

## Mémoire

**Auteur :** Gennari, Sinji

**Promoteur(s) :** Magain, Nicolas; 26299

**Faculté :** Faculté des Sciences

**Diplôme :** Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

**Année académique :** 2024-2025

**URI/URL :** <http://hdl.handle.net/2268.2/23824>

---

### *Avertissement à l'attention des usagers :*

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---

La structure forestière et la diversité lichénique peuvent-elles servir de base à un indicateur fiable de naturalité pour la gestion écologique des forêts ?



Mémoire présenté par GENNARI Sinji, en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des organismes et écologie.

Promoteurs : Yannick Agnan et Nicolas Magain

Laboratoire : Département de Biologie, Écologie et Évolution – Biologie de l'évolution et gestion de la biodiversité

Année Académique 2024-2025

## Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mes deux promoteurs, Monsieur Magain et Monsieur Agnan, pour leurs nombreux conseils et leur suivi durant la réalisation de ce travail. M. Magain, je vous remercie de m'avoir envoyé vers M. Agnan, que je remercie à votre tour pour votre proposition de ce sujet qui m'a permis d'élargir mes connaissances sur le monde des macrolichens et la gestion forestière. M. Magain, M. Agnan, je vous remercie pour vos relectures, votre patience, ainsi que vos nombreux conseils qui m'ont permis d'améliorer ce travail.

Ensuite, je remercie Laurence Delahaye et Hugo Counoy pour leur accompagnement sur le terrain, ainsi que leur nombreuses explications et discussions extrêmement enrichissantes. Aussi, je remercie l'ensemble de nos professeurs de l'Université de Liège qui m'ont permis d'approfondir mes connaissances au travers de leur cours, me fournissant notamment les ressources nécessaires afin de finaliser ce travail.

Pour finir, je remercie mes proches pour leur soutien durant la réalisation de ce travail, mais également merci à mes amis qui m'ont accompagné durant ces études et pour tous les moments partagés durant les cours ainsi qu'en-dehors. Merci également mes thérapeutes et médecins, Mme Elleboudt et le Dre. Razafimanana, pour leur précieux soutien, conseils et aide, et merci à ma maman qui m'encourage depuis bien longtemps.

# La structure forestière et la diversité lichénique peuvent-elles servir de base à un indicateur fiable de naturalité pour la gestion écologique des forêts ?

Mémoire réalisé par GENNARI Sinji, juin 2025

Promoteurs : Nicolas Magain et Yannick Agnan

Le déclin de la biodiversité dans nos forêts, causée par une gestion intensive, en plus du changement climatique, nous fait prendre conscience de l'importance de ces écosystèmes et donc de leur préservation. Les politiques de gestion nous poussent à repenser notre gestion forestière, ce qui nécessite des bioindicateurs fiables pour évaluer la naturalité et la santé des forêts. Parmi ceux-ci se trouvent les lichens, des organismes extrêmement sensibles à tout changement de leur environnement. Ils servent à établir un gradient de naturalité forestière, allant de forêts gérées à anciennes. Ce mémoire vise à caractériser la structure de nos forêts à haute naturalité ainsi qu'à identifier les macrolichens corticoles y étant associés dans le cadre d'un projet visant à la création d'un outil de gestion pour les forestiers.

Des analyses en composantes principales (ACP) sur les variables dendrologiques et lichéniques ont permis d'évaluer la structure forestière des placettes. La première révèle trois gradients principaux : maturité/densité des arbres, diversité végétale/recouvrement, et structuration liée au bois mort. Les forêts avec de grands arbres et du bois mort présentent une plus grande diversité. Une seconde ACP sur le bois mort distingue les différentes formes de bois mort (au sol, sur pied, souches) ce qui met en évidence des configurations propres à chaque site.

Des régressions, ANOVA et tests post-hoc de Tukey montrent que la diversité des lichens augmente avec leur recouvrement, que les chênes abritent plus d'espèces que d'autres essences, et que les arbres morts hébergent une biodiversité lichénique plus riche et variable que les vivants de par la présence des nombreux microhabitats qu'ils abritent. Certaines espèces sont exclusives à des essences, indiquant une ségrégation écologique.

Ainsi, les macrolichens corticoles s'avèrent d'excellents bioindicateurs de la naturalité forestière, leur diversité étant liée à la structure, la composition, la quantité de bois mort et les conditions microclimatiques, confirmant leur intérêt pour la mise au point d'un outil de gestion écologique des forêts.

## Table des matières

1.	Contexte général.....	7
1.1.	La naturalité des forêts en Europe.....	7
1.1.1.	<b>La notion de naturalité.....</b>	<b>7</b>
1.1.2.	<b>L'importance des forêts .....</b>	<b>9</b>
1.2.	Pressions sur les forêts anciennes et semi-naturelles en Europe.....	10
1.3.	La gestion forestière.....	12
1.4.	Comment mesurer la naturalité ?.....	13
1.5.	Pourquoi les lichens sont de bons bioindicateurs ?.....	15
1.6.	Méthodes de quantification de la naturalité par les lichens.....	16
2.	Objectifs.....	19
3.	Matériels et méthodes .....	20
3.1.	Sites d'étude .....	20
3.2.	Plan d'échantillonnage.....	21
3.3.	Échantillonnage des lichens.....	22
3.4.	Relevés dendrologiques et variables mesurées.....	23
3.5.	Évaluation du bois mort .....	23
3.6.	Traitement des données.....	24
3.6.1.	<b>Analyses dendrologiques en fonction des sites .....</b>	<b>24</b>
3.6.2.	<b>Structure des peuplements : distribution des surfaces terrières par essence .....</b>	<b>25</b>
4.	Résultats.....	27
4.1.	Dendrologie : Analyse de la structure de placettes .....	27
4.1.1.	<b>Analyse des variables dendrologiques .....</b>	<b>27</b>
4.1.2.	<b>Analyse des variables liées au bois mort .....</b>	<b>31</b>
4.2.	Structure des peuplements .....	34
4.3.	Analyses sur les relevés de lichens.....	35
4.3.1.	<b>Relation entre le recouvrement et la richesse spécifique en lichens .....</b>	<b>35</b>
4.3.2.	<b>Recouvrement et diversité lichénique par essence .....</b>	<b>37</b>
4.3.3.	<b>Richesse spécifique en lichens selon les essences .....</b>	<b>38</b>
4.3.4.	<b>Effet de l'état de l'arbre sur la biodiversité lichénique .....</b>	<b>40</b>
4.3.5.	<b>Les 10 espèces de lichen les plus fréquentes sur chaque essence .....</b>	<b>42</b>
4.3.6.	<b>Fréquence relative des lichens exclusifs à chaque essence .....</b>	<b>44</b>
5.	Discussion.....	46
5.1.	Lien entre structure forestière et naturalité .....	46
5.2.	Le rôle du bois mort dans la naturalité forestière et la diversité lichénique .....	47
5.3.	Influence de l'essence de l'arbre sur la diversité lichénique .....	48

5.4.	La biodiversité lichénique comme proxy écologique.....	50
5.5.	Limites et perspectives.....	51
6.	Conclusion .....	54
7.	Annexes .....	55
8.	Bibliographie.....	60

## Table des figures et des tableaux

Figure 1 - Site de Rensiwez à gauche, et site du Petit Bongard à droite. ....	20
Figure 2 - Carte des 36 sites d'échantillonnage.....	21
Figure 3 - Schémas du plan d'échantillonnage.....	22
Figure 4 - Analyse en composantes principales sur 19 variables dendrologique des 36 placettes, comprenant la dimension 1 en axe des abscisses et la dimension 2 en axe des ordonnées. On y retrouve les 36 placettes inventoriées ainsi que 19 variables.....	30
Figure 5 - Analyse en composantes principales sur 19 variables dendrologique des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses et la dimension 3 en axe des ordonnées. On y retrouve les 36 placettes inventoriées ainsi que 19 variables.....	30
Figure 6 - Analyse en composantes principales sur 9 variables concernant le bois mort des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses et la dimension 2 en axe des ordonnées. On y retrouve les 36 placettes inventoriées ainsi que les variables correspondantes aux bois morts. .	33
Figure 7 - Analyse en composantes principales sur 9 variables concernant le bois mort des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses et la dimension 3 en axe des ordonnées. On y retrouve les 36 placettes inventoriées ainsi que les variables correspondantes aux bois morts. .	33
Figure 9 - Histogramme empilé reprenant la moyenne cumulée de la surface terrière pour chaque essence par site selon la surface terrière à l'hectare des arbres inventoriés pour quatre grandes catégories d'essences : les hêtres, les chênes, les charmes et les autres feuillus.....	35
Figure 10 - Régression linéaire entre le recouvrement en lichens en fonction de la diversité des lichens. Les couleurs correspondent à différentes essences, le rouge pour les charmes, le vert pour les hêtres, le bleu pour les autres feuillus et le violet pour les chênes. Les formes représentent l'état des arbres, morts pour les triangles, vivant pour les points.....	37
Figure 11 - Régression linéaire entre le recouvrement en lichens en fonction de la diversité des lichens en différenciant les tendances selon les essences d'arbres .....	38
Figure 12 - Distribution de la diversité lichénique selon l'essence, charme, hêtre, autres feuillus et chêne, de l'arbre hôte sur l'ensemble des placettes étudiées. ....	40
Figure 13 - Distribution de la biodiversité lichénique selon l'état de l'arbre, mort ou vivant.....	42
Figure 14 – Photo de Cladonia sp. ....	43
Figure 15 - Barplots représentant les 10 espèces de lichens les plus abondantes selon l'essence, le charme, le hêtre, les autres feuillus, et le chêne.....	44
Figure 16 - Barplots représentant les espèces de lichens exclusives aux 4 essences présentes, le charme, le hêtre, les autres feuillus, et le chêne. ....	45
Figure 17 - Répartition de la surface terrière des peuplements riches en chêne en région wallonne en 2010 .....	49
Tableau 1 - Echelle de Braun-Blanquet (Institut numérique, 2012).....	22
Tableau 2 – Légende des abréviations (voir annexe 4 pour le tableau complet). ....	23
Tableau 3 – Légende des abréviations (voir annexe 4 pour le tableau complet). ....	24

# **1. Contexte général**

## **1.1. La naturalité des forêts en Europe**

### **1.1.1. La notion de naturalité**

Le terme « naturalité » d'un écosystème, qui est utilisé depuis la fin des années 90, principalement par les naturalistes et écologues (Génot, 2008), est loin de faire l'unanimité. En effet, il renvoie à la fois à une gestion qui vise à préserver la biodiversité ainsi que les écosystèmes, mais également à la dynamique spontanée d'un habitat, dont le niveau le plus élevé serait observé dans les habitats non-gérés (Landres et al., 2000).

La naturalité constitue un gradient, dont la valeur la plus basse correspond à un lieu anthropisé, telle une ville, alors que sa valeur la plus élevée correspond à un lieu n'ayant subi aucune intervention humaine, comme une forêt primaire (Godet, 2010 ; FAO, 2015). En d'autres termes, la naturalité est un gradient mesurant le degré d'anthropisation d'un espace. Pour limiter son caractère ambigu, de nombreux critères, tels que l'intégrité biophysique, la spontanéité ou encore la continuité spatio-temporelle, ont été mis en proposés pour sa quantification. L'ensemble de ces critères ont été répartis au sein de deux notions, dites « naturalité biologique » et « naturalité anthropique » (Gosselin et al, 2017 ; Guetté et al. 2018).

L'intégrité biophysique prend en compte la « composition naturelle » des facteurs biologiques d'un habitat, considérant autant l'échelle génétique que celle des communautés. Elle indique le degré de transformation d'un paysage par rapport à son état naturel sans influence anthropique (Benest et al., 2022). Cela correspond à l'approche biologique de la naturalité, encore appelée « naturalité biologique » (Aplet et al., 2000). Ses critères d'évaluation sont le degré de nativité, d'indigénat ou d'endémisme de la biocénose (Landres et al., 2000), mais également le rapport entre l'abondance et la distribution des espèces autochtones et introduites (European Environment Agency, 2014 ; Rossi et Vallauri, 2013). Le point faible de cette méthode est qu'elle est extrêmement chronophage, même lorsqu'il s'agit de travailler sur des terrains d'études de faibles dimensions, en plus de nécessiter une excellente connaissance naturaliste et historique de la zone d'étude (Guetté et al. 2018). Compte tenu des différents aspects de l'intégrité biophysique, on peut supposer qu'elle est

liée à la durée depuis l'arrêt d'exploitation et à la taille des réserves forestières, autrement dit, aux continuités spatio-temporelles.

Ces continuités spatio-temporelles sont constituées de deux sous-ensembles que sont la continuité spatiale, qui fait par exemple référence au degré de connectivité des paysages (Benest et al., 2022), et la continuité temporelle, qui fait référence à la stabilité d'un milieu sur un temps donné (Foley, 2005). Cette dernière inclut plusieurs critères, tels que la constance, la persistance, la résilience, la résistance des habitats (Grimm et Wissel, 1997). Ces continuités sont liées à la notion de naturalité anthropique via leurs composantes, l'une temporelle liée à la durée depuis l'arrêt d'exploitation, et l'autre spatiale qui correspond à la taille du domaine naturel (Archaux et Paillet, 2017). Cependant, d'autres critères constituent cette notion de naturalité anthropique, telle que la spontanéité.

La spontanéité évalue le degré d'intervention humaine sur les dynamiques naturelles (Benest et al., 2022). Elle peut être mise en parallèle avec la formule populaire « laisser la nature reprendre ses droits ». Elle part du principe que l'humain a modifié son environnement depuis des millénaires (en Europe de l'Ouest), et, à l'inverse de la naturalité biophysique, ne peut donc faire appel à un état de référence (Schnitzler et Génot, 2012). Une valeur aux espaces qui ne sont plus gérés par les humains, indépendamment de leur histoire, va donc lui être attribuée. Pour ce faire, des facteurs tels que la non-gestion, la dynamique ou l'absence d'intervention humaine dans les processus écologiques sont pris en compte (Génot, 2013).

Quel que soit l'écosystème, il a été prouvé à maintes reprises que l'ancienneté du milieu, directement rattaché aux notions de continuité spatio-temporelle et d'intégrité biophysique (Benest et al., 2022), joue un rôle capital sur sa biodiversité (Gustavsson et al., 2007 ; Johansson et al., 2008 ; Guetté et al., 2016). Elle est donc reconnue comme une « qualité clé à conserver » (Rossi et Vallauri, 2013) ainsi qu'une des principales composantes la naturalité qui contribue à son évaluation (Hermy et Verheyen, 2007 ; Cateau et al., 2015).

Définir la notion de naturalité s'avère donc relativement complexe, de nombreux facteurs devant être pris en compte et adaptés selon le contexte. Dans le cadre de ce mémoire, qui se concentre sur les forêts anciennes, la définition de Gosselinn et al., 2017, « La naturalité biologique est liée au fait que l'écosystème présente des caractéristiques semblables à celles des milieux non-exploités » via « la présence d'éléments structuraux typiques de forêts non-exploitées tels que le bois mort (qualité et quantité) ou les dendromicrohabitats (types et

densité) », me semble adaptée. Mais pourquoi protéger nos forêts ? Quelles sont leur importance ?

### **1.1.2. L'importance des forêts**

Une forêt primaire, dont les scores, cités précédemment, que ce soit la naturalité biologique ou anthropique, y sont les plus favorables, et qui est définie d'après GreenFacts (2006) comme « une forêt où poussent des espèces indigènes d'arbres, où les processus écologiques ne sont pas fortement perturbés, et où on ne rencontre aucune trace manifeste d'activité humaine ». Cependant, aujourd'hui en Europe, peu de forêts correspondent à cette définition. Parmi celles-ci, la forêt de Białowieża, à cheval sur la Pologne et la Biélorussie, en est la plus vaste.

Un type de forêt plus fréquent est la forêt dite « ancienne » qui, contrairement aux forêts primaires, n'est pas à l'abri d'interventions humaines, mais qui se caractérise malgré tout par sa continuité forestière depuis une période historique significative dont la référence, reconnu comme étant le « minimum forestier », peut changer selon les pays (depuis 1850 pour la France). Ainsi, les forêts qualifiées d'anciennes sont celles qui n'ont plus (ou très peu) subi de gestion anthropique depuis au moins cette date (Benest et al., 2022).

En Belgique, dont les sols ont été grandement exploités par les activités agricoles, d'élevage et d'exploitation du bois, via la mise en place d'essences exotiques plus rentables, la majorité des forêts ont été longuement exploitées, si ce n'est défrichées. Les forêts anciennes sont donc devenues rares, mais pas inexistantes. Elles peuvent être différenciées des forêts plus récentes, principalement par la conservation de certains facteurs de naturalité, tels que la dynamique des sols, une présence d'essences indigènes ou encore une plus grande diversité des espèces (Jacquemin et al., 2014). En Belgique, selon les critères de naturalité, nous pouvons donc considérer les forêts anciennes comme celles possédant la plus grande importance. Mais qu'en est-il vraiment ? Que nous apportent ces forêts ?

