5, $p<0,001$; $G^2=74,7$, dl =5, $p<0,001$; $HL=5,4$, dl=8, $p=0,7$), seule la variable recouvrement de la strate de 0,5 à 2 m reste significative au test de Wald. Par contre, pour le modèle avec le terme autocovariable $\delta=400$ m ($D = 208$; $AIC=220$; χ^2 Wald=46,4, dl =5, $p<0,001$; $G^2=70,2$, dl =5, $p<0,001$; $HL=3$, dl=8, $p=0,93$), seule la variable volume de bois morts sur pied n'est pas significative au test de Wald. Le taux de classement correct est le meilleur dans le cas du modèle autologistique avec le terme autocovariable $\delta=400$ m, soit 83 %. Le R^2 de Nagelkerke est de 46 %.

Tableau 8.18 : Paramètres estimés pour les modèles de régression logistique et autologistique pour le pic épeichette avec un effet de voisinage de rayon de 100 et 400 mètres (test de Wald : *** $p<0,001$; ** $p<0,01$; * $p<0,05$),

	Intercept	RecS3	VhaBmp	RecCH	HcimeMoy	Autocov.	AIC	CCR
Régression logistique	-3,46***	2,5***	0,03*	1,6***	0,07***	-	258	74 %
Régression autologistique $\delta=100$ m	-3,39***	2,67***	0,012	1,23	0,024	2,67***	215	81,5%
Régression autologistique $\delta=400$ m	-4,7***	2,82***	0,02	1,35*	0,09*	3,46***	220	83%

Pour le modèle autologistique avec le terme autocovariable $\delta=400$ m, la prévalence est de 0,24, l'AUC=0,77 et le coefficient Kappa vaut 0,53. Le modèle montre une très bonne adéquation aux données. Le seuil optimal de détermination de la présence du pic épeichette est de 0,41. Le taux de faux positifs est de 7 % pour 23 % de faux négatifs. Pour le modèle autologistique avec le terme autocovariable $\delta=100$ m, la prévalence est identique, l'aire sous la courbe ROC vaut 0,8 et le coefficient Kappa vaut 0,46. Le seuil optimal de détermination de la présence du pic épeichette est de 0,51. Le taux de faux positifs est de 6 % pour 28 % de faux négatifs. Le taux de classification correcte est de 81,5 %.

L'analyse des résidus de Pearson de la régression logistique indique une autocorrélation spatiale très élevée et significative à 100 m mais qui diminue pour les distances suivantes (Figure 8.16). Suite à l'intégration du terme autocovariable $\delta=100$ m dans la régression logistique, l'autocorrélation spatiale à 100 m des résidus de Pearson de la régression devient négative, contrairement au modèle autologistique $\delta=400$ m où l'autocorrélation des résidus à 100 m reste importante bien qu'inférieure à 0,5.

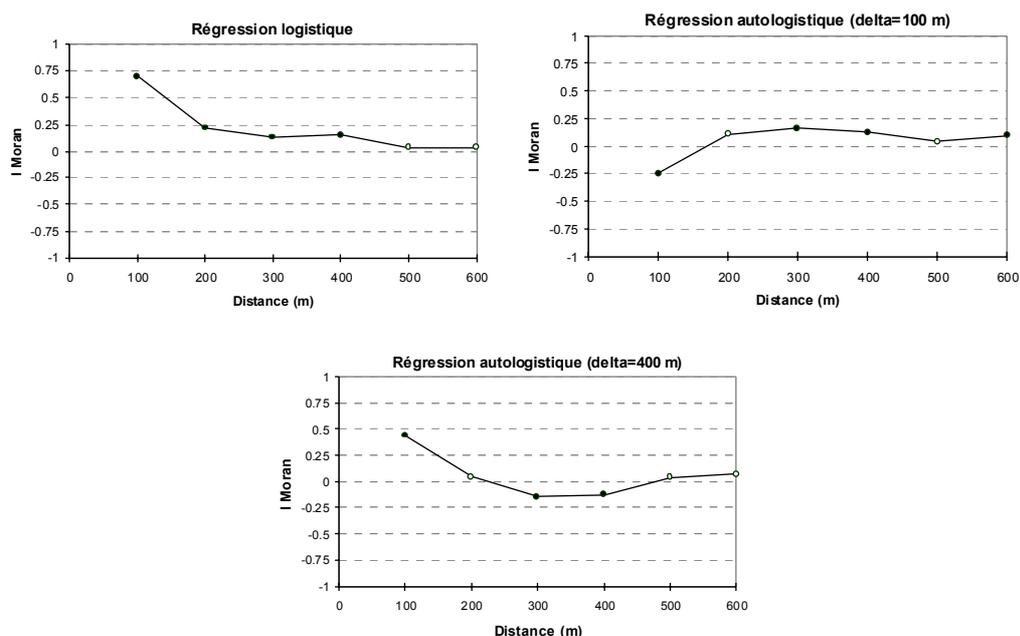


Figure 8.16 : Corrélogrammes des indices I de Moran des résidus de Pearson des régressions logistique et autologistique avec $\delta=100$ m et $\delta=400$ m. Les cercles vident indiquent les valeurs de I non statistiquement différentes de zéro au test de Monte-Carlo ($p > 0,05$).

5.5. Comparaison des habitats de pics insectivores spécialistes et d'un pic omnivore

5.5.1. SÉLECTION DE L'HABITAT PAR LE PIC ÉPEICHE

Il n'y a pas de sélection des classes de structure ($\chi^2=11,24, dl=7$), de composition ($\chi^2=5,21, dl=5$) et de richesse ($\chi^2=5,91, dl=6$) par le pic épeiche ($\alpha=0,05$).

La comparaison des placettes en fonction de l'observation de pic épeiche montre que cette espèce est particulièrement influencée par la structure verticale et le bois mort (Tableau 8.22).

Les variables de recouvrement des strates basses de 0 à 0,125 m et de 0,125 à 0,5 m sont significativement différentes en présence de pic épeiche ($H=5,17, p=0,023$ & $H=7,97, p=0,005$). Tous les indices de structure verticale sont significatifs (IDS, ISV, NS et CTV) avec une structuration plus importante des placettes avec pic épeiche.

La composition de la strate herbacée est plus diversifiée dans les placettes où est présente l'espèce ($H=8,5, p=0,004$) et comprend des recouvrements en fougère aigle, en canche et en ronce plus élevés. Le recouvrement de noisetier et de bouleau est significativement plus élevé en présence du pic contrairement au recouvrement du charme.

Des hauteurs élevées du sous-bois, une hauteur de houppier minimale et une faible hauteur de la futaie sont caractéristiques des placettes en présence de pic épeiche. Les placettes avec observation de l'espèce comprennent un grand nombre de bois moyens et une faible circonférence moyenne des chênes (Tableau 8.19).

Tableau 8.19 : Moyennes et écarts-types des variables de l'habitat des placettes montrant des différences significatives en fonction de l'observation de pic épeiche (n=172) et test de Kruskal-Wallis (H).

	Absence	Présence	Total	H	p
n	100	72	172		
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>					
Recouvrement de 0 à 0,125 m	0,54	0,64	0,57	5,17	0,023
Recouvrement de 0,125 à 0,5 m	0,28	0,4	0,3	7,97	0,005
Recouvrement de 0 à 2 m	0,65	0,9	0,7	11,49	0,001
Nombre d'essences dans la strate de 0,125 à 0,5 m	1,1	1,53	1,2	8,50	0,004
Indice de diversité de stratification	1,4	1,54	1,5	16,96	<0,001
Couverture totale de la végétation	1,8	2,17	1,9	10,95	0,001
Nombre de strates	3,4	4,15	3,62	17,04	<0,001
Indice de stratification verticale	7	9,8	7,74	18,04	<0,001
<u>Composition de la strate herbacée</u>					
Recouvrement de la fougère aigle	0,18	0,32	0,22	13,04	<0,001
Recouvrement de la canche	0,16	0,32	0,20	18,31	<0,001
Recouvrement de la ronce	0,14	0,2	0,16	5,82	0,016
<u>Bois morts</u>					
Nombre de bois morts sur pied	19	32,7	22,9	13,45	<0,001
Volume de bois morts sur pied	1,7	8,36	3,6	22,06	<0,001
<u>Essences du peuplement</u>					
Recouvrement du bouleau	0,06	0,11	0,08	4,15	0,042
Recouvrement du charme	0,02	0,01	0,02	4,00	0,046
<u>Sous-bois et taillis</u>					
Recouvrement du sous-bois	0,2	0,3	0,2	7,16	0,007
Recouvrement du noisetier	0,18	0,3	0,2	6,4	0,012
Hauteur moyenne du sous-bois	1,5	2,5	1,7	7,03	0,008
Hauteur du noisetier	1,4	2,5	1,7	8,2	0,004
<u>Composition de la futaie</u>					
Circonférence moyenne des chênes	130,4	110,8	124,8	6,2	0,012
<u>Structure de la futaie</u>					
Hauteur moyenne de la futaie	25	23,2	24,5	6,7	0,01
Hauteur de houppier minimale	6,6	5,1	6,2	7,6	0,006
Nombre de bois moyens	54,5	66,4	58	6,8	0,009

Les deux variables qui expliquent au mieux la présence de pic épeiche sont l'indice de diversité de stratification (IDS) et le nombre de bois morts sur pied à l'hectare ($G^2=281,48$, AIC = 287,5, test de Wald : $\chi^2=19,2$, dl=2, $p<0,001$; test de HL : $\chi^2=19,22$, dl =8, $p=0,013$; CCR=70 %) :

$$P = \frac{\exp(5,69 + 3,0258 * IDS + 0,00972 * NhaBMP)}{1 + \exp(5,69 + 3,0258 * IDS + 0,00972 * NhaBMP)}$$

Le meilleur modèle multivarié pour exprimer la probabilité de présence du pic épeiche est composé de quatre variables : l'indice de diversité de la stratification (IDS), le nombre de bois morts sur pied, le recouvrement de la canche et le recouvrement du hêtre ($G^2=271,25$, AIC = 281,25, test de Wald : $\chi^2=27,08$, dl=2, $p<0,001$; test de HL : $\chi^2=19,24$, dl =8, $p=0,013$; CCR=74 %) :

$$P = \frac{\exp(-6,11 + 2,87 * IDS + 0,011 * NhaBMP + 1,38 * RecCa + 1,28 * RecHe)}{1 + \exp(-6,11 + 2,87 * IDS + 0,011 * NhaBMP + 1,38 * RecCa + 1,28 * RecHe)}$$

5.5.2. SÉLECTION DE L'HABITAT PAR LE PIC ÉPEICHE EN FONCTION DE LA PRÉSENCE DU PIC MAR

D'après la littérature, le pic épeiche et le pic mar peuvent entrer en concurrence au niveau de leurs habitats en période de reproduction (Bachmann & Pasinelli, 2002). Il est dès lors intéressant de pouvoir comparer l'habitat du pic épeiche en sympatrie ou en densité faible ou nulle de pic mar. Les sites de la Croix-Scaille et de Haut-Fays ont une densité très faible de pic mar (respectivement 8 cantons sur 509 ha à la Croix-Scaille et zéro sur les 210 ha du second). On peut dès lors comparer les caractéristiques de l'habitat du pic épeiche sur ces deux sites, en considérant ceux-ci comme la situation d'absence ou de faible densité de pic mar, avec les caractéristiques du site de Gembes.

En quasi absence de pic mar (n=95), seules trois variables sont significativement différentes entre les placettes avec observation de pic épeiche (n=43) et celles sans observation (n=52) :

- le nombre de bois morts sur pied à l'hectare (H=4,01 ; p=0,045) ;
- le volume de bois morts sur pied à l'hectare (H=4,22 ; p=0,039) ;
- la hauteur de houppier moyenne (H=6,48 ; p=0,01).

Donc, parmi les variables expliquant la sélection de l'habitat du pic épeiche pour tous les sites d'étude, seules les deux variables relatives au bois morts sont également significatives en situation de quasi absence de pic mar.

En quasi absence de pic mar, le nombre et le volume de bois morts sur pied moyen par hectare sont respectivement de 32,5 unités et 6,4 m³ pour les placettes avec pic épeiche et de 17,5 unités et 1,7 m³ en absence de l'espèce. La hauteur de houppier moyenne est de 8,8 m en présence de l'espèce et de 7,4 m en absence de pic épeiche.

La caractérisation de l'habitat du pic épeiche est donc différente selon la densité du pic mar. La stratification plus importante du peuplement, les recouvrements plus élevés des différentes espèces de la strate herbacée et de la strate ligneuse et la circonférence moyenne des chênes ne sont pas des caractéristiques de l'habitat du pic épeiche dans les sites d'étude où le pic mar est quasi absent. La gamme d'habitats disponibles n'est évidemment pas tout à fait identique (cfr. Chapitre 5) mais fort semblable pour les variables caractéristiques de l'habitat du pic épeiche. Ainsi, dans le cas de faible densité de pic mar, la circonférence moyenne des chênes est de 90 cm pour 112 cm en forte densité de pic mar (avec respectivement 58 et 43 unités d'écart-type), la proportion de gros bois est de 22,6 pour 25,3 unités en forte densité de pic mar (écart-type de 27 unités dans les deux cas).

La présence et l'absence de pic épeiche, pour l'échantillon de placettes sur les sites en faible densité de pic mar, ne sont pas significativement différentes entre les classes de richesse ($\chi^2=7,5$, dl=6), les classes de composition ($\chi^2=1,13$, dl=5) et entre les classes de structure définies ($\chi^2=8,09$, dl=7). Les comparaisons des fréquences d'occurrence par structure, composition et richesse entre les données de présence pour tous les sites et pour les sites en faible densité de pic mar ne sont pas significatives (tests t, p>0,05).

5.5.3. SÉLECTION DE L'HABITAT PAR LES TROIS ESPÈCES DE PICS

Les placettes où le pic mar est présent se différencient significativement de celles avec pic épeiche par :

- un faible recouvrement de la strate de 0 à 2 m ;
- un faible indice de diversité de la stratification ;
- un faible nombre de bois morts sur pied ;
- un recouvrement de la canche plus faible ;
- un nombre accru de gros bois ;

- une circonférence moyenne en chênes plus élevés (Tableau 8.20).

Tableau 8.20 : Comparaison des moyennes (Moy) et écarts-types (Sd) des variables de l'habitat pour les données de présence des trois espèces de pics. Test de Kruskal-Wallis et test de comparaison de moyenne de Newman & Keuls (***) : $p < 0,001$.

	Pic mar		Pic épeichette		Pic épeiche		Total		H	p	N&K
	Moy	Sd	Moy	Sd	Moy	Sd	Moy	Sd			
<i>n</i>	71		61		72		204				
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>											
Recouvrement de 0 à 2 m	0,7	0,5	0,9	0,5	0,9	0,5	0,8	0,5	6,10	0,047	*** **
Recouvrement de 2 à 8 m	0,4	0,3	0,6	0,55	0,5	0,48	0,5	0,5	3,86	0,145	
Indice de diversité de la stratification	1,4	0,2	1,5	0,19	1,5	0,17	1,5	0,2	8,10	0,017	*** **
<u>Composition de la futaie</u>											
Circonférence moyenne des chênes	139	53	133,8	47,5	110,8	52,8	127,7	52,9	12,82	0,002	*** **
Proportion en hêtre	0,22	0,2	0,18	0,2	0,25	0,3	0,22	0,3	0,74	0,692	
Proportion en chênes	0,70	0,3	0,7	0,25	0,6	0,33	0,7	0,3	1,48	0,477	
Proportion en essences héliophiles	0,76	0,3	0,8	0,2	0,72	0,33	0,8	0,3	0,85	0,655	
<u>Bois morts</u>											
Nombre de bois morts sur pied	16,8	21,3	20,4	28,7	32,7	42	23,5	32,8	7,85	0,019	*** **
<u>Essences du peuplement</u>											
Nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m	2,3	1	2,3	1	2,2	1	2,3	1	0,11	0,949	
Nombre total d'essences	3	1,6	3,25	1,6	3,5	2	3,2	1,8	2,27	0,321	
Nombre d'essences dans la futaie	1,9	0,8	2	0,7	1,9	0,8	1,9	0,78	0,55	0,759	
<u>Composition de la strate herbacée</u>											
Recouvrement de la canche	0,16	0,24	0,22	0,3	0,32	0,32	0,23	0,30	11,76	0,002	***
<u>Sous-bois et taillis</u>											
Hauteur de la bourdaine	0,15	0,7	0,08	0,38	0,39	1	0,22	0,8	6,2	0,045	***
<u>Structure de la futaie</u>											
Nombre de gros bois à l'hectare	41,5	28,2	31,7	25,2	27,4	25,9	33,6	27,2	8,9	0,012	*** **
Hauteur de houppier minimale	6,27	3,8	6,6	4	5,1	2,8	6	3,6	5,64	0,048	***

Les placettes occupées par le pic épeiche se distinguent de celles occupées par le pic épeichette par :

- un nombre de bois morts sur pied plus élevé ;
- une présence et hauteur de bourdaine significativement plus élevés ;
- une hauteur de houppier minimale plus faible (Tableau 8.20).

L'indice de diversité de la stratification et le recouvrement de la strate de 0 à 2 m sont significativement plus élevés pour les placettes avec du pic épeichette comparativement aux placettes avec pic mar. Par contre, la circonférence moyenne en chênes et le nombre de gros bois y sont moins élevés.

5.5.4. INFLUENCE DE LA STRATIFICATION

Comme nous l'avons vu, seuls les recouvrements des strates de 0 à 2 m sont significativement différents pour les trois espèces. Cependant, on peut constater que le pic mar se trouve dans des placettes où les recouvrements des différentes strates sont les plus faibles, sauf pour les strates de plus de 8 mètres de haut (Figure 8. 17). Les recouvrements des strates de 0,125 à 8 m sont plus élevés pour les placettes en présence de pic épeichette.

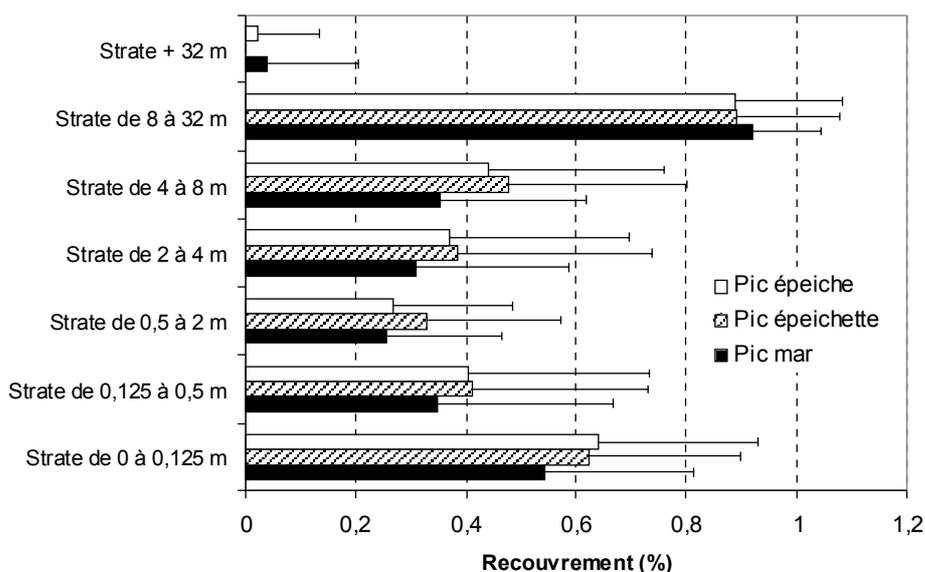


Figure 8.17 : Moyennes et écarts-types des recouvrements des 7 strates de la végétation pour les données de présence des trois espèces de pics (comparaison entre espèces non significatives).

5.6. Abondance en pics et structure de l'habitat

Les abondances en pics ne sont pas significativement différentes entre les classes de richesse ($F=0,79$, $p=0,58$, $dl=6$) et entre les classes de composition ($F=1,26$, $p=0,28$, $dl=5$). L'abondance en pics est significativement différente entre les classes de structure ($F=2,72$, $p=0,01$, $dl=7$). Les classes de structure 'Irrégulière sans classe dominante' et 'Régulière Gros bois et Bois moyens' présentent les abondances moyennes les plus élevées avec respectivement des abondances moyennes de 1,4 et 1,32 (Figure 8.18). Les moyennes d'abondance des classes de structure 'Irrégulière sans classe dominante' et 'Régulière Gros bois et Bois moyens' sont significativement différentes des moyennes des autres classes (test N&K, $p<0,05$). La placette avec une abondance maximale de 7 individus est de la classe 'Irrégulière sans classe dominante' et celle avec une abondance de 5 individus en classe 'Régulier gros bois'.

L'analyse de la matrice de corrélation entre l'abondance en pics et les variables de l'inventaire habitat révèle des corrélations positives significatives pour :

- le recouvrement de la strate de 0,5 à 2 mètres ($r=0,23$, $p<0,001$),
- le nombre de strates ($r=0,21$, $p=0,001$),
- la couverture totale de la végétation ($r=0,24$, $p<0,001$),
- l'indice de stratification verticale ($r=0,26$, $p<0,006$),
- le recouvrement de la fougère aigle ($r=0,2$, $p=0,001$),
- le recouvrement de la ronce ($r=0,23$, $p<0,001$) et
- le volume de bois morts sur pied à l'hectare ($r=0,36$, $p<0,001$).

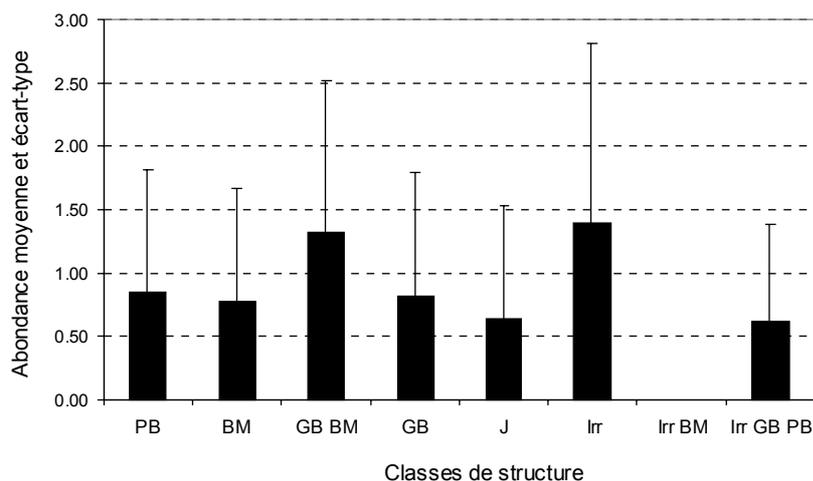


Figure 8.18 : Abondance moyenne et écart-type des pics par classe de structure.

Les variables de l'habitat qui expliquent au mieux l'abondance des pics sont : le volume de bois morts sur pied, le recouvrement de la strate de 0,5 à 2 mètres et l'exposition Est-Ouest ($S=0,96$; $R^2=17,2\%$; $F=17,35$; $p<0,001$) :

$$Abondance_pics = 0,381 + 0,786 * Re\ cS3 + 0,024 * VhaBMp + 0,462 * exp\ EW$$

Le volume de bois morts sur pied nécessaire pour avoir deux individus de pics serait de 4,43 m³/ha et de 8,11 m³/ha pour avoir trois individus de pics ($S=0,99$; $R^2=12,7\%$; $F=36,79$; $p<0,001$) :

$$Abondance_pics = 0,792 + 0,272 * VhaBMp$$

L'abondance maximale, soit 7 individus, est obtenue à partir de 22,8 m³/ha de bois morts sur pied.

5.7. Pics et diversité aviaire

5.7.1. PIC MAR ET DIVERSITÉ AVIAIRE

La richesse et la diversité, tant pour les oiseaux cavernicoles que pour l'ensemble de l'avifaune forestière, sont significativement plus élevées en présence de pic mar qu'en son absence ($p<0,01$) (Tableau 8.21). En moyenne, les placettes avec pic mar comprennent 17 espèces pour 15 espèces en absence de ce pic. Lorsque le pic mar est présent, le nombre d'espèces cavernicoles est en moyenne de 7 (sans compter le pic mar) pour 5,3 en absence de pic mar. La diversité et la richesse des espèces migratrices ne sont pas significativement différentes entre les deux catégories.

Il y a en moyenne 5 % d'espèces cavernicoles supplémentaires dans les sites avec canton de pic mar. Bien que faibles en apparence, ces différences sont significatives ($H_{PcSpec}=14,13$, $p<0,001$ & $H_{PcCav}=4,28$, $p=0,038$). Si l'on considère les différentes guildes, les placettes en présence de mar comprennent en moyenne deux espèces supplémentaires de carnivores terrestres et deux espèces supplémentaires de grimpeurs ($H_{CT}=5,2$, $p=0,023$ & $H_{Grimpeurs}=22,85$, $p<0,001$).

Tableau 8.21 : Moyennes (Moy_) et écarts-types (Sd_) des indices de diversité de Shannon-Weaver et des richesses en espèces (total, cavernicoles) pour les placettes en fonction de la présence de pic mar (Pres : présence de pic mar ; Abs : absence de pic mar).

	Moy_Pres	Sd_Pres	Moy_Abs	Sd_Abs	H	p
Diversité totale	2,7	0,2	2,5	0,3	8,55	0,003
Diversité cavernicoles	2	0,3	1,4	0,4	31,93	< 0,001
Richesse totale	17	2,5	15	3,9	6,18	0,01
Richesse cavernicoles	6,9	1,3	5,3	1,8	15,46	< 0,001

La présence et l'absence du pic mar expliquent 28 % de la variabilité de la diversité en espèces cavernicoles ($Idsw_{Cav}=1,41 + 0,574 PM$; $p<0,001$; $S=0,409$) contre seulement 7,5 % pour la diversité totale ($Idsw=2,59+ 0,18 PM$; $p<0,006$; $S=0,28$). Le coefficient de détermination de la régression de la richesse en cavernicoles en fonction de la présence ou l'absence du pic mar est de 15 % ($Cav=5,3+1,63 PM$; $p<0,001$; $S=1,73$). Les écarts-types résiduels obtenus sont toutefois beaucoup plus élevés.

5.7.2. PIC EPEICHETTE ET DIVERSITE AVIAIRE

L'indice de diversité de Shannon-Weaver en espèces cavernicoles est significativement plus important pour les placettes avec canton de pic épeichette ($H_{Idsw_{cav}}=4,68$, $p=0,03$). Les richesses pour toutes les espèces et pour les cavernicoles ne sont pas significativement différentes pour les placettes avec et sans pic épeichette (Tableau 8.22).

La présence et l'absence du pic épeichette expliquent 5 % de la variabilité de la diversité en espèces cavernicoles ($Idsw_{Cav}=1,5 + 0,25 PPE$; $p=0,03$; $S=0,47$).

Tableau 8.22 : Moyennes (Moy_) et écarts-types (Sd_) des indices de diversité de Shannon-Weaver et des richesses en espèces (total, cavernicoles) pour les placettes en fonction de l'observation de pic épeichette (Pres : présence de pic épeichette ; Abs : absence de pic épeichette).

	Moy_Pres	Sd_Pres	Moy_Abs	Sd_Abs	H	p
Diversité totale	3	0,2	2,6	0,3	1,07	0,3
Diversité en cavernicoles	1,8	0,3	1,5	0,5	4,69	0,03
Richesse totale	16	3	15,4	3,9	0,67	0,41
Richesse en cavernicoles	6	1,6	5,6	1,9	0,43	0,51

5.7.3. RICHESSE EN PICS ET DIVERSITÉ AVIAIRE

L'indice de diversité en espèces cavernicoles est significativement corrélé au nombre d'espèces de pics ($r=0,44$, $p<0,001$). Le coefficient de corrélation entre cet indice et la richesse en espèces cavernicoles est de 0,34 ($p<0,001$). Le nombre d'espèces de pics permet d'expliquer 20 % de la variabilité de l'indice de diversité des espèces cavernicoles ($Idsw_{Cav}=1,32 + 0,23 Pics$; $p<0,001$; $S=0,43$). Le coefficient de détermination de la régression de la richesse en cavernicoles en fonction du nombre d'espèces de pics est de 12 % ($Cav=5,02+0,718 Pics$; $p<0,001$; $S=1,76$). Si l'on considère la présence de chacune des espèces de pics lors d'une régression multiple pour l'explication de la diversité en cavernicoles, le coefficient de détermination est de 30% ($Idsw_{Cav}=1,37+ 0,54 PM+ 0,136 PE+ 0,035 PEP$; $S=0,4$).

6. Discussion

6.1. Sélection de l'habitat par le pic mar

Les caractéristiques de l'habitat requises pour ce pic peuvent être évaluées à différentes échelles, depuis la plus large ou 'macrohabitat' jusqu'à la plus fine ou 'microhabitat' (Morrison *et al.*, 1992).

A l'échelle de sélection du macrohabitat, de nombreuses études ont montré une préférence du pic mar pour les forêts matures de chênes (Schmitz, 1993 ; Mikusinski, 1995; Mikusinski *et al.*, 2001). Le pic mar développe des techniques de nourrissage bien adaptées à cette essence. La fragmentation des habitats semble influencer la distribution et les densités de populations de l'espèce. La taille importante des chênaies (>30 ha) et leur proximité dans l'espace (<9 km) augmentent leur chance d'être colonisées par l'espèce (Müller, 1982; Pettersson, 1985). Warren *et al.* (2005) montrent cependant que les caractéristiques de microhabitat des pics à l'échelle locale sont les plus pertinentes pour la modélisation de leurs habitats.

Fauvel *et al.* (2001) émettent l'hypothèse que le pic mar a une stratégie différente pour choisir l'emplacement de la loge de nidification selon qu'il est dans une futaie ou dans un taillis-sous-futaie. L'offre y est différente. En effet, les arbres développent plus facilement de gros houppiers et des signes de dominance dans le taillis-sous-futaie alors qu'en futaie régulière, la co-dominance et les houppiers comprimés sont une règle. Cependant, aucune sélection n'a pu être mise en évidence dans nos sites d'étude en fonction des huit types de peuplements. Les peuplements décrits comme taillis-sous-futaie d'après la typologie comportent des brins d'anciens taillis relativement hauts et qui sont déjà griffés pour passer à la futaie. Les taillis-sous-futaie de nos sites d'études ne sont donc pas représentatifs de taillis-sous-futaie fonctionnels. Notre étude ne permet donc pas de conclure en faveur ou en défaveur de cette hypothèse.

Les résultats de Schmitz (1993) montrent une présence plus régulière du pic mar dans les sous-associations les plus riches (*coryletosum*, *luzuletosum*) de la chênaie sessiliflore à luzule blanche (*Luzulo-Quercetum*) dans ses sites d'étude de l'Hertogenwald. Cependant, aucune sélection des stations forestières par le pic mar n'est mise en évidence dans nos résultats.

Nos résultats montrent que le pic mar occupe en moyenne des peuplements où les chênes représentent plus de 70% de la surface terrière et plus de 50 % en recouvrement dans la strate arborée. Les études sur la sélection du microhabitat ont révélé l'importance des chênes pour la recherche de nourriture (Jenni, 1983 ; Pettersson, 1983). La richesse spécifique en arthropodes associée aux chênes européens, bien documentée (Southwood, 1961), constitue une source continue de nourriture tout au long de l'année pour cet insectivore. D'autres essences feuillues que les chênes ne comptent pas moins d'espèces d'arthropodes mais les quantités disponibles sont nettement inférieures (Southwood, 1961; Southwood *et al.*, 1979). Le crevassement de l'écorce des chênes européens fournit également plus de sites d'accrochage pour le déplacement du pic le long du tronc.

La circonférence moyenne de l'ensemble des arbres est très variable et vraisemblablement peu significative pour la présence du pic mar dans la mesure où c'est la présence de gros chênes, parfois en faible nombre et mêlés à de petits bois qui paraît déterminante. Par contre, la circonférence moyenne des chênes y est plus élevée, avec 140 cm de circonférence contre 120 cm en absence de l'espèce. Là où est présent le pic mar, le nombre moyen de gros bois (soit des arbres de plus de 149 cm de circonférence) est de 42 unités contre 30 en absence de l'espèce. Schmitz (1993) trouve que la fréquence des observations de ce pic croît brusquement à partir de 40 chênes de plus de 130 cm de circonférence par hectare. Pettersson (1984) n'a trouvé de reproductions réussies que pour des densités dépassant 15 chênes de plus de 173 cm de circonférence. Pasinelli (2000) a montré que la taille du domaine vital du pic mar en Suisse est

inversement dépendant de la densité en gros bois de chênes et particulièrement ceux dont les couronnes des houppiers sont bien développées et dont la circonférence est supérieure à 113 cm.

Si le pic mar peut se reproduire en dehors des chênaies, il est alors dépendant des essences feuillues à écorces rugueuses comme l'aulne et les saules pour autant qu'elles atteignent de très grandes dimensions (Hochebner, 1993 in Günther & Hellmann, 1997 ; Pasinelli, 2000). Dans notre étude, les classes de composition avec plus de 60 % de hêtre sont sélectionnées négativement. Quand la proportion de hêtre augmente, comme c'est le cas pour les classes de composition Hêtre et Hêtre(Chêne), le pic mar occupe des peuplements où le nombre de gros bois est supérieur (en moyenne 50 unités) et où soit la circonférence moyenne des chênes soit la circonférence moyenne du hêtre est plus élevée (200 cm pour le hêtre). L'écorce rugueuse et la couche de mousse qui recouvrent souvent les vieux chênes sont des zones importantes de refuge pour les arthropodes (Grüebler, 1997), zones qui offrent une quantité importante d'arthropodes rendant les stratégies de recherche et de sonde plus avantageuses (Pasinelli & Hegelbach, 1997). Des cantons de pic mar ont été trouvés en hêtraie où la circonférence moyenne des arbres dépasse 200 cm et où le nombre de gros bois est en moyenne de 50 unités, ce qui concorde avec les résultats de Günther & Hellmann (1997).

Sur nos sites d'étude, les peuplements à pic mar sont caractérisés par un recouvrement en chênes de la futaie de plus de 50 % et une surface terrière en chênes moyenne de 14 m²/ha. Ces résultats concordent avec ceux de Fauvel *et al.* (2001). Nos résultats montrent que la majorité des cantons de pic mar se situent dans des peuplements de surface terrière supérieure à 15 m²/ha. Le pic mar se maintient tant que la surface terrière ne descend pas en dessous de 12,4 m²/ha (Fauvel *et al.*, 2001). Ce qui concorde avec les observations de Pettersson (1984) qui n'a constaté d'échecs de reproduction qu'en deçà de 10 m² /ha.

Les indices de structure verticale ne sont pas significativement différents en présence et en absence de pic mar. Mais la classification des cantons selon le recouvrement moyen de chaque strate permet de définir 3 types d'habitat à pic mar, correspondant à trois structures verticales différentes. Ceci confirme les résultats de Fauvel *et al.* (2001) et illustre l'influence de la complexité de la structure verticale sur le pic mar, montrant par la même occasion la bonne corrélation entre la composition du peuplement forestier et la structure verticale. L'analyse des trois types d'habitat du pic mar permet de mettre en évidence que l'espèce recherche des peuplements à recouvrement moyen des strates intermédiaires. Les recouvrements des strates de 0,5 à 8 m sont faibles sauf dans le cas de vieilles chênaies où le nombre de strates et le recouvrement moyen sont plus importants. D'après nos résultats, la structuration verticale n'est pas un élément recherché par le pic mar.

Deux types d'habitat sont typiques pour le pic mar, à savoir les vieilles chênaies et les chênaies plus jeunes. Un type moins connu est celui de la chênaie-hêtraie. En Wallonie, le pic mar est expansion et c'est ce type d'habitat que l'espèce semble de plus en plus occuper (par exemple en Hesbaye et dans le Condroz) (obs. pers.).

La distinction des trois types d'habitat occupés par l'espèce permet de mettre en évidence sa présence dans des habitats où la disponibilité en gros bois est moindre, et partant la circonférence moyenne des chênes plus faible (118 cm), alors que la disponibilité en bois moyens y est beaucoup plus importante. Lorsque l'on compare les variables relatives au bois mort sur pied pour les placettes occupées par l'espèce et celles sans observation, il n'y a pas de différence significative. Mais, suite à l'analyse des caractéristiques de l'habitat selon les types d'habitats de pic mar, cet élément les différencie. La proportion de bois morts sur pied trouvée dans les jeunes chênaies, au sein de nos sites d'étude, représente 15 % du nombre total de tiges du peuplement et correspond donc aux résultats trouvés en Allemagne.

Indépendamment du type d'habitat, dans les peuplements dont la structure locale comprend moins de 35 gros bois à l'hectare ainsi que dans les peuplements mélangés où la disponibilité en gros bois est faible, le pic est présent là où le nombre moyen de bois morts sur pied est de 30 unités, contre 10 en moyenne en absence de pic mar. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Günther & Hellmann (1997) qui montrent que le pic mar peut se reproduire dans les hêtraies allemandes du NE pour autant qu'elles contiennent une proportion importante de bois morts (10 à l'hectare, soit en moyenne 14 % du nombre total de tiges) ou une proportion non négligeable de hêtre à écorce rugueuse, soit des hêtres de plus de 188 cm de circonférence (la circonférence moyenne des hêtres est de 235 cm). En aulnaie, l'espèce recherche les peuplements où le nombre de bois morts sur pied de plus de 35 cm de diamètre est important (Weiss, 2003).

Ceci nous amène à dire que lorsque le peuplement n'offre pas des conditions idéales pour les sites de reproduction comme en chênaie à circonférence moyenne faible ou en peuplements mélangés, un site peut accueillir le pic mar pour autant que la disponibilité en bois morts y soit suffisante. Nos résultats corroborent cette hypothèse sans toutefois prouver que les pics ont effectivement niché dans les arbres morts plus souvent que dans les arbres vivants et que les arbres morts sur pied y étaient de dimensions correctes pour l'établissement d'une loge. La disponibilité en bois morts sur pied a été étudiée en fonction des trois catégories de grosseur (petits, moyens et gros bois), mais aucun des résultats n'est significatif. Cela tient fort probablement au fait que l'estimation du bois mort sur pied n'est pas assez précise que pour être ventilé en classes. La surface restreinte des placettes ne permet pas de mesurer suffisamment de bois morts sur pied. Son estimation à l'hectare par catégorie de grosseur est entachée d'une erreur importante.

Le bois mort sur pied est recherché par l'espèce non seulement pour la nourriture mais surtout aussi pour les sites de nidification. En forêt primaire, la majorité des loges (78 %) sont installées dans le bois mort, à tel point qu'avec le pic épeichette, le pic mar est qualifié de « spécialiste du bois mort » (Lovaty, 2002). Alors que Fauvel *et al.* (2001) en France évalue que leur emplacement dans le bois mort ou dépérissant concerne 49 % des cas. Cette espèce creuse ses cavités de préférence dans les arbres pourrissants et sénescents (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; Kosinski & Winiecki, 2004), une contrainte due à un bec et des muscles faibles (Jenni, 1983).

Le rôle du bois mort comme site de nourrissage est controversé selon les auteurs. Ainsi Jenni (1983), Pettersson (1983) et Pasinelli & Hegelbach (1997) montrent que le pic mar se nourrit peu au niveau des branches mortes alors que Schmitz (1993) estime que la disponibilité en branches mortes suite au dépérissement des chênes est à l'origine de l'explosion démographique de cette espèce chez nous. L'utilisation du bois mort ou des branches mortes comme sites de nourrissage resterait l'apanage des pics 'foreurs' qui creusent pour trouver leurs proies. Le pic mar exploite uniquement la partie superficielle de l'écorce et donc les arthropodes du bois mort lui seraient difficilement accessibles. Le bois mort et dépérissant est un élément clé pour la construction des cavités de reproduction, mais il ne joue certainement pas un rôle aussi important en tant que site de nourrissage comme cela peut être le cas pour les autres espèces de pics. Notre étude ne nous permet toutefois pas de tirer des conclusions à ce propos.

Selon Pasinelli & Hegelbach (1997), les pics préfèrent se nourrir sur des arbres dont les couronnes sont suffisamment espacées. Les couronnes ensoleillées offrent probablement des conditions plus favorables pour les arthropodes et leur abondance doit être supérieure qu'en condition ombragée (Jokimaki *et al.*, 1998). De plus, des couronnes bien espacées offrent aux pics une meilleure accessibilité. Dans nos résultats, le recouvrement de la futaie en présence de pic mar est significativement plus important qu'en absence de l'espèce, bien que la moyenne ne diffère que de quelques pourcents. Cependant, l'estimation des recouvrements de la futaie, réalisée par classe, ne peut apporter suffisamment d'information quant à l'espacement des couronnes et à une meilleure mise en lumière de celle-ci. Une surface terrière importante et une densité importante de

couronnes, et donc de recouvrement de la strate futaie, induisent par contre une disponibilité plus élevée de branches mortes au niveau du feuillage (obs. pers., Pasinelli, 1999).

6.2. Modèles d'habitat pour le pic mar

Deux modèles bivariés permettent de déterminer la présence du pic mar avec un taux de classification correct de plus de 60 % et un R^2 de Nagelkerke de plus de 20 %. Ces modèles comprennent les variables suivantes : proportion de surface terrière en chênes, circonférence moyenne en chênes et nombre de gros bois. Il est dès lors possible de déterminer une probabilité de présence de l'espèce pour une proportion de surface terrière en chênes donnée en fonction soit de différentes catégories de circonférence moyenne en chêne, soit du nombre de gros bois disponibles. Il apparaît qu'en peuplements purs de chênes, la circonférence moyenne minimale peut être de 80 cm, et ce dans les conditions d'habitat de l'étude. Quand les chênes représentent moins de 10 % de la surface terrière, la circonférence moyenne minimale des chênes doit être de 220 cm pour avoir du pic mar dans ces peuplements. De même un minimum de 30 gros bois à l'hectare (bois de plus de 150 cm de circonférence) est nécessaire pour avoir du pic mar en chênaie pure. En hêtraie pure, le pic mar est potentiellement présent à partir de 100 gros bois à l'hectare. Un tel nombre de gros bois à l'hectare relève plutôt de l'exception dans nos hêtraies ardennaises.

Le modèle multivarié qui explique le mieux la présence du pic mar est composé des variables décrivant le recouvrement des strates de 0,5 à 4m, le nombre d'essences dans la strate de 8 à 32 m, la surface terrière en chênes et le recouvrement de la régénération. Le recouvrement des strates du sous-bois influence négativement la probabilité de présence de l'espèce contrairement aux trois autres. Le modèle décrit l'occupation du pic mar avec un taux correct de classification de 73 %, l'AUC est de 0,74 et le Kappa de 0,37 pour un R^2 de 38 %.