Les vieilles forêts, c'est-à-dire qui répondent aux critères de maturité et d'ancienneté, possèdent une grande importance écologique et environnementale. En effet, de par leur niveau élevé de biodiversité, elles possèdent une importante résilience aux perturbations, telles que le changement climatique (Jacquemin et al., 2014 ; Fabbio, 2016). Elles abritent donc une faune et une flore spécifique, dont une grande partie des espèces végétales possèdent une faible capacité de dispersion spatiale et temporelle (Hermy et Verheyen, 2007 ; Jacquemin

et al., 2017). De ce fait, préserver ce type de forêt apparaît d'autant plus important pour le maintien de ces espèces (Pike, 1978). Elles permettent également une régulation du cycle de l'eau, en partie via l'évapotranspiration, mais préviennent également l'érosion des sols, et du carbone, qu'elles stockent dans le sol et leur biomasse (Nascimbene et al., 2013 ; Jacquemin et al., 2014). De plus, ces forêts fournissent de multiples micro-habitats complexes essentiels au développement de nombreuses espèces (Gosselin et al., 2017) rares et menacées, dont certaines espèces de lichens (Boch et al., 2013 ; 2021 ; Brunialti et al., 2010).

Elles revêtent aussi une importance scientifique, permettant ainsi l'étude d'un écosystème peu perturbé et la meilleure compréhension des processus écologiques naturels qui y sont à l'œuvre, notamment par la composition ou le fonctionnement de leur sol, peu affecté par les activités anthropiques (Giordani, 2012 ; Jacquemin et al., 2014). Leur importance économique, grâce aux services écosystémiques qu'elles fournissent, est également significative. On peut en outre mentionner leur valeur culturelle et historique (GreenFacts, 2006 ; Jacquemin et al., 2014 ; Paradis-Grenouillet et al., 2018)

## 1.2. Pressions sur les forêts anciennes et semi-naturelles en Europe

Depuis bien longtemps, de par leurs activités, les humains engendrent une transformation des terres, mais celle-ci n'a jamais été aussi intensive que ces deux derniers siècles, en grande partie à cause de l'explosion de la démographie et de la mondialisation, dont les principales pressions anthropiques sur les forêts anciennes sont l'agriculture, l'urbanisation ainsi que la sylviculture (Nelson et al., 2006 ; Steffen et al., 2007 ; Nascimbene et al., 2013). En 1995, seul 0,2 % des forêts caduques européennes étaient considérées comme se trouvant dans un état de forêt dite ancienne, le reste étant géré pour la production de bois (Hannah et al., 1995), cependant ces dernières années, en Europe, la superficie des réserves forestières protégées sans gestion a récemment été augmentée, principalement pour conserver les écosystèmes forestiers vulnérables et rares, et pour établir un réseau de réserves (Parviainen et al., 2000). Ces pressions anthropiques entraînent des effets négatifs pour la biodiversité tels que : (1) le manque d'arbres anciens et donc de leurs microhabitats spécifiques et indispensables à de nombreuses espèces, et de par ce fait au bon fonctionnement de l'écosystème (Paillet et al., 2018) ; (2) la fragmentation des forêts, qui isole les populations, perturbe les processus écologiques en plus d'induire une perte d'habitat (Bennett et Saunders, 2006 ; Flaherty et al.,

2010) ; ou (3) une couverture excessive ou au contraire une ouverture de la canopée selon le type de gestion qui perturbe également les processus écologiques, selon les pratiques de gestion (Kivistö et Kuusinen, 2000 ; Nascimbene et al., 2013).

Outre ces facteurs anthropiques qui perturbent les écosystèmes forestiers, le changement climatique constitue un élément déterminant dans les bouleversements les affectant. On y retrouve des risques biotiques, dont la prolifération massive de ravageurs et de maladies dues à la perturbation de l'équilibre du cycle de certains agents pathogènes (champignons) mais également risque de difficulté d'acclimatation des organismes vivants autochtones, ce qui a pour conséquence un déplacement vers le nord des espèces invasives et des épidémies (Volney et Fleming, 2000 ; Desprez-Loustau et al., 2006 ; Parmesan, 2006 ; Rouault et al., 2006). Des changements phénologiques ont, par ailleurs, déjà été observés. En effet, les températures douces en hivers peuvent, chez certaines essences, favoriser un démarrage précoce de la croissance des bourgeons et donc les exposer davantage aux gelées tardives, empêchant ainsi le développement de ces derniers (Iler et al., 2021). Une désynchronisation entre une floraison précoce et la période d'activité des pollinisateurs a aussi été constatée, entraînant des perturbations plus ou moins importantes dans le cycle de vie des deux parties (Kudo et Cooper, 2019). Tout ceci induit donc des conséquences dans les cycles forestiers en modifiant les rythmes de croissance des arbres (Orazio et al., 2014), mais il est difficile de prévoir et de quantifier si cette croissance sera augmentée ou diminuée, car cela dépend de nombreux facteurs, comme le site, l'essence, sa capacité de captation du CO<sub>2</sub> (Reyer et al., 2013), les périodes de gel et de sécheresse, etc. (Hanninen, 2006 ; Dury et al., 2011).

Concernant les risques abiotiques, qui sont les plus connus et les plus visibles du grand public, leurs principales menaces pour les forêts d'Europe dues au changement climatique sont les feux de forêts, la sécheresse, les inondations et les vents (Lindner et al., 2010). Avec l'augmentation des températures et la raréfaction des précipitations en été, la fréquence des canicules, comme celles de 2003 et 2010, devrait augmenter (OMM, 2013) et par là même, l'intensité et la fréquence des feux de forêt devraient augmenter de façon significative dans toute l'Europe, plus particulièrement sur le pourtour méditerranéen, à l'exception peut-être de la Scandinavie, durant le 21<sup>e</sup> siècle (Moriondo et al. 2006 ; Dury et al. 2011). L'augmentation de cette fréquence risque d'accélérer la désertification des zones sèches ainsi que l'érosion des sols, laissant peu de chances aux espèces endémiques de se régénérer (Certini, 2005). La fréquence des précipitations devrait baisser, mais leur intensité augmenter (Orazio et al.,

2014), ce qui résulte en une plus grande probabilité d'apparition d'inondations qui auront pour conséquence une perturbation de la dynamique des forêts se situant dans ces zones inondables (Kramer et al., 2008). Une augmentation de la vitesse maximale des vents lors des tempêtes plus intenses de ces dernières décennies a également été constatée, ce qui entraîne de lourds dégâts en arrachant les arbres du sol (Gardiner et al., 2012) mais également en fragilisant l'enracinement de ceux qui sont restés debout (Usbeck et al., 2010).

Puisque les facteurs climatiques sont hors contrôle des humains, la seule manière de tenter de préserver au mieux nos écosystèmes forestiers est d'agir sur les facteurs anthropiques, notamment sur la gestion de ces écosystèmes.

### 1.3. La gestion forestière

La gestion forestière est décrite comme « la gestion des perturbations et de la succession pour obtenir une végétation et des conditions écologiques spécifiques qui, à leur tour, soutiennent les produits et les avantages recherchés par le gestionnaire » (Gustafson et Diaz, 2002). Elle se concentre sur des processus à grande échelle prenant en compte les dimensions temporelles et spatiales des perturbations, influençant ainsi la structure et le fonctionnement des paysages forestiers. Les études en écologie des paysages forestiers ont largement exploré les perturbations, qu'elles soient naturelles (incendies, tempêtes, ravageurs) ou anthropiques (coupe à blanc et autres pratiques sylvicoles) (Liu et al., 2012; Perera et Buse, 2004). Ce sont ces régimes de perturbations, ou les stratégies de gestions, qui déterminent la composition et la structure du paysage forestier, qui va lui-même influencer la distribution des populations et des communautés, les flux génétiques, l'approvisionnement en eau, l'érosion des sols et la productivité (Crow et Perera, 2004 ; Azevedo et al., 2014).

Les conséquences sur la biodiversité vont donc dépendre en partie du type de gestion pratiquée, et plus particulièrement du type de sylviculture. En effet, certains de ces modes de gestions sont plus délétères que d'autres pour la biodiversité, notamment les gestions intensives qui favorisent la coupe de vieux arbres, les monocultures avec leur coupe à blanc – tous les arbres sont abattus, défrichant alors totalement la zone visée – ou la coupe progressive – tous les arbres d'une zone sont également abattus, mais en une série de deux coupes, laissant des arbres abris pour les semis –, ou encore le taillis – qui vise à couper régulièrement la souche principale afin de favoriser la régénération de pousses de rejet (Boch

et al., 2013 ; Nascimbene et al., 2013). Ces types de gestion finissent tout simplement par détruire les écosystèmes ou ne leur laissent pas le temps de se régénérer. Même des formes de gestion forestière moins intensives, comme la sylviculture en futaie régulière – seuls les arbres arrivés à maturité sont coupés et les entretiens des plus petites branches sont réguliers –, entraînent une fragmentation de l'habitat (Will-Wolf et al., 2002 ; Johansson, 2008). Cette fragmentation des écosystèmes forestiers conduit à la perte de microhabitats indispensables à de nombreuses espèces, mais également modifie les conditions abiotiques des forêts, par exemple, en provoquant une couverture excessive ou trop ouverte de la canopée, ce qui influence les conditions microclimatiques des celles-ci (Kivisto et Kuusinen, 2000 ; Palmqvist et Sundberg, 2000 ; Nascimbene et al., 2013).

En dehors d'une absence totale de gestion, les gestions de type extensives sont les plus adaptées à la santé des forêts et donc au développement de sa biodiversité, tout en répondant à certains besoins humains concernant la production de ressources. Ces méthodes sylvicoles tentent d'imiter les cycles naturels des forêts caractéristiques d'une zone de végétation spécifique en reproduisant la dynamique naturelle et la régénération des trouées, aidant ainsi au développement de la végétation d'origine (Parviainen et Frank, 2003 ; Horstkotte et al., 2011). Parmi celles-ci, on retrouve principalement les coupes sélectives, dont les irrégulières semblent les plus favorables au développement de la biodiversité (Nascimbene et al., 2013). Elles ont l'avantage de promouvoir les forêts à structure inéquienne – qui comprend des arbres d'âges variés, de hauteurs différentes et qui présente le plus souvent une diversité en essences – et une continuité forestière en ne récoltant que des arbres isolés, aidant ainsi la régénérescence naturelle et la biodiversité tout en récoltant du bois pour les besoins humains (Boch et al., 2013 ; Kern et al., 2017).

Afin de déterminer quel type de gestion est la plus favorable au maintien de la biodiversité, ainsi qu'à la santé forestière, il est nécessaire de mettre au point des outils dans le but de mesurer cette naturalité.

#### 1.4. Comment mesurer la naturalité ?

Cette naturalité peut s'évaluer de multiples manières. Par exemple, l'Agence européenne de l'Environnement (2014) a développé un indicateur de naturalité forestière basé sur des variables SIG, comme le volume sur pied, le pourcentage de hêtre, l'accessibilité, la

connectivité et la distance aux zones artificialisées. Cependant, cette approche est limitée, car elle ne reflète pas complètement la naturalité biologique des vieilles forêts.

Pour compenser ce manque, on peut citer l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP), qui est un indicateur forestier qui évalue davantage la biodiversité que la naturalité. Plus de la moitié de ses composantes sont liées à la naturalité biologique en termes de composition et de structure (espèces autochtones, bois mort, gros arbres, dendro-microhabitats), ce qui permet d'évaluer le potentiel d'accueil d'espèces spécialisées. Il existe des sous-indices IBP, dont l'un excluant les milieux aquatiques/rocheux, qui pourrait être un intéressant indicateur local de naturalité biologique des forêts (Gosselin et al., 2021).

D'autres systèmes de notation, incluant à la fois les notions de naturalité biologique et anthropique, séparent la naturalité de la valeur conservatoire, en évaluant chacune de celles-ci à l'échelle de la parcelle (du Bus de Warnaffe et Devillez, 2002). Bien que certains indicateurs soient discutables, ces systèmes se montrent intéressants pour quantifier la naturalité en distinguant ses aspects biologiques et anthropiques (Gosselin et al., 2021).

Parmi les indicateurs centrés sur les composantes revenant régulièrement dans la caractérisation de la naturalité biologique, on retrouve l'abondance des très gros bois (Paillet et al., 2015), l'abondance du bois mort, évalué via son volume total (du Bus de Warnaffe et Devillez, 2002 ; Liira et Sepp, 2009 ; Paillet et al., 2015) ou encore le ratio du volume de bois mort sur le volume de bois vivant ou le volume total (Lombardi et al., 2012 ; Bouget et al., 2014), le stade de dégradation du bois morts (Bouget et al., 2014) ou le type de bois mort, tel que le bois mort debout, les souches au sol, etc. (Paillet et al., 2015), et l'abondance d'arbres porteurs de microhabitats (Bouget et al., 2014).

En ce qui concerne la naturalité anthropique, est pris en compte le statut de réserve intégrale (catégorie "Ia" UICN) où aucune gestion du peuplement n'est permise actuellement et dans le futur, la durée depuis la dernière opération sylvicole ou une durée minimale de non-intervention, la surface en libre évolution statutaire ou non autour de la forêt concernée, et la distance à la forêt hors réserve intégrale la plus proche ou aux occupations du sol non forestières (Gosselin et al., 2021), le ratio du volume de bois exporté sur la production naturelle potentielle, le volume sur pied ou le volume total reconstitué, pendant une période donnée (du Bus de Warnaffe et Devillez, 2002 ; Kahl et Bauhus, 2014). Des indicateurs tentant de quantifier directement l'intensité de la gestion forestière, basées sur les intrants (énergie dépensée), la fréquence de passage ou la durée d'une rotation (Schall et Ammer, 2013), la

durée de l'état boisé, et donc la notion de forêt ancienne peuvent également être prises en compte (Gosselin et al., 2021).

En résumé, c'est un ensemble de mesures centrées sur la composition en espèces, le bois mort, les dendro-microhabitats et les gros arbres qui sont prises en compte afin de tenter de résumer au mieux la naturalité biologique. Les indicateurs liés à la naturalité anthropique sont souvent liés à la libre évolution des forêts (la durée depuis l'arrêt de l'exploitation, la surface de la forêt en évolution naturelle) de même qu'à la notion d'intensité de gestion (prélèvement de bois dans les forêts). Parmi ces indicateurs, de nombreuses études tendent à montrer que la composition en bryophytes (Brunialti et al., 2010 ; Czerepko et al, 2021) et en lichens semble représentative d'une naturalité élevée (Aragón et al., 2010 ; Malíček et al., 2019 ; Brunialti et al., 2020 ; Czerepko et al. 2021). Il paraît dès lors intéressant d'approfondir les raisons pour lesquelles les lichens sont des bioindicateurs essentiels.

### 1.5. Pourquoi les lichens sont de bons bioindicateurs ?

Les lichens sont des organismes symbiotiques résultant d'une association entre un champignon (mycobionte) et une algue verte et/ou une cyanobactérie (photobionte). Ils sont capables de coloniser de nombreux types d'environnements et de substrats, allant des roches en Antarctique à celles des déserts en passant par les écorces d'arbres ou le sol des forêts humides (Boch et al., 2013 ; Brunialti et al., 2021). Il s'agit d'organismes poïkilohydriques – absence de mécanisme structurel ou fonctionnel permettant de maintenir ou de réguler la teneur en eau au sein des cellules de l'organisme – à développement très lent et ne possédant pas de cuticule, ce qui facilite grandement la pénétration des polluants, mais les rend également très sensibles à certains changements de leur environnement, dont le changement climatique. De plus, ils sont incapables d'excréter ce qu'ils ont absorbé. Ces caractéristiques restreignent de nombreuses espèces de lichens à une niche écologique étroite, nécessitant des conditions spécifiques en termes de substrat (écorce, bois mort, roches, sol), de pH et de nutrition. Par conséquent, certains habitats spécifiques, ainsi que les différents stades de succession au sein de ces habitats, hébergent des communautés de lichens distinctes, présentant des variations successives dans leur composition (Seaward, 2008). Ces différentes particularités font de ces organismes des espèces dites sténotopiques – qui présentent un haut degré de sensibilité aux variations de leurs conditions environnementales et qui revêtent une

importance particulière en écologie forestière (Czyżewska et Cieśliński, 2003) –, leur permettant de jouer un rôle d'indicateurs d'alerte précoce des impacts et en font donc d'excellents bioindicateurs (Purvis, 2000 ; Ochoa-Hueso, et al., 2017 ; Van den Broeck et Fraiture, 2017). En effet, la structure et la dynamique forestière affectent de manière directe ou indirecte la dispersion, mais également l'établissement et le maintien des lichens épiphytes (Hauck et al., 2013), qui sont reconnus comme étant les indicateurs les plus appropriés de la continuité et de la gestion forestière en raison de leur physiologie (Humphrey, 2005 ; Czerepko et al., 2021).

### 1.6. Méthodes de quantification de la naturalité par les lichens

En biologie de la conservation, il est important de trouver des outils peu coûteux afin d'évaluer le niveau de naturalité d'une région, dont la richesse en espèces est souvent corrélée (Brunialti et al, 2010 ; Fritz et al., 2010 ; Dittrich et al., 2014). Cependant, inventorier la richesse en espèces, en particulier pour des taxons petits, mobiles et discrets, s'avère extrêmement chronophage et onéreux (Lawton et al., 1998 ; EASAC et al., 2005). Concernant les lichens, plusieurs approches ont été testées et Frati et al. (2013) les classent en quatre catégories : (1) la viabilité d'espèces indicatrices, c'est-à-dire leur capacité à survivre, se maintenir et se reproduire dans un environnement donné sur le long terme, (2) la bioaccumulation de plusieurs polluants atmosphériques (azote, soufre, oligo-éléments, hydrocarbures aromatiques polycycliques) [HAP], (3) les indices de diversité des lichens (présence et abondance ; indice de diversité lichénique [LDV] ; indice de pureté atmosphérique) [IAP], (4) les groupes fonctionnels d'espèces cibles (macrolichens, espèces oligotrophes ou nitrophiles, traits fonctionnels, etc.). Ces différentes approches sont souvent combinées afin d'obtenir une plus grande justesse des résultats.

En effet, Mayer et al. (2009) ont constaté qu'à de faibles niveaux de pollution atmosphérique, les réponses d'une seule espèce ne constituent pas des bioindicateurs fiables, bien que certaines exceptions existent, telles que *Bryoria*, *Chaenotheca ferruginea*, *Evernia*, *Hypogymnia physodes*, *Normandina pulchella*, *Pertusaria pertusa*, *Pertusaria leioplaca*, *Opergrapha vermicellifera*, *Ramalina*, *Usnea*, ou encore *Lobaria pulmonaria*, qui peuvent être utilisés comme indicateurs de la continuité forestière et de la biodiversité des autres organismes sur le long terme (Delahaye et al., 2025). Il faut pour cela jauger de sa présence,

de son abondance, mais également de sa viabilité ainsi que de sa capacité à se reproduire (Nascimbene et al., 2010 ; Di Nuzzo et al., 2022 ; Frati et al., 2023). Certains auteurs jugent important de tenir compte des espèces rares et menacées dans les plans de gestion forestière axés sur la conservation (Scheidegger et al., 1995 ; Gustafsson et al., 2004).

La stratégie qui vise à surveiller les effets des polluants atmosphériques, tels que le soufre, l'azote ou encore les particules atmosphériques, consiste en la prise en compte des changements dans la composition des espèces au fil du temps et s'avère être un excellent outil, mais il nécessite un monitoring régulier afin de connaître l'ancienne composition en espèce (Nimis et al., 2002 ; Giordani et Brunialti, 2014).

Celle qui prend en compte les indices de richesse et d'abondance, notamment l'IAP – correspond au nombre d'espèces sur le site ainsi qu'à leur sensibilité aux facteurs de stress environnementaux – et la LDV – permet l'évaluation de la richesse et la qualité écologique d'un site à partir de la présence de lichens épiphytes –, qui se trouve fortement standardisée afin de faciliter les comparaisons à travers l'Europe, et bien qu'elles ne soient liées à aucun polluant spécifique, elles peuvent être considérées comme un indicateur de la qualité environnementale générale (Frati et Brunialti, 2023).

Concernant les groupes fonctionnels de lichens épiphytes, deux groupes sont généralement reconnus sur base de leur forme de croissance afin de faciliter les échantillonnages ; les macrolichens – dont le thalle est souvent grand, reprennent principalement les lichens foliacés (en forme de feuilles) et fruticuleux (en forme de buisson ou de filaments) mais également quelques crustacés (incrusté dans l'écorce) – souvent relativement faciles à échantillonner et à identifier, et les microlichens – principalement des lichens crustacés – qui nécessitent souvent l'intervention d'un taxonomiste spécialisé (Ellis et Coppins, 2006). Les groupes peuvent s'utiliser distinctement ou par comparaison. Par exemple, la composition et le rapport entre les espèces oligotrophes et nitrophiles au niveau inférieur des troncs des arbres forestiers peuvent servir de marqueurs pour évaluer l'impact des composés azotés oxydés et réduits sur les écosystèmes forestiers (Cristofolini et al., 2008 ; Pinho et al., 2012).

Ainsi, les macrolichens sont préférentiellement utilisés dans les protocoles d'échantillonnage, en dépit d'une richesse spécifique souvent supérieure chez les microlichens dans de nombreux habitats et régions. Ce choix méthodologique s'explique principalement par la complexité taxonomique et les coûts élevés associés à l'identification des microlichens, qui représentent un obstacle important à leur

intégration dans les inventaires de terrain (Bergamini et al., 2005 ; Ellis et Coppins, 2006). Par ailleurs, la possibilité de former efficacement des techniciens à la reconnaissance des macrolichens (Will-Wolf et al. 2006), combiné à une corrélation positive entre richesse en espèces de macrolichens et de microlichens le long d'un gradient d'utilisation des terres dans les principales régions biogéographiques d'Europe a été démontré par Bergamini et al. (2005). Cependant, il est important de préciser que dans cette étude, la valeur du coefficient de variation ( $R^2$ ) des lichens épiphytes était de 0,40. Il reste donc 60 % de la variance qui est due à d'autres facteurs que cette corrélation, ce qui est loin d'être négligeable. Bergamini et al. (2007) suggèrent d'également prendre en considération les variables environnementales (climatiques, abiotiques et celles liées au phorophyte), beaucoup plus faciles à quantifier que le nombre d'espèces de nombreux taxons, comme informations supplémentaires permettant de quantifier la biodiversité. Bien que des similitudes écologiques et physiologiques entre microlichens et macrolichens existent, des études indiquent des différences importantes entre ces deux groupes (Ihlen et al. 2001 ; Ellis et Coppins 2006). Il convient donc d'être prudent quant à l'interprétation de la diversité des microlichens en se basant uniquement sur celle des macrolichens.

## 2. Objectifs

Préserver nos forêts à l'aide de proxy fiables est devenu un enjeu majeur face aux pressions actuelles et l'utilisation des lichens comme tel semble être l'une des pistes à privilégier. Dans cet optique, mon travail s'est donc concentré sur l'identification des espèces de macrolichens corticoles les plus représentatives d'un haut degré de naturalité forestière, avec pour objectif de proposer un outil simple et directement utilisable par les gestionnaires forestiers en Wallonie. Pour ce faire, l'étude repose sur l'analyse de 36 placettes réparties le long d'un gradient de gestion, allant de forêts anciennes à haute naturalité à des peuplements plus exploités. Ce travail m'a permis d'évaluer la structure dendrologique et le degré de naturalité des sites échantillonnés au moyen d'analyses multivariées, notamment des analyses en composantes principales. J'ai également examiné les liens entre la diversité et le recouvrement des macrolichens corticoles, en tenant compte des essences d'arbres et de leur état, qu'ils soient vivants ou morts. L'objectif est également d'analyser les relations entre la diversité et le recouvrement des macrolichens corticoles, en tenant compte des essences d'arbres et de leur état, qu'ils soient vivants ou morts. Ce travail s'inscrit dans un projet plus large, dont ce mémoire ne constitue qu'une étape.

### 3. Matériels et méthodes

#### 3.1. Sites d'étude

Le présent travail a été mené sur 36 placettes forestières réparties dans la région Wallonne (voir la figure 1 pour une représentation de 2 des 36 placettes) et représentatives d'un gradient de gestion forestière allant de forêts semi-artificielle à haute naturalité jusqu'à des peuplements artificiels. Ces placettes ont été sélectionnées de manière à refléter une diversité d'essences, de structures forestières et de conditions microclimatiques, permettant une large variabilité écologique nécessaire aux analyses ultérieures.



*Figure 1 - Site de Rensiwez à gauche, et site du Petit Bongard à droite. (© Sinji Gennari, 2024).*

Les critères de sélection des sites d'étude s'est basée sur le guide « Evaluer la naturalité. Guide pratique version 1.2 », de Rossi et Vallauri (2013). Les critères retenus sont : (1) l'ancienneté de la forêt ; (2) la dynamique de la forêt, c'est-à-dire les phases de sylvigénèse et les stades de succession ; et (3) la maturité de la forêt, donc le bois mort ainsi que l'âge du peuplement. Cependant, d'autres critères ont également été pris en compte : seules les chênaies et hêtraies ont été inventoriées, excluant les forêts alluviales et les érablières de ravins ; présence de très gros bois de hêtre ou/et de chêne d'une circonférence  $> 200$  cm, présence d'au moins un gros bois mort sur pied (circonférence  $> 150$  cm) ou au sol ; absence de résineux ( $< 5$  % du peuplement) ; accessibilité à pied ( $< 15$  minutes) ; pente inférieure à  $12^\circ$ . Afin de trouver des sites correspondant à ces critères, des placettes répertoriées par différents

organismes ont été prospectées et 5 sites ont été sélectionnés parmi les placettes de l’Inventaire Permanent des Ressources Forestières en Wallonie (IPRFW), 7 pour Xylobios, 18 parmi des Réserve Biologique Intégrale (RBI) et 6 sites du Département de l’Étude du Milieu Naturel (DNF) et du Département de l’Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA) sélectionnés de la thèse de Tasseroul (2019). Au total 36 placettes ont été inventoriées (figure 2).

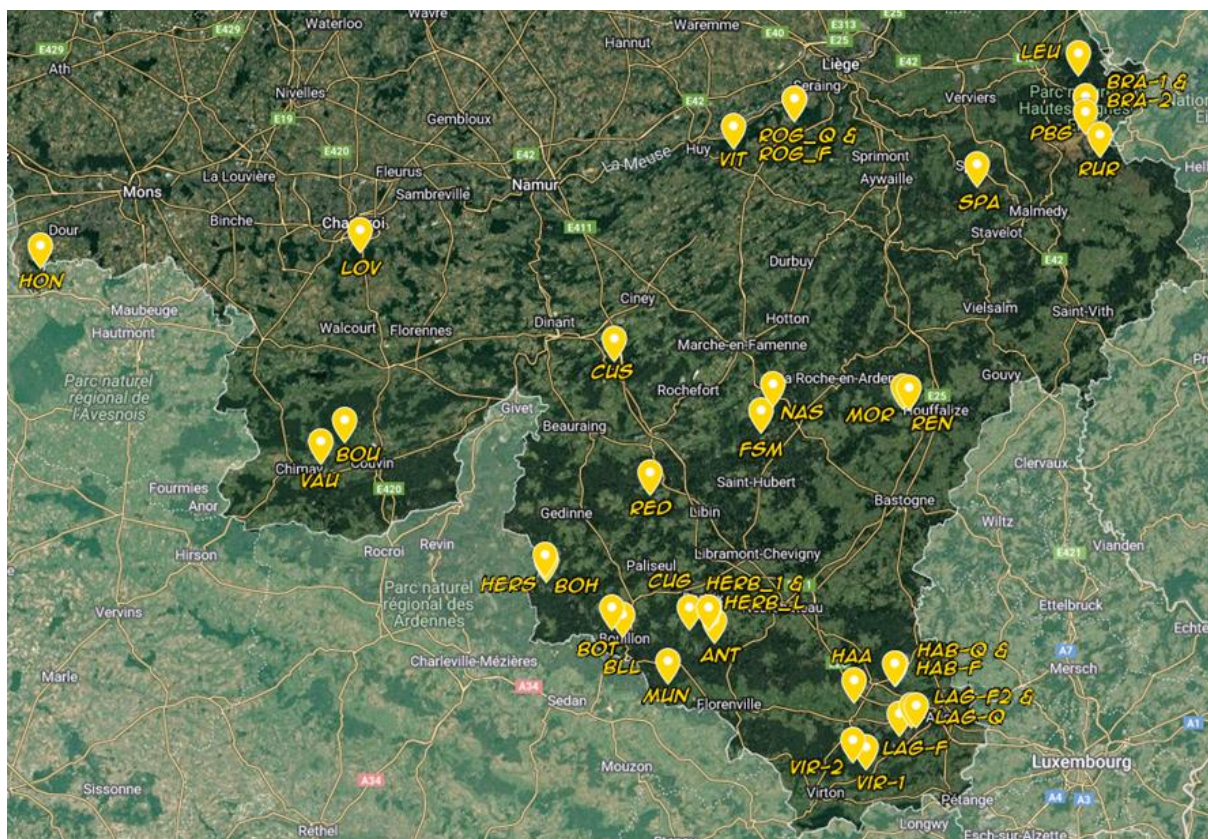


Figure 2 - Carte des 36 sites d'échantillonnage (Réalisée avec <https://www.google.com/mymaps>, 2025).

### 3.2. Plan d'échantillonnage

Chaque placette fait l'objet d'un inventaire dendrologique et écologique approfondi, avec des mesures précises sur la composition des peuplements, la structure du bois mort, le couvert végétal (strate herbacée et arbustive), le recouvrement des troncs en mousses, épiphyte.

Tout arbre, vivant (v) ou mort (m), de plus de 30 cm de circonférence est sélectionné dans une placette délimitée par un cercle de 25 m de rayon (figure 3). Toutes les espèces de macrolichens, de la base du pied de l'arbre jusqu'à 170 cm (pour des raisons de praticité lors de l'observation) sont inventoriées et récoltées si besoin (afin d'en déterminer l'espèce en laboratoire). Parmi les données contextuelles, nous y trouvons, la date, le nom des

observateurs et le nom de la placette. Les informations de la placette comprennent l'ensemble des arbres qui y sont présents, ainsi que l'état de l'arbre (vivant ou mort), son essence, sa circonférence, le taux de recouvrement de ces derniers par les mousses, les épiphytes et les différentes espèces de lichens. Les lichens présents sur les branches tombées au sol sont également inventoriés.

Ont également été pris en compte les bois morts au sol, souches ou troncs. De même que le taux de recouvrement des strates arbustives et herbacées, toujours évaluées à l'aide de l'indice de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932).

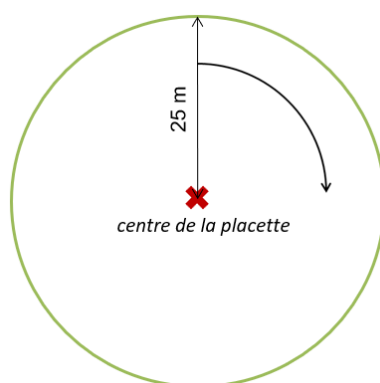


Figure 3 - Schémas du plan d'échantillonnage (UCL Louvain, Liège Université, Épiphytia, Fluxae. Extrait de la présentation PowerPoint du Projet EPIFOR, 2e comité d'accompagnement, 30 août 2023).

### 3.3. Échantillonnage des lichens

Un inventaire des espèces de lichens présentes sur les troncs étudié, ainsi que la fréquence respective de chaque espèce et l'abondance (représentée par le taux de recouvrement des troncs) a été réalisé à partir de l'échelle de Braun-Blanquet (échelle de + à 5), adapté pour les lichens corticoles (tableau 1). Ce score a ensuite été converti en pourcentage. La présence et l'espèce des lichens trouvés sur des branches tombées au sol ont également été inventoriés.

Coefficient	Signification	Recouvrement Moyen (%)
+	0- 1 %	0,5
1	1-5 %	3
2	5- 25 %	15
3	25-50 %	37,5
4	50- 75 %	62,5%
5	75-100 %	87,5

Tableau 1 - Echelle de Braun-Blanquet (Institut numérique, 2012).

### 3.4. Relevés dendrologiques et variables mesurées

Un total de 49 variables a été mesuré ou calculé pour chaque placette. Ces variables concernent notamment : La circonférence moyenne des arbres vivants (CIRC), le nombre d'arbres à l'hectare (NHA), la surface terrière – somme des surfaces des sections transversales de tous les troncs d'arbres (généralement à 1,70 m du sol) par unité de surface exprimée en m<sup>2</sup>/ha – par catégorie de diamètre (petit bois : GHA\_PB ; bois moyen : GHA\_BM ; gros bois : GHA\_GB ; très gros bois : GHA\_TGB), la surface terrière par essence (hêtres : GHA\_HE ; chênes : GHA\_CH ; autres feuillus : GHA\_OF ; charmes : GHA\_CHA), le recouvrement de différentes strates : herbacée (Rec.Sherb), arbustive (Rec.Sarb), mousse sur tronc (Rec.mss), épiphytes (Rec.epph), le coefficient de variation des circonférences (Coef.var.CIRC).

Ces données ont permis de caractériser la maturité, la diversité structurelle et la densité des peuplements forestiers.

Circonférence moyenne	CIRC
Recouvrement des mousses	Rec mss
Recouvrement épiphytes	Rec epph
Nombre de tiges à l'hectare	NHA
Surface terrière à l'hectare des hêtres	GHA_HE
Surface terrière à l'hectare des chênes	GHA_CH
Surface terrière à l'hectare des charmes	GHA_CHA
Surface terrière à l'hectare des autres feuillus	GHA_OF
Surface terrière à l'hectare des petits bois	GHA_PB
Surface terrière à l'hectare des bois moyens	GHA_BM
Surface terrière à l'hectare des gros bois	GHA_GB
Surface terrière à l'hectare des très gros bois	GHA_TGB
Coefficient de variation des circonférences	Coef.var.CIRC
Recouvrement strate arbustive	Rec Sarbu
Recouvrement strate herbacée	Rec Sherb

Tableau 2 – Légende des abréviations (voir annexe 4 pour le tableau complet).