La validation du modèle sur les données du site de Saint-Hubert permet de prédire la présence de l'espèce avec un taux de classement correct de plus de 90 %. La performance de la validation du modèle sur des données externes à celles ayant permis sa construction est meilleure que dans le cas de la validation croisée. La meilleure sensibilité de la validation du modèle pour le site de Saint-Hubert pourrait s'expliquer par des densités moins importantes de pic mar sur ce site et l'occupation d'habitats optimaux alors qu'en fortes densités de pic mar, comme par exemple sur les sites de Halma et de Gembes, des habitats moins adéquats pour l'espèce peuvent être occupés et apporter un bruit de fond au niveau de la validation croisée.

Le taux de classification correcte est de 73 % dans le cas du modèle multivarié contre 65 et 67 % pour les modèles bivariés. La différence est donc de 6 à 8 % de taux de classement correct pour un modèle comprenant deux variables supplémentaires. Le modèle bivarié peut être réalisé sur base de données d'inventaires forestiers classiques contrairement au modèle comprenant quatre variables qui nécessite la réalisation d'un inventaire spécifique pour pouvoir déterminer la capacité d'accueil du pic mar.

Les observations de pic mar sont autocorrélées spatialement pour des distances allant jusque 400 mètres. L'autocorrélation est la plus forte pour la distance de 100 m. Les données de présence de pic mar auraient donc tendance à être agrégées spatialement. Néanmoins, l'intégration d'un terme d'autocorrélation des données de pic dans un modèle autologistique ne modifie pas le modèle proposé. Le terme d'autocorrélation est négatif et non significatif. La distribution des données de pic mar dans l'espace n'influence pas la modélisation de l'habitat de cette espèce. Les variables d'habitat incluses dans le modèle de régression sont faiblement autocorrélées à une distance de 100 mètres.

6.3. Sélection de l'habitat par le pic épeichette

A l'échelle du paysage, le pic épeichette sélectionne ses habitats en fonction de leur disponibilité en nourriture : le choix se fait sur base du type de peuplement (Wiktander *et al.*, 1992). A l'échelle locale, toujours selon le même auteur, la sélection de l'habitat s'effectue sur base de la disponibilité en sites de reproduction, et donc de la disponibilité en bois morts sur pied. Ainsi, les forêts alluviales sont particulièrement recherchées à l'échelle du paysage car elles contiendraient plus de gros bois et offriraient donc plus de nourriture et de sites de nidification pour le pic épeichette. Il se fait que cet habitat comporte également plus de bois morts sur pied (Wiktander *et al.*, 1992), ce qui est notamment dû au fait qu'elles soient peu gérées.

En Finlande, Alatalo (1978) conclut que l'espèce préfère les forêts feuillues et en particulier les peuplements où le bouleau domine. De même, en Pologne, Wesolowski & Tomialojc (1986) trouvent une préférence de l'espèce pour les peuplements feuillus purs. En Allemagne, Spitznagel (1990) montre que le pic épeichette préfère les chênaies-ormaises et les saulaies, en particulier sur les sols humides. Selon Miranda & Pasinelli (2001), le pic épeichette préfère les essences à écorces rugueuses (chênes, érables, frêne, tilleuls et peupliers) et les arbres avec un recouvrement en mousse sur le tronc supérieur à 20 %.

Dans nos résultats, le pic épeichette ne sélectionne pas l'habitat en fonction de la structure locale des peuplements ou de leur richesse mais bien en fonction de la composition locale. Ce résultat est en accord avec ceux de Olsson (1998) qui montre que la composition en essences est plus importante que la structure seule au sein des domaines vitaux de l'espèce. Le pic épeichette recherche les peuplements les plus stratifiés où le nombre de strates, l'indice de stratification verticale et de diversité de la stratification sont élevés. Le noisetier et une grande hauteur du sous-bois semblent particulièrement recherchés par l'espèce.

Le pic épeichette se trouve dans des peuplements où les chênes dominent (> 70% en surface terrière). Il évite les peuplements où le hêtre est majoritaire. Le bouleau n'est pas particulièrement recherché dans nos sites d'étude. Ceci est probablement dû à sa faible disponibilité. Le choix d'une essence en particulier dépend des densités de proies qui y sont liées (Olsson *et al.*, 2001). La sélection d'essences particulières par le pic épeichette au cours d'une saison de reproduction, dépendra de l'abondance en proies tout au long de cette même année et également de la fréquence de l'essence au sein du peuplement. Comme les densités en proies des différentes essences varient d'année en année, les préférences du pic épeichette pour une essence en particulier peuvent varier également d'année en année (Wiktander *et al.*, 2001).

Bien que le pic épeichette recherche particulièrement les essences comme le bouleau ou le tilleul (Olsson, 1998), il se peut que lorsque ces essences sont peu présentes dans le peuplement, il n'y ait seulement qu'une partie de l'entomofaune associée normalement à cette essence qui soit présente et que dès lors le pic épeichette ne les recherche pas particulièrement comme sites de nourrissage. C'est peut être le cas de notre étude, dans laquelle la présence du bouleau est faible pour de nombreux peuplements. Ceci pourrait expliquer la non sélection de l'habitat liée à cette essence dans notre étude.

Les chênaies à bois moyens avec une dominance de noisetier dans le sous-étage sont particulièrement utilisées par le pic épeichette sur nos sites d'étude.

Miranda & Pasinelli (2001) ont montré que la distribution du pic épeichette est influencée positivement par la proximité de cours d'eau et de lacs ainsi que par l'altitude. Nos résultats ne vont pas dans ce sens puisque ni l'altitude, ni la proximité de cours d'eau ne permettent de distinguer les peuplements avec et sans pic épeichette. Toutefois, notre étude n'aborde que peu les forêts alluviales et les ripisylves.

Les peuplements où le pic épeichette est observé sont caractérisés par un recouvrement important des strates de 0,125 à 2 m et particulièrement de la fougère aigle et de la ronce. Il n'y a de toute évidence aucun lien causal direct à ces corrélations. Tout au plus traduisent-elles que le pourcentage en essences héliophiles est toujours plus élevé sur les placettes occupées par l'espèce. Les peuplements où la strate herbacée est composée majoritairement de luzules ou de houlque semblent évités. Ces peuplements correspondent à des hêtraies ou des chênaies relativement monospécifiques, peu appréciées par le pic épeichette.

Nos résultats montrent que le pic épeichette se trouve dans les placettes avec un volume moyen de bois morts sur pied à l'hectare de 9 m³. Les sites sans canton de pic ont un volume de moyen de 2 m³/ha. Olsson *et al.* (1992) montrent également qu'il y a plus d'observations de pic épeichette dans les peuplements les plus vieux ou dans les peuplements qui comprennent plus de bois morts sur pied et que le choix des territoires se fait sur base de la quantité de bois morts disponible de ses essences préférées. De manière générale, il apparaît clairement que le pic épeichette préfère les stades de forêts matures avec beaucoup de bois morts sur pied et qu'il évite les peuplements mixtes résineux/feuillus (Spitznagel, 1990; Olsson *et al.*, 1992). Selon Spitznagel (1990), les peuplements plus jeunes peuvent être utilisés par l'espèce pour autant qu'ils contiennent un certain nombre de bois morts sur pied bien que le bois mort présent sur les arbres vivants soit également utilisé comme sites de nourrissage (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; Cramp, 1985). A une échelle locale, la disponibilité en bois morts sur pied ou dans les couronnes des arbres est un facteur primordial pour la présence du pic épeichette.

Le bois mort est recherché en tant que substrat de sa ressource alimentaire mais également comme ressource pour les cavités. Cette espèce est strictement dépendante du bois mort feuillu pour ses cavités (Wesolowski & Tomialojc, 1986; Stenberg, 1996; Wiktander, 1998). Pour le maintien des populations de pic épeichette, il est donc indispensable d'assurer une offre continue en bois morts feuillus dans le temps, d'autant plus que le pic épeichette creuse une nouvelle cavité chaque année.

D'après nos résultats, la disponibilité en bois morts sur pied ne suffit pas à elle seule à expliquer la présence du pic épeichette au sein d'un peuplement forestier ardennais. L'espèce recherche des peuplements où la proportion de chênes est supérieure à 70 % et où la stratification verticale est importante, avec notamment des strates de 0 à 8 m bien développées.

Les habitats occupés par l'espèce et décrits dans cette étude représentent plus les sites de nourrissage que les sites de reproduction en particulier. Comme cette espèce a un grand domaine vital (plus ou moins 45 ha), elle peut occuper des peuplements fort éloignés de son site de nidification, contrairement au pic mar qui a un domaine vital plus restreint (10 ha). On peut donc penser que la proportion de sites de nidification sur les placettes étudiées est proportionnellement plus élevée pour le pic mar que pour le pic épeichette.

6.4. Modèles d'habitat du pic épeichette

Deux variables expliquent au mieux la présence du pic : le volume de bois morts sur pied et le recouvrement en chêne. Toutefois, ce modèle montre qu'à un recouvrement en chênes de 100 %, on peut encore avoir du pic épeichette sans aucun volume de bois morts sur pied. Ce résultat simpliste peut s'expliquer par deux éléments. D'une part, le jeu de données des habitats comporte un gradient qui va de la chênaie pure à la hêtraie pure où les milieux alluviaux notamment sont marginaux. Dans ce contexte, l'intérêt du chêne pour le pic épeichette est évident, surtout comme site de nourrissage. D'autre part, justement, vu la taille du domaine vital, la modélisation porte presque exclusivement sur l'habitat de nourrissage et néglige donc les contraintes associées à la nidification de cette espèce. La disponibilité de branches mortes dans le houppier des chênes pourrait suffire comme substrat des ressources alimentaires du pic épeichette. La présence de

branches mortes disponibles est favorisée par des hauteurs de houppier et de noisetier du sous-bois élevées (obs. pers.).

Le modèle multivarié proposé pour déterminer la probabilité de présence du pic épeichette à une échelle locale comprend, outre le volume de bois morts sur pied et le recouvrement des chênes, les variables recouvrement de la strate de 0,5 à 2 m et la hauteur de houppier moyenne. La plus grande hauteur de houppier moyenne s'explique du fait que le pic épeichette recherche des arbres à gros houppier. En comparaison, Olsson *et al.* (1992) ont trouvé qu'en Suède, les facteurs qui décrivent au mieux les préférences en terme d'habitat du pic épeichette sont la densité en bois morts sur pied, l'âge moyen des arbres et le type de forêt.

Le modèle, défini pour nos sites d'étude, ne semble néanmoins pas très bien adapté aux données et prédit un taux important de faux négatifs (45 %). Les données de présence du pic ainsi que le volume de bois morts sur pied sont fortement autocorrélées spatialement. La régression autologistique qui intègre un terme de voisinage des points d'observations à 400 m est mieux adaptée aux données (Kappa de 0,53 et AUC de 0,77) et permet de prédire la probabilité de présence de l'espèce avec un taux de classification correcte de 80 %. Néanmoins, l'analyse des résidus de Pearson de la régression montre encore une autocorrélation positive à courte distance qui pourrait être due à l'autocorrélation du bois mort sur pied. Notre étude ne permet pas de démontrer la relation de cause à effet entre l'autocorrélation spatiale des données de pic épeichette et l'autocorrélation spatiale du bois mort, même si elle paraît plausible et pertinente.

L'autocorrélation spatiale des données de l'espèce peut s'expliquer par le faible nombre d'observations et le regroupement spatial de ceux-ci. Un même individu qui bouge beaucoup peut être observé dans beaucoup de peuplements contigus. Dans ce cas, l'autocorrélation spatiale des données de pic épeichette n'est pas due à des comportements sociaux comme pour le pouillot siffleur. La limite de l'analyse est double. L'espèce est fort probablement sous-détectée en raison de sa discrétion. En outre, un individu peut se déplacer rapidement et sur une grande distance, vu la dimension du domaine vital et du territoire de cette espèce.

Les caractéristiques de l'habitat sélectionnées ou recherchées par l'espèce sont valables pour la région étudiée, et donc pour l'Ardenne, dans des conditions de peuplements ou massifs forestiers feuillus à dominance de chênes et de hêtre. On peut difficilement étendre les résultats obtenus pour des habitats de type forêt alluviale.

6.5. Comparaison de l'habitat des pics insectivores spécialistes et d'un pic omnivore

Le pic épeiche se trouve dans des peuplements à forte structuration verticale avec un nombre et volume de bois morts sur pied importants, un nombre d'essences élevé dans la strate herbacée et des bois de plus faible circonférence que dans les peuplements occupés par les pics insectivores.

Selon Pavlik (1994), le pic épeiche prédomine toujours de manière significative dans les habitats dont le recouvrement des couronnes de l'étage supérieur de la futaie est faible (<95 %) et où il y a davantage de bonnes conditions pour les éclosions massives de chenilles. Cet auteur montre que la densité de pic épeiche croît quand le recouvrement des couronnes de la futaie diminue. De même, Rolstad *et al.* (1995) montrent que les trouées sont particulièrement intéressantes pour le pic épeiche qui y trouve une nourriture abondante, que ce soit des fruits ou des chenilles, au sol et à proximité du sol. Ces caractéristiques de l'habitat influencent donc indirectement les populations de pic épeiche par la quantité de nourriture disponible. Les forêts moins denses et où l'ensoleillement est plus important abritent de plus grandes populations d'arthropodes (Jokimaki *et al.*, 1998). Le pic mar préfère, quant à lui, les peuplements largement

fermés et âgés avec peu de structure verticale et donc un nombre de strates limité (Spitznagel, 1990; Pavlik, 1994; Kosinski & Winięcki, 2004).

Bien que nos variables de l'habitat n'apportent pas d'information quant à la quantification des trouées dans le peuplement, nous pouvons avoir une idée de leur fréquence en fonction de la stratification du peuplement. Un nombre important de strates dans les peuplements n'est possible qu'en présence de trouées dans la canopée. Or, dans nos résultats, le pic épeiche recherche des placettes à forte stratification.

Le recouvrement en canche est une variable significativement différente entre les placettes avec et sans pic épeiche. Bien que cette relation puisse paraître étrange, dans un peuplement majoritairement sciaphile, on peut associer la canche à une ouverture dans la canopée. Cette variable donne indirectement une indication de la présence de trouées dans le peuplement, élément important pour le pic épeiche si l'on en croit la littérature (Angelstam & Mikusinski, 1994; Pavlik, 1994 ; Pavlik, 1996). Cette relation ne peut être obtenue avec des recouvrements importants de fougère aigle et de ronce. Ces deux espèces d'herbacées croissent également dans des chênaies à recouvrements complets de la futaie. Elles ne sont donc pas seulement des indicatrices de présence de trouées mais aussi de la présence de lumière diffuse dans le peuplement. C'est par ailleurs dans les peuplements les plus structurés, et a fortiori à structure jardinée, que l'on retrouve les recouvrements en strate herbacée les plus importants.

Les placettes occupées par le pic épeiche, indépendamment des densités de pic mar, sont caractérisées par un nombre et un volume de bois morts sur pied particulièrement élevés (de l'ordre de 32 unités et de 6 m³), ce qui n'est pas le cas des placettes avec présence de pic épeichette où l'on retrouve en moyenne 20 unités de bois morts sur pied. La différence entre le pic épeiche et le pic épeichette est significative. Bien qu'il puisse nicher en cavité dans du bois sain, le pic épeiche est une espèce qui recherche le bois mort pour ses sites de nidification (Smith, 1997) mais également pour son alimentation (Jenni, 1983; Rolstad *et al.*, 1995). De part son mode d'alimentation sur les troncs et le bas de la couronne (Scherzinger, 2001), il est dépendant des insectes sapro-xylophages (Cramp, 1985) contrairement au pic épeichette qui se nourrit par picorage dans les houppiers (Olsson *et al.*, 2001). Celui-ci profite donc plus des branches mortes dans le feuillage (Schmitz, 1993) et est donc plus indépendant du bois mort sur pied pour sa nourriture, ce qui n'est pas le cas pour ses cavités pour lesquelles il est dépendant des essences à bois tendre et du bois mort ou pourrissant (Wiktander *et al.*, 2001). Il est généralement admis que la distribution du pic épeiche est principalement affectée par la disponibilité en sites de reproduction et moins par la disponibilité en nourriture (Kosinski & Winięcki, 2004).

Angelstam & Mikusinski (1994) trouvent une corrélation positive entre l'abondance de pic épeiche et la diversité en essences, ce qui concorde avec les résultats obtenus.

En fonction de la densité du pic mar, la sélection de l'habitat du pic épeiche est différente. Ainsi, dans des conditions de bonne densité en pic mar, le pic épeiche se trouve dans des peuplements fortement stratifiés où la circonférence moyenne des chênes est faible et où les bois moyens sont majoritaires. Par contre, dans les sites de faible densité en pic mar, les variables de l'habitat relatives à la stratification, aux dimensions des arbres, et notamment des chênes, ne sont plus significativement différentes en fonction de la présence de pic épeiche. La variabilité des facteurs de l'habitat entre les sites avec de bonnes densités de pic mar et les sites en quasi absence de ce pic est comparable.

Seules les caractéristiques des peuplements relatives au bois mort sur pied permettent de distinguer les habitats en fonction de la présence du pic épeiche quelle que soit la densité du pic mar. Le pic mar induirait donc une niche d'habitat plus restreinte pour le pic épeiche.

Bien que plus petit, le pic mar est plus agressif que le pic épeiche (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980). Les interactions entre ces deux espèces restent cependant rares, si l'on en croit

(Bachmann & Pasinelli, 2002). De nombreux articles montrent que certains habitats peuvent abriter des densités de pic mar bien plus élevées que celles de pic épeiche (Tomialojc & Wesolowski, 1990; Fauvel *et al.*, 2001; Lovaty, 2002). Cela s'explique par le domaine vital plus grand chez l'épeiche mais aussi par le fait que le pic épeiche aurait une capacité d'adaptation plus élevée que le pic mar qui est très spécialisé pour son habitat (Pettersson, 1983) et qu'il occuperait ses habitats optimaux de manière plus intensive. Le pic épeiche n'aurait par contre pas d'influence ni sur la densité de mar (Bachmann & Pasinelli, 2002), ni sur la taille de ses domaines vitaux (Pasinelli *et al.*, 2001). Bachmann & Pasinelli (2002) émettent donc l'hypothèse d'une concurrence asymétrique du pic mar sur l'épeiche.

Nos résultats semblent donc aller dans le sens de cette hypothèse, bien que nous n'ayons pas pu trouver de circonstances inverses (situation de présence de pic mar en absence de pic épeiche). Cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi en Région wallonne les densités de pic épeiche sont en diminution en Ardenne et en augmentation en région limoneuse et dans le Condroz (Vansteewegen & Jacob, 2000), régions où le pic mar est moins fréquent. L'augmentation des densités de pic mar en Ardenne, et plus récemment dans les autres régions naturelles, pourrait donc avoir un impact non négligeable sur les populations de pic épeiche.

6.6. Abondance en pics et caractéristiques de l'habitat

Tout comme Mulhauser *et al.* (2001) l'ont montré, la diversité des structures au sein d'un massif forestier favorise l'installation des différentes espèces. Toutefois, ce sont les structures locales 'irrégulier sans classe dominante' et 'régulier gros bois et bois moyens' qui ont les abondances les plus élevées en pics.

La variable de l'habitat qui explique au mieux l'abondance en pics est le volume de bois morts sur pied. Celle-ci explique 12 % de la variance. Le pourcentage de variance expliquée n'est pas énorme mais suffisamment démonstratif de l'intérêt de la variable relative au bois mort sur pied comme prédicteur de l'abondance en pics.

La stratification verticale, et en particulier le recouvrement de la strate de 0,5 à 2 m, agit favorablement sur l'abondance en pics.

Ces résultats sont à prendre avec des réserves, liées au protocole de prise de données sur le terrain. De fait, l'étude sur les abondances n'a pas été réalisée selon un protocole établi pour cette analyse mais découle des recherches spécifiques des deux espèces insectivores spécialistes et des observations non dirigées de pic épeiche et de pic noir. Ces deux espèces n'ont certainement pas été dénombrées de manière exhaustive sur les placettes inventoriées.

6.7. Pics et diversité aviaire

La diversité en espèces cavernicoles est significativement plus élevée quand le pic mar ou le pic épeichette sont présents. En outre, en présence de pic mar, c'est la richesse et la diversité de l'entière de l'avifaune qui sont plus importantes. La présence du pic mar explique 28 % de la variabilité de la diversité des placettes pour les espèces cavernicoles. De même, le nombre d'espèces de pics sur une placette permet d'expliquer 20 % de la variabilité en diversité d'espèces cavernicoles. Prises séparément, la présence de pics mar, épeichette et épeiche permet d'expliquer 30 % de la variabilité de l'indice de diversité en cavernicoles d'une placette.

Les pics sont donc de bons indicateurs de la diversité aviaire des peuplements feuillus ardennais et particulièrement de la diversité et de la richesse en espèces cavernicoles comme le démontre également (Angelstam & Mikusinski, 1994). C'est particulièrement vrai pour la sittelle torchepot, le gobe-mouche noir et l'étourneau dont 40 % des cavités occupées sont d'anciens trous de pics (Wesolowski, 1989). Au contraire, les mésanges (bleue, charbonnière et boréale) utilisent dans plus de 85 % des cas des trous d'origine «naturelle». Les pics sont en général de bons indicateurs de la richesse en oiseaux forestiers tant à une échelle régionale (Mikusinski &

Angelstam, 1998), qu'à une échelle du paysage (Mikusinski *et al.*, 2001) et à une échelle de l'habitat (Angelstam & Mikusinski, 1994).

La présence du pic mar permet, comparativement à celle du pic épeichette, d'évaluer la richesse totale et la diversité des peuplements d'oiseaux. La présence du pic mar est déjà en soi un bon prédicteur de la richesse spécifique des communautés d'oiseaux forestiers.

7. Conclusion

Cette étude porte sur la sélection et la modélisation de l'habitat local des pics pendant la période de reproduction. L'habitat hivernal n'a pas du tout été pris en considération dans les exigences. Il est clair que les différentes espèces de pics doivent trouver des peuplements favorables à leur maintien en période de nidification mais également en hiver.

Les modèles proposés dans nos résultats sont valables pour la région de l'Ardenne et pour les peuplements en chênaies et hêtraies.

Nous rejoignons Lambeck (1997) et Angelstam & Mikusinski (1994) pour considérer que le pic mar est une espèce parapluie et une espèce clé dont les exigences en terme d'habitats rencontrent celles d'une majorité d'espèces de notre avifaune forestière. Le pic mar est une espèce très exigeante au vu des propriétés qui sont requises pour son site de nidification et ses sites de nourrissage. Outre la sélection d'une essence particulière, les exigences de l'espèce incluent également des arbres d'une certaine grosseur, et donc d'un certain âge, et des conditions au niveau du substrat d'alimentation.

Le pic mar a probablement progressé en Wallonie en relation avec le vieillissement des chênaies. L'accumulation de matériel sur pied en forêt n'a jamais été aussi importante (Lecomte *et al.*, 2003). Actuellement, en Région wallonne, le pic mar passe pour une espèce en pleine expansion qui ne nécessite pas de mesures particulières de conservation. Or, c'est une espèce qui est menacée à l'échelle européenne et à long terme en Wallonie. De fait, le rajeunissement des chênaies manque à bon nombre d'endroits (notamment en Ardenne) quand cette essence n'est pas purement et simplement remplacée par une autre plus rentable. A l'avenir, dans la plupart de nos forêts gérées de manière intensive, les chênaies d'un certain âge vont se raréfier (Figure 8.19). Néanmoins, la gestion de nos forêts pour une production de bois n'est pas incompatible avec la sauvegarde d'une espèce clé telle que le pic mar. Il s'agit de maintenir ou préconiser des régimes et des révolutions favorables à l'espèce.

De part sa dépendance envers les forêts feuillues et sa spécialisation de recherche en nourriture sur le bois mort d'essences feuillues, le pic épeichette est vulnérable à tout changement survenant dans son habitat.

Le bois mort, de manière générale, est une composante essentielle pour la diversité aviaire forestière, et notamment pour les pics. Un volume de bois morts sur pied de 9 m³ semble être incontournable pour le maintien de la diversité en pics dans nos forêts.

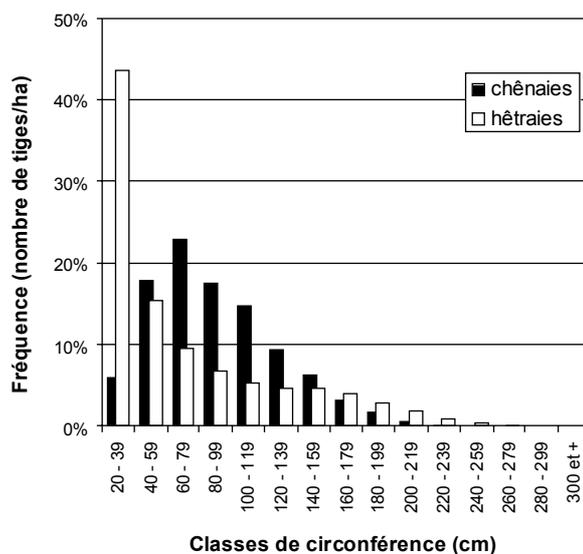


Figure 8.19 : Distribution de fréquence de la circonférence des arbres en chênaies et en hêtraies en Région wallonne. Données : IPRFW, Lecomte et al. (2003).

Suite aux résultats de l'étude du pic épeichette, nous formulons l'hypothèse que la caractérisation des peuplements fréquentés par l'espèce correspond majoritairement à des habitats de nourrissage. Cette hypothèse permet d'expliquer que le bouleau ne soit pas particulièrement recherché par le pic épeichette et que la disponibilité en bois morts sur pied ne soit pas un facteur limitant pour l'espèce dans le contexte de notre étude. Le bois mort présent dans le houppier des chênes (inexistant dans les couronnes des hêtres en raison de son tempérament sciaphile) et favorisé par des hauteurs de houppier et de noisetier dans le sous-bois importantes, permettrait d'expliquer l'occupation par le pic épeichette de chênaies pures pauvres en bois morts sur pied.

Le succès reproducteur des différentes espèces de pics n'a pas été pris en compte, et donc cette étude ne peut conclure sur le fait qu'une plus grande abondance de pics ou d'un pic en particulier indique un habitat de qualité (Van Horne, 1983). Toutefois, la présence des espèces a permis de déterminer les caractéristiques de leurs habitats et de définir la spécificité et le type d'habitats qu'ils requièrent sur base des habitats actuellement disponibles. Il est clair que les habitats présents sur les sites d'étude peuvent ne plus correspondre aux habitats originels des espèces en question et ne plus représenter que des habitats sub-optimaux. Toutefois, le choix des sites d'étude s'est fait sur base des densités et de la bonne santé relative des populations de ces espèces.

En perspective, une étude des mouvements de dispersion du pic mar et de son succès reproducteur dans différents sites serait indispensable afin de déterminer les populations 'puits' et les populations 'sources', et ce particulièrement en fonction des trois types d'habitats à pic mar mis en évidence dans nos résultats. Afin d'affiner les préférences écologiques du pic épeichette, il serait nécessaire d'utiliser un protocole de mesurage spécifique du bois mort sur pied et au sol et d'évaluer la disponibilité en branches mortes.

8. Résumé

L'objectif de ce chapitre est de définir l'habitat local de deux espèces de pics insectivores spécialistes : le pic mar et le pic épeichette. Les facteurs de l'habitat sélectionnés par les deux espèces sont comparés avec le pic épeiche, une espèce omnivore. Les sites d'étude sont ceux de la Croix-Scaille, de Gembes, d'Halma et de Haut-Fays. L'étude de la sélection et de la modélisation des habitats des pics se base sur les 255 placettes de l'inventaire habitat. Le pic mar a été observé au moins lors de deux passages au cours de la même saison de reproduction sur 71 placettes, le pic épeichette sur 61 placettes et le pic épeiche sur 72 placettes.

L'habitat du pic mar est composé majoritairement de chênaies. La circonférence moyenne des chênes est variable et est fonction de la disponibilité en bois morts sur pied et de la représentativité des chênes dans le peuplement en terme de surface terrière. Un minimum de 40 gros bois à l'hectare semble nécessaire à l'occupation du peuplement par l'espèce. En absence de bois morts sur pied, la circonférence moyenne des chênes dans les peuplements occupés par le pic mar est de 150 cm. En présence de bois morts (soit environ 15 % des tiges du peuplement ou 8 m³/ha), le pic mar peut occuper des peuplements où la circonférence moyenne des chênes est de 115 cm, voire de 80 cm en chênaie pure. Trois types d'habitats de pic mar peuvent être distingués en fonction de la stratification verticale : les vieilles chênaies, les jeunes chênaies et la chênaie-hêtraie. La probabilité de présence de l'espèce sur un massif forestier peut être calculée sur base du recouvrement des strates de 0,5 à 4 m, du recouvrement de la régénération naturelle, du nombre d'essences et de la surface terrière en chênes. Ce modèle est validé sur une zone d'étude extérieure aux données de calibration.

Le pic épeichette occupe les peuplements de chênes sans dominance de hêtre, quelle que soit la structure forestière. Au regard des déplacements que le pic épeichette peut effectuer, la sélection de l'habitat par cette espèce sur les sites d'étude concernerait majoritairement des sites de nourrissage. Ces sites de nourrissage sont caractérisés par une proportion importante de chênes dans le peuplement (> 70 %), un nombre important de bois morts sur pied, une grande hauteur de houppier et une stratification verticale élevée. Le volume de bois morts sur pied nécessaire au pic épeichette serait de 9 m³/ha. La présente étude ne montre pas de sélection par le pic épeichette pour le bouleau dans le contexte de la chênaie et de la hêtraie ardennaises. D'après nos modèles, en chênaie pure, le bois mort sur pied n'est pas indispensable, probablement en raison d'une disponibilité suffisante en branches mortes dans le houppier. Les données de pic épeichette et le volume de bois morts sont autocorrélés spatialement. Le lien de cause à effet semble plausible sans toutefois être démontré.

Le suivi et la répartition des pics, et en particulier du pic mar, sur un massif forestier permettent d'avoir une bonne représentation de la richesse et de la diversité aviaire. Les peuplements à bonne structuration verticale et où le bois mort sur pied est important abritent plus de pics.

L'habitat du pic épeiche se caractérise par une disponibilité importante en bois morts sur pied et une forte stratification verticale. La niche d'habitat du pic épeiche semble plus restreinte dans les sites où le pic mar atteint de bonnes densités.

Chapitre 9

Discussion générale

Certaines espèces peuvent être considérées comme indicatrices de la qualité des habitats forestiers et dès lors jouer le rôle d'indicateurs biologiques pour quantifier l'impact de la gestion forestière en chênaies et hêtraies ardennaises (Figure 9.1). Nous en traiterons dans la première section de cette discussion. La deuxième section fait le point sur l'intérêt de la modélisation et ses applications possibles comme outil de gestion forestière.

Sur base de tous les modèles définis au cours de la thèse, nous discuterons le choix d'indicateurs physiques de la qualité des habitats pour la fonction de conservation en forêt, en vue de quantifier l'impact de choix sylvicoles sur les espèces spécialistes indicatrices de la qualité de nos chênaies et hêtraies ardennaises (Figure 9.1) (section 3). Enfin, l'influence régionale de la composition et de la structure forestière sur les oiseaux sera abordée à la section 4.

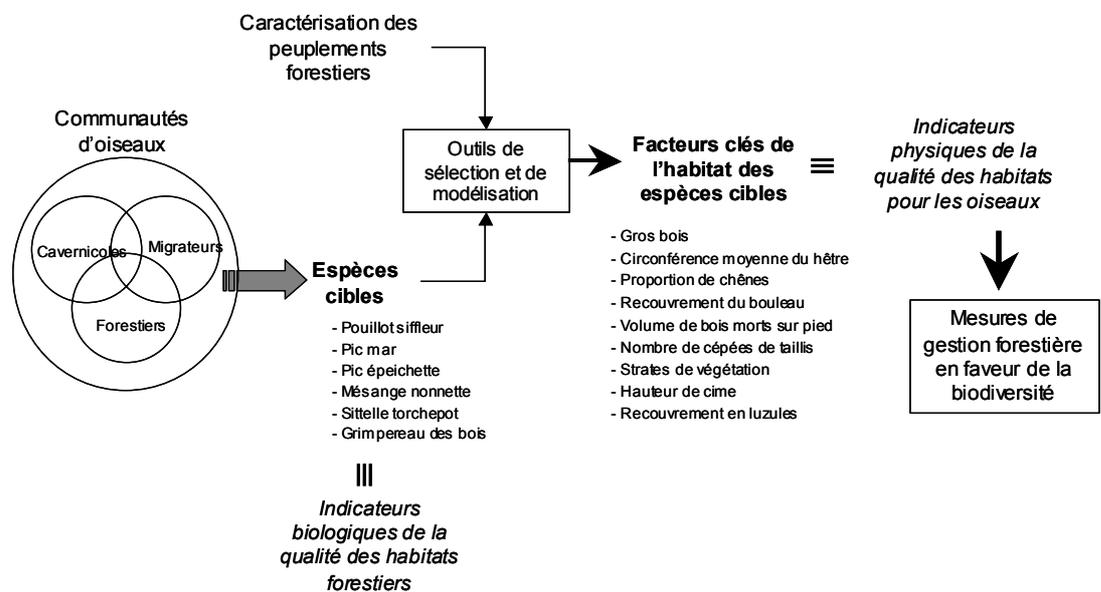


Figure 9.1 : Organisation générale des résultats, construite autour de l'objectif principal que constitue la détermination des facteurs clés de l'habitat pour des espèces cibles en forêt feuillue ardennaise.

1. Espèces indicatrices de la qualité des habitats forestiers

Dès le début de la thèse, nous avons identifié dix espèces d'oiseaux qui ne nichent qu'en forêt feuillue fermée ardennaise et qui sont donc susceptibles d'être des espèces clés de cet habitat (Tableau 2.1, Chapitre 2). D'emblée, quatre de ces espèces ont été éliminées pour le choix des espèces cibles en raison de la taille trop importante de leurs domaines vitaux et de l'utilisation d'habitats non forestiers pour les ressources alimentaires : l'autour des palombes, la bécasse des bois, la bondrée apivore et la cigogne noire. En outre, deux autres espèces sont particulièrement peu détectables et doivent faire l'objet de recensements minutieux et coûteux en temps, d'autant plus que leurs populations sont en régression. Il s'agit du gobe-mouche noir et de la gélinotte des bois. Des quatre espèces restantes, trois ont été choisies comme espèces cibles pour notre étude : le pic mar, le pic épeichette et le pouillot siffleur.

Finalement, après l'étude des communautés d'oiseaux, il ressort que cinq espèces sont pertinentes pour caractériser des habitats de qualité en forêt feuillue fermée en Ardenne : le pouillot siffleur, le pic mar, le pic épeichette, la sittelle torchepot et la mésange nonnette (Tableau 9.1). Soit quatre espèces clés et une espèce qui n'est pas exclusivement forestière, la sittelle. Le gobe-mouche noir, peu présent dans nos relevés des communautés d'oiseaux, pourrait être ajouté à la liste. De fait, bien que non étudié ici, il se révèle être une bonne espèce indicatrice de la qualité des forêts feuillues fermées vu ses exigences en cavités (et donc indirectement en gros bois et en bois morts) et en trouées (soit un facteur de la structure horizontale) (Lundberg *et al.*, 1981 ; Fuller, 2000), ce qu'aucune autre espèce n'indique. Les espèces indicatrices des chênaies et hêtraies ardennaises sont donc majoritairement cavernicoles (cinq espèces sur six). Les caractéristiques de l'habitat particulièrement recherchées par les différentes espèces sont illustrées au Tableau 9.1.

Tableau 9.1 : Description de la détectabilité et de l'habitat des espèces aviaires indicatrices de la qualité des habitats forestiers feuillus.

	Détectabilité	Domaine vital (ha)	Stratification verticale	Sous-bois	Structure horizontale	Gros bois	Bois morts	Arbres à cavités
<i>Sittelle torchepot</i>	++	3	-	-		+		+
<i>Mésange nonnette</i>	+	6,5	+	+				+
<i>Pic épeichette</i>	-	45	+	+		+	+	
<i>Pic mar</i>	++	10	-	-		++	+	
<i>Gobe-mouche noir</i>	-	1			++	+	+	++
<i>Pouillot siffleur</i>	+	2	++	+		-		

La sittelle torchepot est une espèce idéale pour étudier les effets du changement de sylviculture en terme de composition et de structure (Adamik & Kornan, 2004). Elle a de plus petits domaines vitaux (Matthysen, 1990), ce qui la rend plus facile à échantillonner et plus dépendante des habitats disponibles. Comme le montrent nos résultats, c'est une espèce indicatrice des communautés de cavernicoles et de grimpeurs. Par ailleurs, le choix de cette espèce comme indicateur de la qualité de la gestion forestière à une échelle locale est particulièrement pertinent puisqu'elle est facilement identifiable et quantifiable par des personnes sans expérience ornithologique. En outre, Matthysen *et al.*, (1995) et Matthysen & Adriaensen (1998) ont montré que la fragmentation des habitats n'affecte pas la reproduction de la sittelle dans les chênaies matures. L'abondance, plus que la simple présence/absence, de cette espèce est fonction de la qualité de l'habitat (Matthysen, 1990). Une étude sur la sittelle doit donc se baser sur des données d'abondance.

Les trois espèces cibles étudiées se sont révélées être pertinentes : chacune d'elles est indicatrice d'un ou de plusieurs facteurs clés de l'habitat. Le pouillot siffleur semble être la seule espèce non cavernicole et migratrice qui soit indicatrice de la qualité des chênaies et des hêtraies en Ardenne. Cette espèce est particulièrement intéressante car elle est à la fois facilement détectable et indicatrice d'habitat structuré et à composition variée. Le pic épeichette reste une espèce discrète et difficile à recenser sans biais. Néanmoins, sa présence permet de déterminer des habitats de qualité d'un point de vue de la quantité de bois mort disponible, de la proportion d'essences héliophiles et de la stratification du peuplement. Le pic mar est une espèce parapluie et une espèce clé dont les exigences en terme d'habitats rencontrent celles d'une majorité d'espèces de notre avifaune forestière. Le pic mar est une espèce très exigeante au vu des propriétés qui sont requises pour son site de nidification et ses sites de nourrissage. Outre la sélection d'une essence particulière, les exigences de l'espèce incluent également des arbres d'une certaine grosseur, et donc d'un certain âge, et des conditions au niveau du substrat d'alimentation. En Europe, le pic mar et le pic épeichette sont deux espèces considérées de première importance en

tant qu'espèces indicatrices par de nombreux auteurs (Lambeck, 1997 ; Angelstam & Mikusinski, 1994 ; Roberge & Angelstam, 2006).

Les vertébrés prédateurs, que sont les six espèces indicatrices, ont un impact descendant (top-down) significatif sur les arthropodes arboricoles (Buckner, 1966 ; Martikainen *et al.*, 2000 ; Fayt *et al.*, 2005). L'impact de la prédation exercée par les oiseaux sur les macro-arthropodes vivant dans le feuillage des bouleaux et des chênes réduit significativement l'abondance de ces arthropodes au moins pour sept taxons étudiés : araignées, opilions, dermoptères, psocoptères, hétéroptères (chênes seulement), coléoptères et lépidoptères (bouleaux seulement) (Gunnarsson & Hake, 1999). Le maintien de populations stables de pics, par exemple, n'est donc pas dénué d'intérêt pour le forestier.

A partir du moment où le gestionnaire fait le choix de suivre quelques espèces pour évaluer la qualité de peuplements ou de massifs forestiers, il est indispensable de choisir des espèces à exigences complémentaires en habitat. La sélection pourra se faire, parmi les 6 espèces décrites, en fonction des abondances de celles-ci sur la zone étudiée, des moyens disponibles et des objectifs. Le suivi devra se faire sur base d'abondances pour la mésange nonnette et la sittelle alors que des données de présence/absence suffiront pour les autres espèces. Le gobe-mouche noir et le pic épeichette nécessiteront plus de temps d'inventaire mais permettront d'appréhender la disponibilité du bois mort, la structure verticale et horizontale.

2. Utilisation des modèles comme outils de gestion

Les buts recherchés par la modélisation de la distribution d'une ou de plusieurs espèces sont variés. Il peut s'agir, par exemple, de suggérer de nouvelles stations pour des espèces rares ou menacées, de préparer des scénarios d'impact des changements sylvicoles sur la distribution des espèces, d'identifier des zones à haut potentiel de biodiversité ('hotspots'), ou enfin de tester certaines hypothèses écologiques. Dans la majorité des cas, les modèles ont comme finalité de s'inscrire dans une perspective de gestion des habitats comme milieu d'accueil d'une ou plusieurs espèces.

2.1. Choix du modèle mathématique

Il y a vingt ans, l'analyse des relations entre la distribution des espèces et leur environnement était en grande partie basée sur des techniques classiques telles que la régression ordinaire des moindres carrés ou l'emploi de simples coefficients de corrélation. La question du choix d'un modèle statistique ne se posait pour ainsi dire pas et l'essentiel de l'effort pouvait être mis sur le choix des prédicteurs et sur la qualité des données biologiques (Guisan, 1996). La régression ordinaire, encore largement utilisée aujourd'hui dans certaines situations, avait cependant le défaut de nécessiter que la variable réponse suive une loi de probabilité mathématique particulière, à savoir la fonction de Gauss, ou plus exactement que les résidus d'un modèle suivent une distribution normale. Depuis, il s'est avéré que de nombreuses variables en écologie ne suivent pas une telle loi (parmi lesquelles les variables de présence/absence qui sont typiquement binaires) et donc que le postulat même d'application de cette méthode est violé lorsque celle-ci est appliquée à des variables non gaussiennes (Austin, 2002 ; Guisan *et al.*, 2002). De nouvelles approches statistiques ont donc été développées. Il en existe aujourd'hui tant et plus et le choix d'un modèle statistique adéquat s'avère ainsi difficile. Un type de modèle est celui de la régression multiple, qui permet d'attribuer des poids différents aux prédicteurs.

Ces dernières années, les approches par régression multiple ont été, de loin, les plus utilisées pour prédire la distribution des espèces (e.a. Austin *et al.*, 1996 ; Fielding & Bell, 1997 ; Manel & Debouzie, 1997 ; Manel *et al.*, 1999). Ce succès est dû en grande partie au développement des modèles linéaires généralisés (generalized linear models, GLM ; voir Guisan *et*

al., 2002). Ils font appel à la technique du maximum de vraisemblance et permettent de considérer un grand nombre de variables à prédire différentes telles que : la présence/absence d'une espèce, les comptages d'individus ou d'espèces (qui suivent une loi de probabilité de Poisson) ou les classes ordonnées d'abondance (variable semi-quantitative). L'un des intérêts majeurs des méthodes de régression multiple est également de permettre de considérer un grand nombre de transformations possibles au niveau des prédicteurs. Ainsi, outre la prise en compte évidente d'une relation linéaire entre la variable réponse et un prédicteur donné, correspondant à l'inclusion d'un terme simple du prédicteur dans le modèle, une relation unimodale et symétrique sera tout aussi facilement simulée par l'inclusion d'un terme quadratique du même prédicteur dans le modèle (Meents *et al.*, 1983). Des transformations plus complexes ainsi que des interactions entre prédicteurs peuvent aussi être considérées.