### 3.5. Évaluation du bois mort

Une deuxième série de relevés a porté sur les structures de bois mort, en distinguant le bois mort sur pied : nombre (NHA\_BMp), circonférence moyenne (CmoyBMp), volume à l'hectare (VHA\_BMp) ; Le bois mort au sol : nombre (NHA\_BMs), circonférence moyenne (CmoyBMs), volume (VHA\_BMs) ; Les souches : nombre (NHA\_sches), circonférence moyenne (CmoySches), volume à l'hectare (VHA\_sches).

Cette approche permet une caractérisation fine de la qualité de l'habitat, la quantité et la diversité du bois mort jouant un rôle majeur dans la structuration des communautés lichéniques et d'autres groupes biologiques.

Nombre de tiges à l'hectare du bois mort sur pied	NHA_BMp
Volume à l'hectare du bois mort sur pied	VHA_BMp
Circonférence moyenne du bois mort sur pied	CmoyBMp
Nombre de tiges à l'hectare du bois mort au sol	NHA_BMs
Volume à l'hectare du bois mort au sol	VHA_BMs
Circonférence moyenne du bois mort au sol	CmoyBMs
Volume à l'hectare des souches	VHA_Sches
Circonférence moyenne des souches	CmoySches

Tableau 3 – Légende des abréviations (voir annexe 4 pour le tableau complet).

### 3.6. Traitement des données

#### 3.6.1. Analyses dendrologiques en fonction des sites

Deux analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées afin de réduire la dimensionnalité des données et d'extraire les principaux gradients structurants. La première ACP, centrée sur les variables dendrologiques et écologiques, a retenu 19 des 49 variables initiales, sélectionnées sur la base de leur pertinence écologique et statistique. La seconde ACP, centrée sur les variables de bois mort uniquement, a été effectuée après exclusion des variables de surface terrière. Les ACP ont été réalisées à l'aide de R en utilisant une standardisation centrée-réduite préalable des variables en utilisant le package *factoMineR* (Husson et al., 2023) afin de garantir leur comparabilité malgré des échelles de mesure différentes et *factoextra* (Kassambara, 2023) afin de faciliter l'interprétation visuelle des ACP. L'interprétation des axes a été effectuée à partir des corrélations entre les variables et les composantes principales, mais aussi en analysant la répartition des placettes dans les plans

factoriels. La structure des peuplements a également été évaluée à l'aide des package *reshape2* (Wickham, 2007) et *ggplot2* (Wickham, 2023).

### **3.6.2. Structure des peuplements : distribution des surfaces terrières par essence**

#### **3.6.2.1. Analyses lichénologiques**

L'étude a été réalisée sur l'ensemble des arbres répartis dans les 36 placettes forestières intégrées à un gradient de gestion allant de forêts anciennes à haute naturalité à des peuplements plus récents. Les essences d'arbres échantillonnées ont été regroupées en quatre catégories :

Cb : *Carpinus betulus* (charmes),

Fs : *Fagus sylvatica* (hêtres),

Qc : *Quercus* spp. (chênes),

OF : autres feuillus (érable champêtre, aulne glutineux, bouleaux, noisetier, frêne élevé, tremble, sorbier oiseleur, orme de montagne, ainsi que quelques essences non identifiées).

Dans ce cas-ci également chaque arbre a été identifié comme vivant (v) ou mort (m), permettant l'analyse comparative selon l'état de l'arbre.

#### **3.6.2.2. Relevé de la biodiversité et du recouvrement lichénique**

Sur chaque arbre sélectionné, deux paramètres principaux ont été mesurés :

- 1) La diversité spécifique en lichens (biodiversité) : nombre total d'espèces de lichens recensées sur le tronc de l'arbre.
- 2) Le recouvrement lichénique : pourcentage estimé de la surface du tronc recouverte par les lichens.

Les données ont été saisies dans Microsoft Excel selon les catégories d'essence, d'état de l'arbre (mort ou vivant) et les deux variables cibles (biodiversité, recouvrement lichénique). Le jeu de données comprenait également les identifiants des arbres et les métadonnées associées. Plusieurs analyses statistiques ont été réalisées afin d'évaluer la relation entre biodiversité et recouvrement lichénique, ainsi que l'influence des essences et de l'état des arbres. Une régression linéaire simple a été réalisée pour modéliser la relation entre biodiversité (variable explicative) et le recouvrement lichénique (variable dépendante). Cette

modélisation a permis d'évaluer la proportion de variance expliquée ( $R^2$ ), ainsi que la significativité statistique des coefficients.

Une ANOVA unifactorielle a été réalisée afin d'évaluer si la diversité lichénique différait significativement entre les différentes essences d'arbres. Le test de Tukey HSD a ensuite été appliqué pour comparer les paires d'essences et identifier celles présentant des différences significatives.

Un test t de Student à deux échantillons a été réalisé afin de comparer la biodiversité lichénique entre les arbres morts et vivants. Cette méthode est adaptée ici compte tenu des effectifs équilibrés et de la robustesse du test face à une éventuelle inégalité des variances. Ce test a été complété par une analyse post-hoc de Tukey, permettant de valider la significativité des écarts observés.

Les résultats ont été visualisés à l'aide de plusieurs types de graphiques par le logiciel de traitement statistique R, et les tests statistiques ont été réalisés à partir des packages *dplyr* (Wickham et al., 2023), *tidyr* (Wickham et Henry, 2024), *tidytext* (Silge et Robinson, 2023) et *ggplot2*.

## 4. Résultats

Avant de pouvoir évaluer la pertinence des lichens en tant que bioindicateurs de la naturalité forestière, il est essentiel de caractériser l'état écologique des placettes échantillonnées. En effet, les communautés lichéniques sont fortement influencées par des facteurs abiotiques et biotiques tels que la composition des peuplements, la structure forestière, la quantité et la qualité du bois mort ou encore la diversité des microhabitats. Une compréhension fine de ces variables est donc indispensable pour interpréter les patrons de distribution des lichens en lien avec les conditions de naturalité.

### 4.1. Dendrologie : Analyse de la structure de placettes

#### 4.1.1. Analyse des variables dendrologiques

Parmi les 49 variables initiales, 19 ont été retenues en raison de leur pertinence écologique et statistiques (évitement du bruit, interprétabilité). L'interprétation des axes a été effectuée à partir des corrélations et des composantes principales, mais aussi en analysant la répartition des placettes dans les plans factoriels. Une attention particulière a été portée aux valeurs extrêmes, considérées comme indicatrices de configurations écologiques distinctes.

Les trois premières dimensions de la première ACP expliquent ensemble 53,6 % de la variance totale. La première dimension reflète un gradient lié à la maturité et à la densité des arbres (*figure 4*). La deuxième met en évidence un gradient de diversité des essences et de recouvrement végétal. Enfin, la troisième dimension correspond à un gradient de structuration des sous-étages, en lien avec la présence de bois mort (*figure 5*).

La première dimension, qui explique 22,4 % de la variance, est principalement corrélée positivement avec des variables telles que la circonférence moyenne des arbres (CIRC), la surface terrière des hêtres (GHA\_HE) et celle des très gros bois (GHA\_TGB). Les valeurs élevées de ces variables caractérisent des placettes comme celle de Braden Haag1 (BRA1), de Spa (SPA), du Lac d'Eupen (LEU) et de Lagland où se trouvent beaucoup de hêtres (LAG\_F), qui se distinguent par la présence d'arbres de grande taille et une densité relativement faible. À l'inverse, cette dimension est négativement corrélée avec la surface terrière des petits bois et le nombre d'arbres à l'hectare. Ces caractéristiques sont retrouvées dans les sites de Virton1 (VIR1), Virton2 (VIR2), Rensiwez (REN), Mormont (MOR) et Vaulx (VAU), dominés par des

arbres de petit diamètre en forte densité. Ainsi, la première dimension oppose des forêts matures, peu denses mais structurées par des arbres imposants, à des peuplements plus jeunes ou en régénération, marqués par une densité élevée et une homogénéité structurelle.

La deuxième dimension, représentant 17,8 % de la variance totale, est positivement influencée par la surface terrière totale (GHA), le recouvrement en épiphytes (Rec.epph) et celui de la strate herbacée (Rec.Sherb). Dans une moindre mesure, les surfaces terrières occupées par les chênes (GHA\_CH) et les autres feuillus (GHA\_OF) y sont également associées. Le site Vaulx apparaît particulièrement influencé par cette dimension. Il présente un recouvrement exceptionnel en épiphytes (16,6 %, soit près de quatre fois plus que le second site le plus riche), un recouvrement herbacé élevé (87,5 %, comparable à celui observé à Loverval (LOV) et au Petit Bongard (PBG)), ainsi qu'une forte diversité en essences, notamment en charme (GHA\_CHA), chêne et autres feuillus. À l'opposé, certaines variables telles que le recouvrement en mousses (Rec.mss) sont négativement corrélées à cette dimension. Les sites d'Herbeumont1 (HERB\_1) et Bradenhaag2 (BRA2) illustrent ce profil, se distinguant par l'absence d'épiphytes, un recouvrement muscinal – par les mousses – important, particulièrement élevé sur le site d'Herbeumont1, et une strate herbacée peu développée. Cette seconde dimension oppose donc des placettes présentant une diversité végétale riche, répartie sur plusieurs strates, à des peuplements dominés par une strate unique, notamment les mousses.

La troisième dimension, qui représente 13,4 % de la variance totale, oppose des variables corrélées positivement à son axe, telles que le recouvrement arbustif (Rec.Sarb), le coefficient de variation des circonférences (Coef.var.CIRC) et, dans une moindre mesure, le recouvrement muscinal, à des variables corrélées négativement comme la surface terrière du bois mort sur pied (GHA\_BMp) et celle du bois moyen (GHA\_BM). Les sites du Lac d'Eupen et le second site de Lagland possédant beaucoup de chêne (LAG\_F2) présentent une forte corrélation positive avec cette dimension, traduisant une hétérogénéité structurelle élevée confirmée par des valeurs élevées du coefficient de variation des circonférences. À l'inverse, le site Petit Bongard, marqué par une abondance de bois mort sur pied, est corrélé négativement. Cette troisième dimension oppose donc des peuplements caractérisés par une grande variabilité dans les structures et les sous-étages, à des forêts plus homogènes, dominées par des bois morts sur pied.

Sur l'axe 1, les sites Bradenhaag1, de Spa et du Lac d'Eupen se situent à l'extrémité droite du plan factoriel. Ils présentent les circonférences moyennes les plus élevées, une faible densité de petits bois, et une surface terrière importante occupée par des très gros bois. En revanche, les sites de Virton1, Virton2, et de Rensiwez, situés à l'extrémité opposée, se distinguent par un nombre d'arbres à l'hectare particulièrement élevé, une forte proportion de petits bois, et de faibles circonférences moyennes.

Sur l'axe 2, Vaulx est le site le plus excentré positivement. Il se caractérise par une grande richesse en épiphytes, un recouvrement herbacé marqué et une diversité importante d'essences, incluant charme, chêne et autres feuillus. Le site de Rognac principalement peuplé de hêtres (ROG\_F), bien que moins extrême, présente une structure similaire, avec un recouvrement élevé en épiphytes et en strate arbustive, mais un recouvrement muscinal plus faible. À l'opposé, Herbeumont1 et Bradenhaag2 se distinguent par un recouvrement quasiment exclusif en mousses, l'absence d'épiphytes et une strate herbacée peu développée.

Enfin, sur l'axe 3, les sites du Lac d'Eupen et de Lagland2 principalement peuplés de chênes sont corrélés positivement. Ils présentent une grande variabilité des diamètres d'arbres, traduite par un coefficient de variation élevé, ainsi qu'un recouvrement modéré en mousses et en strate herbacée. Toutefois, leurs valeurs faibles en surface terrière de bois moyen et de bois mort sur pied influencent également leur position. Le positionnement de ces sites sur la troisième dimension ne peut toutefois pas être entièrement expliqué par les variables analysées en raison de la variance relativement faible de cette dimension (13,4 %), ce qui suggère l'existence de facteurs complémentaires influençant la structuration des peuplements.

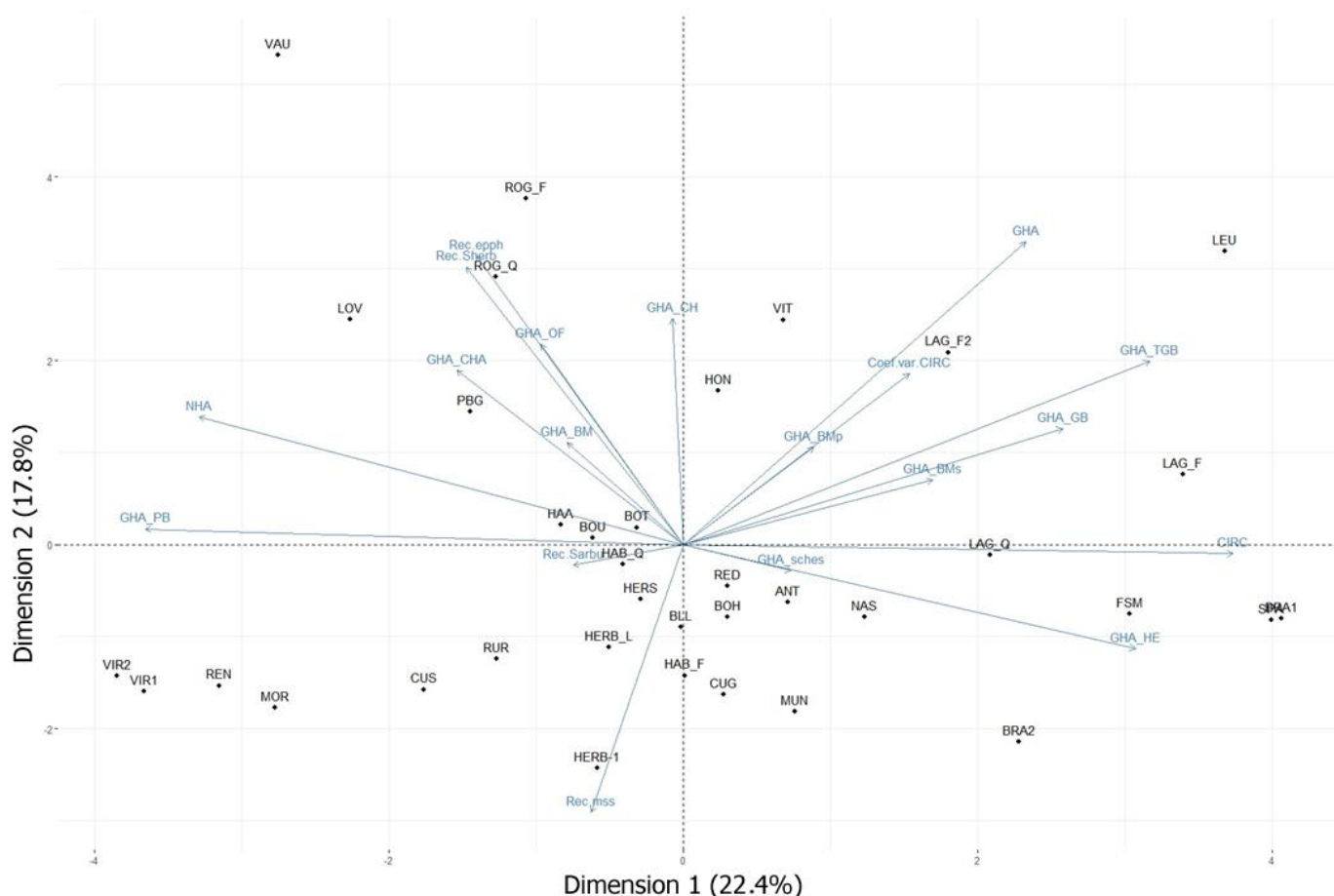


Figure 4 - Analyse en composantes principales sur 19 variables dendrologique des 36 placettes, comprenant la dimension 1 en axe des abscisses (expliquant 22,4% de la variance totale) et la dimension 2 en axe des ordonnées (expliquant 17,8% de la variance totale). On y retrouve les 36 placettes inventoriées (points noirs) ainsi que 19 variables (flèches bleues).

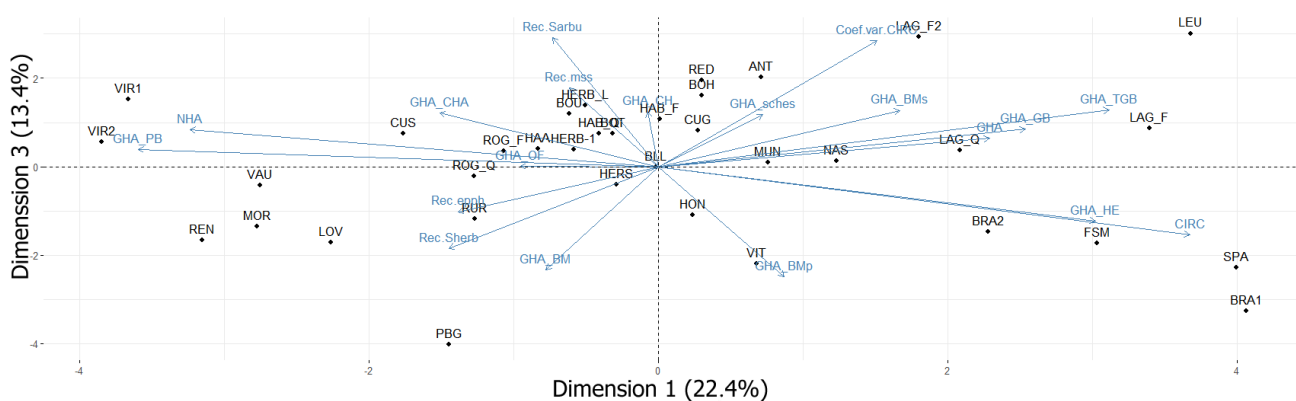


Figure 5 - Analyse en composantes principales sur 19 variables dendrologique des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses (expliquant 22,4% de la variance totale) et la dimension 3 en axe des ordonnées (expliquant 13,4% de la variance totale). On y retrouve les 36 placettes inventoriées (points noirs) ainsi que 19 variables (flèches bleues).

#### **4.1.2. Analyse des variables liées au bois mort**

Afin de mieux comprendre les structures de bois mort présentes sur les différentes placettes, une ACP a été réalisée en se concentrant exclusivement sur les variables associées au bois mort. La répartition des variables et des sites est représentée à travers les dimensions 1 et 2 (*figure 6*) et des dimensions 1 et 3 (*figure 7*). Cette ACP a permis d'identifier trois principales dimensions expliquant ensemble 74,3 % de la variance totale. La première dimension traduit un gradient de quantité de bois mort présent au sol, y compris les souches. La deuxième dimension reflète un gradient lié au volume de bois mort sur pied, tandis que la troisième met en évidence un gradient de distribution structurelle du bois mort, toutes catégories confondues (souche et tronc).

La première dimension, qui explique 41,3 % de la variance totale, est principalement influencée par le volume et le nombre de souches (VHA\_Sches), ainsi que par la circonférence moyenne (CmoyBMs) et le nombre de bois morts au sol (NHA\_BMs). Une seule variable, le nombre de bois morts sur pied (NHA\_BMp), est corrélée négativement à cet axe. Parmi les placettes, le Lac d'Eupen et Rensiwez se distinguent par leur position opposée sur cette dimension. Le Lac d'Eupen est positivement corrélé à l'ensemble des variables caractérisant le bois mort au sol et les souches, tandis que Rensiwez est fortement associée au nombre de bois morts sur pied. Cette première dimension représente donc un gradient clair entre placettes dominées par une forte biomasse au sol (troncs et souches) et celles caractérisées par une forte densité de bois mort sur pied.

La deuxième dimension, qui explique 17,9 % de la variance, est définie par trois variables toutes corrélées positivement : le volume de bois mort sur pied (VHA\_BMp), la circonférence moyenne des bois morts sur pied et le volume de bois mort au sol (VHA\_BMs). Le site de Fourneau-Saint-Michel (FSM) est nettement excentré positivement sur cet axe. Toutefois, cette excentricité ne s'explique pas directement par les trois variables identifiées. En effet, Fourneau-Saint-Michel ne possède que le second volume de bois mort sur pied le plus élevé après le site Villers-le-Temple (VIT), et ne se classe respectivement qu'en quatrième et sixième position pour le volume de bois mort au sol et la circonférence moyenne des bois morts sur pied. En revanche, Fourneau-Saint-Michel se distingue par la circonférence moyenne de bois mort au sol la plus élevée. À l'opposé, les sites Herbeumont avec présence de *Lobaria* (HERB\_L) et Cugnon (CUG), bien qu'excentrés négativement, se situent près des autres. Tous deux ne

possèdent aucun bois mort sur pied, ce qui peut expliquer leur position sur cet axe. Cependant, d'autres sites partagent cette caractéristique, comme Custinne (CUS), Herbeumont1 et Redu (RED). Ce qui distingue davantage Herbeumont avec présence de *Lobaria* et Cugnon est leur volume modéré de bois mort au sol. En comparaison, les sites avec un faible volume de bois mort au sol possèdent généralement davantage de bois mort sur pied, ce qui influence en partie leur positionnement dans cette dimension.

La troisième dimension explique 15,1 % de la variance totale. Elle présente l'intérêt d'être construite à partir de six variables, à la fois positivement et négativement corrélées. Du côté des corrélations positives, on retrouve le nombre de bois morts sur pied, le nombre de souches (NHA\_sches) et le volume de souches. Du côté des corrélations négatives, ce sont le volume de bois mort au sol, la circonférence moyenne des bois morts au sol et la circonférence moyenne des souches (CmoySches) qui influencent le plus fortement l'axe. Deux sites se distinguent par leur position fortement positive : Rensiwez et le Lac d'Eupen. Rensiwez est caractérisé par un nombre élevé de bois morts sur pied, mais ne possède, en revanche, ni souche ni bois mort au sol, ce qui explique également son excentricité. Le Lac d'Eupen présente les valeurs les plus élevées pour le nombre et le volume de souches, mais il affiche des valeurs moyennes ou faibles pour les variables négativement corrélées, ce qui confirme que son positionnement est principalement lié aux souches.

À l'opposé, les sites Bohan (BOH), Nassogne (NAS) et Lagland principalement peuplés de hêtres sont les plus excentrés négativement. Bohan et Nassogne présentent les plus fortes circonférences moyennes de souches, et Bohan se place également en troisième position pour la circonférence moyenne des bois morts au sol. Nassogne, en revanche, n'est que septième sur cette variable. Ces deux sites ont en commun un faible nombre de bois morts sur pied (environ 5/Ha) et un faible nombre de souches pour Nassogne, ce qui renforce leur position négative. Lagland hêtre se distingue par le volume de bois mort au sol le plus élevé parmi toutes les placettes, mais il reste dans la moyenne haute pour les autres variables négativement corrélées. En ce qui concerne les variables corrélées positivement, il se situe en général dans la moyenne basse. Ces résultats suggèrent que ces trois sites sont caractérisés par une biomasse limitée, mais structurée par des éléments de grande taille.

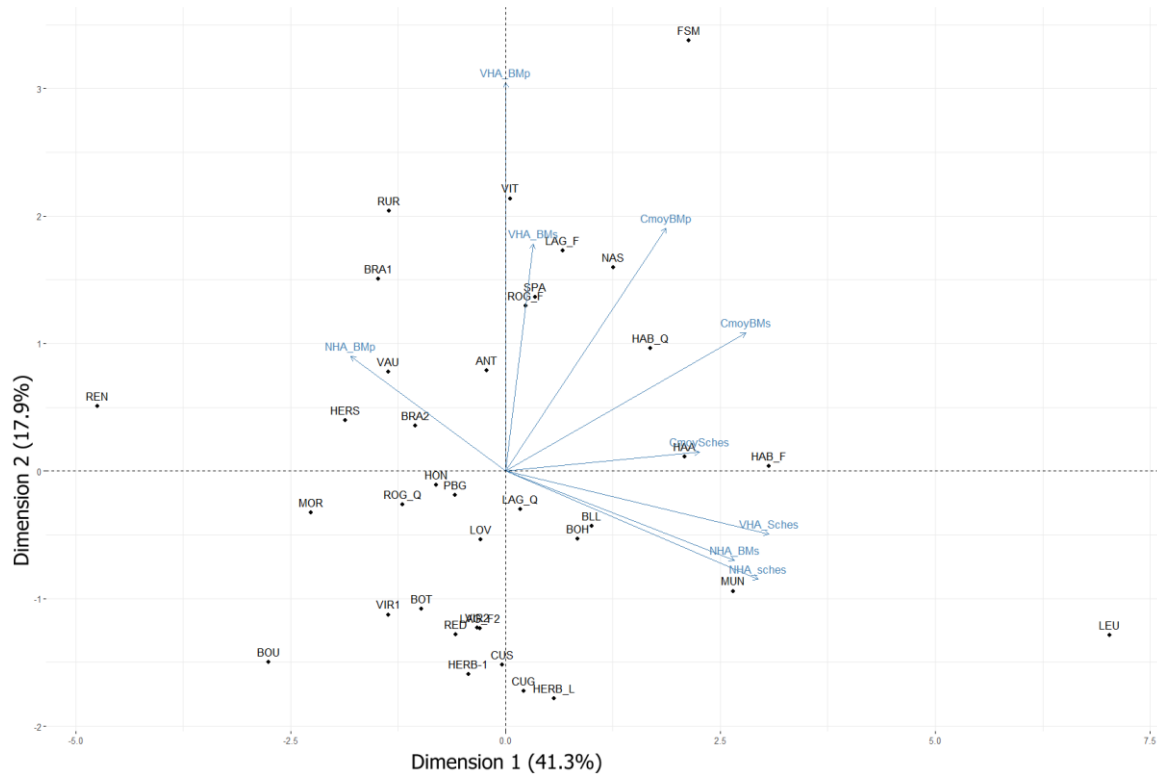


Figure 6 - Analyse en composantes principales sur 9 variables concernant le bois mort des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses (expliquant 41,3% de la variance totale) et la dimension 2 (expliquant 17,9% de la variance totale) en axe des ordonnées. On y retrouve les 36 placettes inventoriées (points noirs) ainsi que les variables correspondantes aux bois morts (flèches bleues).

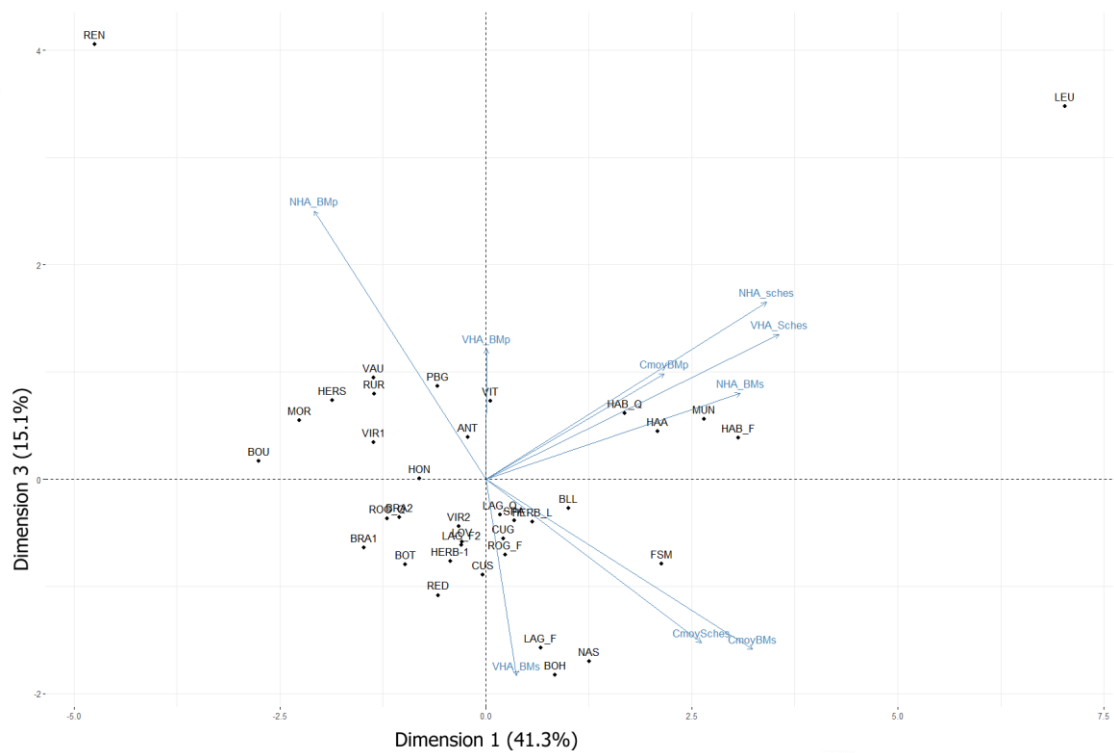


Figure 7 - Analyse en composantes principales sur 9 variables concernant le bois mort des 36 placettes comprenant la dimension 1 en axe des abscisses (expliquant 41,3% de la variance totale) et la dimension 3 en

*axe des ordonnées (expliquant 15,1% de la variance totale). On y retrouve les 36 placettes inventoriées (points noirs) ainsi que les variables correspondantes aux bois morts (flèches bleues).*

#### 4.2. Structure des peuplements

Les chênes présentent une distribution plus étendue, avec un nombre d'observations conséquent au-delà de 10 m<sup>2</sup>/ha, jusqu'à dépasser localement 30 m<sup>2</sup>/ha dans certains cas. Cela traduit la présence de peuplements dominés par le chêne, où cette essence constitue la composante principale de la structure forestière. À noter que seules les chênaies atteignent localement des valeurs extrêmes de surface terrière, supérieures à 40 m<sup>2</sup>/ha se situe ce qui reflète l'existence de peuplements chênaies denses ou à individus de très gros diamètre.

Les hêtres présentent également une distribution relativement étendue, bien que les observations les plus importantes se situent dans des classes intermédiaires (entre 5 et 20 m<sup>2</sup>/ha) (*figure 9*). La majorité des observations, toutes essences confondues, se concentrent dans les classes de surface terrière les plus faibles, comprises entre 0 et 10 m<sup>2</sup>/ha, plus précisément pour des surfaces inférieures à 5 m<sup>2</sup>/ha. Cela indique que, dans de nombreuses placettes, aucune essence n'occupe une part dominante de la surface terrière. Ce phénomène est particulièrement marqué pour les charmes et les autres feuillus, qui apparaissent majoritairement dans les classes de surface les plus faibles, suggérant une présence fréquente mais souvent marginale dans les peuplements (*figure 9*).

Enfin, la classe la plus représentée est celle correspondant à une surface terrière inférieure à 5 m<sup>2</sup>/ha, confirmant que, quelle que soit l'essence, une majorité de placettes présentent des surfaces terrières relativement faibles pour une essence donnée. Cela peut être interprété comme le reflet d'une forte hétérogénéité des peuplements, avec peu d'essences véritablement dominantes sur l'ensemble des placettes (*figure 9*).

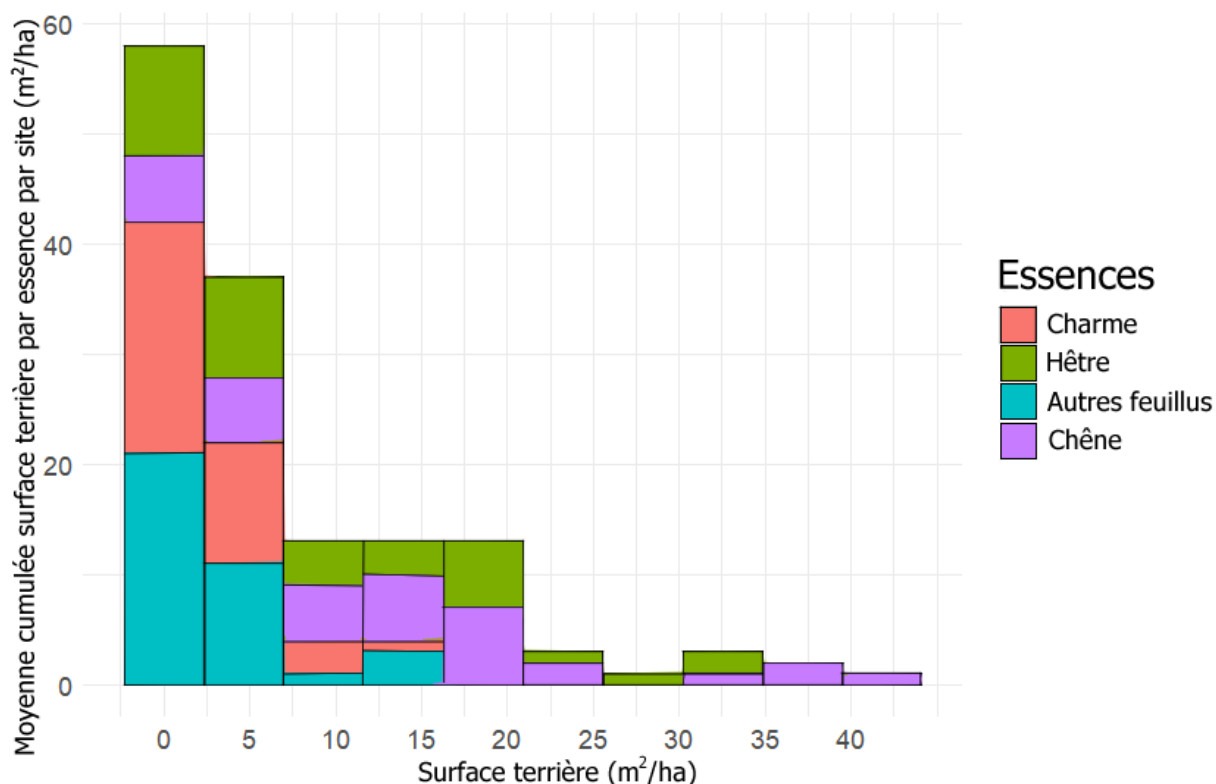


Figure 8 - Histogramme empilé reprenant la moyenne cumulée de la surface terrière pour chaque essence par site selon la surface terrière à l'hectare des arbres inventoriés pour quatre grandes catégories d'essences : les hêtres (GHA\_HE), les chênes (GHA\_CH), les charmes (GHA\_CHA) et les autres feuillus (GHA\_OF).