Actuellement, une extension des GLM – les modèles additifs généralisés (generalized additive models ou GAM) – permet de remplacer les coefficients fixes des prédicteurs par des fonctions de lissage, soit des fonctions plus libres se calquant mieux aux données modélisées (Guisan *et al.*, 2002). Les GAM sont donc en règle générale mieux ajustés aux données que les GLM, mais cependant moins généralisables à d'autres situations et parfois d'interprétation difficile. Cette méthode de régression ne correspondait donc pas aux objectifs de l'étude, à finalité appliquée.

2.2. Limites des modèles

Lorsque l'on travaille avec des outils statistiques comme la modélisation, il faut absolument garder à l'esprit que tous les modèles sont 'faux' mais que certains sont utiles (Burnham & Anderson, 2002). Un modèle n'est jamais qu'une simplification, une approximation de la réalité et ne reflète donc pas l'entière réalité. En outre, les facteurs inclus dans ces modèles qui déterminent si un endroit est favorable à l'installation ou non de l'espèce, peuvent être divers (environnementaux, comportementaux, morphologiques, de compétition, ...). La modélisation se base généralement sur l'un ou l'autre d'entre eux, mais jamais sur l'entière réalité des facteurs affectant la distribution et l'abondance d'une espèce. Il est donc important de définir clairement le cadre général de l'étude de la sélection et de la modélisation des habitats par une espèce. Dans notre recherche, elle se situe au niveau des individus d'une espèce pour des facteurs de l'habitat physique à une échelle locale intra-peuplements forestiers.

Les modèles ajustés pour prédire la probabilité de présence des espèces cibles dans notre étude sont, de manière générale, bien adaptés aux données de départ et leurs performances sont largement acceptables. Toutefois, on observe une grande proportion de faux négatifs lors de la validation. Les biais liés au protocole d'échantillonnage de l'habitat et des oiseaux sont sans aucun doute des facteurs contribuant à expliquer le manque d'ajustement des modèles. Mises à part ces différentes raisons, d'autres facteurs peuvent concourir à expliquer ce phénomène, comme les facteurs liés aux espèces et aux processus de sélection de l'habitat et de la structuration des communautés.

Dans toutes les situations de modélisations, on part d'un même postulat de travail, dont l'acceptation est un préalable nécessaire à l'application de la méthode. On considère en effet que, dans les limites de la période et de la région d'étude considérées, la distribution de l'espèce modélisée est supposée être en équilibre avec son environnement. Par équilibre, on entend que l'environnement soit favorable à l'espèce dans la région d'étude et que celle-ci ne s'y maintienne pas comme un vestige de conditions environnementales passées (Guisan, 1996). Bien qu'au sein des sites d'études, les espèces étudiées soient considérées en équilibre, il existe plusieurs cas de figure pouvant faillir à ce postulat.

La complexité de la relation espèces-habitats peut être causée par une absence de saturation des habitats par certaines espèces (Wiens, 1989). Dès lors, des territoires vacants

peuvent exister alors qu'ils constituent des milieux tout à fait appropriés. Les modèles générés sont alors caractérisés par une proportion importante de faux positifs lors des validations. La variation temporelle naturelle des densités de populations (Levin, 1992) peut, en partie, être responsable de cette absence de saturation du milieu. Une espèce peut par exemple être en voie de colonisation et donc ne pas encore occuper tous les sites potentiellement favorables dans la région.

Le patron de distribution d'une espèce, résultant notamment de la sélection de l'habitat par chaque individu, peut être densité-dépendant (Titeux, 2002). Dans le cas de faibles densités de la population d'une espèce, les habitats optimaux seront choisis préférentiellement par les individus. Mais au fur et à mesure que la densité de la population augmente et que, par conséquent, les ressources sont de plus en plus limitées, certains individus devront établir leurs territoires dans des habitats plus marginaux, moins favorables (Wiens *et al.*, 1987; Wiens, 1989). Ce phénomène, expliqué par la compétition intraspécifique (Blondel *et al.*, 1993), contribue évidemment à occulter les relations habitats-espèces et peut, lors de la validation des modèles, faire apparaître une proportion importante de faux négatifs.

Par ailleurs, les individus peuvent ne pas répondre immédiatement à certaines modifications des conditions environnementales (délai de réponse) (Wiens, 1989), par exemple à cause d'une certaine fidélité aux sites de nidification (Wiens *et al.*, 1987). Les distances de dispersion des espèces influencent probablement ce délai de réponse. En outre, certaines espèces peuvent utiliser plusieurs types d'habitats très différents au sein d'une même région, comme nous l'avons montré pour le pouillot siffleur, rendant dans ce cas la modélisation problématique.

Cependant, l'impact de ces situations sur la non adéquation des modèles pourrait être minimisé si, en chaque point d'observation, il est possible de considérer l'abondance de l'espèce (plutôt que sa simple présence ou absence) et/ou sa vitalité (par exemple sa capacité reproductive), deux critères supplémentaires qui permettent de mieux traduire la potentialité réelle des habitats échantillonnés.

Par ailleurs, le fait d'étudier des habitats trop homogènes sur une zone d'étude peut expliquer la moins bonne performance des modèles (Aberg *et al.*, 2000). On peut très bien imaginer que les chênaies et hêtraies ardennaises présentent globalement des faciès de structure et de composition proches, par rapport par exemple à des habitats incluant des pessières ou des milieux ouverts. La modélisation dans ce cas fournit un modèle trop strict par rapport à la réalité.

2.3. Facteurs de l'habitat

La distribution et l'abondance des espèces sont dépendantes de nombreux facteurs et processus écologiques (Wiens, 1989) (Figure 9.2). L'étude de la sélection de l'habitat par des oiseaux et la modélisation de la distribution de ces espèces dans l'espace ne permettent pas d'expliquer tous les mécanismes sous-jacents à la distribution d'une espèce ou de communautés d'oiseaux. Les relations mises en évidence lors d'études espèces-habitats ne permettent donc pas d'établir des liens de causalité. Elles ne traitent qu'une partie d'un processus écologique complexe où l'habitat ne représente qu'un des facteurs.

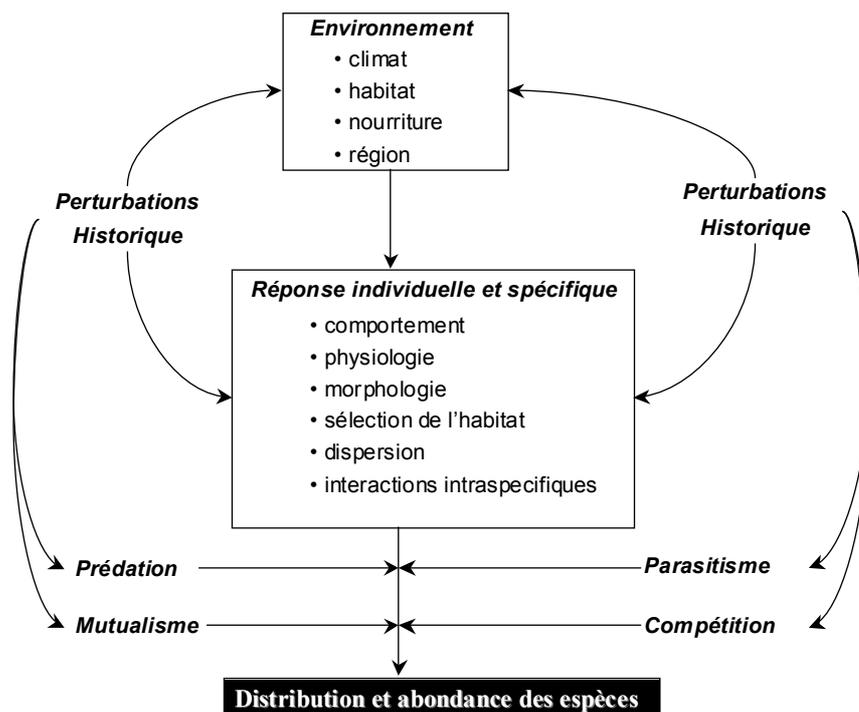


Figure 9.2 : Schéma général des relations entre facteurs et processus influençant la distribution et l'abondance des espèces (d'après Wiens, 1989).

Les modélisations réalisées au cours de la thèse ne portent que sur la définition d'habitat potentiel ou encore de la capacité d'accueil de l'habitat. Elles ont néanmoins l'intérêt de définir les facteurs clés de l'habitat utilisé par les différentes espèces.

Les variables descriptives de l'habitat ont été choisies sur base de leur pertinence biologique, évaluée grâce à une revue de la littérature, mais également en raison de la simplicité de leur interprétation. Les facteurs de l'habitat explicatifs des différents modèles sont donc facilement traduisibles dans une perspective de gestion sylvicole.

Les différentes variables descriptives de l'habitat reprises pour les modélisations de l'habitat des espèces cibles et des communautés d'oiseaux sont synthétisées au Tableau 9.2.

Tableau 9.2 : Synthèse des modèles de régression pour les espèces ou groupes d'espèces des communautés d'oiseaux dont le R^2 ajusté du modèle est $>0,2$. Modèles sélectionnés aux Chapitres 6, 7, 8 (Nb=nombre de variables explicatives de chaque modèle). Les modèles issus de régression logistique sont indiqués par * à la suite de la variable dépendante. Dans ce cas, l'équation complète du modèle est ' $\exp(\text{modèle})/1+\exp(\text{modèle})$ '.

Variable dépendante	Modèle	R^2	Nb
Abondance	$25,7 - 0,029 \text{ NhaT} + 12,0 \text{ RecBO} - 0,37 \text{ HhoupMoy} - 1,27 \text{ CTV}^2 + 0,250 \text{ NS}^2 - 26,2 \text{ RecLuz}^2$	0,4	6
Abondance en cavernicoles	$10,858 + 0,301 \text{ RecBO} - 0,000779 \text{ NhaBO} - 0,0419 \text{ CTV}^2 + 0,00681 \text{ NS}^2 - 0,76 \text{ RecLuz}^2 + 0,000151 \text{ VhaBMp}^2 - 0,000001 \text{ NhaT}^2 - 0,0003 \text{ HhoupMoy}^2 - 0,000078 \text{ Hcanop}^2 + 0,000001 \text{ NhaHe}^2 + 0,000007 \text{ CmoyHe}^2$	0,45	11
Abondance en migrateurs	$0,33 + 0,034 \text{ NbS2} + 0,122 \text{ IDS}^2 - 0,000747 \text{ ISV}^2 + 0,176 \text{ PghaHelio}^2 - 0,00014 \text{ HmaxF}^2$	0,37	5
Richesse	$20,1 + 3,10 \text{ RecSSB} - 3,75 \text{ RecS1} - 9,70 \text{ RecLuz} + 1,20 \text{ Hbou} - 0,150 \text{ Hcanop} + 0,0202 \text{ CmoyHe} - 3,97 \text{ RecS45}^2$	0,475	7
Richesse en cavernicoles	$6,73 - 3,9 \text{ RecS1} - 4,50 \text{ RecS45} + 1,44 \text{ CTV} - 3,03 \text{ RecLuz} + 0,00759 \text{ CmoyHe} - 2,91 \text{ RecMyr}^2$	0,49	6

Variable dépendante	Modèle	R ²	Nb
Richesse en cavernicoles primaires	1,43 - 0,87 RecS45 - 2,12 RecLuz + 0,01 GB + 1,18 RecS3 ² - 0,00219 HhoupMoy ²	0,6	5
Richesse cavernicoles secondaires	4,98 - 1,73 RecS1 - 2,11 RecS45 + 1,09 RecS6 ² - 3,08 RecMyr ² + 0,083 NbF ²	0,39	5
Richesse en migrateurs	3,53 + 0,28 NbS2 - 5,18 RecRx - 0,000019 NhaT ² + 12,7 RecBO ² - 0,00088 Hcanop ² - 0,00658 Ghabo ² + 1,02 PghaHelio ²	0,37	7
Indice de diversité	2,77 - 0,674 RecLuz + 0,211 RecSSB ² - 0,237 RecS45 ² - 0,00025 Hcanop ² + 0,000007 CmoyHe ²	0,4	5
% cavernicoles	0,446 - 0,0818 RecHo - 0,311 RecSORssb - 0,000817 NhaBO + 0,0151 Ghabo - 0,126 RecS5 ² + 0,000185 VhaBMp ²	0,52	6
% migrateurs	0,304 + 0,0564 NbS7 - 0,00510 HmaxF + 0,00647 HhoupMin + 0,0943 RecS1 ² + 0,0735 RecS5 ² - 0,0003 VhaBMp ²	0,44	6
Carnivores terrestres	5,20 - 2,18 RecLuz - 0,009 NhaBMp + 0,356 Hbou - 0,0143 NbS1 ² - 0,0669 NbS5 ² - 0,0005 HmaxF ²	0,27	6
Herbivores terrestres	2,74 - 1,16 RecS1 + 0,226 Hbou - 0,0363 GhaHe	0,22	3
Grimpeurs	1,66 - 1,52 RecS5 ² + 0,0361 NbS6 ² - 6,44 RecLuz ² + 0,000191 VhaBMc ² + 0,00115 GhaF ² + 0,00002 CmoyCH ² + 0,00005 CmoyBO ² + 0,00002 CmoyHe ²	0,48	8
Carnivores arboricoles	6,46 - 3,31 RecLuz - 0,0628 Hcanop + 0,0242 Cmoy + 1,85 RecSSB ² - 1,50 RecS45 ²	0,33	5
Mésange bleue *	2,34 - 3,11 RecS45 + 0,27 Hcimemoy - 0,16 Hcanop + 0,04 Cmoy - 0,27 NbFTSSB	0,4	5
Mésange nonnette *	- 0,29 - 2,38 RecS123 - 3,11 RecS45 + 0,83 NS - 1,86 PghaCH + 2,46 RecSSB	0,31	5
Pouillot fitis *	- 5,88 + 4,06 RecSSB + 5,56 IDS - 0,22 ISV - 0,03 Cmoy - 0,008 NhaHe	0,45	5
Sittelle *	2,73 - 2,4 RecS45 + 0,01 BM - 0,007 NhaBo - 3,41 PhaCH + 0,01 CmoyCH	0,37	5
Pouillot siffleur : modèle global *	- 0,73 + 0,01 NbT + 0,01 BM - 0,92 RecS34 + 0,88 RecHo	0,2	4
Pouillot siffleur : sous-habitat « chênaie-boulaie petits bois » *	- 19,76 - 6,03 RecRGN + 11,5 RecS6 + 1,05 NbFTSSB + 2,68 SbCou + 0,06 IvBo	0,47	5
Pouillot siffleur : sous-habitat « chênaie petits et moyens bois » *	- 2,93 + 0,8 RecHO - 0,04 GB + 0,022 IvCh - 0,05 IvBo - 0,93 RecS345	0,57	5
Pouillot siffleur : sous-habitat « hêtraie gros bois » *	- 3,77 + 1,25 RecS1 - 12,76 SbCou + 0,026 GB + 0,007 IvHe	0,33	4
Pouillot siffleur : hors hêtraie-chênaie *	1,17 - 2,04 RecS345 + 1,64 SbCou - 0,036 GB - 0,03 IvHe	0,6	4
Pic mar : modèle bivarié I *	- 1,36 + 0,91 PghaCh + 0,006 CmoyCh	0,21	2
Pic mar : modèle bivarié II *	- 2,7 + 2,08 PghaCh + 0,023 GB	0,23	2
Pic mar : modèle global *	- 3,86 - 2,15 * RecS45 + 0,55 * NbS6 + 0,1 * Ghach + 2,125 * RecRGNH	0,38	4
Pic épeichette : modèle bivarié *	- 2,18 + 0,04 VBMP + 1,61 RecCh	0,2	2
Pic épeichette : modèle global *	- 3,46 + 2,5 RecS3 + 0,04 VBMP + 1,61 RecCH + 0,08 HcimeMoy	0,28	4

Dans les différents modèles construits, la fréquence des variables quadratiques est non négligeable alors que peu d'interactions entre facteurs ont été sélectionnés dans les modèles.

2.4. Evaluation des modèles et de leurs prédictions

L'évaluation d'un modèle et de ses prédictions est la phase la plus sensible de la procédure de construction d'un modèle, dans la mesure où cette étape constitue le lien indispensable avec le domaine d'application du modèle. Un modèle ne devrait, par exemple, pas être appliqué pour la protection d'une espèce si sa validité n'a pas été au préalable assurée. La notion de validité est cependant subjective et sous-entend que l'on connaisse précisément la réalité, ce qui est rarement le cas. Tous les modèles autécologiques construits ont été validés par validation croisée. Le modèle d'habitat potentiel du pic mar a été validé sur une zone d'étude extérieure. Idéalement, les modèles pour le pic épeichette et le pouillot siffleur devraient encore être validés sur une zone d'étude supplémentaire.

Une fois que les facteurs influençant les communautés d'oiseaux ou les espèces cibles ont été suffisamment étudiés et compris pour être reproduits à l'aide d'un modèle et que celui-ci a été validé, il peut être utilisé comme outil de gestion raisonné des habitats. Le modèle fournit alors aux décideurs et gestionnaires du territoire un outil de réflexion et d'argumentation, basé sur des observations et des outils scientifiques. Le gestionnaire peut dès lors évaluer l'impact d'une décision en construisant des scénarii en jouant sur les variables d'entrée du modèle.

2.5. Exemple d'application

Un exemple d'application des modèles construits dans cette thèse est illustré par une carte d'habitat potentiel pour le pic mar sur les massifs forestiers de la Croix-Scaille et de Gembes (Figure 9.3) basée sur les quatre variables de l'habitat reprises dans le modèle multivarié Stepwise de l'espèce (Chapitre 8 ; §5.2.2) : la surface terrière en chênes, le recouvrement du sous-bois et du taillis, le nombre d'essences dans la futaie et le recouvrement de la régénération (Figure 9.2). Les données de l'habitat proviennent de deux inventaires dits « par évaluation visuelle » (pour plus d'information voir Bousson *et al.* (1999) et Bousson (2001)) réalisés en 1999 et 2000. Les cartes fournissent donc l'habitat potentiel pour le pic mar à un moment donné.

La valeur ponctuelle de ces prévisions est à mettre en évidence. En effet, la structure et la composition de la forêt ont été modifiées de 2000 à 2002 par les coupes sanitaires qui ont suivi la maladie du hêtre. En conséquence, la comparaison des données prédites (sur base des inventaires de 1999 et 2000) aux observations (réalisées entre 2001 et 2003) n'est pas pertinente.

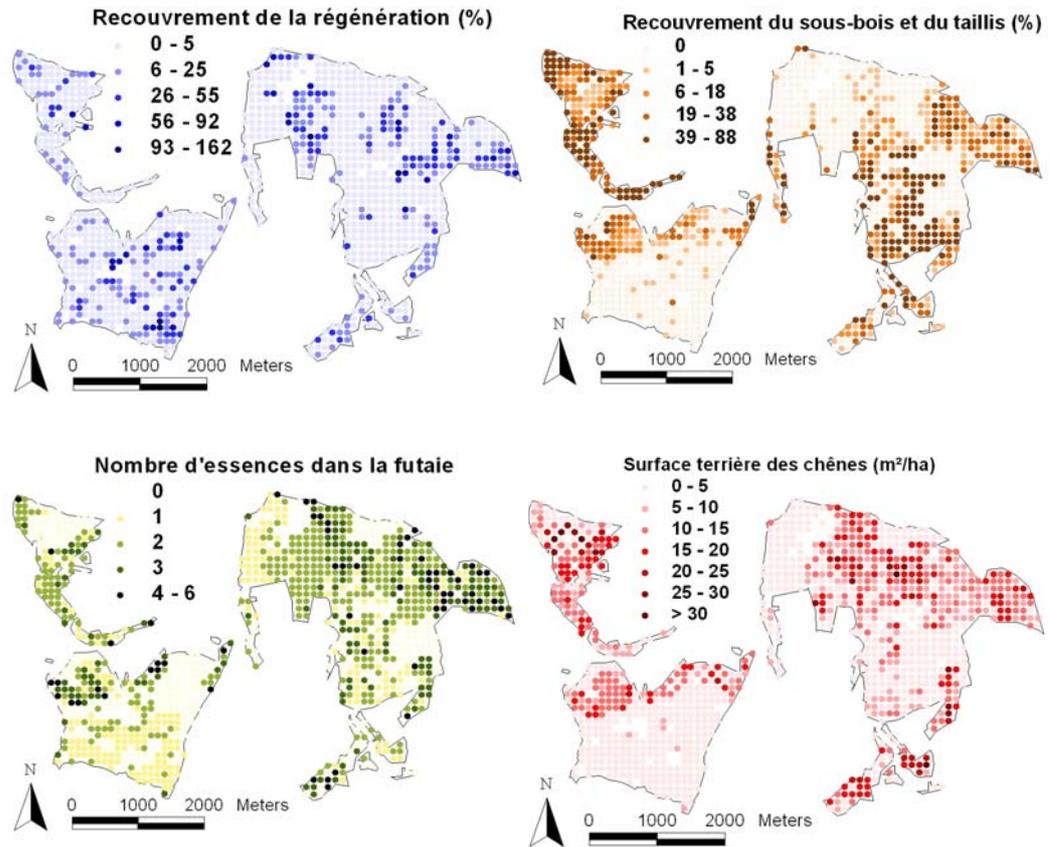


Figure 9.2 : Cartographie des variables de l'habitat reprises dans le modèle Stepwise de probabilité de présence du pic mar pour les massifs forestiers de la Croix-Scaille (gauche) et de Gembes (droite).

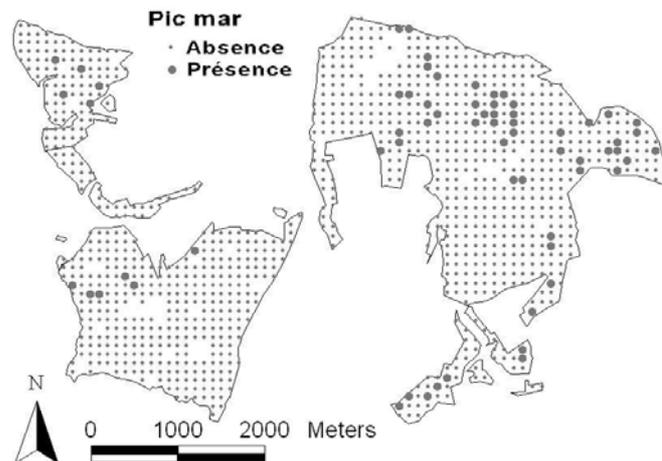


Figure 9.3 : Carte d'habitat potentiel du pic mar pour les massifs forestiers de la Croix-Scaille (gauche) et de Gembes (droite) définie à partir du modèle Stepwise de probabilité de présence (seuil de détermination de présence de 0,52).

3. Choix d'indicateurs pour quantifier l'impact de la gestion forestière sur les oiseaux

A l'heure actuelle, le principe de la gestion forestière basée sur des critères de durabilité est largement accepté et de plus en plus appliqué. Parmi ceux-ci figure la conservation de la diversité biologique. Ce concept complexe englobe de multiples échelles (paysages, écosystèmes, espèces, gènes) ainsi que de nombreuses caractéristiques (composantes, processus, fonctions, etc.), ce qui rend sa mesure et sa surveillance fort compliquées. C'est la raison pour laquelle des indicateurs de la qualité des habitats doivent être identifiés pour la conservation de la biodiversité.

Certaines espèces sont plus sensibles que d'autres à des variations dans la composition et la structure de la végétation. Et cette sensibilité peut varier d'un habitat à l'autre (Morse, 1985). Intégrer les exigences parfois fondamentalement différentes de certaines espèces peut, pour certains, relever de l'utopie. Du fait que des effets antagonistes peuvent être observés au sein d'un même écosystème, il est nécessaire d'avoir une approche globale.

De la synthèse de toutes les variables de l'habitat prises en considération (n=99) dans les modèles de prédiction des communautés d'oiseaux et des espèces cibles, il ressort que 12 variables interviennent plus fréquemment. Des 30 modèles construits, plusieurs portent sur la même espèce ou sur le même groupe d'espèces. Il y a donc redondance entre les modèles. Toutefois tous les modèles sont considérés puisqu'ils font intervenir des variables de l'habitat différentes. Il n'est dès lors pas possible de faire un classement, au sens strict, de l'importance des variables, mais bien de déterminer un taux de contribution minimal (Tableau 9.3). Les douze variables de l'habitat présentes dans plus de trois modèles sont par ordre d'importance décroissant :

- le recouvrement des strates de 2 à 8 m ;
- le recouvrement en luzules ;
- la hauteur moyenne de houppier et la hauteur de la canopée ;
- le volume de bois morts sur pied ;
- le recouvrement du sous-bois ;
- la circonférence moyenne en hêtre ;
- le nombre de gros bois ;
- le nombre de cépées de taillis ;
- le recouvrement de la strate de 0 à 0,125 cm ;
- le recouvrement du bouleau ;
- le pourcentage de surface terrière en chênes.

Trois variables relèvent de la description de la futaie, quatre des différentes strates de végétation dont le sous-bois et le taillis, trois de la composition de la futaie, une de la strate herbacée et une est relative au bois mort. Ces variables interviennent tantôt de manière positive tantôt de manière négative dans l'explication de la présence ou de l'abondance des différents indices de l'avifaune. L'important est qu'elles interviennent comme facteurs explicatifs principaux de la variation de la qualité des habitats forestiers pour les différentes espèces d'oiseaux, quelle que soit leur appartenance à un trait biologique ou fonctionnel.

Tableau 9.3 : Variables de l'habitat qui interviennent le plus fréquemment dans les différents modèles (taux de contribution minimal de quatre modèles). L'effet positif (+) ou négatif (-) des différentes variables reprises est indiqué.

	Abondance en cavernicoles	Abondance en migrateurs	Richesse	Richesse en cavernicoles	Richesse en cav. primaires	Richesse en cav. secondaires	Richesse en migrateurs	Indice diversité	% cavernicoles	% migrateurs	Carnivores terrestres	Herbivores terrestres	Grimpeurs	Carnivores arboricoles	Herbivores arboricoles	Pouillot siffleur : modèle global	Pouillot siffleur : Ch-Bo PB	Pouillot siffleur : Ch PB-BM	Pouillot siffleur : He GB	Pic mar : modèle bivarié 1	Pic mar : modèle bivarié 2	Pic mar : modèle global	Pic épéichette : modèle bivarié	Pic épéichette : modèle global	Abondance en pics	Mésange bleue	Mésange nonnette	Pouillot fitis	Sittelle torchepot	Nombre de citations		
Structure de la futaie																																
Nombre de gros bois					+																											4
Hauteur de houppier moyenne (m)	-	-			-																			+		+					5	
Haut. de la canopée (m)		-																													6	
Sous-bois et taillis																																
Nbre de cépées de taillis	-	-														+															4	
Strates et complexité de l'habitat																																
Rec. du sous-bois				+				+						+														+	+		5	
Rec. strates de 2 à 8 m				-	-	-	-																								10	
Rec. strate de 0 à 0,125m				-	-	-			+										+												5	
Essences du peuplement																																
Recouvrement du bouleau	-	+					+								+																4	
Composition de la futaie																																
Circonf. moyenne en hêtre (cm)		+		+	+			+					+																		5	
% de surface terrière en chêne																					+	+									4	
Bois mort																																
Volume de bois mort sur pied (m ³ /ha)		+							+	-																					6	
Strate herbacée																																
Recouvrement des luzules	-	-																													9	

La hauteur de houppier moyenne et la hauteur de la canopée sont deux variables liées puisque l'estimation de la seconde découle de la mesure de la première. L'importance du bouleau pour l'avifaune se mesure essentiellement en terme de recouvrement au sein de la strate arborée (futaie et taillis), contrairement à l'importance des chênes dont la variable explicative la plus pertinente est la proportion de surface terrière au sein du peuplement. Ce qui voudrait dire que l'importance du bouleau pour l'avifaune forestière, tant pour les espèces migratrices que pour les espèces cavernicoles, est surtout liée à son couvert et à la diversité de son entomofaune et bien moins au nombre de tiges et à sa surface terrière au sein du peuplement. Ce qui correspond aux hypothèses de Olsson *et al.* (2001).

Le recouvrement en luzules est une des variables de l'habitat qui intervient le plus fréquemment dans les modèles, et ce de manière négative. Les modèles concernés portent sur l'ensemble des espèces et, en particulier, les espèces cavernicoles. La luzule est une herbacée connue pour être présente en Ardenne dans les peuplements de hêtre en cours de régénération, (sur nos sites d'étude, le recouvrement en luzules est positivement corrélé au recouvrement de la régénération naturelle), c'est-à-dire des peuplements où des trouées sont présentes dans la strate arborée et où il y a de la lumière diffuse dans le sous-étage. En Ardenne, les peuplements de hêtre trop fermés n'ont pas de recouvrements importants de luzules, tout comme les peuplements clairs qui sont colonisés par la ronce, la houlque ou, sur les sols plus humides, la canche. La luzule caractérise donc des hêtraies relativement ouvertes, ce que confirment nos résultats puisque le recouvrement en luzules est fortement corrélé de manière négative au recouvrement de la strate de

végétation de 8 à 32 m et de manière positive à l'indice de diversité de la stratification (Annexe 6.5). Or, la grande majorité des hêtraies de nos sites d'étude présentent une strate arborée relativement ouverte suite aux coupes sanitaires consécutives à la « maladie du hêtre ». Dans nos résultats, le recouvrement en luzules représente donc l'influence négative de la hêtraie sur la diversité aviaire et les espèces cavernicoles par rapport aux peuplements héliophiles. La variable de recouvrement en luzules, bien que pertinente pour nos sites d'étude, n'est plus forcément un bon facteur clé une fois que l'on élargit le domaine d'étude. Toutefois, l'importance du hêtre pour les communautés d'oiseaux dans notre étude se marque au travers de sa circonférence élevée.

Sans surprise, le volume de bois morts sur pied et le nombre de gros bois ressortent comme deux variables particulièrement explicatives des communautés d'oiseaux. L'importance du bois mort sur pied est mieux traduite par la mesure de volume, probablement en raison du fait que le nombre de bois morts sur pied par classe de circonférence n'est pas estimé avec suffisamment de précision. Le bois mort au sol ou sur pied est peu fréquent dans les forêts gérées. De plus, il est disposé assez souvent sous forme d'agrégat (c'est le cas sur nos sites d'étude où le bois mort sur pied est spatialement fortement autocorrélé). C'est donc une variable spatialement hétérogène et dont l'estimation par échantillonnage est souvent fort variable avec une erreur d'échantillonnage dans certains cas fort importante.

La variable 'nombre de cépées de taillis' est plus fréquemment intégrée dans les modèles que le recouvrement correspondant. Parmi les variables des différentes strates de végétation, deux ressortent principalement : le recouvrement des strates de 2 à 8 m et le recouvrement de la végétation inférieure à 12,5 cm. Cette dernière variable est corrélée aux nombres de cépées de taillis et à la stratification. Bien que le recouvrement du sous-bois intervienne dans les modèles, il est fortement corrélé à la strate de 2 à 4 m. Nos résultats confirment que les indices de diversité verticale, bien que largement répandus et utilisés, ne sont pas toujours de bons indicateurs de la diversité aviaire (Brokaw & Lent, 1999; Poulsen, 2002).

Dans une optique de gestion conservatoire, il est nécessaire de choisir des variables forestières influencées par les décisions de gestion. C'est pourquoi les variables de recouvrement de la strate herbacée n'ont pas été définies comme facteurs clés. Elles dépendent largement des conditions stationnelles.

En conclusion, il apparaît que la hauteur de houppier, le recouvrement en bouleau et le recouvrement des strates de 2 à 4 m et de 4 à 8 m, le nombre de gros bois sur pied, la circonférence moyenne du hêtre, la proportion de chênes en surface terrière, le nombre de cépées de taillis et le volume de bois morts sur pied sont de bons indicateurs pour évaluer la qualité des habitats de l'avifaune forestière.

Ces neuf facteurs de l'habitat sont des indicateurs clés pour la diversité aviaire de l'écosystème forestier en chênaies et hêtraies ardennaises. Cela signifie que pour déterminer un état de conservation des peuplements forestiers pour l'avifaune, ces différents facteurs doivent être quantifiés. Le nombre de gros bois sur pied, la circonférence moyenne en hêtre, la proportion de chênes en surface terrière, le nombre de cépées de taillis et le volume de bois morts sur pied sont des variables déjà mesurées lors de la majorité des inventaires sylvicoles ou des inventaires d'aménagements (Lejeune & Verrue, 2002; Huart *et al.*, 2004; Lejeune *et al.*, 2004). Par contre, la hauteur de houppier, le recouvrement en bouleau et les recouvrements des strates de 2 à 4 m et de 4 à 8 m sont rarement estimés dans les inventaires forestiers classiques.

Si l'on considère l'avifaune forestière comme importante pour définir l'état de conservation de biotopes forestiers, ces facteurs méritent d'être mesurés. Leur estimation trouverait une application directe dans l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels forestiers

d'intérêt communautaires visés par Natura 2000. Les habitats concernés sont les suivants suivants :

- hêtraies du *Luzulo-Fagetum* (code Natura 9110),
- hêtraies acidophiles atlantiques à sous-bois à *Ilex* et parfois à *Taxus* (*Quercion robori-petraeae* ou *Ilici-Fagenion*) (code Natura 9120),
- hêtraies de l'*Asperulo-Fagetum* (code Natura 9130),
- hêtraies calcicoles médio-européennes du *Cephalanthero-Fagion* (code Natura 9150),
- chênaies pédonculées ou chênaies-charmaies subatlantiques et médio-européennes du *Carpinion betuli* (code Natura 9160),
- vieilles chênaies acidophiles des plaines sablonneuses à *Quercus robur* (code Natura 9190).

Ces facteurs ont déjà, en partie, été pris en considération dans l'établissement du guide méthodologique pour l'inventaire et la cartographie des habitats et des habitats d'espèces dans le cadre de la réalisation des arrêtés de désignation en Région wallonne (MRW/DGRNE/CRNFB – Dufrêne & Delescaille (2004)).

L'approche par modélisation de la distribution et de l'écologie des espèces animales ou végétales est largement basée, outre le postulat de pseudo-équilibre, sur la théorie de la niche développée par Hutchinson en 1957. Hutchinson a défini la niche d'une espèce comme le « nuage » circonscrivant l'ensemble des conditions qui lui sont favorables au sein d'un espace à n dimensions (un hyper volume) formé théoriquement de n variables environnementales ayant un impact significatif sur la survie et la vitalité de l'espèce. Dans le cas des oiseaux forestiers vivant dans les chênaies et hêtraies ardennaises, trois variables environnementales définissant la niche semblent particulièrement importantes : la proportion d'essences héliophiles dans le peuplement arboré, le nombre de gros bois et le volume de bois mort sur pied. Ces trois variables environnementales influencent particulièrement la disponibilité en sites de nidification et en nourriture pour les espèces forestières des habitats étudiés. Chaque espèce occupe un nuage différent dans l'espace environnemental formé par ces trois variables, avec une superposition souvent partielle des différentes espèces (Figure 9.4).

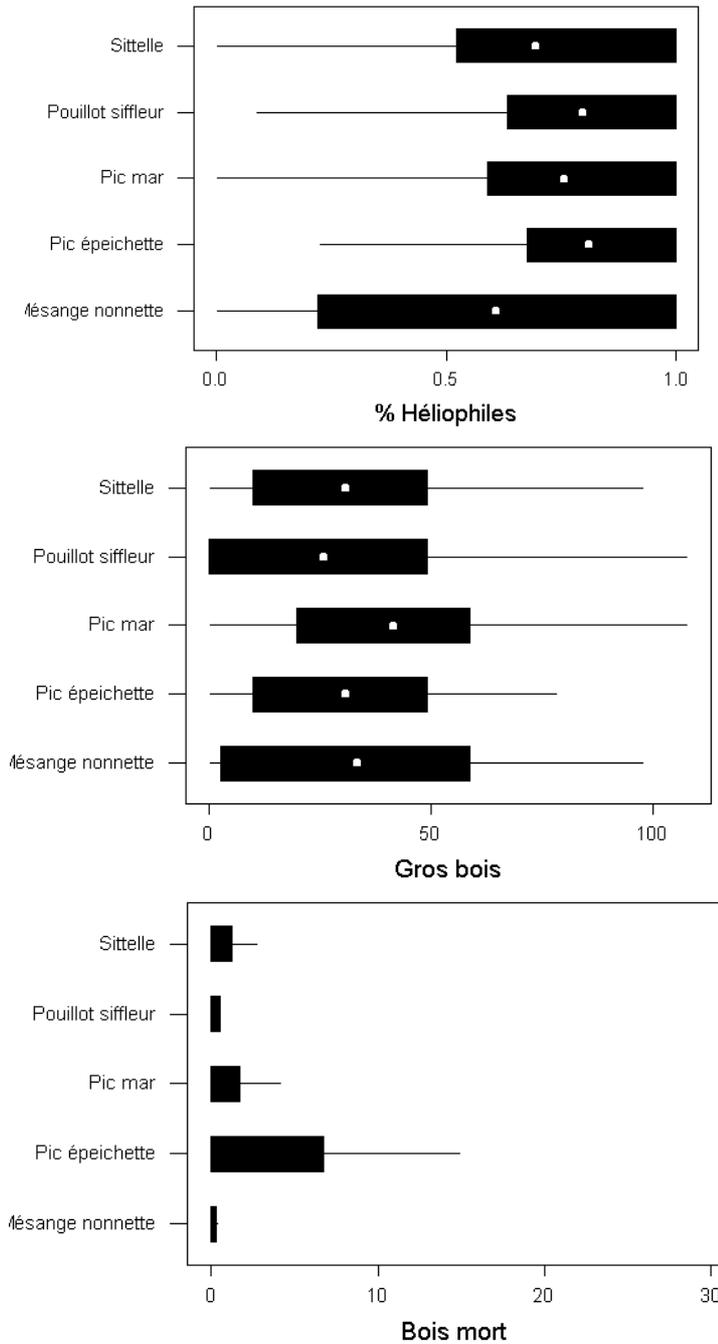


Figure 9.4 : Représentation des moyennes (point blanc) et boîtes interquartiles (boîtes noires) des trois variables environnementales clés (pourcentage d'essences héliophiles dans le peuplement arboré, nombre de gros bois à l'hectare et volume de bois mort sur pied à l'hectare (m^3/ha)) pour les cinq espèces indicatrices des chênaies et hêtraies ardennaises (sittelle torchepot, pouillot siffleur, pic mar, pic épeichette, mésange nonnette).

Les autres facteurs de l'habitat définis comme indicateurs clés dans cette étude sont largement dépendant de ces trois variables, et inversement. La proportion d'essences héliophiles dans le peuplement est liée à la proportion de chênes en surface terrière, le recouvrement en bouleau, les recouvrements des strates de 2 à 4 m et de 4 à 8 m et le nombre de cépées de taillis, alors que le nombre de gros bois dépend, entre autres, de la circonférence moyenne du hêtre.

4. Oiseaux et gestion forestière

L'influence de l'habitat sur les communautés d'oiseaux est étudiée uniquement en période de reproduction. Les résultats ne peuvent donc pas être généralisés pour les relations établies en période hivernale, c'est-à-dire à une période durant laquelle les espèces migratrices ont délaissé les forêts ardennaises et durant laquelle les espèces sédentaires exploitent des ressources alimentaires différentes.

Une des limites des points d'écoute est de recenser des individus non appariés qui se trouvent dans des habitats de moindre qualité (Hagan *et al.*, 1996). La précision de prédiction de modèles sur base de points d'écoute est relativement faible par rapport à des études de succès reproducteurs et démographiques et ce, particulièrement en forêt. Cependant, la collecte des données démographiques est très onéreuse et elles sont rarement disponibles à une échelle et en quantité suffisantes pour en tirer des mesures de gestion.

Notre étude présente un échantillonnage biaisé. La composition est largement liée à la dimension des arbres. Les peuplements à dominance de hêtre sont ceux qui ont les circonférences moyennes les plus élevées et qui comportent le plus grand nombre de gros bois. Toutefois, le biais de notre échantillonnage reflète l'état des chênaies et des hêtraies en région wallonne.

4.1. Oiseaux et composition forestière

Notre étude montre qu'un changement local de composition forestière dominante du chêne vers le hêtre peut modifier la richesse spécifique des communautés d'oiseaux et peut influencer négativement certaines espèces. On ne peut toutefois pas se prononcer sur les espèces migratrices étant donné que notre échantillonnage est trop faible pour les structures à petits bois en hêtre. Toutefois, les cavernicoles primaires et secondaires, et en particulier les espèces de la guilde des grimpeurs, seront les plus affectés à cause de leurs stratégies alimentaires.

Le remplacement généralisé des chênaies par des hêtraies en Ardenne peut affecter la disponibilité en ressources alimentaires pour les oiseaux et donc leurs comportements de recherche de nourriture pour deux raisons. La première est que le hêtre offre des ressources en nourriture différentes du chêne. Le hêtre est connu pour être plus pauvre en biomasse d'arthropodes (Adamik & Kornan, 2004). Le hêtre offre un plus faible nombre de lépidoptères, hémiptères, coléoptères et longicornes que les deux chênes indigènes (Brändle & Brandl, 2001; Kappes & Topp, 2004). A eux seuls, nos chênes indigènes comptent près de 700 espèces d'invertébrés phytophages (papillons, punaises, symphytes, cynipides, etc.) qui leur sont liées, parmi lesquelles figurent 252 espèces spécifiques (Brändle & Brandl, 2001). Deuxièmement, les différences morphologiques dans la structure du feuillage et les autres caractéristiques des arbres observées entre le hêtre et le chêne peuvent influencer la détectabilité et l'accessibilité de ces proies pour les oiseaux insectivores (Holmes & Schultz, 1988). Le hêtre a une écorce plus lisse que celle des chênes indigènes de même taille. Une écorce rugueuse fournit une plus grande surface pour la recherche de nourriture et un plus grand nombre d'arthropodes que les écorces lisses (Jackson, 1970). Le bois mort de hêtre comprend moins d'espèces et moins d'individus de coléoptères que le bois mort de chêne (Kappes & Topp, 2004).

Les peuplements dominés par des essences héliophiles, comme les chênes, permettent le développement d'une végétation arbustive et le mélange d'espèces ligneuses, contrairement à une essence d'ombre comme le hêtre. Les résultats montrent que la richesse spécifique, et en particulier la richesse en espèces migratrices, est plus élevée en présence de sous-bois et dans des peuplements diversifiés en essences.