### 4.3. Analyses sur les relevés de lichens

#### 4.3.1. Relation entre le recouvrement et la richesse spécifique en lichens

Les essences ont été regroupées en quatre catégories : le charme (Cb), le hêtre (Fs), le chêne (Qc), et "autres feuillus" (OF) comprenant notamment l'érable champêtre, l'aulne glutineux, des bouleaux, le noisetier, le frêne élevé, le tremble, le sorbier oiseleur, l'orme de montagne ainsi que quelques essences non identifiées (*figure 10*). La diversité spécifique observée s'étend de 0 à environ 15 espèces par arbre, avec une moyenne se situant à 5,4 ainsi qu'un écart-type de 2,3 espèces de lichen par arbre. Le recouvrement par arbre, calculé en faisant la moyenne des classes de l'indice de Braun-Blanquet, varie entre 0 et 237 %. Le taux de recouvrement d'un arbre ne pouvant théoriquement pas dépasser 100 %, cette valeur maximale et extrême de 237 % est attribuée à une combinaison de biais méthodologiques qui peut être expliquée par la nature même de l'échelle de Braun-Blanquet qui est un système d'évaluation semi-quantitative, c'est-à-dire qui attribue des valeurs numériques qui reposent sur l'estimation visuelle du recouvrement, pouvant entraîner une subjectivité de l'estimation

et donc un biais observateur, d'autant plus que parfois 3 observateurs différents évaluaient les espèces sur un même arbre. À cela s'ajoute un manque de précision quantitative est dû au fonctionnement de l'indice lui-même et une difficulté d'évaluation pour les espèces rares ou très abondantes. Ces facteurs expliquent les rares cas de recouvrement supérieur à 100 %. La moyenne de recouvrement d'un arbre par des lichens entre son pied et 170 cm étant de 43,4 %.

Le modèle de régression linéaire indique une relation positive entre la biodiversité lichénique (nombre d'espèces de lichens par arbre) et le recouvrement lichénique (pourcentage de surface couverte). L'équation obtenue est la suivante :

$$\text{recvr\_lich} = -8,6022 + 9,6614 \times \text{biodiv}$$

Ce modèle suggère qu'une augmentation d'une unité de la richesse spécifique en lichens est associée, en moyenne, à une hausse de 9,66 % du recouvrement lichénique. Le coefficient de détermination ( $R^2 = 0,416$ ) indique que la biodiversité lichénique explique environ 41,6 % de la variance du recouvrement. Cela traduit une relation substantielle, bien que partielle, entre ces deux variables. Dans un contexte écologique, où les phénomènes observés résultent d'interactions complexes et multifactorielles, ce niveau d'explication peut être considéré comme relativement élevé. Toutefois, plus de la moitié de la variance reste inexpliquée par la seule biodiversité. Cette part résiduelle pourrait s'expliquer par d'autres facteurs abiotiques et biotiques non intégrés au modèle. Nous pouvons également constater que l'intervalle de confiance associé à la droite de régression s'élargit pour les valeurs élevées de diversité, traduisant une variabilité plus importante des observations dans cette plage. Donc on observe un recouvrement plus variable chez les arbres possédant une grande richesse en espèces. À l'inverse, le nuage de points est plus dense pour les faibles niveaux de diversité, ce qui indique une variance réduite dans la biodiversité et le recouvrement en lichens des arbres par rapport aux valeurs plus élevées (*figure 10*).

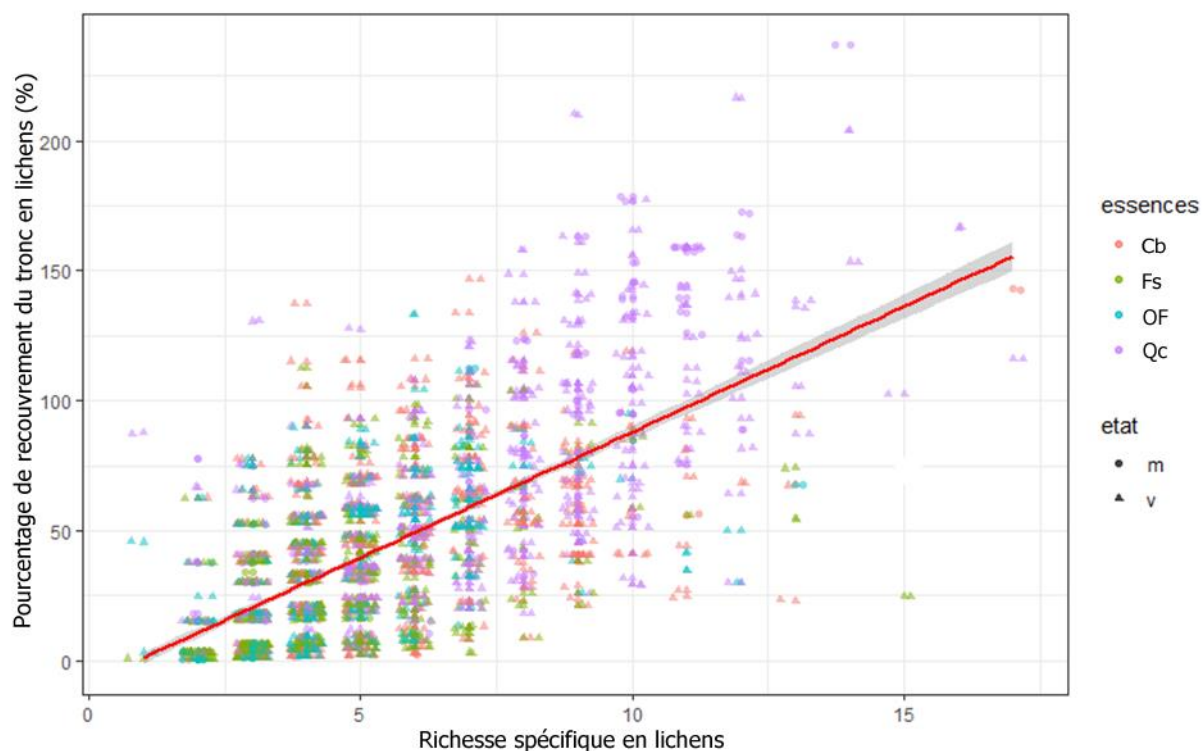


Figure 9 - Régression linéaire entre le recouvrement en lichens (pourcentage de surface du tronc couverte par les lichens) en fonction de la diversité des lichens (Richesse spécifique en lichens par arbre). Les couleurs correspondent à différentes essences, le rouge pour les charmes (Cb), le vert pour les hêtres (Fs), le bleu pour les autres feuillus (OF) et le violet pour les chênes (Qc). Les formes représentent l'état des arbres, morts (« m ») pour les triangles, vivant (« v ») pour les points. La ligne rouge montre la tendance centrale estimée par la régression – comment le recouvrement en lichens (axe Y) évolue en fonction de la richesse spécifique en lichens (axe X). La zone grise autour de la ligne rouge de régression linéaire représente l'intervalle de confiance (à 95 %) de la régression. Elle indique l'incertitude de cette estimation – plus elle est étroite, plus le modèle est précis dans cette zone – plus elle est large, plus l'estimation est incertaine.

#### 4.3.2. Recouvrement et diversité lichénique par essence

Les droites de régression ne sont pas parallèles, indiquant une variation des effets de la biodiversité selon l'essence (Figure 11). En effet, la droite représentant les chênes (Qc, violet) possède la pente la plus forte, ce qui signifie qu'il y a une forte augmentation du recouvrement de lichens avec la biodiversité. Cela pourrait refléter une meilleure capacité à héberger des lichens ou un environnement plus favorable. À l'inverse, les essences telles que le hêtre (Fs, en vert), le charme (Cb, en rouge), et les autres feuillus (OF, en bleu) présentent des pentes de régression plus faibles et relativement similaires entre elles. Ces résultats suggèrent que, pour ces espèces, l'effet de la biodiversité sur le recouvrement en lichens est moins prononcé (figure 11).

L'écart-type des résidus (26,55) témoigne d'une dispersion notable entre les valeurs observées et les valeurs prédites par le modèle, corroborant, comme pour la régression

linéaire globale, l'idée que des variables explicatives supplémentaires seraient nécessaires pour affiner la prédiction. La significativité statistique du modèle est élevée ( $p\text{-value} < 0.001$ ), confirmant l'existence d'une relation robuste entre biodiversité spécifique et recouvrement lichénique. Cette relation est cohérente avec les résultats de l'analyse précédente.

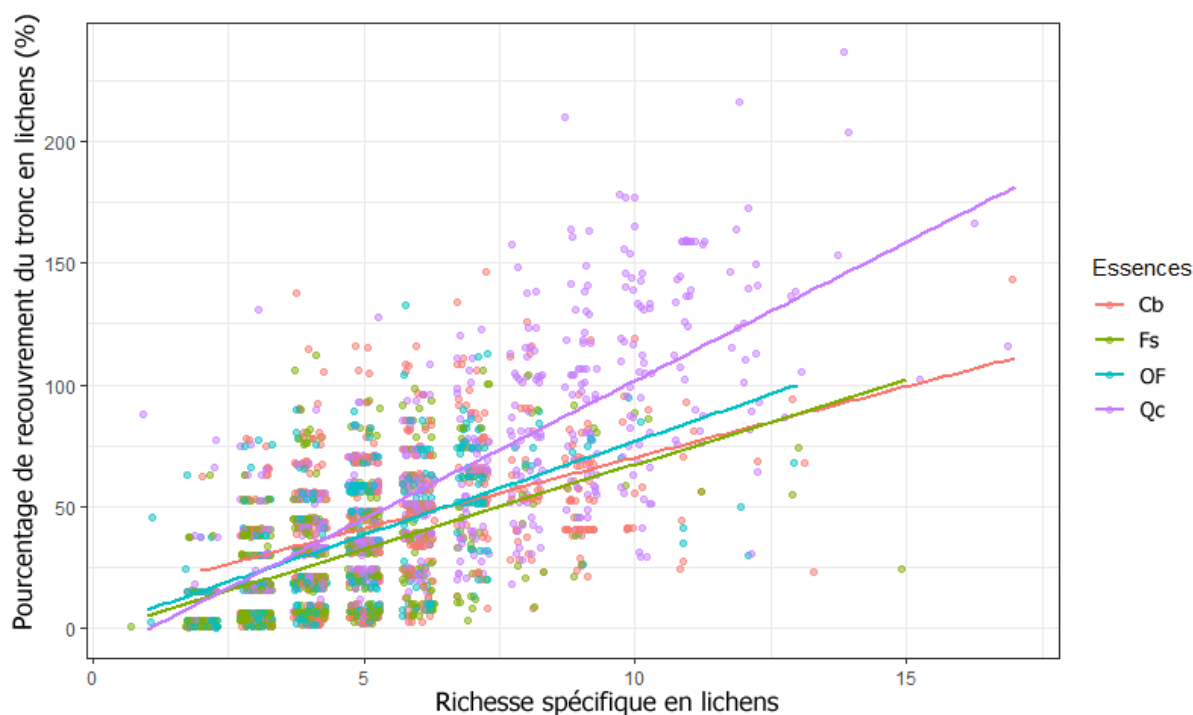


Figure 10 - Régression linéaire entre le recouvrement en lichens (pourcentage de surface du tronc couverte par les lichens) en fonction de la diversité des lichens (Richesse spécifique en lichens par arbre) en différenciant les tendances selon les essences d'arbres (Cb, Fs, OF, Qc). Chacune des droites de régression représente cette relation selon une essence, rouge pour les charmes (Cb), vert pour les hêtres (Fs), bleu pour les autres feuillus (OF) et violet pour les chênes (Qc). Chaque point représente un arbre inventorié.

#### **4.3.3. Richesse spécifique en lichens selon les essences**

Les boîtes à moustaches (figure 12) mettent en évidence les différences de diversité lichénique observée selon les essences. On y constate que les chênes présentent la médiane la plus élevée et une plus grande dispersion interquartile, avec deux valeurs extrêmes. Cela confirme que cette essence abrite en moyenne une biodiversité lichénique plus riche que les autres essences. Le charme (Cb) et les autres feuillus (OF) montrent une biodiversité moyenne intermédiaire, légèrement supérieure à celle du hêtre (Fs). Le hêtre affiche la biodiversité la plus faible, avec une distribution plus resserrée, suggérant une moindre variabilité interindividuelle.

La présence de quelques valeurs aberrantes (outliers) dans l'ensemble des essences, notamment chez les autres feuillus et les hêtres, suggère que certains individus offrent des conditions particulièrement favorables au développement des lichens. Chez les chênes, deux valeurs ont été statistiquement identifiées comme aberrantes selon la règle des  $1.5 \times \text{IQR}$ .

L'analyse de la variance, ANOVA, confirme néanmoins l'effet significatif de l'essence sur la biodiversité lichénique ( $p < 0,001$ ) qui explique environ 15 % de la variance selon l'équation suivante :

$$n^2 = \frac{\text{somme des carrés expliqués par l'essence}}{\text{somme des carrés totaux}} = \frac{1801}{1801 + 10387} = 0.1478$$

Comme présenté dans l'*annexe 2*, le test post-hoc de Tukey révèle que toutes les paires d'essences présentent des différences significatives ( $p$  ajusté  $< 0,05$ ), avec les chênes (Qc) se distinguant par une biodiversité significativement plus élevée, notamment en comparaison avec les hêtres ( $p < 0.001$ ). Les charmes (cb) et les hêtres (fs) montrent les niveaux les plus faibles, tandis que les autres feuillus (OF) occupent une position intermédiaire (*figure 12*).

Ces contrastes robustes indiquent que l'essence influe significativement sur la richesse lichénique, avec un gradient de diversité allant du hêtre au chêne, soulignant l'importance de la composition forestière dans les stratégies de conservation.

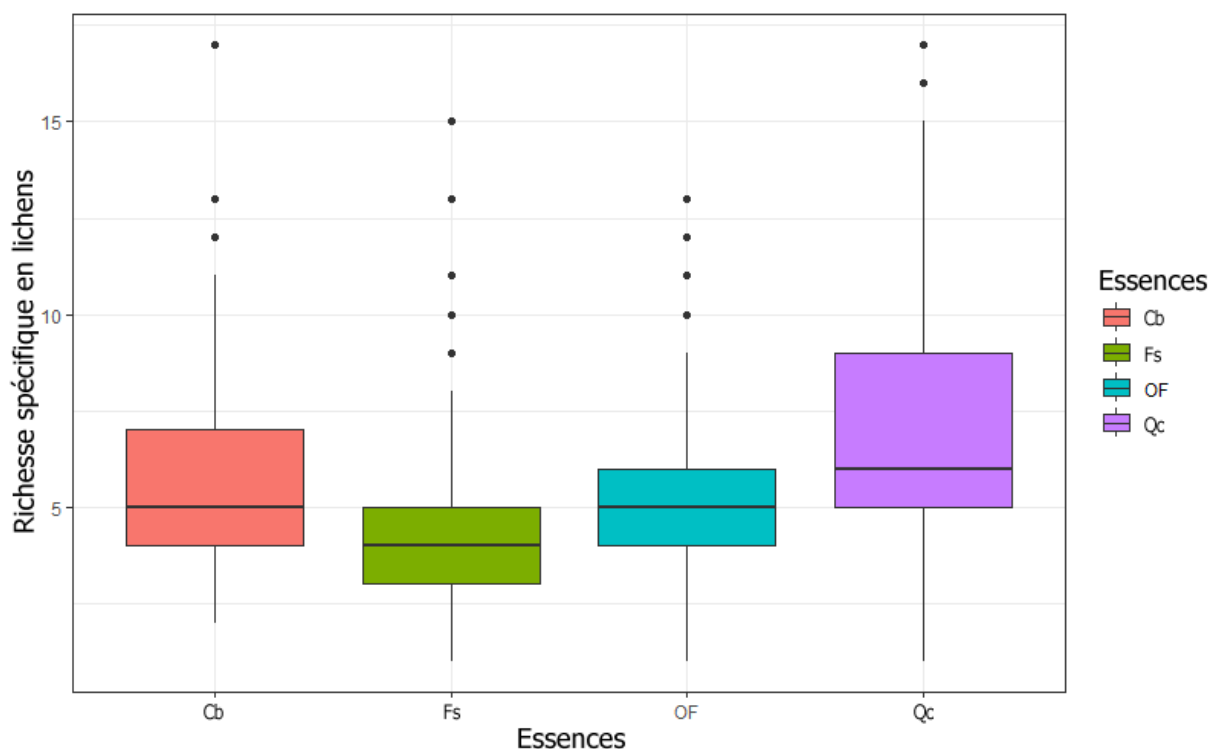


Figure 11 - Distribution de la diversité lichénique selon l'essence, charme (Cb, rouge), hêtre (Fs, vert), autres feuillus (OF, bleu) et chêne (Qc, violet), de l'arbre hôte sur l'ensemble des placettes étudiées. Chaque boîte à moustache montre la distribution de la richesse spécifique en lichen sur une essence. Les lignes noires horizontales représentent les médianes (la valeur pour laquelle 50 % des données se situent en dessous et 50 % au-dessus). Les bords inférieurs et supérieurs représentent respectivement le 1<sup>er</sup> quartile (25% des valeurs) et le 3<sup>ème</sup> quartile (75% des valeurs). Les moustaches – les lignes verticales – représentent la variation des données entre le 1er (ou 3<sup>ème</sup> quartile) et la valeur minimale (ou maximale) compris dans 1.5 fois l'écart interquartile. Le bord de la boîte et l'extrémité de la moustache représentent 25% des données. Les ronds, en dehors des boîtes, représentent les valeurs extrêmes, appelés outliers.