Les chênaies se présentent surtout sous deux faciès en Région wallonne : le taillis-sous-futaie et la chênaie de substitution. Cependant, on assiste depuis près d'un siècle à une reconversion des taillis et des taillis-sous-futaie en futaies, principalement régulières. Le taillis-sous-futaie a perdu un quart de sa superficie entre 1984 et 1999 (Lecomte *et al.*, 2003). La conversion est encore d'actualité. La conversion de ce régime forestier a entraîné une capitalisation progressive du volume sur pied. On atteint en 1999 des volumes sur pied de plus de 20 % supérieurs à ceux de 1984 et on observe une nette augmentation du nombre de gros bois sur pied (Lecomte *et al.*, 2003). L'utilisation croissante d'essences sciaphiles et l'abandon des régimes de taillis et de taillis-sous-futaie induisent également une fermeture du milieu forestier et une forte diminution de l'apport de lumière au sol (Lemaire, 2002). Le problème cultural du taillis-sous-futaie est issu du phénomène de succession de la flore en plus de l'abandon de l'exploitation du taillis. La nature du taillis a évolué : le charme remplace le chêne en de nombreux endroits et empêche le chêne de se régénérer (Galoux, 1952). Il n'est dès lors pas étonnant que les chênes de la futaie du taillis-sous-futaie vieillissent alors qu'elle est née d'un ancien taillis riche en chêne. Si l'on veut régénérer le vieux taillis-sous-futaie de chêne, il faut libérer la place occupée par le charme, le coudrier et les autres essences sciaphiles du taillis. La simple coupe du taillis de charme ou de noisetier en rotation ne suffit pas pour assurer la régénération. Encore faut-il que la coupe corresponde aux glandées. Dans les chênaies de substitution en Ardenne, la régénération naturelle des chênes fait défaut. Là où la régénération naturelle est présente, il s'agit essentiellement du hêtre. Sans intervention sylvicole adéquate, les chênaies en Région wallonne vont donc régresser de plus en plus.

Cependant, la hêtraie est naturellement l'essence dominante en Ardenne et constitue dans nos régions un écosystème à forte naturalité (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). Négliger la hêtraie pour des raisons de faible valeur conservatoire, soit la potentialité à abriter de manière durable des espèces rares ou en situation précaire, n'a pas de sens. Toutefois, il est pertinent de vouloir proposer des mesures de gestion sylvicoles pour augmenter la capacité d'accueil de la hêtraie envers des espèces clés et d'assurer ainsi un bon fonctionnement des processus écologiques, garants d'une résilience accrue de cet écosystème (Larsen, 1995; Walker, 1995).

L'utilisation conjointe de plusieurs essences permet de mieux répartir les risques physiques (chablis) et biotiques (scolytes, dégâts de cervidés). Favoriser les mélanges permet, outre la diminution des risques de maladies, d'obtenir un humus de qualité et d'exploiter au mieux la richesse du sol (Weissen & Michaux, 1999; Jonard *et al.*, 2005). Néanmoins, sans la présence de l'homme, le paysage en Europe serait constitué principalement de forêts plutôt monospécifiques : des hêtraies plus ou moins pures, des chênaies et des pessières (Schutz, 1997). Favoriser les mélanges ne relève donc pas du respect strict de la naturalité. Garantir une bonne diversité passe par la nécessité d'interventions dont le but est de contrecarrer la tendance naturelle de domination de quelques espèces exclusives. En outre, le maintien de tels mélanges est indispensable pour obtenir la diversification des produits ligneux et pour maintenir les potentialités des sols à l'heure de la sylviculture de production intensive (Weissen, 1986).

Si les hêtraies contiennent une proportion de 25 % de chêne ou si elles sont menées à un terme d'exploitabilité plus élevé, les conséquences de la régression des chênaies en Ardenne sur les communautés d'oiseaux seront nettement atténuées. En effet, ces deux mesures permettent, entre autres, d'augmenter la proportion d'arbres à écorce rugueuse et d'augmenter la quantité de bois mort disponible. Ceci rejoint aussi le souci de protection du sol – outil de production fondamental de la forêt. En effet, en hêtraies, les essences d'accompagnement doivent idéalement constituer jusqu'à 20 % de l'étage dominant et doivent être réparties en bouquets mais aussi par pieds isolés dans la hêtraie, afin d'améliorer la qualité de l'humus (Jonard *et al.*, 2005).

4.2. Oiseaux et structure forestière

La structure d'un peuplement résulte de l'action conjointe d'une multitude de paramètres : la composition, la stratification, la présence de vieux arbres et de bois mort, l'âge et le stade de succession. La compréhension de l'impact de la gestion forestière sur la structure peut parfois s'avérer délicate. Aussi, nous aborderons d'abord l'influence des différents paramètres sur la structure avant d'envisager la relation entre, d'une part, l'avifaune et la structure et, d'autre part, l'impact de la gestion forestière sur la structure.

La structure est fortement influencée par la composition. Dans les peuplements à base d'essences héliophiles, les forêts deviennent naturellement plus structurées verticalement en vieillissant : les arbres sont plus grands et se différencient en hauteur et en forme, ce qui permet la pénétration de la lumière et crée des conditions de développement d'un sous-étage. Ce n'est pas forcément le cas des peuplements composés essentiellement d'essences sciaphiles où, même en vieillissant, une seule strate domine, excepté dans le cas de perturbations naturelles locales qui permettent justement une meilleure structuration du milieu. Des peuplements plurispécifiques, où se retrouve un mélange par pied ou par bouquet, seront plus structurés en raison des différences de morphologie et de tempérament des essences.

Dans de bonnes conditions de croissance, en station riche, le spectre d'essences présentes s'élargit. Les effets de la concurrence se renforcent d'avantage. Les rapports de concurrence tendus agissent surtout sur la composante verticale de la structure du peuplement : les apports en lumière, en chaleur et en eau sont limités et font l'objet d'une lutte qui ne permet qu'une structuration verticale limitée des forêts (Otto, 1998). Par contre, dans des stations plus pauvres, comme c'est souvent le cas en altitude, les structures prennent un aspect irrégulier ou jardiné qui se maintient durant d'assez longues périodes en raison des conditions du milieu et du comportement spécifique des essences présentes. La structuration des peuplements est donc également largement dépendante des conditions de station.

La problématique des vieux arbres, ou arbres surâgés, est aussi particulièrement importante. Les vieux arbres sont souvent synonymes de gros bois. Les gros bois contiennent des parties déperissantes ou mortes (branches, écorce, tronc). Les vieux arbres sont, entre autres, à la base de production d'arbres morts. Les cavernicoles et les grimpeurs sont parmi les oiseaux qui sont les plus sensibles à une diminution du terme d'exploitabilité (Angelstam & Mikusinski, 1994; Adamik & Kornan, 2004).

Branquart *et al.* (2005) estiment à environ 0,5 m³/ha le bois mort sur pied dans les hêtraies wallonnes pour environ 3,5 m³/ha en chênaies. Cependant, la fréquence de très gros bois (plus de 280 cm de circonférence) est relativement plus importante dans les hêtraies que dans les chênaies en Région wallonne : 5,5 % des peuplements en hêtraies comportent au moins un très gros bois contre 1 % en chênaies (Branquart *et al.*, 2005). Cela tient au fait que les anciennes futaies sont souvent dominées par le hêtre, tandis que le chêne est surtout représenté dans des formations équiennes jeunes. Cette caractéristique des forêts wallonnes est observée dans nos sites d'étude où la disponibilité en gros bois est fonction de la composition. Les volumes de bois morts, estimés sur nos sites d'étude, en fonction de la composition, sont du même ordre de grandeur que les chiffres pour la Région wallonne. En Wallonie, la circonférence moyenne de 240 cm est rarement dépassée, ce qui témoigne de termes d'exploitabilité relativement courts. Une tendance à la réduction des termes d'exploitabilité est encore d'actualité (Circulaire 2651 de la Région wallonne relative à la dimension d'exploitabilité du hêtre et du chêne et à l'effort de régénération).

Les différentes classes de structure locale étudiées ne sont pas statiques dans le temps mais font partie d'un cycle dynamique où chaque structure, en raison de la croissance des arbres, peut évoluer vers une autre soit en fonction des perturbations naturelles, soit en fonction de l'action du forestier. Deux types de cycles sylvicoles peuvent être distingués selon que l'intervention dans le peuplement s'effectue par coupes sélectives ou par coupe totale. En coupe sélective, en

agissant sur les différentes catégories de dimension des bois, le forestier choisit de maintenir une structure jardinée, une structure régulière ou une structure irrégulière de son peuplement (Figure 9.5). En coupe à blanc, la structure évolue avec l'âge du peuplement. Les couronnes et les troncs occupent un espace différent selon qu'il s'agit de jeunes peuplements ou de peuplements âgés.

En fonction du choix du type de coupe, le forestier favorise certaines espèces ou non. L'impact des différentes structures, et donc du type de coupe, est illustré à la Figure 9.6 pour les espèces des forêts feuillues fermées d'Ardenne.

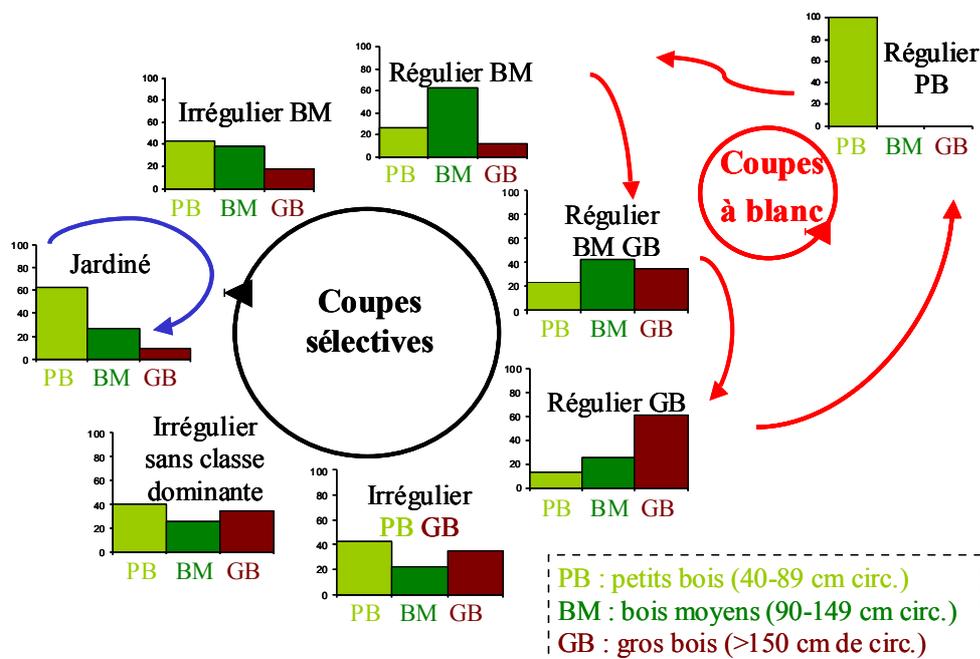


Figure 9.5 : Evolution des différents types de structures tout au long du cycle sylvicole en forêt gérée par des coupes sélectives ou des coupes à blanc.

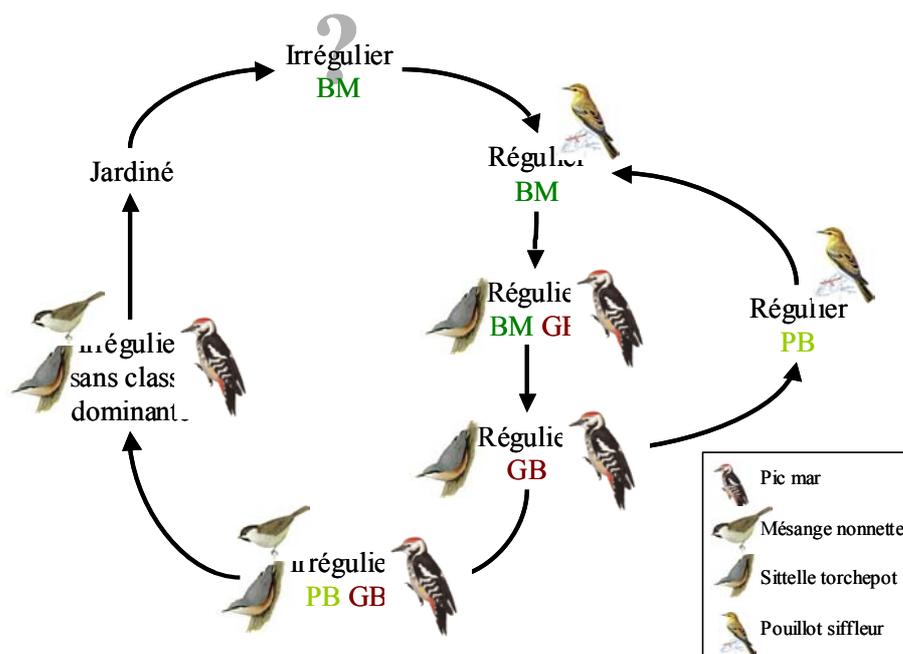


Figure 9.6 : Représentation des espèces cibles en fonction de l'évolution des différents types de structures tout au long du cycle sylvicole en forêt gérée par des coupes sélectives ou des coupes à blanc. Le pic épeichette ne témoigne pas de préférences pour une structure de peuplement. La structure en irrégulier bois moyens n'a pas été échantillonnée pour la sittelle et la mésange nonnette.

La richesse en espèces tant pour les communautés d'oiseaux, la végétation que la faune des humus et du sol (vers et nématodes) atteint un maximum durant la phase de régénération des peuplements (Aubert *et al.*, 2003). Mais cette richesse donne une pauvre valeur indicatrice du fonctionnement des écosystèmes. De fait, les différentes dimensions de la biodiversité (richesse vs. organisation) montrent des schémas de variation contrastés tout au long d'un même cycle sylvicole. L'organisation pour ces groupes d'espèces est maximale dans les stades matures et fermés (Aubert *et al.*, 2003). La diminution des rotations et des révolutions ainsi que l'hétérogénéité entre stades forestiers favorisent donc la dimension structurelle de la biodiversité, alors que les longues révolutions et la stratification des peuplements augmentent les caractéristiques organisationnelles de la biodiversité (Aubert *et al.*, 2003).

L'irrégularisation, c'est-à-dire le remplacement des coupes à blanc par des coupes sélectives de quelques arbres, pourrait résulter, à l'échelle du paysage, en une diminution de la diversité aviaire, en particulier de l'avifaune migratrice (Costello *et al.*, 2000). L'avantage des coupes à blanc est d'offrir des milieux ouverts au sein d'un massif forestier. La diversité horizontale y est importante. La qualité de cette diversité horizontale dépendra de la taille des coupes, de leur proportion par rapport à la matrice forestière et de l'arrangement spatial des différents stades forestiers. Néanmoins, dans un tel système, les stades de futaies sont très peu diversifiés car on y retrouve majoritairement des peuplements monospécifiques et équiens. La diversité verticale y est très faible puisque la variabilité des dimensions des bois est faible et que les phases matures de la futaie sont peu présentes (Thompson *et al.*, 2003).

Le mélange d'essences et de classes d'âge, qui s'obtient par coupes sélectives, crée une diversité importante dans les conditions du milieu en terme de lumière et de sites de nidification pour les oiseaux (Balent, 1996 ; Maillot, 2000). Comparées à d'autres pratiques sylvicoles, les coupes sélectives créent des ouvertures dans la canopée, bien que de taille généralement trop restreinte pour accueillir des espèces des jeunes stades forestiers. Cependant, suite aux coupes, la lumière augmente dans le peuplement et stimule la croissance de la végétation sous la canopée et au niveau du sol. Ceci a pour effet de créer plus d'habitats pour les espèces du sous-bois, de la canopée et du sol. Toutefois, les espèces des lisières et des milieux ouverts forestiers ne seront attirées que si les trouées sont suffisamment grandes (Annand & Thompson, 1997; Robinson & Robinson, 1999).

Le traitement du hêtre en futaie régulière avec des coupes prudentes conduit généralement à des peuplements denses et monospécifiques. Des inconvénients de type écologique et essentiellement sanitaire surgissent dès lors plus rapidement. Les peuplements sont plus sensibles aux vents et des déséquilibres physiologiques apparaissent. Ce type de traitement induit des insuffisances de régénération et un vieillissement général de la hêtraie avec la disparition simultanée des essences feuillues compagnes tels le chêne sessile, l'érable sycomore, le bouleau verruqueux et le frêne. Des densités élevées de cervidés ont un impact non négligeable sur la composition de la régénération forestière de par leurs préférences alimentaires envers les chênes et l'érable sycomore.

Des forêts irrégulières correspondent mieux aux exigences de diversité. Toutefois, vouloir assurer une stratification verticale de tous les peuplements est non seulement impossible dans la pratique mais constitue aussi un non-sens écologique (Hunter, 1990). Il faut néanmoins se poser la question de la création et de l'entretien d'une structure verticale et horizontale dans le peuplement chaque fois que c'est possible. Il est clair que cet objectif sera plus difficile à atteindre dans des peuplements réguliers que dans des peuplements irréguliers du fait de la forte relation entre la structure horizontale et la structure verticale. Néanmoins, une structure n'est pas permanente. Au contraire, elle est dynamique et fluctue notamment avec l'âge. Il faut donc voir un système dans son ensemble et sur toute la durée de vie d'un peuplement. Ainsi, le choix de pratiquer une sylviculture basée sur des coupes sélectives n'implique pas nécessairement la présence de

structures irrégulières (en terme de catégories de bois disponibles) à tous les stades du cycle sylvicole. De fait, le peuplement évolue naturellement, ou en fonction des interventions du forestier, de structures régulières à des structures irrégulières (Figure 9.1). Par contre, le choix de travailler par coupes à blanc conduit à n'obtenir plus que des structures locales régulières, sauf si les termes d'exploitabilité sont extrêmement longs, ce qui est très rare.

Le forestier est amené à progressivement adapter sa gestion pour intégrer la demande écologique et sociale. Les sylvicultures qui permettent le maintien d'éléments structuraux forestiers comme le sous-bois, de gros arbres, des arbres à écorces rugueuses, du bois mort et une diversité d'essences, doivent être préconisées afin de contribuer à une gestion durable de nos forêts de production. En Allemagne et en France, par exemple, les pratiques sylvicoles évoluent aussi vers une sylviculture à structure et essences multiples (Buongiorno *et al.*, 1995; Kenk & Guehne, 2001). Dans tous les cas, l'idéal du peuplement pur et régulier est progressivement remplacé par un intérêt croissant pour des peuplements plus complexes (mélanges d'espèces, peuplements irréguliers, structure fortement hétérogène) susceptibles de mieux répondre aux fonctions de protection, de conservation et de production durable (Schütz, 1994; Barthod, 1995).

Conclusion générale et perspectives

Cette étude avait pour premier objectif de déterminer, en chênaies et hêtraies ardennaises, les facteurs de l'habitat qui influencent la composition et la richesse des communautés d'oiseaux ainsi que les effets de la composition et de la structure locale des peuplements forestiers sur les oiseaux.

La composition et la structure locale ont une influence importante sur les communautés d'oiseaux et plus particulièrement sur les espèces migratrices et sur les espèces cavernicoles. L'analyse des communautés d'oiseaux sous un angle structural par le biais de la distinction des espèces selon les guildes trophiques permet de mettre en évidence l'influence de la composition et des structures locales sur les carnivores arboricoles et les grimpeurs. Les espèces indicatrices de la structure locale des peuplements sont le grimpereau des bois, la sittelle, le pic mar et le pouillot fitis. La mésange nonnette, la fauvette à tête noire et le pic épeichette sont les principales espèces indicatrices de composition dans un contexte de peuplements de hêtre et de chêne. Le pouillot siffleur est à la fois indicateur de la composition et de la structure dans ce contexte.

Les chênaies et les peuplements mélangés ont les valeurs de conservation les plus élevées. L'avifaune est aussi diversifiée en chênaie qu'en hêtraie, mais la chênaie regroupe des espèces dont la valeur de conservation est plus grande. L'apport du chêne dans les peuplements de hêtre est important en terme de composition des communautés d'oiseaux de ces peuplements. La plupart des espèces cavernicoles préfèrent les peuplements avec des arbres matures, alors que les espèces migratrices sont restreintes aux peuplements avec des arbres plus jeunes. Une influence importante est exercée par la structure verticale sur les communautés d'oiseaux. Toutefois, les espèces cavernicoles sont largement affectées par une structure verticale trop importante, contrairement aux migrateurs. L'abondance en oiseaux cavernicoles est d'autant plus élevée que la circonférence moyenne des hêtres et le volume de bois mort sur pied sont élevés. Par contre, le taillis et un encombrement spatial trop important leur sont néfastes. Les indices de structure verticale simples sont de meilleurs facteurs de prédiction de la richesse et de la composition des communautés d'oiseaux que des indices plus sophistiqués.

Cette étude avait pour second objectif de déterminer les facteurs de l'habitat qui influencent la distribution du pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*) en Ardenne et de définir des seuils pour ces facteurs en dessous desquels la présence du pouillot siffleur décline de façon significative dans les hêtraies et les chênaies.

La sélection de l'habitat par le pouillot siffleur porte principalement sur la structure et le type de peuplement forestier. L'espèce est présente de façon privilégiée dans des peuplements où le couvert de la futaie est élevé (> 80 %) et où la strate arbustive est modérément présente, ce qui garantirait une offre en perchoirs sans toutefois entraver les déplacements en vol sous la canopée et l'accès au nid. Un tiers des cantons de pouillot siffleur sont en hêtraie, le reste en chênaie ou chênaie-boulaie. Le hêtre héberge une densité moindre de siffleurs. L'espèce se cantonne dans les hêtraies à structure irrégulière où soit des arbustes, soit de la régénération naturelle sont présents. Par contre, il est présent dans les chênaies, voire les boulaies, pour autant que la strate arbustive ne soit pas trop développée.

La répartition du pouillot siffleur au sein des peuplements forestiers est influencée par des comportements propres à l'espèce : cette étude met en évidence la présence de cohésion sociale entre individus. La cohésion entre individus est beaucoup plus importante dans les peuplements

composés majoritairement d'essences héliophiles que dans les hêtraies, qui ne peuvent supporter des densités élevées de pouillots siffleurs. L'habitat potentiel et, *a fortiori*, la capacité d'accueil de l'espèce peuvent être modélisés finement pour autant que l'on puisse déterminer a priori si l'on se trouve dans des peuplements à dominance de hêtre, de chêne ou de bouleau.

Le troisième objectif était de définir l'habitat local de deux espèces de pics insectivores spécialistes : le pic mar et le pic épeichette. Les facteurs de l'habitat sélectionnés par les deux espèces sont comparés avec le pic épeiche, une espèce omnivore.

L'habitat du pic mar est composé majoritairement de chênaies. La circonférence moyenne des chênes est variable et est fonction de la disponibilité en bois morts sur pied et de la représentativité des chênes dans le peuplement en terme de surface terrière. Un minimum de 40 gros bois à l'hectare semble nécessaire à l'occupation du peuplement par l'espèce. En l'absence de bois morts sur pied, la circonférence moyenne des chênes dans les peuplements occupés par le pic mar est de 150 cm. En présence de bois morts (soit environ 15 % des tiges du peuplement ou 8 m³/ha), le pic mar peut occuper des peuplements où la circonférence moyenne des chênes est de 115 cm, voire de 80 cm en chênaie pure.

Trois types d'habitats de pic mar peuvent être distingués en fonction de la stratification verticale : les vieilles chênaies, les jeunes chênaies et la chênaie-hêtraie. La probabilité de présence de l'espèce sur un massif forestier peut être calculée sur base du recouvrement des strates de 0,5 à 4 m, du recouvrement de la régénération naturelle, du nombre d'essences et de la surface terrière en chênes. Ce modèle est validé sur une zone d'étude extérieure aux données de calibration.

Le pic épeichette occupe des peuplements de chêne sans dominance de hêtre, quelle que soit la structure forestière. Les sites de nourrissage sont caractérisés par une proportion importante de chênes dans le peuplement (> 70 %), un nombre important de bois morts sur pied, une grande hauteur de houppier et une stratification verticale élevée. Le volume de bois morts sur pied nécessaire au pic épeichette serait de 9 m³/ha. La présente étude ne montre pas de sélection par le pic épeichette pour le bouleau dans le contexte de la chênaie et de la hêtraie ardennaises.

Le suivi de la répartition des pics, et en particulier du pic mar, sur un massif forestier permet d'avoir une bonne représentation de la richesse et de la diversité aviaires. Les peuplements à bonne structuration verticale et où le bois mort sur pied est important abritent en général plus de pics.

Le forestier peut contribuer à la conservation de la diversité de l'avifaune pour autant qu'il puisse anticiper l'impact de ses actes de gestion. Une gestion par coupe sélective d'arbres du peuplement plutôt que par coupe à blanc permet d'obtenir des structures irrégulières au sein des peuplements et s'inscrit dans une dynamique forestière qui comprend des stades tant de structure irrégulière que régulière. Le maintien des espèces spécialistes des forêts feuillues fermées peut alors être assuré.

Cette recherche a permis d'identifier les espèces indicatrices de la qualité des habitats en chênaies et hêtraies ardennaises : le pic mar, le pic épeichette, la mésange nonnette, le gobe-mouche noir, la sittelle torchepot et le pouillot siffleur. En outre, les facteurs clés garants du maintien de la diversité aviaire en forêt feuillue fermée sont identifiés. Ce sont essentiellement la disponibilité en gros bois, le volume de bois morts sur pied, la proportion d'essences héliophiles comme les chênes et le bouleau, la hauteur de houppier et le recouvrement des strates arbustives. Les gestionnaires ont dès lors le moyen d'évaluer la qualité des massifs forestiers feuillus soit au travers du suivi d'une ou de toutes les espèces indicatrices, soit en réalisant des inventaires des peuplements forestiers en fonction des facteurs clés identifiés.

Des cartes d'habitats potentiels pour le pic mar, le pic épeichette et le pouillot siffleur en Ardenne peuvent être construites sur base des modèles élaborés au cours de la thèse. L'autocorrélation spatiale des données d'oiseaux et d'habitats a été intégrée aux différents modèles afin de définir leur importance. La performance des différents modèles construits a été testée par validation croisée. Le modèle qui définit la probabilité de présence du pic mar a en outre été validé sur un site externe aux données de départ. Il reste nécessaire de réaliser ce type de validation pour les autres modèles, que ce soit au niveau des communautés d'oiseaux ou pour les autres espèces cibles.

Les modèles construits au cours de la thèse se basent sur des données de présence et absence. Ils ne prennent donc pas en considération l'influence de l'habitat sur les paramètres démographiques des espèces, ni l'existence d'éventuels habitats 'sources' ou 'puits'. Afin d'aller plus loin dans la connaissance de l'écologie de ces espèces cibles, une perspective est d'étudier l'influence de l'habitat sur les paramètres démographiques, et ce plus particulièrement pour le pic mar qui est en expansion en Région wallonne. D'autres perspectives particulièrement intéressantes seraient de mettre en place des études similaires sur le gobe-mouche noir et la mésange nonnette en Ardenne en vue de la modélisation de leurs habitats et de leurs exigences écologiques. Ces deux espèces ont été définies comme des espèces clés mais n'ont pu être étudiées dans le cadre de ce travail.

Par l'identification des facteurs clés conditionnant la diversité de l'avifaune forestière ou de certaines espèces cibles, cette recherche établit les bases de la gestion sylvicole de forêts feuillues ardennaises dans un but conservatoire. La modélisation permet au forestier d'évaluer tant l'intérêt actuel des peuplements en place que l'impact de divers scénarii sylvicoles.

Ces nouveaux outils mis à la disposition du gestionnaire devraient lui permettre de mieux répondre à la demande sociétale d'une gestion forestière garantissant le maintien de la biodiversité forestière en général (certification) ou de certaines espèces en particulier (pic mar en Natura 2000).

C'est du moins l'espoir que nous formulons à l'issue de cette recherche.

Bibliographie

- Aberg, J., Jansson, G., Swenson, J. E. & Mikusinski, G. (2000) - Difficulties in detecting habitat selection by animals in generally suitable areas. *Wildlife Biology*, **6**(2), 89-99.
- Adamik, P. & Kornan, M. (2004) - Foraging ecology of two bark foraging passerine birds in an old-growth temperate forest. *Ornis Fennica*, **81**, 13-22.
- Alatalo, R. H. (1978) - Resource partitioning in Finnish woodpeckers. *Ornis Fennica*, **55**, 49-59.
- Anderson, H. S. & Robbins, C. S. (1981) - Habitat size and bird community management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **46**, 511-520.
- Angelstam, P. & Mikusinski, G. (1994) - Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest - a review. *Annales Zoologici Fennici*, **31**(1), 157-172.
- Annand, E. M. & Thompson, F. R. (1997) - Forest bird response to regeneration practices in central hardwood forests. *Journal of Wildlife Management*, **61**(1), 159-171.
- Arlettaz, R. (1995) - Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*) : zoogeography, niche, competition, and foraging. Thèse de doctorat, Lausanne.
- Aspinall, R. J. (2002) - Use of logistic regression for validation of maps of the spatial distribution of vegetation species derived from high spatial resolution hyperspectral remotely sensed data. *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 301-312.
- Aubert, M., Alard, D. & Bureau, F. (2003) - Diversity of plant assemblages in managed temperate forests : a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*, **175**, 321-337.
- Augustin, N. H., Muggleston, M. A. & Buckland, S. T. (1996) - An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology*, **33**(2), 339-347.
- Augusto, L., Dupouey, J. L. & Ranger, J. (2003) - Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, **60**(8), 823-831.
- Austin, G. E., Thomas, C. J., Houston, D. C. & Thompson, D. B. A. (1996) - Predicting the spatial distribution of Buzzard *Buteo buteo* nesting areas using a GIS and remote sensing. *J. Appl. Ecol.*, **33**, 1541-1550.
- Austin, M. P. (2002) - Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 101-118.
- Avril, P. (1975) - *Carte des sols de Belgique : texte explicatif de la planchette de Gedinne 201 E*. IRSIA, Gand.
- Bachmann, P. & Pasinelli, G. (2002) - Space use of Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpeckers *D. medius* in syntopy and remarks to interspecific competition. *Der Ornithologische Beobachter*, **99**, 33-48.
- Balent, G. (1996) - La forêt paysanne dans l'espace rural - biodiversité, paysages et produits. *Etudes et Recherches sur les Systemes Agraires et le Developpement*, INRA., **29**, 268.
- Balent, G. & Courtiade, B. (1986) - Le pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*) dans les Pyrénées et le Piémont pyrénéen. *L'oiseau et R.F.O.*, **56**(4), 332-339.
- Barthod, C. (1995) - Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées, 2ème partie. *Rev. For. Fr.*, **47**, 39-53.
- Bary-Lenger, A. & Nebout, J. P. (1993) - *Le chêne*. Edition du Perron, Liège.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1996) - *Ecology : individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Editions, Oxford.
- Bellamy, P. E., Rothery, P., Hinsley, S. A. & Newton, I. (2000) - Variation in the relationship between numbers of breeding pairs and woodland area for passerines in a fragmented habitat. *Ecography*, **23**, 130-138.
- Berg, A. (1997) - Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*, **44**(3), 355-366.
- Berg, A., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M. & Weslien, J. (1995) - Threat levels and threats to red-list species in Swedish forests. *Conservation Biology*, **9**, 1629-1633.
- Bersier, L. F. & Meyer, D. R. (1994) - Bird assemblages in mosaic forests - the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oeco. / Oeco. Gen.*, **15**(5), 561-576.
- Bersier, L. F. & Meyer, D. R. (1995) - Relationships between bird assemblages, vegetation structure, and floristic composition of mosaic patches in riparian forests. *Rev. Ecol.*, **50**, 15-33.
- Betts, M. G., Simon, N. P. P. & Nocera, J. J. (2005) - Point count summary statistics differentially predict reproductive activity in bird-habitat relationship studies. *J. Ornithol.*, **146**, 151-159.

- Bibby, C. J. (1989) - A survey of breeding Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in Britain, 1984-1985. *Bird Study*, **36**, 56-72.
- Bibby, C. J. & Buckland, S. T. (1987) - Bias of bird census results due to detectability varying with habitat. *Acta Oecologia*, **8**(2), 103-112.
- Bibby, C. J., Burgess, N. & Hill, A. (1992) - *Bird census techniques*, Norfolk.
- Blanc, L. (2000) - Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, Lyon.
- Block, W. M., Morrison, M. L. & Scott, P. E. (1998) - Development and evaluation of habitat models for herpetofauna and small mammals. *Forest Science*, **44**(3), 430-437.
- Blondel, J. (1975) - Structure et dynamique des peuplements d'oiseaux forestiers. In *Actualités d'écologie forestière : sol, flore, faune*, ed. P. Pesson.
- Blondel, J. (1995) - *Biogéographie : approche écologique et évolutive*. Masson.
- Blondel, J., Dias, P. C., Maistre, M. & Perret, P. (1993) - Habitat Heterogeneity and Life-History Variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk*, **110**(3), 511-520.
- Blondel, J., Ferry, C. & Frochot, B. (1973) - Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, **41**(1-2), 63-84.
- Blondel, J., Ferry, C. & Frochot, B. (1981) - Point counts with unlimited distance. In *Estimating numbers of terrestrial birds. Proceedings of an International symposium, California*, eds. C. J. Ralph & J. M. Scott, Vol. 6, pp. 414-420.
- Bobiec, A. (2002) - Living stands and dead wood in the Bialowieza forest : suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management*, **165**, 125-140.
- Bock, C. E., Cruz, J. A., Grant, M. C., Aid, C. S. & Strong, T. R. (1992) - Field experimental evidence for diffuse competing among southwestern riparian birds. *American Naturalist*, **140**, 815-828.
- Boecklen, W. J. (1986) - Effect of habitat heterogeneity on the species-area relationships of forest birds. *Journal of Biogeography*, **13**, 59-68.
- Bonn, A. & Schroder, B. (2001) - Habitat models and their transfer for single and multi species groups: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography*, **24**(4), 483-496.
- Bousson, E. (2001) - Conception et développement d'une approche structurée de gestion forestière intégrée basée sur les méthodes d'analyse multicritère. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Bousson, E., Borremans, R., Lejeune, P. & Rondeux, J. (1999) - Application d'un SIG à la gestion intégrée de l'espace forestier et péri-forestier du Hainaut dans le respect de contraintes économiques et environnementales. Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, Ministère de la Région wallonne.
- Brändle, M. & Brandl, R. (2001) - Species richness of insects and mites on trees. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 491-504.
- Branquart, E., du Bus de Warnaffe, G. & Claessens, H. (in prep.) - La biodiversité forestière dans tous ses états. *Forêt Wallonne*.
- Branquart, E., Vandekerkhove, K., Bourland, N. & Lecomte, H. (2005) - Les arbres sur-âgés et le bois mort dans les forêts de Flandre, de Wallonie et du Grand-Duché de Luxembourg. In *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*, eds. D. Vallauri, J. André, B. Dodelin, R. Eynart-Machet & D. Rambaud, Editions Tec & Doc. Paris, pp. 405.
- Brokaw, N. V. L. & Lent, R. A. (1999) - Vertical structure. In *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, ed. M. L. J. Hunter, Cambridge university press. Cambridge, U.K., pp. 373-399.
- Brunet, F., Falkengren-Grerup, U. & Tyler, G. (1996) - Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests : effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, **88**, 259-272.
- Buckner, C.H. (1966) - The role of vertebrate predators in the biological control of insects. *Ann. Rev. Entomol.* **11**, 449-470.
- Buongiorno, J., Peyron, J. L., Houllier, F. & Bruciamacchie, M. (1995) - Growth and management of mixed-species, uneven-aged forests in the french Jura - implications for economic returns and tree diversity. *Forest Science*, **41**(3), 397-429.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) - *Model selection and multimodel inference*. Springer, New-York.
- Burton, P. J., Balisky, A. C., Coward, A. P. & Kneeshaw, D. D. (1992) - The value of managing for biodiversity. *For. Chron.*, **68**, 225-237.
- Carbiener, D. (1995) - *Les arbres qui cachent la forêt : la gestion forestière à l'épreuve de l'écologie*. Edisud, Aix-en-Provence.
- Chessel, D. & Thioulouse, J. (2001) - Analyse de données spatialisées. In *Biométrie et Biologie évolutive. Cours de Biostatistique*, Université Lyon I, pp. 30.
- Chou, Y. H. & Soret, S. (1996) - Neighbourhood effects in bird distributions, Navarre, Spain. *Environ. Manage.*, **20**(5), 675-687.
- Claessens, H., Lejeune, P., Cuvelier, M., Dierstein, A. & Rondeux, J. (2002) - Mise au point d'un modèle cartographique pour la description des stations forestières en Ardenne Belge. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **6**(4), 209-220.
- Cliff, A. D. & Ord, J. K. (1981) - *Spatial processes : models and applications*. Pion, London.
- Cody, M. L. (1985) - *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando.

- Colette, L. (1934) - Une méthode d'aménagement des futaies jardinées. *Bull. Soc. Roy. For. de Belgique*, **37**, 429-437.
- Colmant, L. (1996) - Etude sur le Pic mar *Dendrocopos medius* en rapport avec la gestion forestière. Rapport de convention, Fsagx, Gembloux. 56p.
- Connel, J. H. (1978) - Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1309.
- Conner, L. N. & Leopold, B. D. (1998) - A multivariate habitat model for female bobcats: A GIS approach. In *Proceeding of the Fifty-Second Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, Southeastern association fish & wildlife agencies. Baton Rouge, pp. 232-243.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D. (1979) - The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**(6), 791-833.
- Costello, C. A., Yamasaki, M., Pekins, P. J., Leak, W. B. & Neefus, C. D. (2000) - Songbird response to group selection harvests and clearcuts in a New Hampshire northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, **127**(1-3), 41-54.
- Cramp, S. (1985) - *Handbooks of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Cuisin, M. (2000) - Note sur le chant du pic mar. *Alauda*, **68**(2), 131-133.
- Dale, V. (2001) - Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos*, **92**, 344-356.
- Darveau, M., Boulet, M., Vallières, C., Bélanger, L. & Ruel, J.-C. (2001) - Utilisation par les oiseaux de paysages forestiers résultant de différents scénarios de récolte ligneuse dans la pessière noire. Université Laval, Centre de recherche en biologie forestière et Département des sciences du bois et de la forêt.
- Darveau, M. & Desrochers, A. (2001) - Le bois mort et la faune vertébrée. Etat des connaissances au Québec. Université de Laval, Centre de recherche en Biologie forestière.
- Davison, A. C. & Hinkley, D. V. (1997) - *Bootstrap methods and their application.*, Cambridge.
- de Montlaur, G. & Nebout, J. P. (1999) - Régénération naturelle assistée des taillis-sous-futaie de chêne. *Forêt entreprise*, **130**, 15-17.
- Deconchat, M. (1999) - Exploitation forestière et biodiversité, exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. Thèse de doctorat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- Degraaf, R. M., Hestbeck, J. B. & Yamasaki, M. (1998) - Associations between breeding bird abundance and stand structure in the White Mountains, New Hampshire and Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, **103**(2-3), 217-233.
- Delvaux, J. (1966) - Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. II : A propos de distribution de fréquence de diamètres et de hauteurs. *Travaux Stat. de Rech. Groenendaal (Série B)*, **32**.
- Delvaux, J. & Galoux, A. (1962) - Les territoires écologiques du Sud-Est belge. Centre d'écologie générale, ULB.
- Dennis, P. (1997) - Impact of forest and woodland structure on insect abundance and diversity. In *Forests and insects*, eds. A. D. Watt, N. E. Stork & M. D. Hunter, Chapman & Hall. London, pp. 321-340.
- Dettmers, R., Buehler, D. A. & Franzreb, K. E. (2002) - Testing habitat-relationship models for forest birds of the southeastern United States. *Journal of Wildlife Management*, **66**(2), 417-424.
- Devillers, P., Roggeman, W., Tricot, J., Del Marmol, P., Kerwijn, C., Jacob, J. & Anselin, A. (1988) - *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique*. IRSNB, Bruxelles.
- Diaz, I. A., Armesto, J. J., Reid, S., Sieving, K. E. & Willson, M. F. (2005) - Linking forest structure and composition : avian diversity in successional forests of Chiloé Island, Chile. *Biological Conservation*, **123**, 91-101.
- Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement. (1996) - Etat de l'Environnement : 1995 : forêt et sylviculture. DGRNE.
- Donald, P. F., Fuller, R. J., Evans, A. D. & Gough, S. J. (1998) - Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation*, **85**(1-2), 183-197.
- Drapeau, P., Leduc, A. & McNeil, R. (1999) - Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *Journal of Avian Biology*, **30**(4), 367-382.
- du Bus de Warnaffe, G. (2002) - Impact des systèmes sylvicoles sur la biodiversité : une approche comparative en Ardenne. Thèse de doctorat, UCL, Louvain-la-Neuve.
- du Bus de Warnaffe, G. & Devillez, F. (2002) - Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans les aménagements des forêts : une démarche multicritère. *Ann. For. Sci.*, **59**, 369-387.
- du Bus de Warnaffe, G. & Dufrière, M. (2004) - To what extent can management variables explain species assemblages ? A study of carabid beetles in forests. *Ecography*, **27**, 701-714.
- Dufrière, M. (1992) - Biogéographie et écologie des communautés de *Carabidae* en Wallonie. Thèse de doctorat, UCL, Louvain-la-Neuve.
- Dufrière, M. (2001) - IndVal or how to identify indicator species of a sample typology ? <http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval/home.html> ed, Vol. 2004, MRW.

- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997) - Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**(3), 345-366.
- Duyme, F. (2001) - Qualité des modèles de régression logistique binaire : effet de la proportion d'individus par catégorie et du mode d'utilisation des données. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux - Institut National Agronomique Paris-Grignon (France), Gembloux.
- Edwards, T. C., Deshler, E. T., Foster, D. & Moisen, G. G. (1996) - Adequacy of wildlife habitat relation models for estimating spatial distributions of terrestrial vertebrates. *Conservation Biology*, **10**(1), 263-270.
- Elmberg, J. & Edenius, L. (1999) - Abundance patterns in bird communities in old boreal forest in relation to stand structure and local habitat configuration. *Ornis Fennica*, **76**(3), 123-133.
- Erdelen, M. (1984) - Bird communities and vegetation structure : I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia*, **61**, 277-284.
- Fauvel, B., Carre, F. & Lallement, H. (2001) - Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* ecology in the Champagne Region (East France). *Alauda*, **69**(1), 87-101.
- Fauvel, B., Lallement, H. & Carré, F. (2001) - Le pic mar en forêt d'Orient (Aube). *Rev. For. Fr.*, **53**, 75-81.
- Fayt, P., Machmer, M.M. & Steeger, C. (2005) - Regulation of spruce bark beetles by Woodpeckers : a literature review. *Forest Ecology and Management*, **206**, 1-14.
- Fecske, D. M., Jenks, J. A. & Smith, V. J. (2002) - Field evaluation of a habitat-relation model for the American marten. *Wildl. Soc. Bull.*, **30**(3), 775-782.
- Ferry, C. & Frochot, B. (1970) - L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, **24**, 153-250.
- Ferry, C. & Frochot, B. (1974) - L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. In *Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*, Vol. Gauthier-Villars éditeur, pp. 309-326.
- Ferry, C. & Frochot, B. (1990) - Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura (Eastern France). In *Biogeography and ecology of forest bird communities*, ed. A. Keast, SPB Academic Publishing, pp. 183-195.
- Fielding, A. H. (2002) - What are the appropriate characteristics of an accuracy measure ? In *Predicting species occurrences : issues of accuracy and scale*, eds. J. M. Scott, P. J. Heglund & M. L. Morrison, Island Press. Washington, pp. 653-662.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F. (1997) - A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**(1), 38-49.
- Fortin, M. J., Dale, M. R. T. & ver Hoef, J. (2002) - Spatial analysis in ecology. In *Encyclopedia of environmetrics*, eds. E. H. El-Shaarawi & W. M. Piegorsch, Vol. Volume 4, John Wiley & Sons. Chichester, pp. 2051-2058.
- Fouarge, J. G. (1968) - Le pouillot siffleur, *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein. *Le Gerfaut*, **58**(3-4), 179-369.
- Franklin, J. F., Thomas A. Spies, A. T., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. A., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K. & Chen, J. (2002) - Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, **155**, 399-423.
- French, D. D., Jenkins, D. & Conroy, J. W. H. (1986) - Guidelines for managing woods in Aberdeenshire for song birds. In *Trees and wildlife in the Scottish Uplands*. Institute of Terrestrial Ecology. Abbots Ripton., ed. D. Jenkins, pp. 129-143.
- Fuller, R. J. (1995) - *Bird life of woodland and forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fuller, R. J. (2000) - Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Bialowieza Forest, Poland. *Condor*, **102**(2), 267-274.
- Fuller, R. J. & Green, G. H. (1998) - Effects of woodlands structure on breeding bird populations in stands of coppiced lime (*Tilia cordata*) in western England over a 10-year period. *Forestry*, **71**(3), 199-215.
- Fuller, R. J., Stuttard, P. & Ray, C. M. (1989) - The distribution of breeding songbirds within mixed coppiced woodland in Kent, England, in relation to vegetation age and structure. *Ann. Zool. Fennici*, **26**, 265-275.
- Fuller, R. J. & Warren, M. S. (1989) - Conservation management in ancient and modern woodlands : responses of fauna to edges and rotations. In *The scientific management of temperate communities for conservation*, eds. I. F. Spellerberg, F. B. Goldsmith & M. G. Morris, Vol. Blackwell scientific publications Oxford, Ed. by, pp. 445-471.
- Galoux, A. (1952) - Les grands problèmes de sylviculture en Belgique. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique*, **59**(2), 90-113.
- Géroutet, P. (1957) - *Les passereaux. III. Des pouillots aux moineaux*, Neuchatel-Paris.
- Gilissen, J. (2001) - La futaie de Haut-Fays : Septante années de contrôle en hêtraie jardinée. *Forêt Wallonne*, **52**, 7-9.
- Gimaret-Carpentier, C. (1999) - Analyse de la biodiversité à partir d'une liste d'occurrences d'espèces : nouvelles méthodes d'ordination appliquées à l'étude de l'endémisme dans les Ghâts occidentaux. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I.

- Gjerde, I. & Saetersdal, M. (1997) - Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea spp* plantations in the native pine *Pinus sylvestris* forests of western Norway. *Biological Conservation*, **79**(2-3), 241-250.
- Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (1980) - *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Aula, Wiesbaden.
- Gosselin, M. & Laroussinie, O. (2004) - *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver*. Cémagref éditions, GIP Ecofor, Paris.
- Graae, B. J., Sunde, P. B. & Fritzboeger, B. (2003) - Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management*, **177**(1-3), 179-190.
- Grüebler, M. (1997) - Arthropodenangebot auf Eichen und dessen Nutzung durch rindenabsuchende Vogël im Winter. PhD.
- Guisan, A. (1996) - Distribution de taxons végétaux dans un environnement alpin : application de modélisations statistiques dans un système d'information géographique. Thèse de doctorat, Université de Genève, Genève.
- Guisan, A., Edwards, J., Thomas C. & Hastie, T. (2002) - Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 89-100.
- Guisan, A., Theurillat, J. P. & Kienast, F. (1998) - Predicting the potential distribution of plant species in an Alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **9**(1), 65-74.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000) - Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**(2-3), 147-186.
- Gumpertz, M. L., Graham, J. M. & Ristaino, J. B. (1997) - Autologistic model of spatial pattern of *Phytophthora* epidemic in bell peper : effect of soil variables on disease presence. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, **2**, 131-156.
- Gunnarsson, B. & Hake, M. (1999) - Bird predation affects canopy-living arthropods in city parks. *Can. J. Zool.*, **77**(9), 1419-1428.
- Günther, E. & Hellmann, M. (1997) - Der Mittelspecht und die Buche : Versuch einer Interpretation seines Vorkommens in Buchenwäldern. *Orn. Jber. Mus. Heineanum*, **15**, 97-108.
- Hagan, J. M. & Meehan, A. L. (2002) - The effectiveness of stand-level and landscape level variables for explaining bird occurrence in an industrial forest. *Forest Science*, **48**(2), 231-242.
- Hagan, J. M., Vanderhaegen, W. & McKinley, P. S. (1996) - The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology*, **10**, 188-202.
- Haila, Y. (1994) - Preserving ecological diversity in boreal forests : ecological background, research, and management. *Annales Zoologici Fennici*, **31**, 203-217.
- Halkka, A. & Lappalainen, I. (2000) - Insight into Europe's forest protection. WWF.
- Hansen, A. J., Garman, S. L., Marks, B. & Urban, D. L. (1993) - An approach for managing vertebrate diversity across multiple-use landscapes. *Ecological Applications*, **3**(3), 481-496.
- Hansson, L. (1997) - Environmental determinants of plant and bird diversity in ancient oak-hazel woodland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, **91**, 137-143.
- He, F. L. & Legendre, P. (2002) - Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*, **83**(5), 1185-1198.
- He, F. L., Zhou, J. & Zhu, H. T. (2003) - Autologistic regression model for the distribution of vegetation. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, **8**(2), 205-222.
- Helfer, V. & Métral, F. (2000) - Construction de cartes d'habitat potentiel : comparaison et évaluation de l'ENFA et du GLM à l'aide d'une espèce virtuelle, le Marsupilami. Travail de certificat, Université de Lausanne, Lausanne.
- Helle, P. & Fuller, R. J. (1988) - Migrant passerine birds in European forest successions in relation to vegetation height and geographical position. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 565-580.
- Helle, P. & Monkkonen, M. (1990) - Forest successions and bird communities : theoretical aspects and practical implications. In *Biogeography and ecology of forest bird communities*, ed. A. Keast, SPB Academic publishing, pp. 299-318.
- Herman, C. (1971) - Evolution de la territorialité dans une population de pouillots siffleurs (*Phylloscopus sibilatrix* Bechstein). *Gerfaut*, **61**, 43-86.
- Herremans, M. (1993) - Clustering territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*, **40**, 12-23.
- Herter, D. R., Hicks, L. L., Stabins, H. C., Millsbaugh, J. J., Stabins, A. J. & Melampy, L. D. (2002) - Roost site characteristics of northern spotted owls in the nonbreeding season in Central Washington. *Forest Science*, **48**(2), 437-444.
- Hirzel, A. H. & Arlettaz, R. (2003) - Modeling habitat suitability for complex species distributions by environmental-distance geometric mean. *Environmental Management*, **32**(5), 614-623.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) - Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**(7), 2027-2036.
- Hobson, K. A., Kirk, D. A. & Smith, A. R. (2000) - A multivariate analysis of breeding bird species of western and central Canadian boreal forests: Stand and spatial effects. *Ecoscience*, **7**(3), 267-280.
- Hochebner, T. (1993) - Siedlungsdichte ein Lebensraum either randalpinen population des Mittelspechts im niederösterreichischen Alpenvorland. *Egretta*, **36**, 25-37.

- Hogstad, O. & Moksnes, A. (1986) - Expansion and present status of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Central Norway. *Fauna Norvegica Series C Cinclus*, **9**, 49-54.
- Holmes, R. T. (1990) - The structure of a temperate deciduous forest bird community : variability in time and space. In *Biogeography and ecology of forest bird communities*, ed. A. Keast, SPB Academic publishing, pp. 121-139.
- Holmes, R. T. & Robinson, S. K. (1981) - Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia*, **48**, 31-35.
- Holmes, R. T. & Schultz, J. C. (1988) - Food availability for forest birds : effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Can. J. Zool.*, **66**, 720-728.
- Hosmer, D. W. & Lemeshow, S. (1989) - *Applied logistic regression*. Wiley, New York.
- Huart, O., Lejeune, P., Lemoine, N. & Rondeux, J. (2004) - Proposition d'une méthode d'inventaire "sylvicole" pour le diagnostic post-perturbation des hêtraies wallonnes touchées par la maladie du hêtre. *Note technique forestière de Gembloux*, **12**, 25.
- Hubalek, Z. (2001) - Seasonal variation of forest habitat preferences by birds in a lowland riverine ecosystem. *Folia Zoologica*, **50**(4), 281-289.
- Hunter, M. L. J. (1990) - *Wildlife, forests, and forestry : principles of managing forests for biological diversity*. Prentice Hall, New Jersey.
- Hurley, J. F., Salwasser, H. & Shimamoto, K. (1980) - *Standards for the development of suitability index models*. US Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Services. Gov. Printing Office, Washington.
- Huston, M. (1979) - A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**, 81-101.
- Huston, M. (1994) - *Biological diversity : The coexistence of species in changing landscapes*, Cambridge.
- Hutchinson, G. E. (1957) - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 415-427.
- Ilin, V. Y. (1998) - Woodpeckers (*Picidae*) aid in preserving the biodiversity of bats (*Chiroptera*). *Russian Journal of Ecology*, **29**(5), 369-370.
- Jackson, J. A. (1970) - A quantitative study of the foraging ecology of downy woodpeckers. *Ecology*, **51**, 318-323.
- Jacob, J. P. (1997) - Evolution de l'avifaune wallonne au cours des dix dernières années (1982-1992). In *Ministère de la Région Wallonne, Division générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement*. Namur.
- Jenni, L. (1983) - Habitatnutzung, Nahrungserwerb and Nahrung von Mittel- und Buntspecht (*Dendrocopos medius* und *D. major*) sowie Bemerkungen zur Verarbeitungsgeschichte des Mittelspechts. *Ornithol. Beob.*, **80**, 29-57.
- Jiguet, F. & Julliard, R. (2004) - Bilan du programme STOC pour la France en 2003. *Ornithos*, **10**(5), 193.
- Jiguet, F. & Julliard, R. (2004) - Suivi Temporel des Oiseaux Communs. Bilan du programme STOC pour la France en 2003.
- Johnson, D. H. (1980) - The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61**(1), 65-71.
- Jokimaki, J. & Huhta, E. (1996) - Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in Northern Finland : a multi-scale approach. *Ornis Fennica*, **73**, 97-113.
- Jokimaki, J., Huhta, E., Itâmies, J. & Rahko, P. (1998) - Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Can. J. For. Res.*, **28**, 1068-1072.
- Jonard, M., André, F. & Ponette, Q. (2005) - Accumulation de la litière foliaire en peuplements purs et mélangés de chêne sessile et de hêtre. *Forêt Wallonne*, **78**, 12-20.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. F. R. (1995) - *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jouard, H. (1935) - Sur la reproduction de nos trois Pouillots. *Alauda*, 127.
- Kappes, H. & Topp, W. (2004) - Emergence of *Coleoptera* from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1905-1924.
- Kappes, H. & Topp, W. (2004) - Totholz im collinen/montanen laubwald : erhöhung der Käfer-Diversität oder Vermehrung von forstschädlingen ? *Entomologie heute*, **16**, 157-164.
- Karr, J. R. (1990) - Interactions between forest birds and their habitats : a comparative synthesis. In *Biogeography and ecology of forest bird communities*, ed. A. Keast, SPB Academic Publishing, pp. 379-386.
- Kenk, G. & Guehne, S. (2001) - Management of transformation in central Europe. *Forest Ecology and Management*, **151**(1-3), 107-119.
- Kennedy, C. E. J. & Southwood, T. R. E. (1984) - The numbers of insects associated with British trees : a re-analysis. *Journal of Animal Ecology*, **53**(2), 455-478.
- Kirk, D. A., Diamond, A. W., Hobson, K. A. & Smith, A. R. (1996) - Breeding bird communities of the western and northern Canadian boreal forest: Relationship to forest type. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **74**(9), 1749-1770.
- Kirk, D. A. & Hobson, K. A. (2001) - Bird-habitat relationships in jack pine boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **147**(2-3), 217-243.

- Klute, D. S., Lovallo, M. J. & Tzilkowski, W. M. (2002) - What are the appropriate characteristics of an accuracy measure ? In *Predicting species occurrences : issues of accuracy and scale*, eds. J. M. Scott, P. J. Heglund & M. L. Morrison, Island Press, Washington, pp. 335-343.
- Knapp, R. A., Matthews, K. R., Preisler, H. K. & Jellison, R. (2003) - Developing probabilistic models to predict amphibian site occupancy in a patchy landscape. *Ecological Applications*, **13**(4), 1069-1082.
- Kosenko, S. M. & Kaigorodova, E. Y. (2001) - Effect of habitat fragmentation on distribution, density and breeding performance of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* (Alves, Picidae) in Nerussa-Desna Polesye. *Zoologicheskyy Zhurnal (in russian)*, **80**(1), 71-78.
- Kosinski, Z. & Winiecki, A. (2004) - Nest-site selection and niche partitioning among the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in riverine forest of Central Europe. *Ornis Fennica*, **81**, 145-156.
- Kosinski, Z. & Winiecki, A. (2005) - Factors affecting the density of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* : a macrohabitat approach. *J. Ornithol.*, **146**, 263-270.
- Kuitunen, M. & Mäkinen, M. (1993) - An experiment on nest site choice of the Common Treecreeper in fragmented boreal forest. *Ornis Fennica*, **70**, 163-167.
- Kumstatova, T., Brinke, T., Tomkova, S., Fuchs, R. & Petrusek, A. (2004) - Habitat preferences of tree pipit (*Anthus trivialis*) and meadow pipit (*A. pratensis*) at sympatric and allopatric localities. *J. Ornithol.*, **145**, 334-342.
- Lafleur, P. E. & Blanchette, P. (1993) - *Développement d'un indice de qualité de l'habitat pour la paruline couronnée (Seiurus aurocapillus L) au Québec*. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction générale de la ressource faunique et des Parcs, Gestion intégrée des ressources.
- Laiolo, P. (2002) - Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia Zoologica*, **51**(2), 121-128.
- Laiolo, P., Rolando, A. & Valsania, V. (2004) - Responses of birds to the natural re-establishment of wilderness in montane beechwoods of North-western Italy. *Acta Oeco. / Oeco. Gen.*, **25**, 129-136.
- Lambeck, R. J. (1997) - Focal species : a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, **11**(4), 849-856.
- Larsen, J. B. (1995) - Ecological Stability of Forests and Sustainable Silviculture. *Forest Ecology and Management*, **73**(1-3), 85-96.
- Lauga, J., Joachim, J. & Balent, G. (1996) - Construction d'un modèle d'habitat du Pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L) en zone forestière et applications. *Etudes et Recherches sur les Systemes Agraires et le Développement, INRA.*, **29**, 37-51.
- Lecomte, H., Florin, P., Morimont, J.-P. & Thirion, M. (2003) - *La forêt wallonne, état des ressources à la fin du 20ème siècle*.
- Legendre, P. (1993) - Spatial autocorrelation - trouble or new paradigm. *Ecology*, **74**(6), 1659-1673.
- Legendre, P. & Borcard, D. (2003) - Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème ? In *Analyse statistique de données spatiales*, eds. J. J. Driesbeke & G. Saporta, TECHNIP, Paris.
- Legendre, P. & Fortin, M. (1989) - Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) - *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lejeune, P., Huart, O. & Rondeux, J. (2004) - Proposition d'une méthode d'inventaire "aménagement" pour le diagnostic des peuplements touchés par la maladie du hêtre en Région wallonne. *Note technique forestière de Gembloux*, **11**, 14.
- Lejeune, P. & Verrue, V. (2002) - Les inventaires par échantillonnage en futaie feuillue : une alternative aux inventaires complets. *Note technique forestière de Gembloux*, **8**, 14.
- Lemaire, J. (2002) - Vocation des peuplements feuillus de substitution à la hêtraie originelle et traitements sylvicoles appropriés. Rapport Juin 2002 Action 2.2.5. Accord-Cadre recherche forestière. UCL, Faculté des Sciences agronomiques.
- Levin, S. A. (1992) - The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Lindenmayer, B. & Franklin, J. F. (1998) - *Conserving forest biodiversity : a comprehensive multiscaled approach*. Island Press.
- Lindenmayer, D. B. (1999) - Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management*, **115**(2-3), 277-287.
- Lindenmayer, D. B. & Franklin, J. F. (2002) - *Conserving forest biodiversity : a comprehensive multiscaled approach*. Island Press.
- Lippek, W. (1996) - Prey availability and nesting diet of wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* in forests of eastern Northrhine- Westphalia, Germany. *Vogelwelt*, **117**(1), 29-38.
- Lippens, L. & Wille, H. (1972) - *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique et d'Europe occidentale*, Lannoo, Tielt.
- Litvaitis, J. A., Titus, K. & Anderson, E. M. (1996) - Measuring vertebrates use of terrestrial habitats and foods. In *Research and management techniques for wildlife and habitats*, ed. T. A. Bookhout, The Wildlife society Bethesda, Maryland, pp. 254-274.
- Lovaty, F. (2002) - Les densités remarquables du pic mar, *Dendrocopos medius*, dans les futaies de chênes âgés de l'Allier (France) : un effet des altérations anthropiques de la forêt. *Alauda*, **70**(2), 311-322.

- Lundberg, A., Alatalo, R. V., Carlson, A. & Ulfstrand, S. (1981) - Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, **12**, 69-79.
- Lundström, C. (2002) - Modélisation de la dynamique du paysage: outil d'aide à la décision pour une gestion du territoire tenant compte de la faune. Etude de cas: le lièvre en Suisse. Thèse de doctorat.
- Lynch, J. F. (1995) - Effects of point count duration, time of the day, and aural stimuli on detectability of migratory and resident bird species in Quintana Roo, Mexico. In *Monitoring bird populations by point counts*, eds. C. J. Ralph, S. R. Sauer & S. Droege, Pacific SW For. Res. Stn. Gentile.
- MacArthur, R. H. (1972) - *Geographical ecology : patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, J. W. (1961) - On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594-598.
- MacFaden, S. W. & Capen, D. E. (2002) - Avian habitat relationships at multiple scales in a New England forest. *Forest Science*, **48**(2), 243-253.
- Madon, P. (1930) - Pics, grimpeaux, sittelles, huppes, leur régime. *Alauda*, **2**, 85-121.
- Maillo, N. (2000) - Comparaison des effets des modes de gestion en peuplements réguliers et irréguliers sur l'avifaune de deux forêts résineuses du Tarn. *Diplôme d'études supérieures universitaires de Sciences naturelles.*, 61.
- Manel, S., Buckton, S. T. & Ormerod, S. J. (2000) - Testing large-scale hypotheses using surveys: the effects of land use on the habitats, invertebrates and birds of Himalayan rivers. *Journal of Applied Ecology*, **37**(5), 756-770.
- Manel, S. & Debouzie, D. (1997) - Logistic regression and continuation ratio models to estimate insect development under variable temperatures. *Ecological Modelling*, **98**(2-3), 237-243.
- Manel, S., Dias, J. M., Buckton, S. T. & Ormerod, S. J. (1999) - Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology*, **36**(5), 734-747.
- Manel, S., Dias, J. M. & Ormerod, S. J. (1999) - Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, **120**(2-3), 337-347.
- Manel, S., Williams, H. C. & Ormerod, S. J. (2001) - Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**(5), 921-931.
- Martikaiken, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. (2000) - Species richness of Coleoptera in mature and oldgrowth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* **94**, 199-209.
- Martin, K. & Eadie, J. M. (1999) - Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, **115**(2-3), 243-257.
- Matthysen, E. (1990) - Behavioral and ecological correlates of territory quality in the Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*). *Auk*, **107**(86-95).
- Matthysen, E. & Adriaenssen, F. (1998) - Forest size and isolation have no effect on reproductive success of eurasian nuthatches (*Sitta europaea*). *Auk*, **115**(4), 955-963.
- Matthysen, E., Lens, L., Van Dongen, S., Verheyen, G. R., Wauters, L. A., Adriaenssen, F. & Dhondt, A. A. (1995) - Diverse effects of forest fragmentation on a number of animal species. *Belgian Journal of Zoology*, **125**(1), 175-183.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989) - *Generalized linear models*. Chapman et al., London.
- McCune, B. & Mefford, M. J. (1999) - PC-Ord. Multivariate analysis of ecological data. 4.25 ed, MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Meents, J. K., Rice, J. & Anderson, B. W. (1983) - Nonlinear relationships between birds and vegetation. *Ecology*, **64**(5), 1022-1027.
- Mikusinski, G. (1995) - Population trends in black woodpecker in relation to changes and characteristics of European forests. *Ecography*, **18**(4), 363-369.
- Mikusinski, G. & Angelstam, P. (1997) - European woodpeckers and anthropogenic habitat change: A review. *Vogelwelt*, **118**(5), 277-283.
- Mikusinski, G. & Angelstam, P. (1997) - Woodpeckers in time and space: the role of natural and anthropogenic factors. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silvestria*, **40**, 23.
- Mikusinski, G. & Angelstam, P. (1998) - Economic geography, forest distribution, and woodpecker diversity in central Europe. *Conservation Biology*, **12**(1), 200-208.
- Mikusinski, G., Gromadzki, M. & Chylarecki, P. (2001) - Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conservation Biology*, **15**(1), 208-217.
- Miranda, B. & Pasinelli, G. (2001) - Habitat requirements of the Lesser Spotted Woodpecker (*Dendrocopos minor*) in forests of northeastern Switzerland. *Journal Für Ornithologie*, **142**(3), 295-305.
- Moreau, G. (2001) - Study of a Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* population in forest of the Perche area (Normandy, NW France). *Alauda*, **69**(1), 103-110.
- Morrison, M. L., Timossi, I. C. & With, K. A. (1992) - *Wildlife-habitat relationship : concepts and applications*. Univ. Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- Morse, D. H. (1985) - Habitat selection in north american parulid warblers. In *Habitat selection in birds*, ed. M. L. Cody, Academic Press, pp. 131-157.

- Moss, D. (1978) - Diversity of woodland song-bird populations. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 521-527.
- Mulhauser, B., Kaiser, N. & Junod, P. (2001) - Situation et protection des pics (*Picidae*) dans le canton de Neuchâtel (Suisse), en relation avec le futur plan d'aménagement forestier cantonal. *Nos oiseaux*, **5**, 91-100.
- Müller, J. (2005) - Vogelgemeinschaften als Indikatoren für Waldstrukturen in Eichenwäldern. *Der Ornithologische Beobachter*, **102**(15-32).
- Müller, W. (1982) - Die Besiedlung der Eichenwälder im Kanton Zürich durch den Mittelspecht *Dendrocopos medius*. *Ornithol. Beob.*, **79**, 105-119.
- Muller, Y. (1990) - Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord : V. Etude de l'avifaune nicheuse de la succession du hêtre. *Le Gerfaut*, **80**, 73-105.
- Muller, Y. (1995) - Influence de la structure du peuplement forestier sur l'avifaune nicheuse. *O.N.F., Bull. Tech.*, **28**, 39-48.
- Muller, Y. (1997) - Les oiseaux de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord. *Ciconia*, **21**, 1-357.
- Muller, Y. (1999) - Recherches sur l'écologie des oiseaux forestiers des Vosges du Nord : étude de l'effet lisière. *Ciconia*, **23**(2), 51-75.
- Muller, Y. (2004) - L'utilisation des anciennes cavités de pics (*Picidae*) par les oiseaux pour la nidification. *Ciconia*, **28**(2), 67-78.
- Neu, C. W., Byers, C. R., Peek, J. M. & Boy, V. (1974) - A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management*, **38**, 541-545.
- Nilsson, S. G. (1979) - Density and species richness of some bird communities in South Sweden. *Oikos*, **33**, 392-401.
- Nilsson, S. G. (1986) - Different patterns of population fluctuation in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* and the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. *Var. Fagelv., Supplement n°11*, 161-164.
- Nilsson, S. G. (1987) - Limitation and regulation of population-density in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities. *Journal of Animal Ecology*, **56**(3), 921-937.
- Nilsson, S. G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J. M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G. & Ranius, T. (2002) - Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **161**(1-3), 189-204.
- Noirfalise, A. (1984) - *Forêts et stations forestières en Belgique*. Les presses agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Noss, R. F. (1990) - Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4**(4), 355-364.
- Noss, R. F. (1999) - Assessing and monitoring forest biodiversity : a suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*, **115**, 135-146.
- Odom, R. H., Ford, W. M., Edwards, J. W., Stihler, C. W. & Menzel, J. M. (2001) - Developing a habitat model for the endangered Virginia northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus fuscus*) in the Allegheny Mountains of West Virginia. *Biological Conservation*, **99**(2), 245-252.
- Oelke, H. (1981) - Limitations of estimating bird populations because of vegetation structure and composition. In *Estimating numbers of terrestrial birds. Proceedings of an International symposium, California*, eds. C. J. Ralph & J. M. Scott, Vol. 6, pp. 316-321.
- Olsson, O. (1998) - Trough the eyes of a woodpecker : understanding habitat selection, territory quality and reproductive decisions from individual behaviour. Thèse de Doctorat, Lund University.
- Olsson, O., Nilsson, I. N., Nilsson, S. G., Pettersson, B., Stagen, A. & Wiklander, U. (1992) - Habitat preferences of the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *Ornis Fennica*, **69**(3), 119-125.
- Olsson, O., Wiklander, U., Malmqvist, A. & Nilsson, S. G. (2001) - Variability of patch type preferences in relation to resource availability and breeding success in a bird. *Oecologia*, **127**(3), 435-443.
- Olsson, O., Wiklander, U. & Nilsson, S. G. (2000) - Daily foraging routines and feeding effort of a small bird feeding on a predictable resource. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**(1451), 1457-1461.
- O'Neill, R. V., De Angelis, D. L., Waibe, J. B. & Allen, T. M. (1986) - *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Press., Princeton, N.J.
- Otto, H.-J. (1998) - *Ecologie forestière*. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Overmars, K. P., de Koning, G. H. I. & Veldkamp, A. (2003) - Spatial autocorrelation in multi-scale land use models. *Ecological Modelling*, **164**, 257-270.
- Ozenda, P. (1994) - *Végétation du continent européen*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Paine, R. T. (1995) - A conservation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology*, **9**(4), 962-964.
- Palm, R. (1988) - Les critères de validation des équations de régression linéaire. 27.
- Papi, R. (1996) - The breeding birds of a beechwood in Abruzzo (Central Italy). *Rivista Italiana di Ornitologia (in italia)*, **66**(1), 29-36.
- Paquay, M. & Jacob, J. P. (1992) - *Oiseaux nicheurs de Famenne. L'atlas des oiseaux de Lesse et Lomme 1985-1989*. Aves et Région Wallonne.

- Paquet, J. Y., Delahaye, L., Vandevyvre, X. & Rondeux, J. (Submitted) - Bird assemblages in a mixed woodland - farmland landscape : the conservation value of sylvicultural-dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management*.
- Parsons, S., Lewis, K. J. & Psyllakis, J. M. (2003) - Relationships between roosting habitat of bats and decay of aspen in the sub-boreal forests of British Columbia. *Forest Ecology and Management*, **177**(1-3), 559-570.
- Pasinelli, G. (1999) - Breeding performance of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius*. PhD, Zürich University.
- Pasinelli, G. (1999) - Relations between habitat structure, space use and breeding success of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius*. PhD thesis, Zürich University.
- Pasinelli, G. (2000) - Oaks (*Quercus sp.*) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation*, **93**(2), 227-235.
- Pasinelli, G. (2001) - Breeding performance of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in relation to weather and territory quality. *Ardea*, **89**(2), 353-361.
- Pasinelli, G. & Hegelbach, J. (1997) - Characteristics of trees preferred by foraging middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in northern Switzerland. *Ardea*, **85**(2), 203-209.
- Pasinelli, G., Hegelbach, J. & Reyer, H.-U. (2001) - Spacing behavior of the middle spotted woodpecker in central Europe. *Journal of Wildlife Management*, **65**(3), 432-441.
- Pasinelli, G., Reyer, H. U. & Hegelbach, J. (1999) - Seasonal changes in home range size and territorial behaviour of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius*. PhD thesis, Zürich University.
- Pavlik, S. (1994) - A model of the influence of some environmental factors on the population density of the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) and the Middle Spotted Woodpecker (*D. medius*). *Biologia, Bratislava*, **49**(5), 167-771.
- Pavlik, S. (1996) - Habitat distribution of woodpeckers (Aves, *Picidae*): Beech and oak forests. *Biologia (Bratislava)*, **51**(2), 213-217.
- Pearce, J. & Ferrier, S. (2001) - The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning : a case study. *Biological Conservation*, **98**, 33-43.
- Peck, K. M. (1989) - Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in northern England. *Biological Conservation*, **48**(1), 41-57.
- Petit, S., Haysom, K., Pywell, R., Warman, L., Allen, D., Booth, R. & Firbank, L. (2002) - Habitat-based models for predicting the occurrence of ground-beetles in arable landscapes : two alternative approaches. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **158**, 78-96.
- Pettersson, B. (1983) - Foraging behaviour of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in Sweden. *Holarctic Ecology*, **6**, 263-269.
- Pettersson, B. (1984) - *Ecology of an isolated population of the middle spotted woodpecker, Dendrocopos medius (L), in the extinction phase*. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology, Uppsala.
- Pettersson, B. (1985) - Relative importance of habitat area, isolation and quality for the occurrence of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in Sweden. *Holarct. Ecol.*, **8**, 53-58.
- Picard, L. (1998) - *Aménagement de la série 7, dite des "Chouettes" de la commune de Gedinne, Cantonnement de Beauraing*. MRW, DGRNE, DNF, Namur.
- Pimm, S. L. (1980) - Properties of food webs. *Ecology*, **61**, 219-225.
- Planchon, V. (1995) - Contribution de la régression logistique à l'étude de la floraison du pommier (*Malus x domestica* BORKH). Mémoire de fin d'études de maîtrise en Statistique et informatique appliquées, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Platteborze, A. (1970) - *Carte des sols de Belgique : texte explicatif de la planchette de Wellin 194 E*.
- Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E. & Prodon, R. (2003) - The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation*, **12**(9), 1843-1860.
- Poulsen, B. O. (2002) - Avian richness and abundance in temperate Danish forests : tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1551-1566.
- Quelle, M. & Lemke, W. (1988) - Strukturanalyse von Waldlaubsängerrevieren (*Phylloscopus sibilatrix*) in Westfalen. *Charadrius*, **24**, 196 - 213.
- Radford, J. Q. & Bennett, A. F. (2004) - Thresholds in landscape parameters : occurrence of white-browed treecreeper *Climacteris affinis* in Victoria, Australia. *Biological Conservation*, **117**, 375-391.
- Ralph, C. J., Sauer, J. R. & Droege, S. (1995) - Monitoring bird populations by point counts. USDA Forest Service.
- Randler, C. (2000) - Breeding distribution, population estimate and density of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* at Stromberg (Nordwürttemberg). *Ornithologischer Anzeiger*, **39**(2-3), 197-206.
- Richard, E. (2004) - Réponse des communautés de coléoptères carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Thèse de doctorat, Ecole Nationale du Génie rural, des Eaux et Forêts, Paris.

- Roberge, J.M. & Angelstam, P. (2006) – Indicator species among resident forest birds – cross regional evaluation in northern Europe. *Biological conservation*, In Press.
- Robert, J. C. (1982) - Rythmes et heure d'activité de vol nocturne des *Arctiidae* (*Lepidoptera*) européens. *Bull. soc. Ent. suisse*, **55**, 187-207.
- Robertson, M. P., Peter, C. I., Villet, M. H. & Ripley, B. S. (2003) - Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling*, **164**(2-3), 153-167.
- Robinson, S. K. & Holmes, R. T. (1982) - Foraging behavior of forest birds : the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*, **63**, 1918-1932.
- Robinson, S. K. & Holmes, R. T. (1984) - Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk*, **101**, 672-684.
- Robinson, W. D. & Robinson, K. (1999) - Effects of selective logging on forest birds populations in a fragmented landscape. *Conservation Biology*, **13**, 58-66.
- Robles, H. & Olea, P. P. (2003) - Distribution and abundance of middle spotted woodpecker in a southern population of the cantabrian mountains. *Ardeola*, **50**(2), 275-280.
- Rodewald, A. D. & Abrams, M. D. (2002) - Floristics and avian community structure : implications for regional changes in Eastern forest composition. *Forest Science*, **48**(2), 267-272.
- Rolstad, J., Rolstad, E. & Stokke, K. P. (1995) - Feeding habitat and nest-site selection of breeding Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major*. *Ornis Fennica*, **72**, 62-71.
- Rondeux, J. & et al. (2001) - Suivi scientifique de l'inventaire permanent des ressources forestières. Rapport final Septembre 2001. FuSAGx.
- Rondeux J. & Cavelier T. (2001) - Inventaire forestier régional et saisie électronique de données : une synergie prometteuse. *Rev. For. Fr.* **LIII**, 81-88.
- Root, R. B. (1967) - The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, **37**, 331-349.
- Rosa, J. (1999) - Evolution des peuplements feuillus à chênes prépondérants. In *CRPF d'île de France Centre*. Orléans.
- Rotenberry, J. T. (1985) - The role of habitat in avian community composition : physiognomy or floristics. *Oecologia*, **67**, 213-217.
- Roth, R. R. (1976) - Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, **57**, 773-782.
- Rykiel, E. J. (1996) - Testing ecological models: The meaning of validation. *Ecological Modelling*, **90**(3), 229-244.
- Sandström, U. (1992) - Cavities in trees : their occurrences, formation and importance for hole-nesting birds in relation to silvicultural practise. Swedish university of Agricultural, Sciences Department of Wildlife Ecology.
- Savignac, C., Hulot, J. & Desrochers, A. (1995) - *Modèle d'indice de qualité de l'habitat pour la gélinotte huppée (Bonasia umbellus) au Québec*. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction générale de la ressource faunique et des Parcs, Gestion intégrée des ressources.
- Sawada, M. (1999) - Rookcase : An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-In for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of ecological society of America*, **80**(4), 231-234.
- Schamberger, M. L. & O'Neil, L. J. (1986) - Concepts and constraints of habitat-model testing. In *Wildlife 2000*, eds. J. Verner, M. L. Morrison & C. J. Ralph, The University of Wisconsin Press. Wisconsin, USA, pp. 5-10.
- Schamberger, M. L. & O'Neil, L. J. (1996) - *Validation d'un modèle de qualité d'habitat pour la gélinotte huppée (Bonasia umbellus) et caractérisation de l'habitat de tambourinage sur la seigneurie Nicolas-Riou, forêt modèle du Bas Saint-Laurent*. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction générale de la ressource faunique et des Parcs.
- Scherzinger, W. (2001) - Niche separation in European woodpeckers - reflecting natural development of woodland. *International Woodpecker Symposium*, Berchtesgaden, Germany. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht. 139-153.
- Schieck, J., Nietfeld, M. & Stelfox, J. B. (1995) - Differences in bird species richness and abundance among three successional stages of aspen-dominated boreal forests. *Can. J. Zool.*, **73**, 1417-1432.
- Schmitz, L. (1993) - Distribution et habitat du Pic mar (*Dendrocopos medius*) en Belgique. *Aves*, **30**(3-4), 145-166.
- Schoonhoven, L. M., Jermy, T. & van Loon, J. J. A. (1998) - *Insect-Plant Biology*. Chapman & Hall, London.
- Schutz, J. P. (1997) - *Ecologie forestière*. IDF.
- Schütz, J. P. (1994) - History and Current Importance of Uneven-Aged Silviculture in Europe. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung*, **165**(5-6), 106-114.
- Selmi, S., Boulinier, T. & Faivre, B. (2003) - Distribution and abundance patterns of a newly colonizing species in Tunisian oases : the common Blackbird *Turdus merula*. *Ibis*, **145**, 681-688.
- Sharrock, J. T. R. (1976) - *The atlas of breeding birds in Britain and Ireland*. Tring.
- Short, L. (1982) - *Woodpeckers of the world*. Delaware Museum of Natural History, Greenville, Delaware.

- Sieux, J. S. (1997) - La gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) en Ardenne occidentale : habitat et mesures de conservation. Mémoire de fin d'études, FuSAGx, Gembloux.
- Simberloff, D. (1998) - Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape area? *Biological Conservation*, **83**(3), 247-257.
- Simberloff, D. (1999) - The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, **115**(2-3), 101-111.
- Smith, K. W. (1997) - Nest site selection of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in two oak woods in Southern England and its implications for woodland management. *Biol. Conserv.*, **80**, 283-288.
- Smith, K. W., Averis, B. & Martin, B. (1985) - The breeding bird community of oak plantations in the forest of Dean, southern England. *Acta Oeco. /Oeco. Gen.*, **8**, 209-217.
- Smith, K. W., Burges, D. J. & Parks, R. A. (1992) - Breeding bird communities of broadleaved plantation and ancient pasture woodlands of the New Forest. *Bird Study*, **39**, 132-141.
- Sougnéz, N. & Dethioux, M. (1975) - Rapport d'activité 1974-1975. Travaux de phytosociologie et de cartographie écologique. Centre d'Écologie forestière. Fac. Sci. agron. Gembloux.
- Southwood, T. R. E. (1961) - The number of species of insect associated with various trees. *J. Anim. Ecol.*, **30**, 1-8.
- Southwood, T. R. E., Brown, V. K. & Reader, P. M. (1979) - The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, **12**, 327-348.
- Spitznagel, A. (1990) - The influence of forest management on woodpecker density and habitat use in floodplain forests of the Upper Rhine Valley. In *Conservation and management of woodpecker populations*, eds. A. Carlson & G. Aulen, Vol. Report 17, Sw. Univ. Agr. Sci. Dept. of Wildlife Ecology. Uppsala, pp. 117-145.
- Stenberg, I. (1996) - Nest site selection in six woodpecker species. *Fauna Norvegica Series C Cinclus*, **19**(1), 21-38.
- Svenning, J. C. & Skov, F. (2002) - Mesoscale distribution of understory plants in temperate forest (Kalo, Denmark) : the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, **160**(2), 169-185.
- ter Braak, C. J. F. (1986) - Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F. (1988) - CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonial) correspondance analysis, principal components and redundancy analysis. Version 3.1 ed, Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries. Wageningen.
- ter Braak, C. J. F. & Prentice, I. C. (1988) - A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, **18**, 271-317.
- Thill, A., Delecour, F. & Dethioux, M. (1988) - *Typologie et potentialités forestières des hêtraies naturelles de l'Ardenne centrale*. Centre de Recherches et de Promotion Forestières, Gembloux.
- Thomas, F. M., Blank, R. & Hartmann, G. (2002) - Abiotic and biotic factirs and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *For. Path.*, **32**, 277-307.
- Thompson, F. R., Iii, B., Jeffrey D, R., Scott, F., John, C. & Richard, L. (2000) - Approaches to investigate effects of forest management on birds in eastern deciduous forests: How reliable is our knowledge? *Wildlife Society Bulletin*, **28**(4), 1111-1122.
- Thompson, I. D., Baker, J. A. & Ter-Mikaelian, M. (2003) - A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*, **177**, 441-469.
- Titeux, N. (2002) - Apport d'un atlas ornithologique à l'évaluation de la structuration des peuplements et à la modélisation spatiale de la sélection de l'habitat par l'avifaune. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies en Biologie, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve.
- Titeux, N., Dufrière, M., Jacob, J. P., Paquay, M. & Defourny, P. (2004) - Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondance analysis : environmental and spatial effects. *Journal of Biogeography*, **31**, 1841-1856.
- Tobalske, C. (2002) - Effects of spatial scale on the predictive ability of habitat models for the green woodpecker in Switzerland. In *Predicting species occurences : issues of accuracy and scale*, eds. J. M. Scott, P. J. Heglund & M. L. Morrison, Island Press. Washington, pp. 197-204.
- Tobalske, C. & Tobalske, B. W. (1999) - Using atlas data to model the distribution of woodpecker species in the Jura, France. *Condor*, **101**(3), 472-483.
- Tomialojc, L. & Wesolowski, T. (1990) - Bird communities of the primeval temperate forest of Bialowieza, Poland. In *Biogeography and ecology of forest bird communities*, ed. A. Keast, SPB Academic publishing, pp. 141-165.
- Tomialojc, L. & Wesolowski, T. (2004) - Diversity of the Bialowieza forest avifauna in space and time. *J. Ornithol.*, **145**, 81-92.
- Török, J. (1990) - Ressource partitioning among three woodpecker species *Dendrocopos spp.* during the breeding season. *Holarct. Ecol.*, **13**, 257-264.

- Tucker, G. M. & Evans, M. I. (1997) - Habitat for birds in Europe. A conservation strategy for the wider environment. BirdLife International. Series n°6.
- Tucker, G. M. & Heath, M. (1994) - *Birds in Europe : their conservation status*, Cambridge, UK.
- Twedt, D. J., Wilson, R. R., Henne-Kerr, J. L. & Hamilton, R. B. (1999) - Impact of forest type and management strategy on avian densities in the Mississippi Alluvial Valley, USA. *Forest Ecology and Management*, **123**(2-3), 261-274.
- Tyre, A. J., Possingham, H. P. & Lindenmayer, D. B. (2001) - Inferring process from pattern : can territory occupancy provide information about life history parameters ? *Ecological Applications*, **11**, 1722-1737.
- Vallauri, D., André, J. & Blondel, J. (2002) - Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées. WWF France.
- van Dorp, D. & Opdam, P. F. M. (1987) - Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology*, **1**(1), 59-73.
- Van Horne, B. (1983) - Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, **47**, 893-901.
- Van Nieuwenhuysse, D. & Bekaert, M. (2001) - Preference in Herzele (East-Flanders, Northern Belgium) using the median test. *Oriolus*, **67**(2-3), 62-71.
- Vandamme, M. (1999) - Typologie des peuplements feuillus issus de taillis sous futaies en Franche Comté. In *Société forestière de Franche Comté*, pp. 58.
- Vansteenhoven, C. & Jacob, J. (2000) - Surveillance de l'avifaune par points d'écoute : pic épeiche (*Dendrocopos major*).
<http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/organisations/OFFH/progISB/oiseaux/survois/denmaj.htm> ed, Vol. 2005, MRW/DGRNE/OFFH.
- Vansteenhoven, C. & Jacob, J. P. (2000) - Résultats de la surveillance des espèces répandues par le programme des points d'écoute. *Communication au Colloque " Inventaire et suivi de la biodiversité en Région wallonne - suivi de l'Etat de l'Environnement wallon par les bioindicateurs*, Wépion, 24-25 mars 2000.
- Vernier, P. R. (2002) - Modeling bird abundance from forest inventory data in the boreal mixed-wood forests of Canada. In *Predicting species occurrences : issues of accuracy and scale*, eds. J. M. Scott, P. J. Heglund & M. L. Morrison, Island Press. Washington, pp. 559-571.
- Villard, P. (1984) - Etude et dénombrements des peuplements de Pics des forêts de chênes pédonculés de Bourgogne. DEA d'Ecologie, Université de Bourgogne.
- Voous, K. H. (1960) - Atlas of european birds.
- Walker, B. (1995) - Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, **9**(4), 747-752.
- Walters, J. R. (1998) - The ecological basis of avian sensitivity to habitat fragmentation. In *Avian conservation : Research and management*, eds. J. M. Marzluff & R. Sallabanks, Island Press. Washington, pp. 181-192.
- Warren, M. S. & Key, R. S. (1989) - Woodlands : past, present and potential for insects. In *The conservation of insects and their habitats.*, ed. M. N. T. Collins, J.A., Vol. Academic Press, pp. 155-211.
- Warren, T. L., Betts, M. G., Diamond, A. W. & Forbes, G. J. (2005) - The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forested mosaic. *Forest Ecology and Management*, **214**, 331-343.
- Weiss, S. (2003) - Alder forests as hitherto neglected breeding habitat of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius*. *Vogelwelt*, **124**, 177-192.
- Weissen, F. (1986) - Problèmes de régénération en hêtraie ardennaise. *Bull. Soc. Roy. For. de Belgique*, **93**, 113-117.
- Weissen, F. & Michaux, C. (1999) - Stabilisation d'écosystèmes forestiers par mélanges d'essences. FSAGx - Rapport pour la Région wallonne.
- Welsh, D. A. & Loughheed, S. C. (1987) - Effects of forest management on birds breeding in northern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **24**, 281-294.
- Wesolowski, T. (1989) - Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland). *Acta Ornithologica (Warsaw)*, **25**, 321-351.
- Wesolowski, T. & Rowinski, P. (2004) - Breeding behaviour of Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest. *Bird Study*, **51**, 143-155.
- Wesolowski, T. & Tomialojc, L. (1986) - The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primeval forest. Preliminary data. *Acta Ornithologica (Warsaw)*, **22**, 1-21.
- Wiens, J. A. (1989) - *The ecology of bird communities*. Cambridge university press, Cambridge.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C. & Van Horne, B. (1987) - Habitat occupancy patterns of North American shrub-steppe birds : the effect of spatial scale. *Oikos*, **48**, 132-147.
- Wiktander, U. (1998) - Reproduction and survival in the Lesser Spotted Woodpecker. PhD thesis, Lund University.
- Wiktander, U., Nilsson, I. N., Nilsson, S. G., Olsson, O., Pettersson, B. & Stagen, A. (1992) - Occurrence of the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* in relation to area of deciduous forest. *Ornis Fennica*, **69**(3), 113-118.
- Wiktander, U., Nilsson, S. G., Olsson, O. & Stagen, A. (1994) - Breeding Success of a Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* Population. *Ibis*, **136**(3), 318-322.

- Wiktander, U., Olsson, O. & Nilsson, S. G. (2001) - Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biological Conservation*, **100**(3), 387-395.
- Williams, A. K. (2003) - The influence of probability of detection when modeling species occurrence using GIS and survey data. Thèse de doctorat, Virginia polytechnic institute and state university, Blacksburg, Virginia.
- Willson, M. F. (1974) - Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, **55**, 1017-1029.
- Winkler, H., Christie, D. A. & Nurney, D. (1995) - *Woodpeckers A guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World*. Pica Press, Sussex, UK.
- Witherby, H. F. (1938) - The handbook of British Birds. *London*.
- Yapp, W. B. (1962) - *Birds and woods*, Oxford.
- Yeatmann-Berthelot & Jarry. (1995) - *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France (1985-1989)*.
- Zaniewski, A. E., Lehmann, A. & Overton, J. M. (2002) - Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 261-280.
- Zimmermann, F. & Breitenmoser, U. (2002) - A distribution model for the Eurasian Lynx (*Lynx lynx*) in the Jura mountains, Switzerland. In *Predicting species occurrences : issues of accuracy and scale*, eds. J. M. Scott, P. J. Heglund & M. L. Morrison, Island Press. Washington, pp. 653-662.
- Zimmermann, N. E. & Kienast, F. (1999) - Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of Vegetation Science*, **10**(4), 469-482.

Annexes

3.1. Clé typologique des stations ardennaises

4.1. Comparaison des sites d'étude

4.2. Descriptif de la classification des types de peuplements

6.1. Variables de l'habitat pour les différentes classes de composition, de structure et les faciès

6.2. Partitions pour l'étude des espèces indicatrices selon les classes de composition, de structures et les faciès

6.3. Corrélations des variables de l'habitat avec les axes de l'analyse en composantes principales

6.4. Régressions logistiques autécologiques

6.5. Matrice de corrélations des variables de l'habitat

7.1. Corrélations des variables de l'habitat avec les axes de l'analyse en composantes principales

7.2. Observations de pouillot siffleur en fonction des classes de composition et de structure, des types de peuplements

Note : le premier chiffre renvoi aux numéros de chapitre correspondant aux données

Annexe 3.1 : Clé typologique des stations ardennaises

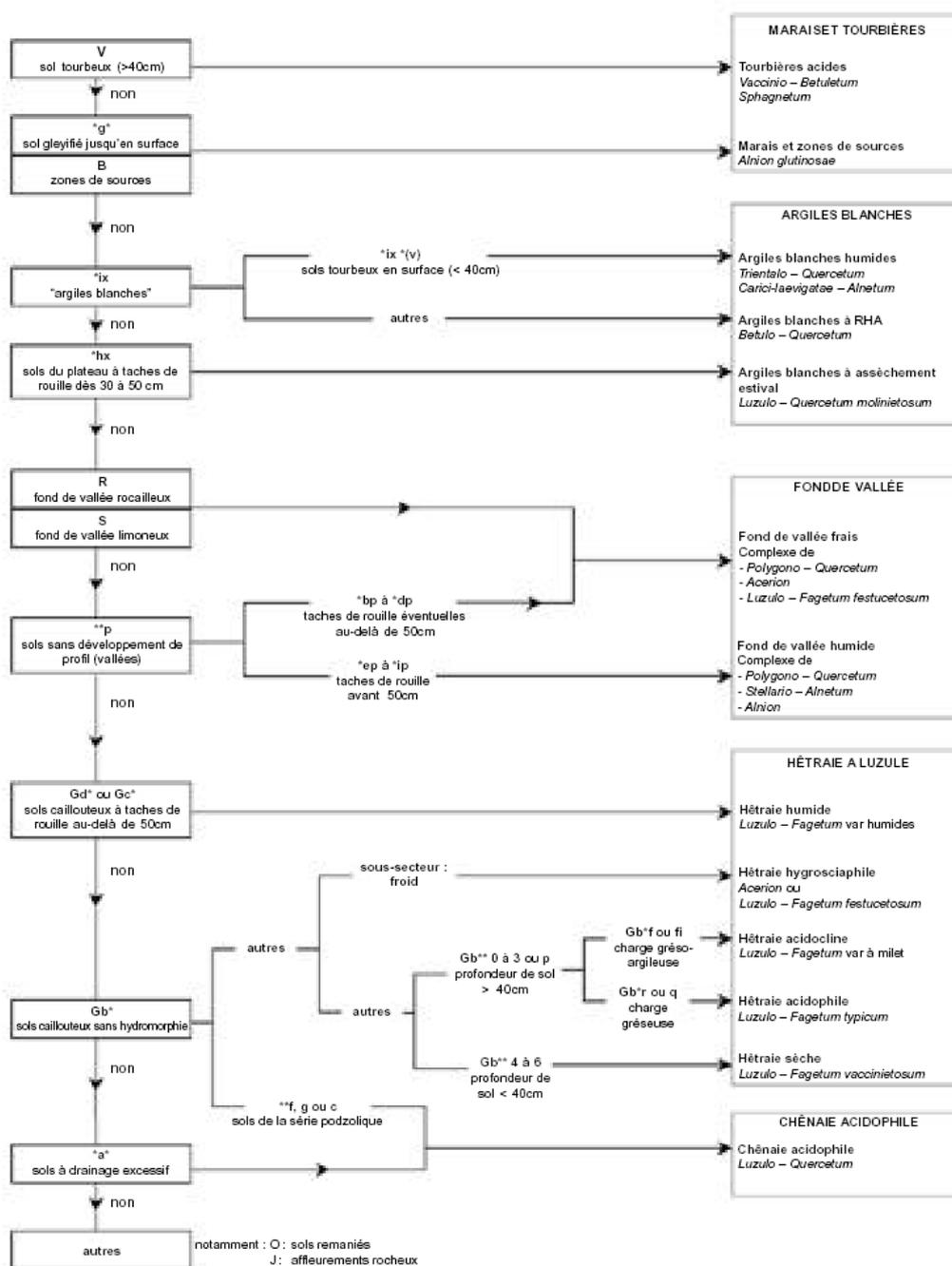


Figure 3.1.1 : Clé typologique des stations ardennaises (Claessens et al., 2002)

Annexe 4.1 : Comparaison des sites d'étude

Les tests d'égalité des moyennes de Kruskal-Wallis pour les différentes variables entre les quatre sites d'étude montrent que la majorité des variables sont significativement différentes ($p < 0,05$) sauf :

- le nombre de tiges de la futaie à l'hectare ;
- la circonférence moyenne ;
- le nombre d'espèces végétales pour les strates de 2 à plus de 32 m ;
- le nombre d'essences de la futaie ;
- le recouvrement des strates de 4 à 8 m et de plus de 32 m.

1. Variables dendrométriques

Le site de *Gembes* se caractérise par :

- une proportion importante de petits bois ;
- une proportion élevée de la surface terrière en chênes et en essences héliophiles ;
- une surface terrière moyenne et un nombre de tiges de bouleau nettement plus importants par rapport aux sites de Halma et de Haut-Fays ;
- la présence importante de taillis ;
- la plus importante densité de bois morts sur pied avec un nombre moyen de tiges à l'hectare de 39.

Tableau 4.1.1 : Moyenne des variables dendrométriques pour chaque site d'étude.

	Gembes	Croix- Scaille	Halma	Haut- Fays	p
n	77	75	83	20	
Surface terrière de la futaie	17,52	18,67	22,74	21,00	***
Nombre de tiges de la futaie	280,05	288,68	256,74	262,31	ns
Circonférence moyenne des arbres de la futaie	53,72	51	56,96	52,52	ns
Nombre de cépées de taillis	57,9	49,13	13,61	3,05	***
Surface terrière du taillis	1,99	0,51	0,30	0,03	***
Surface terrière en chênes	12,77	11,38	13,82	8,59	*
Nombre de chênes	174,66	182,97	71,02	69,75	***
Circonférence moyenne des chênes	112,83	75,57	175,67	145,19	***
Pourcentage de chênes en surface terrière	0,74	0,62	0,62	0,41	***
Surface terrière en hêtre	2,43	4,11	8,23	12,35	***
Nombre de hêtres	56,52	42,70	163,59	192,07	***
Circonférence moyenne du hêtre	43,67	46,03	98,96	118,37	***
Pourcentage de hêtre en surface terrière	0,11	0,21	0,35	0,59	***
Surface terrière en bouleau	1,34	1,33	0,27	0,07	***
Nombre de bouleaux	33,81	29,34	6,15	0,49	***
Circonférence moyenne des bouleaux	17,93	25,61	3,00	6,45	***
Pourcentage de bouleau en surface terrière	0,08	0,08	0,01	0,00	***
Pourcentage d'essences héliophiles en surface terrière	0,85	0,76	0,64	0,41	***
Nombre de petits bois	136,78	144,60	71,97	49,12	***
Nombre de bois moyens	58,81	90,24	33,97	32,42	***
Nombre de gros bois	25,26	14,02	52,32	55,01	***
Nombre de bois morts sur pied	38,95	33,58	6,26	11,76	***
Volume de bois mort au sol (m ³ /ha)	0,57	3,33	2,47	0,57	*
Volume de bois mort sur pied (m ³ /ha)	6,60	4,78	0,48	0,29	***

Le site de la *Croix-Scaille* a :

- un nombre important de petits bois et de bois moyens ;
- un nombre important de tiges de chêne.

Les sites de *Halma* et de *Haut-Fays* se caractérisent par :

- une moyenne importante de gros bois sur pied ;
- une circonférence élevée des bois de hêtre.

Le site de *Halma* se singularise par :

- la surface terrière totale et la surface terrière en chêne les plus élevées ;
- des chênes de plus grande circonférence.

Le site de *Haut-fays* comporte plus d'essences sciaphiles au sein de la futaie.

C'est au sein des placettes de la Croix-Scaille et de Halma que le volume de bois mort au sol est le plus important, contrairement au bois mort sur pied qui y est faiblement représenté. Cela peut s'expliquer par un impact plus important de l'épidémie de scolytes au cours de l'année 1999 et 2000 pour le site de la Croix-Scaille et par une accumulation de bois morts au sol suite à différentes coupes dans les peuplements pour le site de Halma.

2. Variables de composition

Le nombre d'essences dans le sous-bois, le taillis et la futaie est plus important pour Gembes (3,8) et la Croix-Scaille (3,7) par rapport à Halma (2,4) et à Haut-Fays (2,1). Ce dernier site est marqué par un recouvrement plus important du hêtre et plus faible des chênes. Le recouvrement du bouleau verruqueux est nettement plus important pour Gembes et la Croix-Scaille (Tableau 4.1.2). Ce dernier comporte un recouvrement de noisetier plus élevé.

Tableau 4.1.2 : Moyenne des variables 'composition' pour chaque site d'étude.

	Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	p
n	77	75	83	20	
Nombre d'essences dans la strate 1 (0 - 0.125 m)	3,09	3,39	4,75	5,20	***
Nombre d'essences dans la strate 2 (0.125 - 0.5 m)	1,26	1,85	0,84	0,15	***
Nombre d'essences dans la strate 3 (0.5 - 2 m)	1,19	1,24	0,83	0,80	ns
Nombre d'essences dans la strate 4 (2 - 4 m)	1,16	1,29	1,00	1,05	ns
Nombre d'essences dans la strate 5 (4 - 8 m)	1,34	1,63	1,24	1,05	ns
Nombre d'essences dans la strate 6 (8 - 32 m)	1,95	2,00	2,25	1,85	ns
Nombre d'essences dans la strate 7 (+32 m)	0,09	0,01	0,08	0,15	ns
Recouvrement de la fougère aigle	0,31	0,36	0,05	0,04	***
Recouvrement des luzules	0,05	0,02	0,05	0,14	***
Recouvrement de la myrtille	0,21	0,08	0,02	0,02	***
Recouvrement des canches	0,17	0,44	0,04	0,12	***
Recouvrement des ronces	0,23	0,28	0,01	0,03	***
Recouvrement de la houlque	0,27	0,35	0,09	0,18	***
Recouvrement du sous-bois de coudrier	0,21	0,43	0,04	0,00	***
Recouvrement total du hêtre dans la futaie	0,15	0,15	0,34	0,44	***
Recouvrement total des chênes dans la futaie et le taillis	0,50	0,51	0,53	0,29	**
Recouvrement total en résineux dans la futaie	0,01	0,04	0,00	0,00	*
Recouvrement total du bouleau dans la futaie et le taillis	0,10	0,14	0,01	0,01	***
Nombre d'essences de la futaie	1,92	1,77	1,96	1,85	ns
Nombre d'essences de la futaie, du taillis et du sous-bois	3,79	3,69	2,39	2,10	***

3. Variables de structure

Le site de la *Croix-Scaille* est celui où

- les recouvrements des strates de 0 à 0,5 m et de 2 à 8 m du sous-bois sont les plus importants ;
- l'indice de stratification verticale et la couverture totale de la végétation sont les plus élevés ;
- la hauteur du sous-bois et en particulier du noisetier est la plus élevée.

Le site de *Haut-Fays* comprend par contre :

- un nombre plus élevé de strates (4,4) ;
- un faible recouvrement des strates de 0 à 0,5 m ;
- un recouvrement accru des strates plus élevées ;
- un indice de diversité de la stratification élevé mais semblable à celui de la Croix-Scaille ;
- des hauteurs plus élevées pour la canopée et la futaie (respectivement 27,5 et 24,5 m).

Le site de *Gembes* se caractérise par

- un recouvrement élevé du taillis ;
- un recouvrement important de la strate de 0,5 à 2m ;
- une hauteur de cime moyenne élevée.

Le site de *Halma* se distingue par :

- un recouvrement plus important de la futaie et donc également de la strate de 8 à 32 m ;
- la hauteur moyenne de la futaie la plus importante (28,7 m).

Tableau 4.1.3 : Moyenne des variables 'structure' pour chaque site d'étude.

	Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	p
n	77	75	83	20	
Présence de branches mortes	0,60	0,63	0,83	0,75	**
Présence de broussins ou gourmands	0,66	0,68	0,78	0,20	***
Recouvrement de la futaie	0,81	0,88	0,95	0,88	***
Recouvrement du sous-bois	0,27	0,47	0,04	0,00	***
Recouvrement du taillis	0,36	0,30	0,13	0,07	***
Recouvrement de la régénération	0,48	0,28	0,56	0,53	***
Recouvrement de la strate 1 (0 à 0,125 m)	0,67	0,73	0,36	0,45	***
Recouvrement de la strate 2 (0,125 - 0,5m)	0,38	0,50	0,15	0,05	***
Recouvrement de la strate 3 (0,5 – 2 m)	0,29	0,26	0,16	0,25	**
Recouvrement de la strate 4 (2 - 4 m)	0,32	0,39	0,24	0,41	*
Recouvrement de la strate 5 (4 - 8 m)	0,40	0,47	0,35	0,43	ns
Recouvrement de la strate 6 (8 - 32 m)	0,86	0,86	0,92	0,81	***
Recouvrement de la strate 7 (+32 m)	0,05	0,02	0,04	0,08	ns
Recouvrement moyen de 0 à 2 m	0,87	1,05	0,31	0,43	***
Recouvrement moyen de 2 à 8 m	0,45	0,61	0,29	0,44	***
Indice de diversité de la stratification	1,50	1,54	1,33	1,61	***
Couverture totale de la végétation	2,06	2,42	1,42	1,54	***
Nombre de strates (> 10 %)	3,90	4,11	2,72	4,45	***
Indice de stratification verticale	8,85	10,94	4,04	6,88	***
Hauteur du sous-bois de coudrier (m)	2,09	3,31	0,39	0,00	***
Hauteur moyenne du peuplement (m)	22,05	22,43	28,67	27,56	***
Hauteur de cime moyenne (m)	6,75	7,89	10,84	8,67	***
Hauteur de la canopée (m)	17,98	19,00	22,88	24,55	***
Hauteur moyenne du sous-bois (m)	2,53	3,15	0,52	0	***

4. Variables synthétiques

En terme de composition, les placettes de *Gembes* sont composées majoritairement de chênaies soit en peuplement pur (n=36), soit en mélange avec du hêtre (n=22) (Tableau 4.1.4). Quatorze d'entre elles comportent un mélange avec du hêtre et du chêne mais également d'autres essences. Sur 77 placettes, 54 sont classées en structure 'régulière', 12 en structure 'irrégulière' et 8 en structure 'jardinée'. Même si le traitement en futaie irrégulière semble plus répandu sur le site de *Gembes*, la taille des groupes comparée à la taille des placettes d'échantillonnage fait que la structure locale est décrite comme régulière (Tableau 4.1.5).

Les 75 placettes de la *Croix-Scaille* sont situées soit en hêtraie pure (n=14), soit en chênaie pure (n=36), voire en hêtraie-chênaie à dominance de chêne (n=12) ou en mélange (n=13). Spatialement, les hêtraies et les chênaies sont bien distinctes, ce qui n'est pas le cas pour le site de *Gembes* où l'on trouve les stations en hêtraie et en chênaie entremêlées. Les bois moyens sont en moyenne dominants dans les placettes de la *Croix-Scaille*. La classe de structure locale majoritaire est le régulier bois moyens (n=40).

Les placettes au sein du site de *Halma* (n=83) sont composées majoritairement des classes de composition hêtraie-chênaie, que ce soit à dominance de hêtre (n=12), à dominance de chêne (n=20) ou avec une codominance du hêtre et du chêne (n=20). Un quart des placettes sont de la classe chênaie pure (n=21). Il y a très peu de placettes des classes de composition hêtraie pure et mélange. La structure locale dominante est la classe 'régulier gros bois' (n=41).

Le site de *Haut-Fays* (n=20) ne montre pas une classe dominante particulière en terme de composition. Par contre, la classe de structure 'régulier gros bois' est majoritaire (n=11). Bien que ce site soit décrit comme une hêtraie avec un traitement jardiné, l'inventaire de l'habitat ne concorde pas avec cette description.

Tableau 4.1.4 : Répartition des placettes de l'inventaire habitat en fonction de la classe de composition principale par site d'étude.

	Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	Total
Hêtre pur	0	14	4	6	24
Hêtre-chêne mélangé à hêtre prépondérant	0	0	12	5	17
Hêtre-chêne mélangé	5	0	20	4	29
Hêtre-chêne mélangé à chêne prépondérant	22	12	20	2	56
Chêne pur	36	36	21	3	96
Mélange avec du hêtre et du chêne	14	13	6	0	33
Total	77	75	83	20	255

Tableau 4.1.5 : Répartition des placettes de l'inventaire habitat en fonction de la classe de structure locale par site d'étude.

	Gembes	Croix-Scaille	Halma	Haut-Fays	Total
Régulier PB	14	6	0	0	20
Régulier BM	15	40	5	0	60
Régulier GB	14	5	41	11	71
Régulier GB, BM	11	4	5	2	22
Jardiné	8	5	0	1	14
Irrégulier	12	10	12	1	35
Irrégulier BM	1	2	1	0	4
Irrégulier GB, PB	2	3	19	5	29
Total	77	75	83	20	255

Annexe 4.2. : Descriptif de la classification des types de peuplements

La première séparation, ou premier nœud, distingue les placettes à forte dominance de hêtre, à surface terrière en hêtre élevée et dont la circonférence moyenne des hêtres est élevée, où la proportion de gros bois est importante et où le pourcentage d'essences héliophiles est faible (peuplements 6, 7 et 8) (Figure 4.9). Ces peuplements sont majoritairement des classes de structure 'régulier à gros bois' et 'irrégulier à dominance de gros bois et petits bois'. Les classes de composition représentées par ces placettes sont majoritairement celles en 'hêtre', 'hêtre-chêne avec dominance de hêtre' et en 'hêtre-chêne mélangé'. Les placettes de type 8 sont toutes celles dont la proportion de chênes est la plus élevée et appartiennent principalement à la classe 'hêtre-chêne avec dominance de hêtre' et 'hêtre-chêne mélangé'. Les types de peuplements 6 et 7 reprennent majoritairement des placettes de la classe 'hêtre pur'. La distinction du type 7 provient de la forte circonférence des chênes présents et d'une plus grande surface terrière. Ces placettes ont en général un recouvrement plus important des strates de 0,5 à 8 m et de plus de 32 mètres de haut, un nombre de strates plus important, un indice de stratification et une hauteur de cime moyenne plus élevés. Ce sont donc des hêtraies avec présence de quelques gros chênes qui créent une structure verticale importante.

Les types de 1 à 5 sont composés de placettes des classes 'chêne pur' ou 'mélange' et contiennent majoritairement des placettes de classe 'régulier petits bois', 'régulier bois moyens' et 'jardiné'. La séparation des peuplements des types 1 et 2 est due à la présence d'un recouvrement en moyenne deux fois plus élevé pour les strates de 0,5 à 4 m. Les placettes de type 2 se caractérisent par un recouvrement plus important en bourdaine, genêt et aubépine et sont plus diversifiées.

Les peuplements de types 3 à 5 contiennent des placettes où le recouvrement et le nombre de cépées de taillis sont plus élevés, où le nombre de bois morts sur pied, le nombre de bois de la futaie à l'hectare et la proportion de petits bois sont plus importants que pour les peuplements de types 1 et 2.

La distinction au sein des types 3 à 5 s'effectue sur base des recouvrements des strates de 0 à 0,5 m, plus élevées pour les types 4 à 5, de la circonférence moyenne et du nombre de tiges à l'hectare. Le type 3 contient des placettes où la circonférence moyenne est élevée pour un faible nombre de tiges à l'hectare. Les placettes de type 4 et 5 ont une proportion importante de petits bois.

Le type 4 comprend des peuplements dont le recouvrement en chêne est nettement moins grand que le type 5 au profit d'un recouvrement important de bouleau et plus élevé en charme et sorbier des oiseleurs. Le nombre moyen d'essences de la futaie passe de 2,4 pour la classe 4 à 1,7 pour le type 5. La surface terrière totale est plus élevée en type 4 mais avec en moyenne près de la moitié de surface terrière en bouleau.

Le type 5 représente des stations à majorité de petits bois avec des bois moyens majoritairement de chênes.

Annexe 6.1 : Variables de l'habitat pour les différentes classes de composition et de structure et les faciès

Tableau 6.2.1 : Moyenne et écart-type des variables de l'habitat pour les classes de composition (n=100). Test de Kruskal-Wallis(H) (***) : p<0,001 ; ** : p<0,01 ; * : p<0,05).

		Hêtre (>80%)	Hêtre	Hêtre-Chêne	Chêne	Chêne (>80%)	Mélange	KW
	n	12	4	9	21	38	16	
Recouvrement de la futaie ⁴	RecFH	0,8 ± 0,2	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,2	H = 9,1
Recouvrement du sous-bois	RecSSBH	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,3 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,3	H = 29,4***
Recouvrement du taillis	RecT	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,2	H = 28,0***
Recouvrement de la régénération	RecRGNH	0,5 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,3	H = 25,0***
Recouvrement moyen de 0 à 2m	RecS123	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,9 ± 0,5	1,0 ± 0,4	0,9 ± 0,5	H = 25,4***
Recouvrement moyen de 2 à 8m	RecS45	0,2 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,5 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,4	H = 9,1
Indice de diversité de la stratification	IDS	1,5 ± 0,2	1,6 ± 0,0	1,6 ± 0,1	1,6 ± 0,2	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,2	H = 13,3**
Nombre de strates (> 10 %)	NS	3,0 ± 1,4	4,8 ± 0,4	4,7 ± 1,1	4,3 ± 1,4	3,8 ± 1,0	3,6 ± 1,6	H = 12,6**
Indice de stratification verticale	ISV	3,9 ± 2,2	7,5 ± 1,9	8,2 ± 3,0	9,4 ± 6,0	8,7 ± 3,6	8,9 ± 6,9	H = 16,0**
Volume du bois mort sur pied	VhaBMp	0,2 ± 0,7	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	1,1 ± 2,7	3,3 ± 4,5	5,9 ± 10,3	H = 22,0***
Hauteur de cime moyenne	HcimeMoyF	8,6 ± 2,3	9,5 ± 1,7	9,7 ± 4,0	9,6 ± 4,2	7,2 ± 3,7	9,3 ± 3,8	H = 6,1
Hauteur de la canopée	Hcanop	26,8 ± 2,4	27,5 ± 2,3	24,5 ± 4,2	18,8 ± 6,5	16,2 ± 11,2	16,9 ± 6,6	H = 41,5***
NOMBRE D'ESSENCES DE LA FUTAIE ⁵	NbF	1,3 ± 0,5	2,0 ± 0,0	2,2 ± 0,4	2,3 ± 0,6	1,5 ± 0,7	2,6 ± 1,0	H = 34,5***
NOMBRE D'ESSENCES DE LA FUTAIE, DU TAILLIS ET DU SOUS-BOIS	NbFTSSB	1,3 ± 0,5	2,3 ± 0,4	2,7 ± 0,9	4,0 ± 1,9	4,0 ± 1,9	4,8 ± 1,8	H = 32,8***
Nombre de bois par hectare	NhaF	248,1 ± 280,7	157,2 ± 177,1	164,8 ± 58,4	305,9 ± 208,9	331,9 ± 179,9	292,9 ± 228,2	H = 11,6**
Surface terrière par hectare	GhaFH	18,4 ± 5,7	17,3 ± 7,0	23,6 ± 3,8	20,3 ± 6,4	17,0 ± 6,3	18,8 ± 10,9	H = 7,6
Circonférence moyenne de tous les bois	Cmoy	56,3 ± 18,9	66,9 ± 29,2	58,9 ± 11,4	51,2 ± 20,2	47,3 ± 15,6	50,8 ± 20,5	H = 44,8***
NOMBRE DE BOIS PAR HECTARE POUR LE HETRE	NhaHe	244,8 ± 280,4	142,5 ± 173,9	103,7 ± 52,0	66,9 ± 113,2	18,6 ± 60,7	73,1 ± 190,1	H = 9,7
PROPORTION DE SURFACE TERRIERE DU HETRE SUR LA PLACETTE	PghaHe	1,0 ± 0,1	0,7 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	H = 71,6***
CIRCONFERENCE MOYENNE DES BOIS DE HETRE	CmoyHe	131,1 ± 47,4	152,8 ± 45,0	127,5 ± 34,9	63,7 ± 64,2	15,4 ± 40,0	31,2 ± 42,5	H = 49,0***
NOMBRE DE BOIS PAR HECTARE POUR LES CHENES	NhaCH	3,3 ± 4,6	14,7 ± 4,9	61,1 ± 13,7	163,3 ± 121,7	297,8 ± 187,1	73,7 ± 70,5	H = 61,4***
PROPORTION DE SURFACE TERRIERE DU CHENE SUR LA PLACETTE	PghaCH	0,0 ± 0,1	0,3 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,3 ± 0,2	H = 30,7***
CIRCONFERENCE MOYENNE DES BOIS DE CHENES	CmoyCH	56,8 ± 82,9	194,2 ± 23,2	160,5 ± 18,7	123,0 ± 44,7	92,6 ± 26,5	94,1 ± 51,6	H = 91,0***
NOMBRE DE BOIS PAR HECTARE POUR LE BOULEAU	NhaBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	63,6 ± 110,8	15,3 ± 41,0	72,4 ± 115,6	H = 19,5**
PROPORTION DE SURFACE TERRIERE DU BOULEAU SUR LA PLACETTE	PghaBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,1	0,3 ± 0,3	H = 20,4**
CIRCONFERENCE MOYENNE DES BOIS DE BOULEAU	CmoyBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	24,4 ± 34,1	16,7 ± 34,8	53,3 ± 48,1	H = 22,3***
PROPORTION D'ESSENCES FEUILLUES AUTRES QUE CHENE ET HETRE ⁶	Pghafeui	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	0,7 ± 0,4	H = 38,5***
PROPORTION D'ESSENCES HELIOPHILES DANS LE PEUPEMENT	PghaHelio	0,0 ± 0,1	0,3 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,8 ± 0,1	1,0 ± 0,0	0,8 ± 0,3	H = 69,4***
Nombre de petits bois (40 à 89 cm de circonférence)	PB	16,4 ± 43,8	49,1 ± 85,1	30,6 ± 48,2	166,5 ± 153,4	182,0 ± 161,6	127,7 ± 143,4	H = 25,5***
Nombre de bois moyens (90 à 149 cm de circonférence)	BM	27,0 ± 28,1	24,6 ± 26,4	49,1 ± 24,9	54,7 ± 41,2	79,9 ± 60,3	84,1 ± 60,2	H = 14,0**
Nombre de gros bois (> 150 cm de circonférence)	GB	47,5 ± 23,0	44,2 ± 14,7	67,7 ± 19,9	32,3 ± 31,5	8,0 ± 13,5	22,1 ± 19,8	H = 42,7***

⁴ En italique : variables qui sont reprises pour la matrice 'structure' de l'analyse canonique des correspondances partielles

⁵ En petites majuscules : variables qui sont reprises pour la matrice 'composition' de l'analyse canonique des correspondances partielles

⁶ En terme de surface terrière dans le peuplement

Tableau 6.2.2 : Moyenne et écart-type des variables de l'habitat pour les classes de structure (R=régulier ; Irr=Irrégulier ; J=jardiné) (n=100). Test de Kruskal-Wallis(H)

(*** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$).

		RPB	RBM	R GBM	RGB	J	Irr	IrrGB PB	KW
	n	10	28	10	20	10	14	8	
Recouvrement de la futaie	RecFH	0,8 ± 0,2	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,1	0,8 ± 0,1	F = 8,9
Recouvrement du sous-bois	RecSSBH	0,4 ± 0,4	0,5 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,0 ± 0,1	0,4 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,2	F = 32,6***
Recouvrement du taillis	RecT	0,5 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,0 ± 0,1	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,0 ± 0,1	F = 32,5***
Recouvrement de la régénération	RecRGNH	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,2	F = 20,2**
Recouvrement moyen de 0 à 2m	RecS123	1,0 ± 0,3	1,0 ± 0,4	0,8 ± 0,5	0,5 ± 0,2	1,2 ± 0,4	0,9 ± 0,4	0,5 ± 0,4	F = 25,0***
Recouvrement moyen de 2 à 8m	RecS45	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,5	0,5 ± 0,3	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,3	F = 3,4
Indice de diversité de la stratification	IDS	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	1,6 ± 0,2	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,2	1,6 ± 0,1	F = 9,2
Nombre de strates (> 10 %)	NS	3,6 ± 0,9	3,7 ± 1,2	3,9 ± 1,8	4,4 ± 1,5	4,2 ± 1,1	3,8 ± 1,1	3,6 ± 1,1	F = 4,7
Indice de stratification verticale	ISV	7,5 ± 3,1	8,7 ± 4,6	9,4 ± 7,5	7,8 ± 4,4	10,2 ± 6,6	7,3 ± 3,2	5,7 ± 3,1	F = 4,1
Volume du bois mort sur pied	VhaBMp	3,3 ± 5,0	1,8 ± 3,4	3,2 ± 8,3	0,8 ± 2,5	3,8 ± 7,5	4,8 ± 7,6	1,3 ± 3,2	F = 10,7
Hauteur de cime moyenne	HcimeMoyF	5,5 ± 3,7	8,0 ± 3,9	8,3 ± 2,1	10,1 ± 3,2	7,1 ± 4,2	10,1 ± 4,0	9,6 ± 2,2	F = 12,4
Hauteur de la canopée	Hcanop	17,1 ± 18,5	14,9 ± 6,4	22,8 ± 4,9	24,7 ± 4,2	11,3 ± 6,7	21,7 ± 4,6	25,9 ± 2,2	F = 50,6***
Nombre d'essences de la futaie	NbF	1,5 ± 0,7	1,5 ± 0,7	2,2 ± 0,9	2,1 ± 0,6	1,8 ± 0,9	2,7 ± 0,8	1,6 ± 0,7	F = 23,1***
Nombre d'essences de la futaie, du taillis et du sous-bois	NbFTSSB	4,5 ± 2,3	3,9 ± 2,0	3,9 ± 1,9	2,3 ± 0,8	4,5 ± 2,2	4,6 ± 1,3	1,8 ± 0,8	F = 26,4***
Nombre de bois par hectare	NhaF	370,4 ± 279,8	281,0 ± 138,8	105,1 ± 48,7	209,3 ± 204,9	440,1 ± 149,4	382,4 ± 130,2	281,2 ± 327	F = 31,2***
Surface terrière par hectare	GhaFH	11,0 ± 7,0	17,8 ± 6,0	15,9 ± 5,6	25,7 ± 5,4	14,3 ± 3,7	23,5 ± 4,6	15,2 ± 5,4	F = 46,3***
Circonférence moyenne de tous les bois	Cmoy	41,2 ± 23,4	51,0 ± 15,2	69,1 ± 20,1	53,9 ± 16,9	41,3 ± 9,7	46,7 ± 8,9	60,2 ± 26,9	F = 15,5*
Nombre de bois par hectare pour le hêtre	NhaHe	1,0 ± 2,9	14,7 ± 76,6	36,3 ± 28,8	146,4 ± 175,7	31,4 ± 94,3	112,3 ± 119,3	265,3 ± 333,5	F = 63,7***
Proportion de surface terrière du hêtre sur la placette	PghaHe	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,2	0,4 ± 0,4	0,5 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,8 ± 0,3	F = 68,8***
Circonférence moyenne des bois de hêtre	CmoyHe	12,1 ± 36,3	2,5 ± 13,2	106,4 ± 56,9	125,0 ± 48,5	1,5 ± 4,5	72,7 ± 53,8	120,8 ± 52,3	F = 69,2***
Nombre de bois par hectare pour les chênes	NhaCH	255,4 ± 234,2	223,8 ± 155,3	58,0 ± 51,7	59,9 ± 31,8	336,0 ± 218,7	181,7 ± 139,6	8,6 ± 12,5	F = 37,7***
Proportion de surface terrière du chêne sur la placette	PghaCH	0,7 ± 0,3	0,8 ± 0,3	0,5 ± 0,3	0,5 ± 0,2	0,8 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,1 ± 0,2	F = 34,4***
Circonférence moyenne des bois de chênes	CmoyCH	72,6 ± 38,5	90,4 ± 29,6	123,1 ± 43,8	154,8 ± 55,7	75,6 ± 20,8	103,5 ± 45,1	90,0 ± 92,0	F = 34,0***
Nombre de bois par hectare pour le bouleau	NhaBO	114,0 ± 155,7	31,6 ± 52,0	1,0 ± 2,9	0,0 ± 0,0	29,5 ± 47,5	49,1 ± 109,8	7,4 ± 19,5	F = 15,8*
Proportion de surface terrière du bouleau sur la placette	PghaBO	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,1	F = 12,5
Circonférence moyenne des bois de bouleau	CmoyBO	27,1 ± 29,0	29,5 ± 40,9	12,9 ± 38,7	0,0 ± 0,0	35,0 ± 45,4	22,8 ± 39,1	13,0 ± 34,3	F = 15,3*
Proportion d'essences feuillues autres que chêne et hêtre dans le peuplement (en terme de surface terrière totale à l'hectare)	Pghafeui	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,2	1,0 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,2	1,0 ± 0,0	F = 8,2
Proportion d'essences héliophiles dans le peuplement	PghaHelio	0,9 ± 0,3	1,0 ± 0,2	0,6 ± 0,4	0,5 ± 0,2	1,0 ± 0,0	0,7 ± 0,2	0,2 ± 0,3	F = 60,2***
Nombre de petits bois (40 à 89 cm de circonférence)	PB	251,5 ± 193,5	133,3 ± 115,7	0,0 ± 0,0	58,9 ± 127,0	302,6 ± 159,2	171,2 ± 95,8	34,4 ± 53,6	F = 47,8***
Nombre de bois moyens (90 à 149 cm de circonférence)	BM	4,9 ± 6,6	115,8 ± 52,5	71,7 ± 46,1	37,3 ± 21,0	42,2 ± 4,5	82,8 ± 41,3	7,4 ± 6,5	F = 71,5***
Nombre de gros bois (> 150 cm de circonférence)	GB	3,9 ± 4,8	3,9 ± 4,8	33,4 ± 10,9	73,7 ± 13,7	1,0 ± 2,9	27,4 ± 9,2	43,0 ± 6,8	F = 88,9***

Tableau 6.2.3 : Moyenne et écart-type des variables de l'habitat pour les faciès (n=100). Test de Kruskal-Wallis(H) (***) : p<0,001 ; ** : p<0,01 ; * : p<0,05).