#### 4.3.4. Effet de l'état de l'arbre sur la biodiversité lichénique

L'analyse comparative entre arbres morts et vivants montre que les arbres morts présentent une biodiversité plus variable et légèrement plus élevée que les arbres vivants. Bien que les médianes soient similaires, la dispersion des données est plus marquée chez les arbres morts, avec plusieurs valeurs extrêmes (figure 13).

Le test de Student confirme une différence significative ( $p < 0.05$ ) en faveur des arbres morts, avec un intervalle de confiance [0.075 ; 1.262] et une différence moyenne de 0.67 espèces selon le test de Tukey ( $p < 0.001$ ). Ces résultats indiquent que les arbres morts offrent des conditions plus favorables à la diversité lichénique, sans pour autant exclure l'influence d'autres facteurs environnementaux. On observe une biodiversité globalement plus élevée et plus variable sur les arbres morts. La médiane des deux groupes reste similaire, suggérant

qu'en moyenne, un arbre pris au hasard présente une biodiversité comparable quel que soit son état (*figure 13*).

Cependant, la dispersion des données diffère nettement entre les groupes. Les arbres morts présentent une variabilité plus importante, avec plusieurs valeurs extrêmes indiquant la présence d'individus fortement colonisés par les lichens. À l'inverse, la distribution des arbres vivants est plus resserrée autour de la médiane, traduisant une biodiversité plus homogène. L'amplitude totale est similaire entre les deux groupes si l'on tient compte des valeurs aberrantes, mais les arbres morts se distinguent par leur capacité à accueillir localement une biodiversité particulièrement riche.

Un test t de Student pour échantillons indépendants a été réalisé afin de comparer la biodiversité lichénique entre les arbres morts et vivants. Les résultats indiquent une différence significative entre les deux groupes ( $p < 0.05$ ). L'intervalle de confiance à 95 % suggère que les arbres morts hébergent en moyenne entre 0.075 et 1.26 espèces de lichens en plus que les arbres vivants. Ces résultats corroborent les observations visuelles, en suggérant que les arbres morts offrent des conditions plus favorables à l'installation des lichens.

Le test de Tukey a permis de confirmer les résultats précédents en comparant les moyennes entre les deux états d'arbre. La différence observée entre les groupes est de -0.67 (arbres vivants – arbres morts), avec un intervalle de confiance à 95 % compris entre -1.07 et -0.27. Cette différence est statistiquement significative ( $p < 0.001$ ), renforçant l'idée que les arbres morts présentent une biodiversité lichénique significativement plus élevée. Donc, bien que la différence entre les groupes soit modérée, elle est robuste et significative.

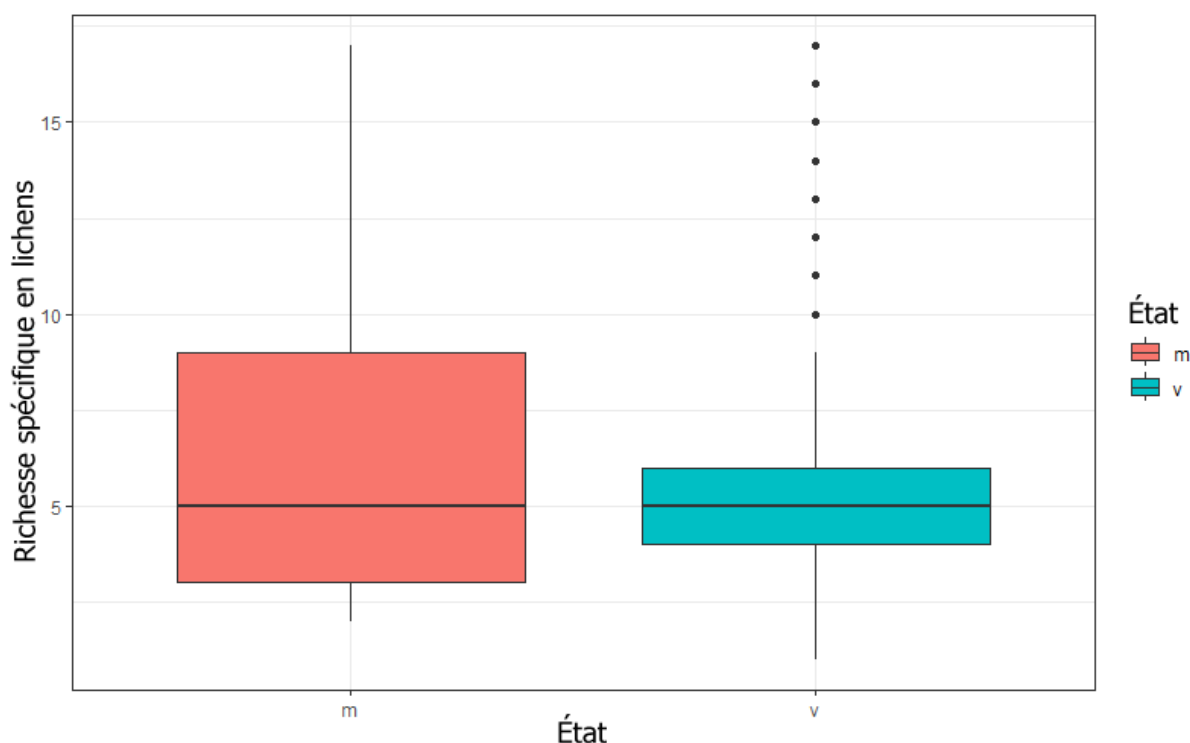


Figure 12 - Distribution de la biodiversité lichénique selon l'état de l'arbre, mort (m) ou vivant (v). Chaque boîte à moustache montre la distribution de la richesse spécifique en lichen sur l'ensemble des arbres morts et vivants inventoriés. Les lignes noires horizontales représentent les médianes (la valeur pour laquelle 50 % des données se situent en dessous et 50 % au-dessus). Les bords inférieurs et supérieurs représentent respectivement le 1<sup>er</sup> quartile (25% des valeurs) et le 3<sup>ème</sup> quartile (75% des valeurs). Les moustaches représentent la variation des données entre le 1<sup>er</sup> (ou 3<sup>ème</sup> quartile) et la valeur minimale (ou maximale) compris dans 1.5 fois l'écart interquartile. Le bord de la boîte et l'extrémité de la moustache représentent 25% des données. Les ronds, en dehors des boîtes, représentent les valeurs extrêmes, appelés outliers.

#### 4.3.5. Les 10 espèces de lichen les plus fréquentes sur chaque essence

L'étude de la distribution des lichens en fonction des essences d'arbres, plus détaillée dans l'annexe 1, met en évidence des différences notables dans la composition spécifique des communautés lichéniques (figure 15).

*Lepraria* sp. est systématiquement « l'espèce » dominante quel que soit l'essence, soulignant son caractère ubiquiste et sa capacité à coloniser divers substrats corticaux. Elle est particulièrement abondante sur le chêne et le hêtre, ce qui pourrait être attribué à des conditions de microhabitat favorables. Cependant, il est important de préciser que de par la complexité de l'identification de l'espèce, nous nous sommes concentrés sur le genre et donc plusieurs espèces sont probablement reprises sous le terme génétique de « *Lepraria* sp. », ce qui peut biaiser les résultats. Le genre *Cladonia* (figure 14) est représenté dans les quatre catégories, bien que *Cladonia coniocraea* se distingue particulièrement sur le chêne et, dans

une moindre mesure, sur le charme. Par ailleurs, *Graphis scripta*, est bien représentée sur le charme, le hêtre, où il occupe la seconde place derrière *Lepraria* sp., et dans une moindre mesure sur les autres feuillus, où il occupe néanmoins la troisième place. En revanche, son absence parmi les espèces les plus abondantes sur le chêne indique que ce substrat pourrait être moins propice à son développement.



Figure 13 – Photo de *Cladonia* sp. (@Sinji Gennari)

Chez le charme, les deux espèces dominantes (*Lepraria* sp. et *Graphis scripta*) sont plus fréquentes que les suivantes, ce qui révèle un environnement favorable à quelques espèces spécifiques. Cette hiérarchisation suggère une structuration communautaire dominée par quelques espèces pionnières ou compétitrices, dont *Phlyctis argena* et *Pertusaria pertusa* sont également prédominantes. Sur le hêtre, la dominance de *Lepraria* sp. est encore plus marquée, mais suivie d'une répartition plus équilibrée dans les espèces suivantes. Les autres feuillus (OF) présentent une décroissance plus progressive parmi les cinq premières espèces, indiquant une diversité fonctionnelle un peu plus étalée. Les chênes montrent une dynamique originale : un duo dominant (*Lepraria* sp. et *Cladonia coniocraea*), suivi d'une répartition remarquablement homogène entre les espèces restantes.

Globalement, les communautés lichéniques du charme, du hêtre et des autres feuillus présentent des profils relativement similaires. À l'inverse, les chênes se démarquent par un

assemblage de lichens qui diffère des autres essences, laissant suggérer une différence écologique qui leur est propre et permet l'accueil d'espèces différentes (figure 15).

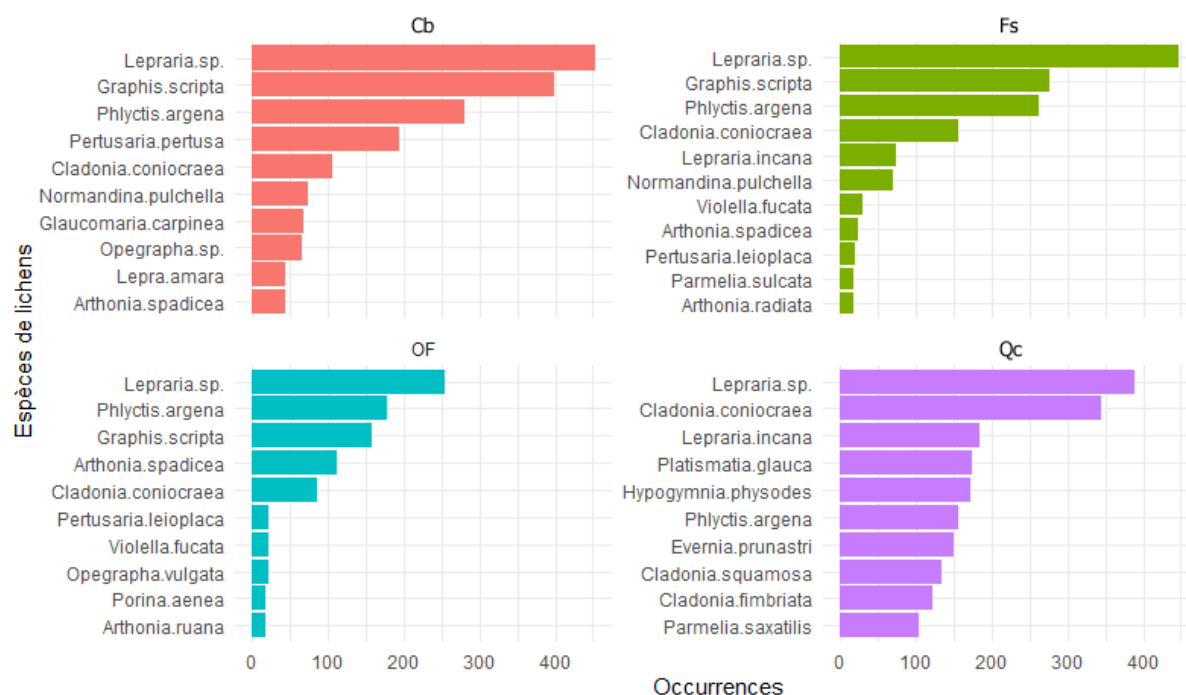


Figure 14 - Barplots représentant les 10 espèces de lichens les plus abondantes selon l'essence, le charme (Cb, rouge), le hêtre (Fs, vert), les autres feuillus (OF, en bleu), et le chêne (Qc, violet). L'axe des abscisses montre l'occurrence de chacune des 10 espèces de lichens sur l'ensemble des arbres d'une même essence inventoriés.

#### 4.3.6. Fréquence relative des lichens exclusifs à chaque essence

Les résultats révèlent une forte hétérogénéité dans la richesse spécifique exclusive selon l'essence. Les chênes concentrent la plus grande diversité avec 13 espèces exclusives, contre 6 chez les hêtres et les autres feuillus, et seulement 2 chez les charmes.

Les espèces exclusives sont généralement rares, comme en témoignent leurs faibles fréquences relatives. Cependant, deux espèces associées aux chênes, *Hypogymnia tubulosa* (6 %) et *Usnea florida* (4 %), affichent des fréquences remarquablement élevées. Chez les hêtres, les espèces exclusives présentent des fréquences plus faibles mais relativement équilibrées, suggérant une spécialisation écologique plus diffuse. *Ochrolechia turneri* atteint environ 0,8 % et domine ce groupe. En revanche, les charmes et les autres feuillus présentent peu d'espèces exclusives, toutes à des fréquences inférieures à 1 %. Cela pourrait refléter une moindre adéquation écologique de ces essences pour des espèces lichéniques spécialisées.

Comme l'illustre en détail l'annexe 3, les résultats confirment que l'essence d'arbre est un déterminant majeur de la composition spécifique des communautés lichéniques. Les chênes,

en particulier, apparaissent comme des hotspots de diversité, à la fois par la richesse des espèces communes et par la présence d'un cortège exclusif riche. À l'opposé, les charmes présentent une faible diversité exclusive, traduisant une moindre complexité écologique du substrat. La diversité des essences forestières, en particulier la présence de chênes, pourrait donc être un levier essentiel dans les politiques de gestion forestière orientées vers la conservation des lichens. Ces résultats soulignent enfin l'intérêt de mobiliser certaines espèces indicatrices pour évaluer la qualité écologique des forêts dans un contexte de changement global (figure 16).

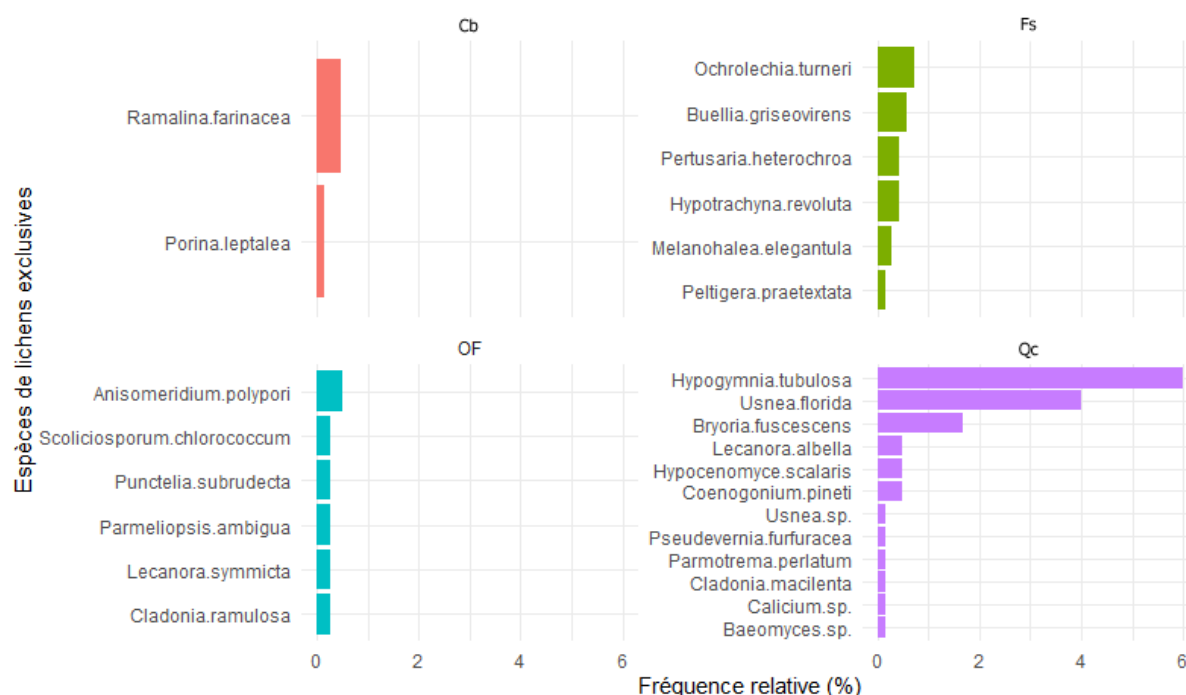


Figure 15 - Barplots représentant les espèces de lichens exclusives aux 4 essences présentes, le charme (Cb, rouge), le hêtre (Fs, vert), les autres feuillus (OF, en bleu), et le chêne (Qc, violet). L'axe des abscisses montre l'occurrence de chacune des espèces de lichens sur l'ensemble des arbres d'une même essence inventoriés.