		Hêtre irrégulier	Hêtre régulier gros bois	Chêne régulier petits bois	Chêne régulier bois moyens	Chêne régulier gros bois	Chêne irrégulier	Chêne jardiné	Mélange régulier gros bois	Mélange irrégulier	KW
	n	8	8	10	27	16	12	10	7	2	
Recouvrement de la futaie	RecFH	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,4	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,2	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,1	F = 12,0
Recouvrement du sous-bois	RecSSBH	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,3	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,0 ± 0,1	0,1 ± 0,5	F = 35,8***
Recouvrement du taillis	RecT	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,5 ± 0,0	F = 32,2***
Recouvrement de la régénération	RecRGNH	0,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,4	0,5 ± 0,5	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,4	0,7 ± 0,2	0,9 ± 0,1	F = 30,5***
Recouvrement moyen de 0 à 2m	RecS123	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,1	1,0 ± 0,3	1,0 ± 0,3	0,7 ± 0,4	1,0 ± 0,1	1,2 ± 0,2	0,5 ± 0,3	0,7 ± 0,0	F = 31,0***
Recouvrement moyen de 2 à 8m	RecS45	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,4 ± 0,0	F = 9,5
Indice de diversité de la stratification	IDS	1,6 ± 1,2	1,5 ± 1,5	1,5 ± 0,9	1,5 ± 1,2	1,6 ± 1,6	1,5 ± 1,0	1,5 ± 1,1	1,6 ± 1,2	1,7 ± 0,0	F = 16,4**
Nombre de strates (> 10 %)	NS	3,8 ± 2,5	3,1 ± 2,7	3,6 ± 3,1	3,8 ± 4,5	4,4 ± 6,6	3,5 ± 3,5	4,2 ± 6,6	4,6 ± 3,4	5,0 ± 0,5	F = 11,8
Indice de stratification verticale	ISV	5,3 ± 0,2	4,2 ± 0,9	7,5 ± 5,0	8,9 ± 3,4	10,1 ± 7,0	7,4 ± 7,8	10,2 ± 7,5	8,1 ± 0,1	8,8 ± 0,0	F = 14,1
Volume du bois mort sur pied	VhaBMp	0,1 ± 2,2	0,3 ± 2,0	3,3 ± 3,7	1,9 ± 3,9	2,8 ± 3,4	6,4 ± 3,0	3,8 ± 4,2	0,1 ± 1,4	0,0 ± 5,4	F = 18,3**
Hauteur de cime moyenne	HcimeMoyF	9,4 ± 2,2	8,3 ± 2,3	5,5 ± 18,5	7,8 ± 6,2	10,7 ± 3,6	9,4 ± 4,8	7,1 ± 6,7	8,2 ± 4,6	15,0 ± 0,5	F = 16,7**
Hauteur de la canopée	Hcanop	26,2 ± 0,5	27,8 ± 0,5	17,1 ± 0,7	14,5 ± 0,7	21,7 ± 0,8	21,3 ± 0,8	11,3 ± 0,9	25,1 ± 0,3	22,6 ± 0,5	F = 58,3***
Nombre d'essences de la futaie	NbF	1,5 ± 0,7	1,5 ± 0,5	1,5 ± 2,3	1,6 ± 1,9	2,4 ± 1,6	2,8 ± 1,2	1,8 ± 2,2	2,1 ± 0,5	2,5 ± 1,0	F = 30,6***
Nombre d'essences de la futaie, du taillis et du sous-bois	NbFTSSB	1,6 ± 326,8	1,5 ± 107,8	4,5 ± 279,8	4,0 ± 139,0	3,6 ± 227,6	4,8 ± 133,7	4,5 ± 149,4	2,3 ± 48,3	4,0 ± 73,7	F = 33,7***
Nombre de bois par hectare	NhaF	321,8 ± 6,4	128,9 ± 5,2	370,4 ± 7,0	276,1 ± 6,1	221,0 ± 8,5	385,6 ± 5,3	440,1 ± 3,7	154,4 ± 3,6	201,4 ± 0,9	F = 25,9**
Surface terrière par hectare	GhaFH	16,6 ± 28,2	19,7 ± 14,2	11,0 ± 23,4	17,9 ± 15,5	22,4 ± 23,3	23,2 ± 7,5	14,3 ± 9,7	24,7 ± 12,6	19,6 ± 5,4	F = 14,0
Circonférence moyenne de tous les bois	Cmoy	57,5 ± 325,9	60,4 ± 110,3	41,2 ± 2,9	51,1 ± 0,0	57,5 ± 205,7	46,5 ± 76,6	41,3 ± 94,3	59,1 ± 45,7	58,6 ± 54,0	F = 69,0***
Nombre de bois par hectare pour le hêtre	NhaHe	315,6 ± 0,1	122,8 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	129,6 ± 0,1	73,7 ± 0,1	31,4 ± 0,0	92,6 ± 0,1	142,5 ± 0,0	F = 30,3***
Proportion de surface terrière du hêtre sur la placette	PghaHe	0,9 ± 53,1	0,9 ± 34,4	0,0 ± 36,3	0,0 ± 0,0	0,2 ± 51,8	0,1 ± 56,1	0,0 ± 4,5	0,5 ± 35,0	0,5 ± 20,3	F = 86,5***
Circonférence moyenne des bois de hêtre	CmoyHe	119,8 ± 6,8	153,3 ± 6,8	12,1 ± 234,2	0,0 ± 151,9	91,6 ± 34,5	68,4 ± 138,5	1,5 ± 218,7	134,6 ± 11,4	102,7 ± 19,6	F = 73,6***
Nombre de bois par hectare pour les chênes	NhaCH	6,1 ± 0,1	6,1 ± 0,1	255,4 ± 0,3	232,1 ± 0,2	81,0 ± 0,2	203,8 ± 0,3	336,0 ± 0,3	61,8 ± 0,1	58,9 ± 0,0	F = 49,4***
Proportion de surface terrière du chêne sur la placette	PghaCH	0,1 ± 95,2	0,1 ± 92,6	0,7 ± 38,5	0,8 ± 24,4	0,7 ± 25,3	0,6 ± 38,2	0,8 ± 20,8	0,5 ± 8,7	0,5 ± 32,2	F = 39,9***
Circonférence moyenne des bois de chênes	CmoyCH	94,0 ± 0,0	88,4 ± 0,0	72,6 ± 155,7	93,7 ± 52,6	154,2 ± 2,4	93,8 ± 115,4	75,6 ± 47,5	164,7 ± 0,0	146,1 ± 0,0	F = 49,6***
Nombre de bois par hectare pour le bouleau	NhaBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	114,0 ± 0,2	32,7 ± 0,1	0,6 ± 0,0	62,2 ± 0,2	29,5 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	F = 20,6**
Proportion de surface terrière du bouleau sur la placette	PghaBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,2 ± 29,0	0,1 ± 41,3	0,0 ± 31,2	0,1 ± 45,3	0,1 ± 45,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	F = 17,8**
Circonférence moyenne des bois de bouleau	CmoyBO	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	27,1 ± 0,3	30,6 ± 0,2	8,1 ± 0,1	35,3 ± 0,2	35,0 ± 0,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	F = 20,1**
Proportion d'essences feuillues autres que chêne et hêtre dans le peuplement (en terme de surface terrière totale à l'hectare)	Pghafeui	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,0	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,0	F = 11,2
Proportion d'essences héliophiles dans le peuplement	PghaHelio	0,1 ± 75,5	0,1 ± 0,0	0,9 ± 193,5	1,0 ± 114,9	0,8 ± 140,0	0,8 ± 99,5	1,0 ± 159,2	0,5 ± 17,7	0,5 ± 59,0	F = 78,1***
Nombre de petits bois (40 à 89 cm de circonférence)	PB	49,1 ± 21,4	0,0 ± 27,3	251,5 ± 6,6	138,3 ± 53,4	68,8 ± 42,0	173,6 ± 46,3	302,6 ± 4,5	11,2 ± 23,4	98,2 ± 24,6	F = 48,2***
Nombre de bois moyens (90 à 149 cm de circonférence)	BM	13,5 ± 6,8	39,3 ± 28,8	4,9 ± 4,8	116,4 ± 4,8	58,3 ± 23,0	81,9 ± 7,5	42,2 ± 2,9	44,9 ± 13,6	63,9 ± 9,8	F = 62,5***
Nombre de gros bois (> 150 cm de circonférence)	GB	43,0 ± 0,0	50,3 ± 0,0	3,9 ± 0,0	4,0 ± 0,0	54,6 ± 0,0	25,4 ± 0,0	1,0 ± 0,0	75,8 ± 0,0	39,3 ± 0,0	F = 80,5***

Annexe 6.2 : Partitions pour l'étude des espèces indicatrices selon les classes de composition et de structures et les faciès

Tableau 6.2.1 : Analyse hiérarchique des classes de composition

Partition n°	He	He(Ch)	He-Ch	Ch(He)	Ch	Mélange
H1	1	1	1	1	1	1
H2	1	1	2	2	2	2
H3	1	1	3	2	2	3
H4	1	2	4	3	3	4
H5	1	2	5	3	4	5
H6	1	2	5	3	4	6

Tableau 6.2.2 : Analyse non hiérarchique des classes de composition

Partition n°	He	He(Ch)	He-Ch	Ch(He)	Ch	Mélange
NH1	1	1	1	1	2	2
NH2	1	1	2	2	2	1
NH3	1	1	1	2	2	2
NH4	1	2	3	2	1	3
NH5	1	2	2	2	1	1
NH6	1	2	2	2	2	1
NH7	1	2	2	2	2	2
NH8	1	2	3	1	3	3
NH9	1	1	2	2	1	2
NH10	1	2	2	3	1	3
NH11	1	2	2	2	1	2

Tableau 6.2.3 : Analyse hiérarchique des classes de structure

Partition n°	R PB	J	R BM	IRR	R GB BM	R GB	IRR GB PB
H1	1	1	1	1	1	1	1
H2	1	2	1	2	1	1	2
H3	1	3	2	3	2	2	3
H4	1	4	2	4	3	3	4
H5	1	5	2	5	3	4	5
H6	1	5	2	6	3	4	6
H7	1	5	2	7	3	4	7
H8	1	5	2	7	3	4	8

Tableau 6.2.4 : Analyse non hiérarchique des classes de structure

Partition n°	R PB	J	R BM	IRR	R GB BM	R GB	IRR GB PB
NH1	2	2	3	3	3	3	1
NH2	1	1	3	3	2	2	1
NH3	1	1	1	2	2	2	1
NH4	1	1	1	2	2	2	2
NH5	1	1	1	1	2	2	2
NH6	1	1	1	1	2	2	1
NH7	1	2	1	2	1	1	1

Tableau 6.2.5 : Analyse hiérarchique des faciès

Partition n°	He Irr	He R GB	Ch RPB	Ch R BM	Ch R GB	Ch Irr	Ch J	Mél R GB	Mél Irr
H1/1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
H1/2	1	1	2	2	2	2	2	2	2
H1/3	1	1	2	2	2	2	2	3	3
H1/4	1	2	3	3	3	3	3	4	4
H1/5	1	2	3	3	4	4	3	5	5
H1/6	1	2	3	3	4	5	3	6	6
H1/7	1	2	3	3	4	5	6	7	7
H1/8	1	2	3	4	5	6	7	8	8
H1/9	1	1	3	4	5	6	7	8	9
H2/1	1	2	2	2	2	1	1	2	1
H2/2	1	3	3	3	3	1	2	3	1
H2/3	1	3	4	4	3	1	2	3	1
H2/4	1	3	4	5	3	1	2	3	1
H2/5	1	4	5	6	4	1	2	3	1
H2/6	1	4	6	7	5	1	2	3	1
H2/7	1	4	6	7	5	1	2	3	8
H2/8	1	4	6	7	5	9	2	3	8

Tableau 6.2.6. : Analyse non hiérarchique des faciès

Partition n°	He Irr	He R GB	Ch RPB	Ch R BM	Ch R GB	Ch Irr	Ch J	Mél R GB	Mél Irr
NH1	2	1	2	2	2	2	2	2	2
NH2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
NH3	2	2	2	2	2	1	1	2	2
NH4	2	2	1	1	2	2	1	2	2
NH5	2	2	1	1	2	2	2	2	2
NH6	1	2	2	2	2	1	2	2	2
NH7	2	2	2	2	2	1	2	2	1
NH8	1	1	2	2	1	1	2	1	1
NH9	2	2	2	2	1	1	2	1	1
NH10	2	1	2	2	1	2	2	2	2
NH11	2	2	2	2	2	1	2	2	2
NH12	2	2	1	2	2	2	2	2	2
NH13	2	2	2	1	2	2	2	2	2
NH14	2	2	2	2	2	2	2	2	1
NH15	2	2	2	2	2	2	1	2	2
NH16	2	2	2	2	2	2	2	1	2
NH17	2	2	2	2	1	2	2	2	2

Annexe 6.3 : Corrélations des variables de l'habitat avec les axes de l'analyse en composantes principales

Tableau 6.3.1 : Corrélations des variables de l'habitat avec les trois premières composantes principales

	F1	F2	F3
Recouvrement du sous-bois	-0,739	0,018	0,466
Recouvrement du taillis	-0,663	-0,118	-0,306
Recouvrement moyen de 0 à 2m	-0,720	0,005	0,335
Recouvrement moyen de 2 à 8m	-0,232	0,017	0,702
Indice de diversité de la stratification	-0,291	-0,143	0,749
Nombre de strates (> 10 %)	-0,343	-0,059	0,774
Indice de stratification verticale	-0,547	-0,002	0,697
Nombre de bois morts sur pied	-0,639	-0,053	-0,105
Nombre de cépées de taillis	-0,675	-0,155	-0,337
Hauteur moyenne	0,800	-0,034	0,159
Nombre d'essences de la futaie, du taillis et du sous-bois	-0,639	-0,341	-0,180
Nombre de bois par hectare pour le hêtre	0,769	-0,135	0,053
Proportion de surface terrière du hêtre sur la placette	0,858	-0,300	0,125
Circonférence moyenne des bois de hêtre	0,761	-0,267	0,182
Nombre de bois par hectare pour les chênes	-0,608	0,550	-0,074
Proportion de surface terrière du chêne sur la placette	-0,505	0,752	-0,040
Nombre de bois par hectare pour le bouleau	-0,552	-0,584	-0,135
Recouvrement du sous-bois	-0,553	-0,594	-0,128
Recouvrement du taillis	0,175	0,292	-0,026
Recouvrement moyen de 0 à 2m	-0,808	0,382	-0,130
Recouvrement moyen de 2 à 8m	-0,511	0,044	-0,275
Indice de diversité de la stratification	-0,380	0,202	0,106
Nombre de strates	0,782	-0,066	0,103

Annexe 6.4 : Régressions logistiques autécologiques

Tableau 6.4.1 : Modèles de régression logistique pour les espèces dont la fréquence d'occurrence est supérieure ou égale à 20 % et pour lesquelles le R^2 ajusté du modèle est $< 0,3$. Modèles sélectionnés en terme de logit (voir Chapitre 5) avec les variables retenues et leur niveau de signification, ainsi que les valeurs des paramètres. Les abréviations des variables de l'habitat sont mentionnées dans le texte.

	Variable	Coeff.	SE	Chi ²		AIC	Chi ²			HL	dl	p	R ² ajust
				Wald	p		Wald	dl	p				
Mésange charbonnière 92/8	Intercept	4,05	0,98	17,05	<,0001	53,53	6,34	2	0,04	7,48	6	0,27	0,18
	RecRGNH	-2,54	1,59	2,55	0,11								
	NhaBO	-0,009	0,003	6,03	0,014								
Mésange nonnette 36/64	Intercept	-0,29	0,76	0,15	0,69	118,58	17,34	5	0,004	19,15	8	0,01	0,29
	RecS123	-2,38	0,84	7,89	0,005								
	RecS45	-3,11	1,24	6,26	0,01								
	NS	0,83	0,27	9,48	0,002								
	PghaCH	-1,86	0,78	5,68	0,01								
	RecSSBH	2,46	1,09	5,05	0,02								
Pouillot véloce 69/31	Intercept	-4,29	4,08	1,1	0,29	117,66	11,57	4	0,02	3,46	8	0,9	0,21
	PghaBO	-4,33	1,69	6,54	0,01								
	Hcanop	-0,04	0,03	2,45	0,11								
	PghaHe	5,73	4,02	2,02	0,15								
	PghaHelio	6,89	4,11	2,8	0,09								
Pouillot siffleur 55/45	Intercept	-2,81	1,66	2,84	0,09	127,23	15,59	5	0,008	11,74	8	0,16	0,27
	RecFH	3,75	1,38	7,32	0,007								
	RecT	0,8	0,93	0,72	0,39								
	RecS45	-1,09	0,7	2,1	0,14								
	Hcanop	-0,12	0,04	8,2	0,004								
	Pghafeui	2,66	1,28	4,28	0,03								
Roitelet triple bandeau 42/58	Intercept	-2,7	0,94	8,19	0,004	122,81	15,72	4	0,003	9,5	8	0,3	0,28
	RecRGNH	4,44	1,31	11,41	7E-04								
	CmoyCH	-0,01	0,005	6,13	0,013								
	PghaHelio	3,72	1,02	13,29	3E-04								
	BM	-0,01	0,005	5,85	0,016								
Roitelet huppé 35/65	Intercept	-4,09	1,83	4,95	0,02	119,63	16,17	4	0,003	4,29	8	0,82	0,24
	RecSSBH	1,35	0,81	2,74	0,09								
	RecT	2,41	0,79	9,16	0,003								
	RecS123	0,31	0,57	0,29	0,5								
	Pghafeui	2,22	1,78	1,54	0,21								
Fauvette à tête noire 67/33	Intercept	-2,38	0,98	5,78	0,01	113,51	16,96	4	0,002	9,34	8	0,31	0,28
	VhaBMp	-0,15	0,05	8,28	0,004								
	Cmoy	0,02	0,01	3,55	0,05								
	PghaHelio	2,18	0,71	9,36	0,002								
	RecS45	1,64	0,86	3,62	0,05								
Grimpereau des jardins (54/46)	Intercept	-2,25	1,27	3,11	0,07	131,16	14,28	5	0,01	9,68	8	0,28	0,23
	RecF	3,03	1,57	3,7	0,05								
	RecS45	-2,04	0,82	6,23	0,01								
	GB	0,006	0,01	0,34	0,55								
	Nha	-0,002	0,001	2,36	0,12								
	Gha	0,05	0,04	1,54	0,21								
Pigeon ramier (52/48)	Intercept	1,49	0,55	7,3	0,007	130,8	10,76	3	0,01	9,81	8	0,27	0,19
	RecS123	-1,11	0,55	3,95	0,04								
	VhaBMp	-0,13	0,06	3,84	0,05								
	NhaHe	-0,003	0,001	3,76	0,05								

	Variable	Coeff.	SE	Chi ² Wald	p	AIC	Chi ² Wald	dl	p	HL	dl	p	R ² ajust
Pic épeiche (78/22)	Intercept	2,26	0,8	7,95	0,005	101,68	10,06	3	0,01	7,31	8	0,5	0,17
	RecS45	-2,35	0,81	8,38	0,004								
	NbFTSSB	-0,26	0,13	3,59	0,05								
	NbF	0,56	0,35	2,55	0,11								
Rouge-gorge (92/8)	Intercept	0,84	1,22	0,47	0,48	53,85	7,99	3	0,04	6,99	8	0,53	0,22
	RecSSBH	3,02	1,78	2,86	0,09								
	NhaCH	-0,002	0,00	2,6	0,1								
	NbF	0,97	0,64	2,28	0,13								
Troglodyte 81/19	Intercept	1,62	1,41	1,32	0,25	92,6	11,69	4	0,01	2,63	8	0,95	0,22
	Cmoy	0,03	0,01	5,12	0,02								
	CmoyCH	-0,01	0,006	7,43	0,006								
	PghaCH	2,49	1,2	4,25	0,03								
	PghaHelio	-2,07	1,35	2,34	0,12								

Annexe 6.5 : Matrice de corrélation des variables de l'habitat

Tableau 6.5 : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitat. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Pente	BrMo	Brou	RecF	RecSSB	RecT	RecRGN	RecS1	RecS2	RecS3	RecS4	RecS5	RecS6	RecS7	RecS123	RecS12	RecS34	RecS67	RecS45	
Pente	1,00																			
BrMo	0,09	1,00																		
Brou	0,11	0,48	1,00																	
RecF	0,00	0,00	-0,07	1,00																
RecSSB	0,20	0,07	0,18	0,05	1,00															
RecT	0,06	0,14	0,22	-0,27	0,22	1,00														
RecRGN	-0,10	-0,11	-0,10	0,24	-0,28	-0,26	1,00													
RecS1	0,04	0,06	0,29	-0,26	0,37	0,35	-0,29	1,00												
RecS2	0,02	-0,02	0,23	-0,15	0,47	0,19	-0,26	0,50	1,00											
RecS3	0,05	-0,22	-0,07	0,00	0,28	-0,18	0,24	0,09	0,25	1,00										
RecS4	0,10	0,00	0,00	0,18	0,49	-0,01	0,14	0,06	0,21	0,45	1,00									
RecS5	0,09	0,07	0,00	0,17	0,41	0,15	0,22	0,04	-0,02	0,17	0,44	1,00								
RecS6	0,05	0,24	0,18	0,32	0,04	0,09	0,03	0,09	0,01	-0,02	0,07	0,10	1,00							
RecS7	-0,04	-0,14	-0,22	0,04	-0,10	-0,11	0,08	-0,12	-0,04	0,09	0,09	0,06	-0,31	1,00						
RecS123	0,02	-0,05	0,23	-0,21	0,53	0,24	-0,24	0,80	0,82	0,44	0,28	0,10	0,00	-0,05	1,00					
RecS12	0,04	0,02	0,30	-0,24	0,49	0,31	-0,31	0,87	0,87	0,20	0,15	0,01	0,06	-0,09	0,93	1,00				
RecS34	0,09	-0,11	-0,04	0,12	0,47	-0,10	0,21	0,08	0,27	0,80	0,89	0,38	0,04	0,11	0,41	0,20	1,00			
RecS67	0,02	0,11	-0,01	0,32	-0,04	0,00	0,09	-0,01	-0,02	0,06	0,13	0,13	0,68	0,49	-0,04	-0,01	0,12	1,00		
RecS45	0,15	0,02	-0,01	0,18	0,60	0,13	0,13	0,09	0,15	0,37	0,79	0,84	0,07	0,03	0,28	0,14	0,71	0,09	1,00	
IDS	0,04	-0,04	-0,02	-0,06	0,43	0,04	0,06	0,36	0,34	0,47	0,57	0,44	-0,24	0,29	0,50	0,40	0,62	0,01	0,55	
CTV	0,11	0,01	0,17	0,07	0,68	0,24	-0,08	0,58	0,63	0,49	0,64	0,54	0,26	0,02	0,80	0,70	0,67	0,25	0,74	
NS	0,06	-0,02	0,02	0,06	0,47	0,09	0,10	0,40	0,40	0,54	0,65	0,50	0,05	0,26	0,56	0,46	0,70	0,25	0,62	
ISV	0,10	-0,05	0,08	0,08	0,65	0,15	0,01	0,49	0,58	0,59	0,71	0,55	0,14	0,14	0,74	0,62	0,77	0,24	0,75	
NbS1	-0,08	0,21	0,14	0,18	-0,15	-0,05	0,06	0,08	-0,25	-0,16	-0,18	-0,03	0,07	-0,04	-0,14	-0,10	-0,20	0,03	-0,18	
NbS2	0,08	-0,01	0,17	0,14	0,48	0,09	-0,18	0,27	0,53	0,10	0,08	-0,05	0,01	-0,15	0,37	0,46	0,10	-0,11	0,07	
NbS3	0,09	-0,15	0,01	0,02	0,27	-0,14	0,13	0,08	0,26	0,68	0,32	0,05	-0,10	0,01	0,31	0,19	0,56	-0,08	0,22	
NbS4	0,01	-0,03	0,02	0,13	0,41	0,09	0,19	0,05	0,27	0,39	0,71	0,29	0,01	-0,05	0,26	0,19	0,67	-0,03	0,53	
NbS5	0,00	0,07	0,07	0,16	0,37	0,28	0,10	0,08	0,17	0,10	0,34	0,57	0,12	0,04	0,17	0,14	0,28	0,15	0,50	
NbS6	0,08	0,11	0,15	0,28	0,15	0,14	0,03	-0,01	0,11	-0,02	0,05	0,10	0,32	-0,10	0,01	0,05	0,02	0,22	0,07	
NbS7	-0,06	-0,12	-0,18	0,04	-0,12	-0,11	0,11	-0,14	-0,11	0,11	0,10	0,07	-0,29	0,81	-0,10	-0,14	0,12	0,35	0,05	
RecFA	-0,04	0,04	0,26	-0,20	0,36	0,21	-0,26	0,53	0,71	0,22	0,14	0,04	-0,03	-0,08	0,74	0,72	0,20	-0,09	0,13	
RecLuz	-0,04	-0,08	-0,19	0,04	-0,19	-0,24	0,19	-0,09	-0,20	0,04	0,02	0,04	-0,14	0,29	-0,12	-0,17	0,03	0,10	-0,01	
RecMyr	0,04	-0,08	-0,01	-0,21	-0,08	0,19	-0,01	0,27	0,08	0,04	-0,16	-0,10	0,07	0,04	0,19	0,21	-0,09	0,10	-0,13	
RecCa	0,07	-0,13	0,06	-0,13	0,34	0,24	-0,24	0,47	0,40	0,18	0,20	0,07	-0,02	-0,03	0,52	0,50	0,22	-0,04	0,22	
RecRo	-0,01	-0,06	0,07	-0,05	0,54	-0,01	-0,14	0,33	0,59	0,31	0,32	0,09	-0,14	-0,05	0,58	0,53	0,37	-0,17	0,27	
RecHo	-0,02	0,22	0,26	-0,17	0,21	0,27	-0,33	0,55	0,34	-0,09	-0,09	-0,11	0,08	-0,08	0,47	0,52	-0,11	0,01	-0,12	
NhaBMp	0,06	0,06	0,19	-0,24	0,12	0,49	-0,23	0,39	0,32	-0,09	-0,07	-0,05	0,06	-0,10	0,32	0,41	-0,09	-0,02	-0,05	
VhaBMc	-0,04	-0,08	-0,08	-0,07	-0,06	-0,13	0,10	-0,02	-0,08	-0,06	-0,07	-0,06	-0,18	-0,02	-0,07	-0,06	-0,07	-0,18	-0,05	
VhaBMp	-0,07	0,00	0,07	0,04	0,25	-0,06	0,07	0,14	0,28	0,18	0,23	0,18	0,05	-0,04	0,26	0,24	0,24	0,01	0,26	
Hcou	0,21	0,06	0,15	-0,01	0,82	0,41	-0,31	0,39	0,41	0,16	0,31	0,38	0,08	-0,13	0,47	0,46	0,29	-0,02	0,48	
RecCou	0,19	0,11	0,16	0,09	0,90	0,26	-0,29	0,35	0,42	0,20	0,43	0,43	0,14	-0,10	0,47	0,44	0,38	0,06	0,59	
RecSORssb	0,10	0,05	0,10	-0,08	0,50	-0,03	-0,08	0,19	0,35	0,29	0,27	0,12	-0,15	-0,02	0,39	0,31	0,33	-0,15	0,27	
RecBOU	-0,02	0,05	0,10	0,05	0,24	0,05	-0,08	0,07	0,20	0,11	-0,05	0,00	-0,10	-0,06	0,18	0,16	0,02	-0,13	0,02	
RecAu	-0,02	-0,15	0,02	0,01	0,17	-0,09	0,04	0,05	0,20	0,19	0,10	0,00	-0,11	-0,03	0,16	0,14	0,16	-0,13	0,06	
RecGen	-0,02	-0,11	0,05	0,03	0,15	-0,06	-0,03	0,05	0,22	0,12	0,05	-0,02	-0,10	-0,03	0,17	0,16	0,09	-0,12	0,04	
Hbou	-0,01	-0,08	0,05	0,00	0,16	0,04	-0,06	0,18	0,25	0,03	0,00	-0,09	-0,06	-0,06	0,23	0,25	0,01	-0,10	-0,02	
NhaT	0,06	0,09	0,15	-0,42	0,11	0,71	-0,27	0,30	0,18	-0,06	0,00	0,04	0,02	-0,09	0,24	0,28	-0,03	-0,05	0,06	
NbT	0,07	0,11	0,20	-0,21	0,21	0,77	-0,26	0,42	0,35	-0,14	-0,03	0,06	0,07	-0,05	0,35	0,44	-0,09	0,02	0,03	
GHAT	0,06	0,06	0,09	-0,49	-0,02	0,54	-0,30	0,20	0,16	-0,15	-0,16	-0,14	-0,08	-0,08	0,15	0,21	-0,18	-0,13	-0,15	

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	IDS	CTV	NS	ISV	NbS1	NbS2	NbS3	NbS4	NbS5	NbS6	NbS7	RecFA	RecLuz	RecMyr	RecCa	RecRo	RecHo	NhaBmp	VhaBmc	VhaBmp
IDS	1,00																			
CTV	0,57	1,00																		
NS	0,87	0,72	1,00																	
ISV	0,73	0,94	0,87	1,00																
NbS1	-0,07	-0,18	-0,06	-0,19	1,00															
NbS2	0,14	0,29	0,18	0,25	0,00	1,00														
NbS3	0,32	0,29	0,34	0,36	0,03	0,33	1,00													
NbS4	0,40	0,45	0,46	0,51	-0,02	0,21	0,52	1,00												
NbS5	0,31	0,41	0,38	0,41	0,13	0,08	0,17	0,48	1,00											
NbS6	-0,03	0,12	0,08	0,11	0,33	0,28	0,16	0,21	0,44	1,00										
NbS7	0,26	-0,03	0,23	0,08	0,00	-0,09	0,06	-0,01	0,09	-0,05	1,00									
RecFA	0,32	0,55	0,34	0,49	-0,06	0,20	0,18	0,14	0,18	0,03	-0,09	1,00								
RecLuz	0,14	-0,10	0,10	-0,01	0,20	-0,19	-0,02	-0,05	-0,05	-0,13	0,18	-0,21	1,00							
RecMyr	0,00	0,08	0,01	0,04	-0,14	-0,06	-0,06	-0,15	-0,06	-0,14	-0,01	0,10	-0,04	1,00						
RecCa	0,24	0,46	0,27	0,42	-0,12	0,17	0,17	0,16	0,18	0,06	-0,04	0,40	-0,08	0,19	1,00					
RecRo	0,38	0,50	0,36	0,51	-0,12	0,36	0,35	0,33	0,20	0,09	-0,05	0,45	-0,11	-0,07	0,16	1,00				
RecHo	0,13	0,26	0,13	0,15	0,09	0,19	-0,08	-0,04	-0,02	-0,06	-0,11	0,36	-0,13	-0,02	0,04	0,22	1,00			
NhaBmp	0,05	0,19	0,08	0,11	-0,19	0,07	-0,08	-0,05	0,08	-0,08	-0,10	0,30	-0,17	0,29	0,22	0,05	0,36	1,00		
VhaBmc	-0,11	-0,11	-0,11	-0,09	0,00	0,02	-0,06	-0,07	-0,11	-0,15	-0,01	-0,12	0,24	-0,04	0,10	-0,06	-0,11	-0,09	1,00	
VhaBmp	0,20	0,32	0,25	0,33	-0,09	0,10	0,12	0,23	0,25	0,08	-0,03	0,29	-0,09	0,00	0,18	0,30	0,01	0,13	-0,04	1,00
Hcou	0,33	0,59	0,38	0,54	-0,08	0,40	0,20	0,34	0,43	0,26	-0,11	0,35	-0,24	-0,05	0,34	0,44	0,23	0,21	-0,07	0,19
RecCou	0,36	0,67	0,42	0,61	-0,12	0,41	0,16	0,32	0,36	0,18	-0,12	0,29	-0,17	-0,07	0,28	0,43	0,21	0,11	-0,07	0,27
RecSORssb	0,27	0,36	0,25	0,36	-0,07	0,23	0,34	0,31	0,21	0,01	-0,09	0,28	-0,11	0,07	0,22	0,46	0,10	0,01	0,02	0,16
RecBOU	0,18	0,11	0,06	0,11	-0,02	0,18	0,18	0,04	0,11	0,02	-0,05	0,24	-0,08	-0,08	0,10	0,30	0,16	0,15	-0,04	0,02
RecAu	0,15	0,11	0,12	0,13	-0,05	0,22	0,33	0,30	0,14	0,03	-0,03	0,17	0,01	-0,06	0,07	0,17	-0,02	0,00	-0,02	0,00
RecGen	0,11	0,11	0,09	0,11	0,00	0,23	0,27	0,23	0,08	0,02	-0,03	0,19	-0,01	-0,06	0,10	0,17	0,03	0,01	-0,03	0,03
Hbou	0,08	0,13	0,08	0,10	0,02	0,31	0,14	0,14	0,05	0,06	-0,05	0,17	-0,03	-0,01	0,22	0,21	0,13	0,15	0,09	-0,01
NhaT	0,04	0,19	0,04	0,11	-0,13	-0,01	-0,01	0,12	0,19	-0,02	-0,09	0,20	-0,18	0,12	0,23	-0,04	0,25	0,48	-0,09	-0,06
NbT	0,10	0,26	0,14	0,19	-0,02	0,22	-0,06	0,11	0,27	0,17	-0,08	0,30	-0,21	0,27	0,25	0,07	0,43	0,57	-0,13	-0,05
GHAT	-0,10	0,00	-0,13	-0,07	-0,16	-0,11	-0,19	-0,12	-0,07	-0,12	-0,07	0,20	-0,12	0,05	0,12	-0,07	0,24	0,48	-0,07	-0,05

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Hcou	RecCou	RecSORssb	RecBOU	RecAu	RecGen	Hbou	NhaT	NbT	GHAT
Hcou	1,00									
RecCou	0,84	1,00								
RecSORssb	0,38	0,44	1,00							
RecBOU	0,26	0,17	0,34	1,00						
RecAu	0,11	0,08	0,29	0,39	1,00					
RecGen	0,13	0,04	0,23	0,40	0,79	1,00				
Hbou	0,17	0,09	0,35	0,56	0,62	0,62	1,00			
NhaT	0,33	0,14	0,02	-0,03	-0,05	-0,04	0,00	1,00		
NbT	0,38	0,21	0,07	0,06	-0,05	-0,04	0,12	0,64	1,00	
GHAT	0,15	0,01	-0,07	-0,04	-0,05	-0,04	-0,04	0,72	0,46	1,00

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Pente	BrMo	Brou	RecF	RecSSB	RecT	RecRGN	RecS1	RecS2	RecS3	RecS4	RecS5	RecS6	RecS7	RecS123	RecS12	RecS34	RecS67	RecS45
Nbssb	0,06	0,14	0,18	-0,11	0,44	0,55	-0,25	0,41	0,32	-0,10	0,10	0,12	0,09	-0,09	0,37	0,42	0,02	0,02	0,13
RecHe	-0,17	-0,32	-0,44	0,21	-0,48	-0,44	0,36	-0,44	-0,43	0,01	-0,10	-0,13	-0,06	0,16	-0,47	-0,50	-0,06	0,06	-0,18
RecCh	0,11	0,23	0,34	0,24	0,30	0,11	-0,05	0,18	0,26	0,02	0,15	0,11	0,28	-0,19	0,21	0,25	0,11	0,11	0,16
RecRx	-0,03	-0,11	-0,02	-0,03	0,06	0,03	-0,06	0,09	0,14	0,04	0,02	-0,02	0,00	0,08	0,15	0,13	0,03	0,06	0,03
RecBO	-0,01	0,02	0,10	-0,13	0,38	0,42	-0,17	0,30	0,36	0,24	0,31	0,19	0,05	-0,09	0,45	0,38	0,33	-0,02	0,33
RecER	0,04	-0,08	0,01	-0,04	0,15	0,20	0,01	0,08	0,10	0,07	0,09	0,12	0,01	-0,04	0,11	0,10	0,09	-0,03	0,13
RecCHA	0,00	0,12	0,04	0,03	-0,02	0,24	0,02	-0,09	-0,13	-0,04	-0,08	-0,07	0,09	-0,04	-0,11	-0,12	-0,07	0,05	-0,05
RecSOR	-0,01	0,08	-0,02	0,01	0,17	0,11	-0,01	0,06	0,13	0,10	0,21	0,18	0,05	-0,04	0,12	0,11	0,19	0,02	0,27
HmoyF	-0,14	-0,06	-0,20	0,24	-0,34	-0,39	0,29	-0,34	-0,34	-0,03	-0,03	-0,01	-0,02	0,17	-0,37	-0,39	-0,03	0,11	-0,07
HmaxF	-0,05	-0,04	-0,09	0,15	-0,19	-0,18	0,15	-0,13	-0,18	-0,03	-0,02	-0,03	0,01	0,06	-0,19	-0,18	-0,03	0,06	-0,06
HcimeMoyF	-0,11	-0,03	-0,17	0,33	-0,21	-0,34	0,20	-0,28	-0,22	-0,16	-0,19	-0,06	0,07	0,10	-0,33	-0,28	-0,21	0,14	-0,19
HcimeMinF	-0,08	0,09	-0,01	0,26	-0,16	-0,27	0,16	-0,24	-0,19	-0,13	-0,15	-0,04	0,12	0,03	-0,28	-0,25	-0,17	0,13	-0,14
Hcanop	-0,04	-0,09	-0,13	0,22	-0,12	-0,18	0,15	-0,14	-0,18	0,02	0,07	0,02	-0,03	0,07	-0,16	-0,18	0,06	0,03	0,03
NbF	-0,02	0,00	-0,03	0,17	-0,10	-0,09	0,14	-0,12	0,03	0,09	0,05	0,04	-0,01	0,10	-0,03	-0,05	0,08	0,07	0,02
NbFTSSB	0,06	0,13	0,18	-0,10	0,27	0,64	-0,20	0,37	0,35	-0,08	0,05	0,10	0,08	-0,03	0,35	0,42	-0,01	0,05	0,09
NhaF	-0,02	0,04	0,08	0,08	-0,05	0,06	-0,08	0,07	0,02	-0,04	-0,04	-0,10	0,09	-0,03	0,05	0,05	-0,05	0,06	-0,06
Cmoy	0,02	0,01	-0,06	-0,09	-0,09	-0,02	0,09	-0,08	-0,04	0,02	-0,02	-0,03	-0,09	0,01	-0,06	-0,07	0,00	-0,07	-0,04
NhaHe	-0,10	-0,05	-0,18	0,18	-0,31	-0,29	0,21	-0,36	-0,26	-0,05	-0,04	-0,10	0,05	0,04	-0,34	-0,36	-0,05	0,08	-0,13
GhaF	-0,14	0,01	-0,10	0,34	-0,27	-0,38	0,11	-0,25	-0,23	-0,01	-0,03	-0,11	0,13	0,12	-0,26	-0,28	-0,02	0,21	-0,12
Ghahe	-0,14	-0,22	-0,42	0,19	-0,47	-0,42	0,19	-0,41	-0,45	-0,02	-0,08	-0,16	-0,06	0,20	-0,47	-0,50	-0,06	0,10	-0,20
PghaHe	-0,15	-0,27	-0,47	0,12	-0,48	-0,40	0,23	-0,40	-0,45	-0,04	-0,09	-0,14	-0,13	0,18	-0,46	-0,49	-0,08	0,02	-0,19
CmoyHe	-0,12	-0,14	-0,28	0,18	-0,40	-0,34	0,27	-0,35	-0,37	-0,01	0,00	-0,06	-0,06	0,13	-0,40	-0,42	0,00	0,05	-0,10
NhaCH	0,06	0,10	0,29	-0,03	0,26	0,26	-0,26	0,45	0,24	0,04	0,01	-0,04	0,07	-0,12	0,39	0,40	0,03	-0,03	0,06
CmoyCH	-0,07	0,17	0,02	0,24	-0,27	-0,29	0,39	-0,43	-0,23	-0,02	0,02	0,02	0,05	0,12	-0,36	-0,38	0,00	0,14	-0,06
Ghach	-0,02	0,23	0,30	0,24	0,11	-0,10	0,05	0,07	0,09	0,05	0,07	0,03	0,20	-0,10	0,09	0,09	0,07	0,10	0,06
PghaCH	0,08	0,25	0,42	0,01	0,31	0,21	-0,04	0,29	0,27	0,06	0,09	0,10	0,16	-0,18	0,31	0,32	0,09	0,01	0,15
NhaEr	0,11	-0,07	0,03	0,00	0,02	0,04	0,02	-0,03	0,00	0,00	0,00	0,01	0,03	-0,03	-0,04	-0,01	0,00	0,00	0,02
CmoyEr	0,26	0,05	0,03	-0,05	0,05	0,18	-0,05	-0,01	-0,04	-0,02	-0,04	0,05	0,06	-0,04	-0,05	-0,03	-0,04	0,02	0,03
PghaEr	0,17	-0,01	0,03	-0,13	0,06	0,19	-0,06	0,02	0,01	0,00	0,01	0,03	0,03	-0,04	-0,01	0,02	0,00	0,00	0,03
NhaBO	0,03	-0,01	0,06	-0,19	0,09	0,29	-0,24	0,22	0,22	-0,09	-0,05	-0,01	-0,06	-0,02	0,22	0,26	-0,08	-0,07	-0,04
CmoyBO	0,01	0,07	0,17	-0,11	0,25	0,17	-0,21	0,25	0,26	-0,02	0,00	0,06	-0,04	-0,03	0,29	0,29	-0,01	-0,06	0,06
Ghabo	0,02	0,01	0,04	-0,18	0,13	0,22	-0,24	0,15	0,20	-0,05	-0,05	-0,02	-0,03	-0,04	0,19	0,20	-0,06	-0,06	-0,02
PghaBO	0,05	0,02	0,07	-0,22	0,20	0,25	-0,26	0,21	0,27	-0,05	-0,04	0,02	-0,08	-0,05	0,26	0,28	-0,05	-0,11	0,00
PghaFeui	0,00	-0,02	0,00	0,01	-0,12	-0,06	0,14	-0,02	-0,13	0,02	-0,03	-0,05	0,02	-0,08	-0,08	-0,09	-0,01	-0,05	-0,07
PghaRx	-0,04	-0,09	0,05	-0,09	0,03	0,04	-0,08	0,03	0,19	-0,01	0,00	-0,05	-0,09	0,11	0,13	0,13	-0,01	0,01	-0,01
PghaHelio	0,15	0,26	0,44	-0,10	0,45	0,38	-0,21	0,40	0,42	0,04	0,07	0,14	0,15	-0,20	0,45	0,48	0,06	-0,02	0,18
Hssbmax	0,14	0,08	0,15	-0,09	0,64	0,39	-0,25	0,35	0,26	0,05	0,18	0,26	-0,01	-0,08	0,35	0,35	0,14	-0,07	0,30
Hssbmin	0,18	0,04	0,16	-0,02	0,70	0,36	-0,28	0,35	0,30	0,08	0,25	0,31	0,07	-0,11	0,37	0,38	0,21	-0,02	0,38
Hssbmoy	0,16	0,06	0,16	-0,06	0,70	0,40	-0,28	0,36	0,29	0,07	0,22	0,29	0,02	-0,10	0,38	0,38	0,18	-0,05	0,35
Sbcou	0,12	0,09	0,16	-0,01	0,69	0,38	-0,28	0,41	0,44	0,11	0,31	0,29	0,12	-0,10	0,48	0,49	0,26	0,03	0,40
Sbsor	0,00	0,03	0,08	-0,07	0,03	0,17	-0,01	0,09	0,00	-0,09	-0,07	0,00	0,01	0,01	0,03	0,05	-0,09	0,02	-0,06
Sbbou	0,01	-0,17	0,06	-0,05	0,04	0,05	-0,02	0,14	0,14	-0,01	-0,16	-0,16	-0,17	-0,05	0,13	0,17	-0,11	-0,19	-0,13
PB	0,07	0,08	0,21	-0,08	0,13	0,28	-0,22	0,29	0,18	-0,06	-0,01	-0,05	0,03	-0,02	0,25	0,27	-0,04	0,01	0,00
BM	0,05	0,02	0,08	0,06	0,30	0,03	-0,25	0,32	0,26	0,11	0,02	0,04	0,03	-0,11	0,35	0,34	0,07	-0,06	0,10
GB	-0,16	-0,06	-0,26	0,28	-0,45	-0,48	0,35	-0,55	-0,40	-0,02	-0,02	-0,08	0,02	0,19	-0,53	-0,55	-0,02	0,17	-0,14
Ivhe	-0,16	-0,25	-0,46	0,16	-0,51	-0,44	0,29	-0,46	-0,48	-0,03	-0,09	-0,13	-0,09	0,17	-0,50	-0,54	-0,07	0,04	-0,20
Ivch	0,09	0,22	0,42	-0,05	0,36	0,25	-0,11	0,38	0,32	0,07	0,09	0,10	0,12	-0,18	0,38	0,40	0,09	-0,03	0,16
Ivbo	0,04	0,03	0,08	-0,19	0,20	0,26	-0,27	0,23	0,27	-0,07	-0,02	0,03	-0,08	-0,05	0,27	0,29	-0,04	-0,11	0,02
expNS	-0,04	-0,08	-0,05	0,08	-0,05	0,00	0,03	0,01	0,01	-0,12	-0,06	0,08	-0,01	0,08	-0,03	0,01	-0,10	0,05	-0,01
expEW	0,03	-0,04	0,03	0,18	-0,11	-0,22	0,18	-0,18	0,01	0,07	0,03	-0,08	0,02	-0,04	-0,10	-0,10	0,05	-0,01	-0,04

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitat. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	IDS	CTV	NS	ISV	NbS1	NbS2	NbS3	NbS4	NbS5	NbS6	NbS7	RecFA	RecLuz	RecMyr	RecCa	RecRo	RecHo	NhaBMP	VhaBMc	VhaBMP
Nbssb	0,15	0,34	0,20	0,26	0,04	0,29	0,02	0,23	0,32	0,24	-0,10	0,27	-0,23	0,13	0,28	0,26	0,37	0,30	-0,09	-0,03
RecHe	-0,19	-0,41	-0,20	-0,31	0,03	-0,25	-0,05	-0,13	-0,21	-0,07	0,15	-0,45	0,16	-0,20	-0,19	-0,29	-0,37	-0,38	0,18	-0,11
RecCh	-0,03	0,30	0,09	0,23	0,03	0,28	0,05	0,14	0,14	0,12	-0,16	0,24	-0,22	-0,01	0,02	0,14	0,13	0,04	-0,15	0,10
RecRx	0,07	0,12	0,06	0,10	-0,08	-0,01	0,07	0,01	0,14	0,14	-0,05	0,15	-0,03	0,09	0,23	-0,02	0,13	0,06	-0,04	0,02
RecBO	0,24	0,48	0,25	0,42	-0,21	0,15	0,17	0,35	0,22	0,03	-0,10	0,32	-0,10	-0,01	0,35	0,20	0,22	0,26	-0,05	0,15
RecER	0,08	0,14	0,07	0,14	0,03	0,05	0,09	0,22	0,11	0,17	-0,04	-0,02	-0,06	-0,04	0,09	0,08	-0,04	-0,02	-0,03	-0,04
RecCHA	-0,17	-0,08	-0,13	-0,10	0,25	-0,09	0,00	0,02	0,06	0,21	-0,03	-0,07	-0,03	-0,08	-0,09	-0,05	0,00	-0,09	-0,04	-0,05
RecSOR	0,13	0,23	0,14	0,22	-0,10	0,01	0,10	0,31	0,25	0,16	-0,04	0,02	-0,07	-0,06	0,09	0,15	-0,08	-0,04	-0,03	0,15
HmoyF	-0,10	-0,28	-0,10	-0,20	0,15	-0,22	-0,02	-0,05	-0,13	-0,05	0,20	-0,25	0,16	-0,18	-0,24	-0,19	-0,31	-0,36	0,05	-0,05
HmaxF	-0,05	-0,14	-0,04	-0,10	0,08	-0,09	-0,02	-0,04	-0,08	-0,02	0,08	-0,10	0,05	-0,01	-0,15	-0,12	-0,17	-0,18	0,02	-0,03
HcimeMoyF	-0,20	-0,29	-0,22	-0,25	0,32	0,08	-0,05	-0,05	-0,02	0,26	0,08	-0,28	0,02	-0,32	-0,28	-0,11	-0,10	-0,31	0,01	-0,11
HcimeMinF	-0,22	-0,22	-0,23	-0,21	0,30	0,02	-0,05	-0,01	-0,05	0,19	0,01	-0,25	-0,01	-0,34	-0,29	-0,08	-0,10	-0,30	-0,03	-0,07
Hcanop	0,03	-0,09	0,00	-0,03	0,11	-0,03	0,06	0,03	0,02	0,06	0,09	-0,10	0,08	-0,02	-0,08	-0,06	-0,20	-0,22	0,04	0,00
NbF	0,00	0,00	0,00	0,03	-0,03	0,00	0,09	0,09	0,15	0,32	0,08	-0,01	0,02	-0,02	-0,05	-0,07	-0,07	0,01	-0,01	0,07
NbFTSSB	0,12	0,30	0,17	0,23	0,00	0,25	0,01	0,20	0,36	0,34	-0,06	0,28	-0,21	0,20	0,24	0,12	0,38	0,46	-0,12	-0,01
NhaF	-0,11	0,03	-0,09	-0,03	-0,05	0,01	-0,09	-0,05	-0,05	-0,05	-0,08	-0,04	-0,04	0,13	-0,06	-0,07	0,13	0,18	-0,04	-0,02
Cmoy	-0,02	-0,10	-0,05	-0,06	0,07	-0,02	0,08	0,02	-0,05	0,04	0,06	-0,01	0,10	-0,07	0,08	-0,01	-0,12	-0,09	0,12	-0,01
NhaHe	-0,22	-0,27	-0,19	-0,25	0,02	-0,14	-0,07	-0,06	-0,13	0,00	0,03	-0,30	0,10	-0,11	-0,24	-0,21	-0,22	-0,18	0,08	-0,07
GhaF	-0,14	-0,17	-0,10	-0,14	0,08	-0,17	-0,06	-0,08	-0,11	-0,01	0,11	-0,22	0,15	-0,14	-0,23	-0,12	-0,10	-0,26	-0,02	-0,06
Ghahe	-0,09	-0,42	-0,11	-0,30	0,07	-0,32	-0,06	-0,14	-0,20	-0,13	0,18	-0,43	0,30	-0,16	-0,17	-0,31	-0,31	-0,35	0,17	-0,13
PghaHe	-0,07	-0,43	-0,13	-0,31	0,06	-0,30	-0,06	-0,14	-0,21	-0,17	0,16	-0,44	0,32	-0,17	-0,15	-0,31	-0,32	-0,34	0,22	-0,13
CmoyHe	-0,04	-0,33	-0,05	-0,21	0,07	-0,25	-0,02	-0,10	-0,07	0,02	0,16	-0,35	0,21	-0,13	-0,15	-0,27	-0,30	-0,30	0,11	-0,10
NhaCH	0,10	0,30	0,13	0,22	-0,05	0,20	-0,02	-0,07	-0,05	-0,11	-0,13	0,28	-0,20	0,29	0,13	0,16	0,38	0,36	-0,14	0,06
CmoyCH	-0,19	-0,24	-0,12	-0,18	0,12	-0,14	-0,05	0,02	-0,01	0,19	0,15	-0,24	0,13	-0,26	-0,35	-0,13	-0,27	-0,30	0,00	-0,01
Ghach	-0,05	0,15	0,03	0,11	0,08	0,11	-0,01	-0,02	-0,02	0,05	-0,05	0,12	-0,11	-0,02	-0,16	0,12	0,11	-0,03	-0,16	0,07
PghaCH	0,02	0,32	0,11	0,24	0,02	0,21	0,04	0,05	0,05	0,06	-0,13	0,33	-0,26	0,13	0,00	0,22	0,20	0,17	-0,20	0,11
NhaEr	-0,04	-0,01	-0,07	-0,01	0,02	0,00	0,00	0,06	0,05	0,14	-0,03	-0,09	-0,05	-0,05	0,02	-0,02	-0,08	-0,04	-0,03	-0,03
CmoyEr	-0,06	-0,01	-0,06	-0,01	0,06	0,00	0,06	0,01	-0,01	0,28	-0,04	-0,11	-0,06	-0,01	0,01	-0,01	-0,09	-0,02	-0,04	-0,04
PghaEr	0,00	0,01	-0,03	0,01	0,01	0,06	0,03	0,09	0,08	0,27	-0,03	-0,10	-0,06	-0,01	0,07	0,00	-0,06	0,03	-0,03	-0,04
NhaBO	0,04	0,11	0,00	0,06	-0,11	0,05	-0,06	0,00	0,10	0,01	-0,07	0,12	-0,06	0,11	0,11	-0,01	0,22	0,27	-0,03	0,01
CmoyBO	0,14	0,21	0,07	0,15	-0,02	0,09	0,01	0,08	0,13	0,08	-0,10	0,29	-0,09	0,04	0,18	0,14	0,25	0,24	-0,06	0,15
Ghabo	0,01	0,10	-0,03	0,05	-0,12	0,05	-0,05	0,03	0,11	0,03	-0,07	0,15	-0,08	0,04	0,10	0,06	0,21	0,24	-0,03	0,04
PghaBO	0,08	0,15	0,02	0,09	-0,12	0,11	-0,02	0,05	0,14	0,00	-0,08	0,21	-0,05	0,03	0,16	0,10	0,24	0,28	-0,04	0,06
Pghafeui	-0,03	-0,09	-0,04	-0,06	0,07	-0,04	-0,05	-0,09	-0,16	-0,06	-0,04	-0,09	0,05	-0,06	-0,13	-0,09	-0,08	-0,09	0,00	-0,01
PghaRx	0,00	0,07	-0,01	0,04	-0,06	0,01	0,10	0,05	0,09	0,10	-0,04	0,15	-0,04	0,10	0,18	-0,03	0,03	0,08	-0,03	0,02
PghaHelio	0,06	0,42	0,11	0,30	-0,05	0,31	0,04	0,11	0,16	0,15	-0,16	0,42	-0,32	0,16	0,12	0,31	0,30	0,34	-0,21	0,14
Hssbmax	0,25	0,39	0,26	0,36	-0,01	0,23	0,11	0,21	0,38	0,15	-0,10	0,32	-0,18	-0,04	0,20	0,35	0,25	0,16	-0,05	0,12
Hssbmin	0,27	0,47	0,30	0,43	-0,03	0,29	0,14	0,25	0,35	0,19	-0,10	0,32	-0,18	-0,08	0,24	0,35	0,21	0,17	-0,04	0,16
Hssbmoy	0,27	0,44	0,29	0,41	-0,02	0,27	0,13	0,24	0,38	0,17	-0,11	0,33	-0,19	-0,06	0,22	0,36	0,24	0,17	-0,06	0,15
Sbcou	0,32	0,57	0,35	0,51	-0,11	0,33	0,09	0,31	0,33	0,16	-0,10	0,34	-0,20	0,00	0,25	0,38	0,34	0,27	-0,10	0,23
Sbsor	0,03	-0,01	0,03	-0,01	0,05	-0,05	-0,05	-0,03	0,12	0,06	-0,05	0,08	-0,04	0,13	0,04	0,04	0,03	0,05	0,07	-0,02
Sbbou	-0,02	-0,02	-0,04	-0,04	0,07	0,25	0,13	-0,07	-0,05	0,01	-0,04	0,11	0,01	0,11	0,23	0,08	0,00	0,11	0,24	-0,02
PB	0,01	0,18	0,04	0,11	-0,05	0,11	-0,12	-0,03	-0,03	-0,10	-0,11	0,12	-0,05	0,19	0,13	-0,03	0,29	0,35	-0,09	0,00
BM	0,13	0,30	0,08	0,23	-0,09	0,16	0,12	0,01	0,07	-0,02	-0,09	0,31	-0,15	0,02	0,16	0,37	0,23	0,07	-0,09	0,07
GB	-0,17	-0,40	-0,12	-0,29	0,13	-0,28	-0,06	-0,05	-0,13	0,06	0,22	-0,42	0,22	-0,24	-0,35	-0,28	-0,38	-0,42	0,05	-0,05
lvhe	-0,12	-0,45	-0,16	-0,34	0,05	-0,30	-0,07	-0,14	-0,22	-0,14	0,15	-0,47	0,31	-0,17	-0,22	-0,33	-0,36	-0,36	0,22	-0,13
lvch	0,08	0,36	0,15	0,28	0,02	0,23	0,06	0,05	0,06	0,04	-0,13	0,40	-0,27	0,16	0,09	0,26	0,26	0,23	-0,20	0,10
lvbo	0,09	0,16	0,04	0,11	-0,12	0,12	-0,03	0,06	0,13	0,00	-0,08	0,21	-0,03	0,03	0,16	0,09	0,24	0,26	-0,03	0,09
expNS	0																			

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Hcou	RecCou	RecSORsb	RecBOU	RecAu	RecGen	Hbou	NhaT	NbT	GHAT	Nbssb	RecHe	RecCh	RecRx	RecBO	RecER	RecCHA	RecSOR	HmoyF
Nbssb	0,55	0,39	0,38	0,09	0,04	0,04	0,24	0,43	0,64	0,24	1,00								
RecHe	-0,51	-0,45	-0,26	-0,20	-0,09	-0,12	-0,13	-0,38	-0,47	-0,28	-0,41	1,00							
RecCh	0,23	0,31	0,02	0,10	0,09	0,04	0,09	0,01	0,10	-0,12	0,11	-0,41	1,00						
RecRx	0,08	0,07	0,15	0,06	0,09	0,12	0,08	0,05	0,08	0,02	0,11	-0,04	-0,13	1,00					
RecBO	0,45	0,31	0,13	0,11	-0,01	0,04	0,08	0,44	0,35	0,33	0,30	-0,34	0,03	0,04	1,00				
RecER	0,22	0,13	-0,02	-0,02	0,00	0,04	0,01	0,17	0,18	0,07	0,14	-0,11	0,01	-0,04	0,13	1,00			
RecCHA	0,16	0,10	0,04	-0,02	-0,03	-0,03	-0,02	0,30	0,12	0,13	0,09	-0,06	0,01	0,00	0,09	0,06	1,00		
RecSOR	0,23	0,18	0,11	-0,03	-0,02	-0,02	-0,03	0,23	0,08	0,01	0,10	-0,15	0,05	-0,03	0,26	0,02	0,23	1,00	
HmoyF	-0,34	-0,29	-0,21	-0,13	-0,05	-0,03	-0,12	-0,34	-0,40	-0,27	-0,36	0,44	-0,10	-0,04	-0,26	-0,05	-0,01	-0,06	1,00
HmaxF	-0,19	-0,16	-0,13	-0,08	-0,02	-0,02	-0,04	-0,32	-0,24	-0,14	-0,20	0,20	-0,01	-0,02	-0,15	-0,03	-0,02	-0,04	0,88
HcimeMoyF	-0,15	-0,16	-0,21	0,01	-0,04	-0,02	-0,04	-0,32	-0,24	-0,30	-0,17	0,32	0,04	-0,12	-0,25	0,02	0,12	-0,08	0,36
HcimeMinF	-0,11	-0,10	-0,17	0,02	-0,04	-0,03	-0,07	-0,23	-0,23	-0,24	-0,12	0,22	0,11	-0,12	-0,17	0,05	0,19	-0,04	0,32
Hcanop	-0,14	-0,11	-0,07	-0,06	0,00	0,00	-0,03	-0,20	-0,18	-0,22	-0,19	0,19	-0,03	0,00	-0,15	-0,03	-0,05	-0,02	0,81
NbF	0,02	-0,06	-0,03	0,01	0,01	0,07	-0,04	-0,05	0,02	-0,02	-0,07	0,09	-0,08	0,21	0,08	0,02	0,04	0,04	0,10
NbFTSSB	0,47	0,27	0,20	0,08	-0,01	0,02	0,16	0,53	0,86	0,36	0,78	-0,41	0,07	0,18	0,36	0,18	0,13	0,10	-0,34
NhaF	-0,03	-0,01	-0,03	0,06	-0,07	-0,05	0,02	0,06	0,13	0,03	0,05	-0,14	0,15	0,03	0,11	-0,09	-0,05	0,01	-0,14
Cmoy	-0,06	-0,12	-0,01	-0,05	0,07	0,06	0,03	0,00	-0,06	0,03	-0,03	0,16	-0,22	0,00	-0,03	0,19	0,08	-0,02	0,18
NhaHe	-0,31	-0,27	-0,17	-0,11	-0,07	-0,07	-0,10	-0,23	-0,28	-0,18	-0,24	0,37	-0,07	0,01	-0,20	-0,09	-0,08	-0,05	0,23
GhaF	-0,26	-0,20	-0,18	0,01	-0,08	-0,06	-0,05	-0,30	-0,34	-0,24	-0,28	0,30	0,04	-0,05	-0,19	-0,10	0,01	-0,04	0,35
Ghahe	-0,50	-0,43	-0,26	-0,17	-0,10	-0,10	-0,14	-0,34	-0,44	-0,25	-0,41	0,77	-0,46	-0,03	-0,34	-0,12	-0,08	-0,10	0,49
PghaHe	-0,50	-0,44	-0,25	-0,18	-0,10	-0,10	-0,11	-0,33	-0,43	-0,25	-0,41	0,78	-0,53	-0,01	-0,33	-0,11	-0,10	-0,10	0,48
CmoyHe	-0,43	-0,38	-0,24	-0,19	-0,10	-0,10	-0,14	-0,31	-0,35	-0,23	-0,37	0,66	-0,35	-0,02	-0,33	-0,11	-0,06	-0,11	0,46
NhaCH	0,19	0,24	0,10	0,21	0,00	0,03	0,17	0,14	0,31	0,05	0,20	-0,47	0,42	-0,06	0,11	-0,08	-0,09	-0,05	-0,35
CmoyCH	-0,27	-0,24	-0,21	-0,11	-0,03	-0,04	-0,13	-0,27	-0,34	-0,17	-0,31	0,28	0,18	-0,17	-0,20	0,04	0,04	-0,05	0,36
Ghach	0,03	0,13	-0,02	0,15	0,01	0,02	0,07	-0,16	-0,11	-0,19	-0,04	-0,28	0,65	-0,15	-0,10	-0,08	0,02	-0,04	-0,03
PghaCH	0,24	0,28	0,15	0,15	0,07	0,07	0,10	0,08	0,16	-0,02	0,16	-0,53	0,71	-0,15	0,07	-0,02	0,05	0,01	-0,28
NhaEr	0,05	0,04	-0,04	-0,03	-0,02	-0,02	-0,03	0,04	0,02	0,01	0,01	0,02	0,04	-0,03	-0,03	0,61	0,06	-0,02	0,01
CmoyEr	0,16	0,11	0,00	-0,04	-0,03	-0,02	-0,04	0,14	0,13	0,09	0,13	-0,07	0,00	-0,04	-0,05	0,62	0,27	-0,01	-0,03
PghaEr	0,13	0,07	-0,04	-0,03	-0,02	-0,02	-0,03	0,17	0,19	0,11	0,24	-0,08	-0,04	-0,03	-0,02	0,62	0,05	-0,01	-0,07
NhaBO	0,23	0,11	0,02	0,08	-0,02	-0,01	0,02	0,36	0,30	0,47	0,21	-0,26	-0,12	0,04	0,51	-0,04	0,00	0,06	-0,25
CmoyBO	0,35	0,24	0,17	0,20	0,02	0,07	0,07	0,22	0,26	0,20	0,24	-0,35	-0,13	0,07	0,47	-0,04	-0,02	0,09	-0,26
Ghabo	0,30	0,14	0,09	0,10	0,01	0,00	0,03	0,31	0,22	0,43	0,22	-0,27	-0,17	0,04	0,55	-0,04	0,03	0,11	-0,19
PghaBO	0,34	0,21	0,10	0,09	0,00	-0,01	0,02	0,36	0,29	0,48	0,26	-0,31	-0,18	0,07	0,55	-0,04	0,01	0,10	-0,24
PghaFeui	-0,16	-0,08	-0,14	0,01	-0,07	-0,08	-0,03	-0,10	-0,19	-0,06	-0,15	0,19	0,21	-0,29	-0,06	0,05	-0,07	-0,11	0,16
PghaRx	0,03	0,02	0,21	0,06	0,19	0,23	0,14	0,04	0,05	0,09	0,08	-0,09	-0,09	0,64	0,02	-0,03	-0,04	-0,03	-0,05
PghaHelio	0,49	0,43	0,19	0,18	0,08	0,07	0,10	0,29	0,40	0,23	0,39	-0,74	0,55	-0,11	0,30	0,12	0,06	0,04	-0,42
Hssbmax	0,74	0,58	0,32	0,19	0,11	0,10	0,13	0,25	0,34	0,14	0,55	-0,44	0,18	0,07	0,31	0,12	0,09	0,14	-0,30
Hssbmin	0,82	0,69	0,21	0,14	0,05	0,04	0,04	0,21	0,28	0,13	0,41	-0,43	0,22	0,04	0,36	0,16	0,06	0,12	-0,27
Hssbmoy	0,81	0,66	0,28	0,18	0,09	0,07	0,09	0,25	0,33	0,14	0,51	-0,46	0,21	0,05	0,35	0,15	0,08	0,14	-0,30
Sbcou	0,83	0,80	0,25	0,13	0,00	0,00	0,03	0,32	0,38	0,25	0,48	-0,47	0,26	0,10	0,37	0,11	0,07	0,17	-0,33
Sbsor	-0,01	-0,06	0,16	-0,02	0,06	-0,03	0,01	0,01	0,13	0,02	0,39	-0,05	-0,07	0,06	0,00	-0,02	-0,05	-0,04	-0,10
Sbbou	0,09	0,00	0,21	0,37	0,36	0,44	0,62	0,06	0,08	-0,02	0,04	-0,06	-0,03	0,14	0,02	-0,03	0,05	-0,03	-0,07
PB	0,12	0,12	0,07	0,13	-0,07	-0,04	0,11	0,23	0,33	0,20	0,24	-0,35	0,15	0,02	0,25	-0,04	-0,03	0,06	-0,32
BM	0,33	0,33	0,19	0,27	0,14	0,14	0,16	0,01	0,03	-0,06	0,14	-0,32	0,23	0,03	0,07	0,03	0,02	0,00	-0,17
GB	-0,48	-0,42	-0,28	-0,21	-0,11	-0,10	-0,18	-0,40	-0,49	-0,27	-0,45	0,61	-0,18	-0,05	-0,34	-0,08	-0,01	-0,03	0,56
Ivhe	-0,53	-0,46	-0,26	-0,19	-0,11	-0,11	-0,13	-0,37	-0,47	-0,28	-0,43	0,78	-0,47	-0,01	-0,35	-0,12	-0,12	-0,08	0,49
Ivch	0,29	0,32	0,19	0,18	0,10	0,09	0,13	0,13	0,22	0,03	0,21	-0,56	0,65	-0,12	0,08	-0,02	0,04	0,00	-0,31
Ivbo	0,33	0,22	0,07	0,07	-0,01	-0,01	0,01	0,34	0,28	0,45	0,25	-0,31	-0,15	0,07	0,55	-0,04	-0,02	0,06	-0,25
expNS	0,00	0,00	-0,06	-0,11	-0,07	-0,08	-0,08	-0,04	0,03	-0,02	0,05	0,14	-0,07	0,03	-0,02	-0,01	-0,03	-0,06	0,15
expEW	-0,12	-0,08	-0,03	0,04	0,05	0,04	0,04	-0,22	-0,23	-0,19	-0,21	0,12	0,15	-0,07	-0,08	-0,04	0,10	-0,04	0,18

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Hcime		NbFT				Cmoy			Cmoy											
	HmaxF	MoyF	MinF	Hcanop	NbF	SSB	NhaF	Cmoy	NhaHe	GhaF	Ghahe	PghaHe	He	NhaCH	CH	Ghach	PghaCH	NhaEr	CmoyEr	PghaEr	
HmaxF	1,00																				
HcimeMoyF	0,16	1,00																			
HcimeMinF	0,13	0,86	1,00																		
Hcanop	0,95	0,08	-0,02	1,00																	
NbF	0,06	0,19	0,06	0,07	1,00																
NbFTSSB	-0,16	-0,13	-0,16	-0,15	0,40	1,00															
NhaF	-0,07	0,05	0,06	-0,08	0,15	0,16	1,00														
Cmoy	0,10	0,03	0,05	0,08	-0,07	-0,07	-0,70	1,00													
NhaHe	0,09	0,24	0,21	0,07	0,16	-0,20	0,60	-0,40	1,00												
GhaF	0,18	0,35	0,28	0,16	0,24	-0,21	0,36	-0,22	0,35	1,00											
Ghahe	0,26	0,19	0,08	0,27	0,03	-0,41	-0,06	0,10	0,46	0,45	1,00										
PghaHe	0,25	0,16	0,04	0,27	0,00	-0,43	-0,15	0,19	0,39	0,22	0,92	1,00									
CmoyHe	0,25	0,16	0,02	0,29	0,24	-0,26	-0,39	0,38	0,03	0,26	0,68	0,71	1,00								
NhaCH	-0,13	-0,22	-0,17	-0,12	-0,20	0,18	0,47	-0,38	-0,25	0,03	-0,47	-0,51	-0,41	1,00							
CmoyCH	0,17	0,37	0,37	0,11	0,33	-0,19	-0,15	0,19	0,25	0,30	0,17	0,09	0,27	-0,38	1,00						
Ghach	-0,01	0,15	0,20	-0,04	-0,01	-0,08	0,29	-0,26	0,00	0,50	-0,36	-0,51	-0,25	0,53	0,28	1,00					
PghaCH	-0,13	-0,11	0,00	-0,16	-0,19	0,08	0,09	-0,13	-0,25	-0,13	-0,68	-0,75	-0,49	0,58	0,12	0,74	1,00				
NhaEr	0,00	0,08	0,11	-0,02	0,07	0,05	-0,03	0,07	-0,06	0,02	-0,05	-0,06	-0,06	-0,08	0,08	-0,03	-0,06	1,00			
CmoyEr	-0,03	0,04	0,08	-0,03	0,15	0,19	-0,10	0,20	-0,08	-0,08	-0,10	-0,09	-0,05	-0,09	0,05	-0,05	-0,04	0,43	1,00		
PghaEr	-0,04	0,00	0,05	-0,04	0,00	0,21	-0,09	0,17	-0,07	-0,14	-0,10	-0,09	-0,09	-0,10	-0,05	-0,12	-0,14	0,59	0,65	1,00	
NhaBO	-0,12	-0,13	-0,12	-0,13	0,23	0,36	0,23	-0,15	-0,16	-0,05	-0,24	-0,25	-0,26	0,06	-0,16	-0,16	-0,13	-0,05	-0,06	-0,05	
CmoyBO	-0,14	-0,08	-0,07	-0,15	0,32	0,39	0,09	-0,13	-0,22	-0,13	-0,32	-0,33	-0,31	0,07	-0,21	-0,14	-0,07	-0,06	-0,08	-0,06	
Ghabo	-0,11	-0,08	-0,08	-0,12	0,25	0,33	0,15	-0,12	-0,17	0,02	-0,24	-0,25	-0,26	0,01	-0,16	-0,17	-0,18	-0,05	-0,06	-0,05	
PghaBO	-0,13	-0,12	-0,12	-0,13	0,25	0,39	0,11	-0,09	-0,20	-0,12	-0,28	-0,29	-0,30	-0,01	-0,14	-0,22	-0,17	-0,05	-0,07	-0,05	
PghaFui	0,10	-0,01	0,00	0,09	-0,19	-0,26	-0,09	0,13	0,08	0,00	0,17	0,18	0,12	0,11	0,27	0,23	0,32	0,04	0,04	0,04	
PghaRx	-0,03	-0,14	-0,15	-0,02	0,32	0,20	0,08	-0,05	0,00	0,01	-0,09	-0,10	-0,02	-0,04	-0,13	-0,13	-0,15	-0,03	-0,03	-0,03	
PghaHelio	-0,21	-0,09	0,01	-0,25	-0,05	0,38	0,13	-0,13	-0,38	-0,20	-0,88	-0,95	-0,68	0,53	-0,02	0,56	0,81	0,07	0,09	0,10	
Hssbmax	-0,17	-0,17	-0,13	-0,13	-0,04	0,42	-0,04	-0,06	-0,28	-0,28	-0,43	-0,42	-0,37	0,17	-0,26	-0,01	0,22	0,03	0,10	0,09	
Hssbmin	-0,16	-0,14	-0,10	-0,11	-0,01	0,33	-0,08	-0,04	-0,29	-0,24	-0,44	-0,42	-0,35	0,14	-0,21	0,03	0,21	0,05	0,12	0,12	
Hssbmoy	-0,17	-0,16	-0,12	-0,13	-0,03	0,40	-0,05	-0,06	-0,30	-0,27	-0,45	-0,44	-0,38	0,17	-0,25	0,01	0,23	0,04	0,12	0,11	
Sbcou	-0,18	-0,14	-0,10	-0,15	0,09	0,46	0,08	-0,17	-0,27	-0,18	-0,47	-0,48	-0,40	0,27	-0,25	0,10	0,24	0,00	0,09	0,04	
Sbsor	-0,06	-0,15	-0,13	-0,06	-0,09	0,21	-0,05	0,09	-0,08	-0,08	-0,01	-0,03	-0,01	0,02	-0,15	-0,08	-0,03	0,00	0,03	0,19	
Sbbou	-0,03	-0,08	-0,11	0,01	-0,05	0,04	-0,05	0,09	-0,09	-0,11	-0,08	-0,04	-0,06	0,05	-0,11	-0,04	0,03	-0,03	-0,04	-0,03	
PB	-0,17	-0,12	-0,07	-0,18	0,05	0,32	0,70	-0,45	0,09	0,17	-0,28	-0,35	-0,42	0,65	-0,28	0,28	0,21	-0,02	-0,09	-0,05	
BM	-0,07	-0,07	-0,05	-0,06	-0,04	0,07	0,12	-0,14	-0,20	0,18	-0,29	-0,32	-0,33	0,35	-0,26	0,35	0,24	0,07	0,01	-0,01	
GB	0,30	0,36	0,27	0,28	0,20	-0,39	-0,20	0,17	0,30	0,58	0,65	0,53	0,63	-0,51	0,54	0,06	-0,33	-0,02	-0,03	-0,09	
lvhe	0,24	0,21	0,10	0,26	0,05	-0,43	-0,04	0,09	0,57	0,27	0,90	0,96	0,62	-0,54	0,19	-0,42	-0,69	-0,08	-0,10	-0,10	
lvch	-0,14	-0,17	-0,08	-0,15	-0,27	0,10	-0,03	-0,04	-0,42	-0,18	-0,68	-0,73	-0,42	0,64	-0,03	0,65	0,95	-0,09	-0,06	-0,14	
lvbo	-0,13	-0,13	-0,13	-0,13	0,25	0,38	0,10	-0,09	-0,20	-0,13	-0,28	-0,29	-0,30	-0,02	-0,12	-0,21	-0,14	-0,05	-0,07	-0,06	
expNS	0,12	0,11	0,05	0,12	0,02	0,05	0,01	-0,03	0,13	0,05	0,12	0,10	0,04	-0,12	0,03	-0,09	-0,13	-0,08	0,05	-0,01	
expEW	0,09	0,19	0,18	0,08	0,10	-0,18	0,00	0,04	0,09	0,20	0,02	0,02	0,09	-0,07	0,20	0,21	0,08	0,06	0,03	-0,04	

Tableau 6.5 (suite) : Matrice de corrélation de Spearman pour toutes les variables de l'habitats. Les valeurs indiquées en gras sont les corrélations significatives ($p < 0,05$).

	Cmoy		Pgha	Pgha	Pgha	Pgha	Hssb	Hssb	Hssb													
	NhaBO	BO	Ghabo	BO	feui	Rx	Helio	max	min	moy	Sbcou	Sbsor	Sbbou	PB	BM	GB	Ivhe	Ivch	Ivbo	expNS	expEW	
NhaBO	1,00																					
CmoyBO	0,55	1,00																				
Ghabo	0,83	0,69	1,00																			
PghaBO	0,83	0,78	0,91	1,00																		
Pghafeui	-0,07	-0,16	-0,12	-0,10	1,00																	
PghaRx	0,09	0,09	0,07	0,05	-0,49	1,00																
PghaHelio	0,22	0,29	0,22	0,26	0,04	-0,11	1,00															
Hssbmax	0,16	0,29	0,24	0,26	-0,12	0,04	0,41	1,00														
Hssbmin	0,19	0,31	0,26	0,29	-0,10	0,01	0,43	0,80	1,00													
Hssbmoy	0,19	0,31	0,26	0,29	-0,12	0,03	0,44	0,96	0,93	1,00												
Sbcou	0,32	0,35	0,32	0,37	-0,14	0,06	0,47	0,55	0,68	0,64	1,00											
Sbsor	-0,04	0,03	-0,01	-0,01	-0,04	0,13	0,01	0,34	0,16	0,27	-0,16	1,00										
Sbbou	0,00	0,00	-0,01	-0,01	-0,06	0,20	0,00	0,06	0,03	0,05	-0,14	-0,04	1,00									
PB	0,30	0,24	0,27	0,26	-0,09	0,10	0,31	0,13	0,06	0,11	0,17	0,05	0,03	1,00								
BM	0,00	0,16	0,08	0,05	-0,13	0,05	0,32	0,23	0,30	0,27	0,33	0,02	0,04	0,03	1,00							
GB	-0,23	-0,33	-0,22	-0,28	0,11	-0,04	-0,50	-0,42	-0,40	-0,43	-0,44	-0,10	-0,12	-0,38	-0,45	1,00						
Ivhe	-0,28	-0,36	-0,28	-0,32	0,19	-0,09	-0,91	-0,45	-0,46	-0,48	-0,49	-0,06	-0,06	-0,31	-0,35	0,57	1,00					
Ivch	-0,13	-0,03	-0,15	-0,16	0,26	-0,11	0,79	0,27	0,26	0,28	0,27	0,00	0,07	0,17	0,30	-0,40	-0,75	1,00				
Ivbo	0,87	0,75	0,86	0,98	-0,07	0,05	0,27	0,25	0,30	0,29	0,38	-0,02	-0,02	0,24	0,04	-0,27	-0,32	-0,14	1,00			
expNS	0,06	-0,01	0,02	0,05	-0,02	0,03	-0,09	-0,02	0,03	0,00	0,03	0,06	-0,02	-0,10	-0,02	0,13	0,13	-0,14	0,05	1,00		
expEW	-0,04	-0,01	0,02	-0,02	0,17	-0,06	0,00	-0,06	-0,02	-0,05	-0,12	-0,13	0,08	-0,05	-0,04	0,16	0,03	0,05	-0,03	-0,20	1,00	

Annexe 7.1 : Corrélations des variables de l'habitat avec les axes de l'analyse en composantes principales

Tableau 7.1.1 : Corrélations des variables de l'habitat (59) avec les trois premiers axes de l'analyse en composantes principales.

	Acronyme	F1	F2	F3
<u>Structure de la futaie</u>				
Nombre de tiges /ha	NhaF	-0,28	0,18	-0,17
Circonférence moyenne (cm)	Cmoy	0,23	-0,17	0,05
Surface terrière totale (m ² /ha)	GhaF	0,40	0,18	0,07
Nombre de petits bois	PB	-0,51	0,08	-0,23
Nombre de bois moyens	BM	-0,38	0,19	0,14
Nombre de gros bois	GB	0,78	-0,09	0,09
Hauteur moyenne de la futaie (m)	HmoyF	0,80	-0,06	0,16
Hauteur de cime moyenne (m)	HcimeMoyF	0,36	0,08	-0,12
Hauteur de la canopée (m)	Hcanop	0,59	-0,18	0,37
<u>Sous-bois et taillis</u>				
Nombre de cépées de taillis	NhaT	-0,68	-0,13	-0,43
Surface terrière du taillis (m ² /ha)	GhaT	-0,65	-0,11	-0,49
Recouvrement du noisetier	RecCou	-0,76	-0,04	0,41
Recouvrement du sorbier dans le sous-bois	RecSORssb	-0,40	-0,04	0,42
Hauteur moyenne du sous-bois (m)	Hssbmoy	-0,79	-0,08	0,32
Hauteur du noisetier (m)	Hcou	-0,80	-0,10	0,34
Présence de sous-bois de noisetier	Sbcou	-0,72	-0,10	0,28
Présence de sous-bois de sorbier	Sbsor	-0,12	-0,07	-0,03
Présence de sous-bois de bourdaine	Sbbou	-0,09	0,00	0,04
Présence d'un taillis de charme	Tcha	-0,02	0,03	-0,44
Nombre d'essences dans le taillis	NbT	-0,70	-0,16	-0,39
Nombre d'essence du sous-bois	Nbssb	-0,74	-0,16	-0,06
<u>Strates et complexité de l'habitat</u>				
Recouvrement de la futaie	RecF	0,15	0,28	0,19
Recouvrement du sous-bois	RecSSB	-0,75	-0,03	0,45
Recouvrement du taillis	RecT	-0,66	-0,09	-0,40
Recouvrement de la régénération	RecRGN	0,43	0,00	0,20
Recouvrement des strates de 0 à 2 m	RecS123	-0,72	-0,02	0,33
Recouvrement des strates de 2 à 8 m	RecS45	-0,24	-0,05	0,65
Indice de diversité de la stratification	IDS	-0,30	-0,22	0,69
Nombre de strates	NS	-0,35	-0,14	0,72
Indice de stratification verticale	ISV	-0,55	-0,07	0,66
<u>Essences du peuplement</u>				
Recouvrement du hêtre	RecHe	0,81	-0,19	0,08
Recouvrement des chênes	RecCh	-0,30	0,66	0,09
Recouvrement des résineux	RecRx	-0,14	-0,23	0,09
Recouvrement du bouleau	RecBO	-0,72	-0,23	-0,01
Recouvrement de l'érable	RecER	-0,11	-0,04	-0,21
Recouvrement du charme	RecCHA	0,02	0,08	-0,31
Recouvrement du sorbier	RecSOR	-0,24	-0,08	0,11
Nombre d'essences dans la futaie	NbF	0,08	-0,50	-0,01
Nombre d'essences	NbFTSSB	-0,65	-0,33	-0,26
Pourcentage de surface terrière en feuillus	Pghafeui	0,18	0,29	0,01
Pourcentage de surface terrière en essences héliophiles	PghaHelio	-0,80	0,40	-0,09

	Acronyme	F1	F2	F3
<u>Composition de la futaie</u>				
Nombre de tiges de hêtre	NhaHe	0,76	-0,15	0,07
Surface terrière en hêtre (m ² /ha)	GhaHe	0,86	-0,27	0,09
Pourcentage de surface terrière en hêtre	PghaHe	0,85	-0,32	0,10
Circonférence moyenne en hêtre (cm)	CmoyHe	0,75	-0,30	0,14
Nombre de tiges de chêne	NhaCh	-0,60	0,56	0,00
Circonférence moyenne en chêne (cm)	CmoyCh	0,56	0,06	0,02
Surface terrière en chênes (m ² /ha)	GhaCh	-0,12	0,75	0,08
Pourcentage de surface terrière en chêne	PghaCh	-0,50	0,76	0,03
Nombre de tiges de bouleau	NhaBo	-0,55	-0,55	-0,14
Circonférence moyenne en bouleau (cm)	CmoyBo	-0,54	-0,54	-0,12
Surface terrière en bouleau (m ² /ha)	GhaBo	-0,55	-0,56	-0,13
Pourcentage de surface terrière en bouleau	PghaBo	-0,55	-0,56	-0,14
<u>Bois mort</u>				
Nombre de bois morts sur pied	NhaBMp	-0,64	-0,04	-0,12
Volume de bois mort au sol (m ³ /ha)	VhaBMc	0,15	-0,21	0,03
Volume de bois mort sur pied (m ³ /ha)	VhaBMp	-0,56	-0,01	0,07

Annexe 7.2 : Indicateurs de structure et de composition pour la modélisation de l'habitat du pouillot siffleur

Tableau 7.2.1 : Pourcentage de placettes en absence et en présence de pouillot siffleur pour les différentes classes de composition.

	He	He(Ch)	He-Ch	Ch (He)	Ch	Mélange
% absence	12,24 (n=18)	7,48 (n=11)	12,24 (n=18)	22,45 (n=33)	31,97 (n=47)	13,61 (n=20)
% présence	5,56 (n=6)	5,56 (n=6)	10,19 (n=11)	21,30 (n=23)	45,37 (n=49)	12,04 (n=13)
Total	9,41 (n=24)	6,67 (n=17)	11,37 (n=29)	21,96 (n=56)	37,65 (n=96)	12,94 (n=33)

Tableau 7.2.2 : Pourcentage de placettes en absence et en présence de pouillot siffleur pour les différentes classes de structure locale.

	R PB	R BM	R GB	Irr	Irr BM	Irr GB	PB	J
% absence (n)	4,76 (n=7)	14,97 (n=22)	44,22 (n=65)	12,93 (n=19)	2,04 (n=3)	14,97 (n=22)	6,12 (n=9)	
% présence (n)	12,04 (n=13)	35,19 (n=38)	25,93 (n=28)	14,81 (n=16)	0,93 (n=1)	6,48 (n=7)	4,63 (n=5)	
Total (n)	7,84 (n=20)	23,53 (n=60)	36,47 (n=93)	13,73 (n=35)	1,57 (n=4)	11,37 (n=29)	5,49 (n=14)	

Tableau 7.2.3 : Pourcentage de placettes en absence et en présence de pouillot siffleur pour les différents types de station.

	1	2	3	4	5	6	7	8
% absence	13,61 (n=20)	2,72 (n=4)	4,08 (n=6)	1,36 (n=2)	17,69 (n=26)	8,84 (n=13)	7,48 (n=11)	44,22 (n=65)
% présence	7,41 (n=8)	0,93 (n=1)	5,56 (n=6)	4,63 (n=5)	45,37 (n=49)	2,78 (n=3)	3,70 (n=4)	29,63 (n=32)
% total	10,98 (n=28)	1,96 (n=5)	4,71 (n=12)	2,75 (n=7)	29,41 (n=75)	6,27 (n=16)	5,88 (n=15)	38,04 (n=97)

Tableau 7.2.4 : Pourcentage de placettes avec et sans observations de pouillot siffleur pour (a) les sous-habitats « Chêne-Bouleau » et (b) le sous-habitat « Hêtre-Chênes » en fonction des classes de structure.

		R PB	R BM	R GB	Irr	Irr BM	Irr GB	PB	J
% absence	Ch-Bo	3,15 (n=4)	14,17 (n=18)	45,67 (n=58)	11,81 (n=15)	2,36 (n=3)	17,32 (n=22)	5,51 (n=7)	
	He	15 (n=3)	20 (n=4)	35 (n=7)	20 (n=4)	0 (n=0)	0 (n=0)	10 (n=2)	
	Total	4,76 (n=7)	14,97 (n=22)	44,22 (n=65)	12,93 (n=19)	2,04 (n=3)	14,97 (n=22)	6,12 (n=9)	
% présence	Ch-Bo	12,63 (n=12)	35,79 (n=34)	29,47 (n=28)	10,53 (n=10)	1,05 (n=1)	6,32 (n=6)	4,21 (n=4)	
	He	7,69 (n=1)	30,77 (n=4)	0,00 (n=0)	46,15 (n=6)	0 (n=0)	7,69 (n=1)	7,69 (n=1)	
	Total	12,04 (n=13)	35,19 (n=38)	25,93 (n=28)	14,81 (n=16)	0,93 (n=1)	6,48 (n=7)	4,63 (n=5)	
Total		7,84 (n=20)	23,53 (n=60)	36,47 (n=93)	13,73 (n=35)	1,57 (n=4)	11,37 (n=29)	5,49 (n=14)	