## 5. Discussion

Dans un contexte où les lichens sont rarement pris en compte dans les recherches et programmes de gestion et de conservation (Hylander et Jonsson, 2007), le projet consistant en la mise au point d'un outil visant à aider les gestionnaires forestiers, dont ce mémoire ne représente qu'une partie, permet d'évaluer la pertinence des communautés lichéniques comme bioindicateurs de la naturalité forestière, en tenant compte à la fois des variables dendrologiques, du type de bois mort, de la composition des essences et de l'état des arbres hôtes. Les résultats confirment la sensibilité des lichens à ces différents paramètres, soutenant leur usage en tant qu'indicateurs écologiques.

### 5.1. Lien entre structure forestière et naturalité

Dans le cadre de ce mémoire, les résultats issus des ACP révèlent des gradients structuraux marqués entre les 36 placettes étudiées (figures 4 et 5). Ces gradients se traduisent notamment par des variations en termes de maturité, de diversité spécifique des essences et de présence de bois mort. Ces éléments peuvent être interprétés comme des indicateurs de la naturalité biologique des peuplements. Bien que la naturalité reste difficile à définir de manière univoque, il est généralement appréhendé à travers des concepts comme la spontanéité, la continuité spatio-temporelle et l'intégrité biophysique (Gosselin et al., 2017 ; Guetté et al., 2018). Les résultats dendrologiques obtenus suggèrent ainsi que ces dimensions trouvent une expression mesurable à travers les attributs structurels relevés sur le terrain. Parmi ceux-ci, nous retrouvons la notion de maturité forestière, démontré par la première ACP dendrologique qui opposait des forêts matures à des peuplements plus jeunes ou homogènes – dont le gradient correspond à la notion de continuité spatio-temporelle ainsi qu'à la spontanéité (Benest et al., 2022) – mais également une diversité spécifique des essences et du recouvrement végétal dans les strates herbacées et épiphytiques – soulignant l'importance de la complexité verticale et de la mixité spécifique dans la naturalité, ce qui fait référence à l'intégrité biophysique (Benest et al., 2022), bien que les résultats suggèrent qu'une certaine homogénéité, moins favorable à la diversité épiphytique, ne semble pas empêcher certaines espèces rares de lichens de se développer, déjà observé par Vust et al. (2021) – ainsi que de présence de bois mort, éléments centraux de cette naturalité biologique.

## 5.2. Le rôle du bois mort dans la naturalité forestière et la diversité lichénique

La structure du bois mort représente elle aussi un élément clé dans l'évaluation de la naturalité forestière. Les ACP révèlent des variations importantes entre les sites, en fonction de la quantité de bois mort, de sa diversité (comme la proportion de souches par rapport au bois encore sur pied) et de sa répartition dans l'espace (figures 6 et 7). Des sites comme le Lac d'Eupen ou Fourneau-Saint-Michel, riches en souches de gros diamètre et en bois mort au sol, remplissent des conditions essentielles pour l'établissement de microhabitats, comme souligné dans l'introduction (Paillet et al., 2015 ; Bouget et al., 2014).

Il apparaît clairement que la présence de bois mort, qu'il soit au sol ou sur pied, s'accompagne d'une plus grande diversité de lichens. Cette relation positive vient confirmer les observations déjà faites dans d'autres études (Paillet et al., 2015 ; Malíček et al., 2019). Les comparaisons entre arbres vivants et morts montrent que ces derniers hébergent une richesse lichénique significativement plus élevée, bien que la médiane soit similaire entre les deux groupes. Cependant, la dispersion (écart-type) des valeurs est nettement plus marquée chez les arbres morts, avec certains individus présentant une richesse élevée (*figure 11*). Cette plus grande hétérogénéité pourrait refléter une plus grande diversité de microhabitats, en lien avec la décomposition du substrat. Ce constat, qui rappelle combien les arbres morts jouent un rôle essentiel dans les forêts en fournissant des microhabitats variés qui participent à maintenir une biodiversité élevée et à renforcer la résilience des forêts anciennes, a déjà été mis en avant par plusieurs recherches (Nascimbene et al., 2013 ; Dittrich et al., 2014). Cette variabilité accrue pourrait refléter une plus grande hétérogénéité écologique au sein des arbres morts, en lien avec la décomposition du substrat, qui se trouve souvent plus crevassé, est plus poreux et donc retient une plus grande partie de l'humidité que d'autres type d'écorces plus étanches, et participe à maintenir une certaine stabilité microclimatique particulière (Łubek et al., 2021 ; Vust et al., 2021). En plus de cela, les bois morts sont souvent des zones où la compétition entre espèces est moins forte, comme l'ont montré Fenton et al. (2007) et Bače et al. (2012). Ce contexte plus favorable permet à certaines espèces rares, sensibles ou spécialisées, dites sténotopiques – qui ne tolèrent qu'une faible amplitude de conditions spécifiques – de s'installer. Ces espèces sont d'un grand intérêt du point de vue de la conservation et peuvent servir d'indicateurs fiables pour évaluer l'état écologique des forêts (Brunialti et al., 2020).

Cependant, les arbres vivants présentent également des avantages à l'établissement de certaines espèces adaptées à des écorces à pH élevé, riches en flavonoïdes et en composés phénoliques, proches chimiquement des métabolites lichéniques, qui peuvent former des complexes avec certains métaux et contribuent à la protection contre le stress oxydatif, jouant ainsi un rôle similaire à certains composés produits par les lichens (Říha et al., 2014 ; Kulbat et al., 2016 ; Prokopiev et al., 2018). Par ailleurs, la composition chimique de l'écorce peut elle aussi peser dans la balance. Des composés comme les terpènes influencent la répartition et l'abondance des espèces de lichens (Paukov et al., 2022). À cela s'ajoutent des caractéristiques propres aux lichens eux-mêmes, comme le type de photobionte qu'ils abritent, la forme de leurs organes reproducteurs (ascomes), ou encore leur mode de reproduction asexuée. Tous ces facteurs conditionnent leur affinité pour certaines essences d'arbres plutôt que d'autres (Łubek et al., 2021).

Ces éléments, conjugués, traduisent une hétérogénéité structurelle qui, en se rapprochant des forêts non exploitées, renforce la pertinence de ces sites comme modèles de haute naturalité biologique. Ils constituent un terreau favorable à la biodiversité, en particulier pour les lichens épiphytes (Brunialti et al., 2010), qui nous offrent l'avantage d'être dotés d'une grande sensibilité aux paramètres environnementaux, ce qui en fait des bioindicateurs appropriés et robustes de la continuité forestière (Hauck et al., 2013 ; Van den Broeck et Fraiture, 2017).

En conclusion, l'ensemble de ces résultats souligne l'importance de conserver les arbres morts en forêt wallonne, souvent éliminés lors des pratiques sylvicoles, alors qu'ils jouent un rôle clé dans le maintien de la biodiversité lichénique, comme cela déjà été démontré dans plusieurs études menées dans d'autres régions (Dittrich et al., 2014 ; Malíček et al., 2019 ; Czerepko et al., 2021 ; Fuhr et al., 2022).

### 5.3. Influence de l'essence de l'arbre sur la diversité lichénique

Les résultats des boîtes à moustaches (*figure 12*), de l'ANOVA et du test post-hoc de Tukey (*cf. section 4.3.3.*) confirment que l'essence d'arbre est un facteur majeur de la composition et de la richesse des communautés de lichens, comme évoqué dans l'introduction à propos du rôle des traits fonctionnels de l'écorce (Moreau et al., 2002 ; Rossi et Vallauri, 2013). En effet, les chênes (*Quercus* spp.) se distinguent non seulement une distribution plus étendue,

mais également par des valeurs locales atteignant une surface terrière supérieures à 40 m<sup>2</sup>/ha – alors que la surface terrière la plus fréquemment observée dans les chênaies Wallonnes est de 18 m<sup>2</sup>/ha (*figure 8* ; Claessens et al., 2010) – se situe ce qui reflète l'existence de peuplements chênaies denses ou à individus de très gros diamètre (*figure 17*), ainsi que la plus grande richesse spécifique moyenne, mais aussi par la présence de nombreuses espèces exclusives, certaines à fréquence élevée comme pour *Usnea florida* et *Hypogymnia tubulosa*. Leur affinité marquée pour les chênes, combinée à leur sensibilité écologique, en fait de bons candidats comme espèces indicatrices. Le genre *Usnea*, en particulier, est connu pour sa sensibilité à la pollution et sa préférence pour les forêts à haute naturalité (Giordani, 2012). Cette spécificité pourrait être expliquée par des caractéristiques écologiques propres : écorce rugueuse, crevasses, acidité moyenne, stabilité microclimatique, grande longévité et diamètre élevé (Ranius et al., 2008 ; Vust et al., 2021), donnant alors à cette essence un rôle écologique fondamental dans le maintien de niches spécifiques, ce qui rejoint certaines études, telles que celle de Brunialti et al. (2012) ou encore de Czerepko et al. (2021). Cependant, une étude de Fritz et al. (2010) a montré que l'apparition de crevasses, en corrélation avec une plus grande richesse spécifique, est plutôt liée à un faible taux de croissance de l'arbre, et non à l'âge ou à la taille de l'arbre en soi. Il serait donc certainement approprié d'étudier les facteurs à l'origine de ces crevasses plutôt que de ne se baser que sur l'âge que l'arbre.

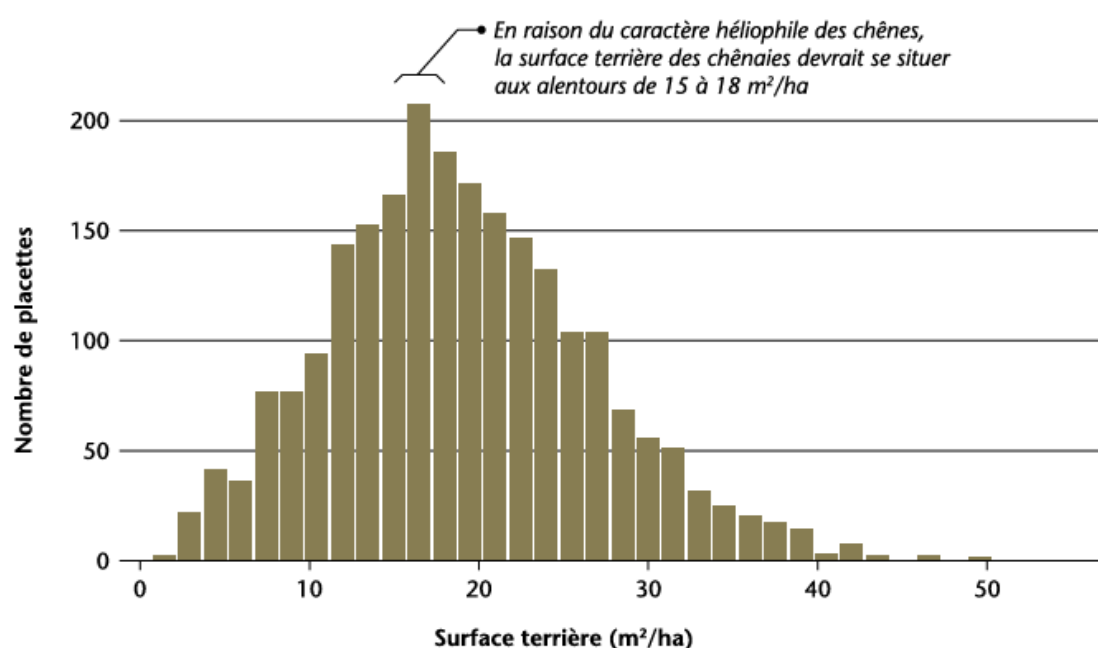


Figure 16 - Répartition de la surface terrière des peuplements riches en chêne en région wallonne en 2010 (selon les données de l'IPRFW).

À l’opposé, les hêtres et charmes présentent une richesse spécifique et exclusive plus faible et une composition dominée par des espèces ubiquistes telles que *Lepraria* sp. ou *Graphis scripta*. Cette structuration peut être attribuée aux propriétés physico-chimiques de leur écorce plus lisse, moins propices à la diversité lichénique, conformément à l’étude de Brunialti et al. (2012 et 2020). Cependant, les hêtres semblent tout aussi propices que les chênes à présenter des microhabitats favorables au développement d’espèces bioindicatrices selon Fritz et Heilmann-Clausen (2010), c’est d’ailleurs sur des charmes et des hêtres que l’espèce bioindicatrice reconnue *Lobaria pulmonaria* a été principalement retrouvée (Di Nuzzo et al., 2022).

D’autres de nos résultats (cf 4.3.6. ; figure 16) renforcent cette interprétation en montrant des différences significatives entre toutes les essences. Ces résultats incitent à intégrer la diversité spécifique des essences dans les politiques de gestion conservatoire, notamment par la valorisation des feuillus à écorce rugueuse comme substrats riches pour la biodiversité épiphytique (Nascimbene et al., 2013 ; Boch et al., 2021).

#### 5.4. La biodiversité lichénique comme proxy écologique

La structuration spécifique des communautés lichéniques observée selon l’essence et l’état de l’arbre soutient leur usage comme bioindicateurs. Les espèces ubiquistes comme *Lepraria* sp. coexistent avec des taxons plus exigeants tels que *Usnea florida* ou *Hypogymnia tubulosa*, dont la fréquence relative élevée et l’exclusivité aux chênes en font d’excellents indicateurs de naturalité élevée. De plus, l’analyse des espèces exclusives selon les essences montre que certaines d’entre elles pourraient être utilisées comme indicateurs spécifiques de substrat ou de condition écologique. En particulier, la forte représentation d’espèces spécialisées sur les chênes plaide pour une gestion favorisant leur maintien dans les peuplements anciens (Brunialti et al., 2013 ; Czerepko et al., 2021)

Le lien significatif entre la richesse spécifique en lichens et le recouvrement (proportion de surface colonisée) suggère que la biodiversité lichénique pourrait être utilisée comme proxy indirect de la qualité écologique d’un peuplement. Le modèle de régression ( $R^2 = 0,416$ ) indique qu’une part importante de la variation du recouvrement peut être expliquée par la

seule diversité spécifique. Cela conforte l'idée que la diversité n'est pas qu'un reflet taxonomique, mais aussi un indicateur de stabilité, de complexité et de résilience des habitats.

Toutefois, la variance non expliquée par les modèles (environ 40 % pour le lien entre biodiversité et recouvrement) rappelle que les communautés lichéniques restent influencées par de nombreux facteurs non mesurés ici, soulignant l'importance d'autres variables écologiques, telles que la surface terrière, la quantité de gros arbres, la variation dans le diamètre des arbres, le volume ainsi que la qualité du bois mort mais également la grande diversité des strates arbustive et herbacée (Brunialti et al., 2010 ; Czerepko et al., 2021), la distance entre les arbres pour les espèces à faible capacité de dispersion (Kalwij et al., 2005). Peuvent également être pris en compte des facteurs comme l'exposition, l'âge du peuplement, sa composition et son statut de protection, le pH de l'écorce (Czerepko et al., 2021), les dépôts atmosphériques de polluants (Fрати et al., 2023). Des facteurs limitants sont également à prendre en compte selon Czerepko (2021), tels que l'augmentation de la couverture des couches de bryophytes, des autres épiphytes ou la gestion forestière intensive. Ces facteurs, mentionnés dans l'introduction comme limitant souvent la généralisation des protocoles, mériteraient d'être intégrés dans de futures analyses multivariées afin de renforcer la robustesse des modèles prédictifs.

Les résultats appuient la nécessité de conserver ou de restaurer les structures forestières complexes via le maintien d'une diversité d'essences, la conservation des très gros bois, de bois mort sur pied ou au sol, d'arbres sénescents et morts (Nascimbene et al., 2013 ; Boch et al., 2021). Tous ces éléments participent à la structuration en trois dimensions et caractérisent les forêts anciennes qui constituent un support fondamental à la richesse lichénique, et donc à la naturalité biologique (Boch et al., 2013 ; Malíček et al., 2019 ; Czerepko et al., 2021).

Dans un contexte de sylviculture encore majoritairement orientée vers la production de bois et donc certains types de services écosystémiques, les résultats des études de Boch et al., (2013, 2021) incitent à privilégier des modes de gestion extensifs, proches de la dynamique naturelle (coupes irrégulières, évolution libre partielle), intégrant des zones-refuges tant au sein de vieux arbres (Zemanová et al., 2017) que riches en bois mort et essences diversifiées (Rossi et Vallauri, 2013 ; Brunialti et al., 2020).

## 5.5. Limites et perspectives

Bien que l'étude repose sur une base solide d'observations et d'analyses, certaines limites méthodologiques doivent être soulignées. L'estimation du recouvrement lichénique à l'aide de l'échelle de Braun-Blanquet est une méthode semi-quantitative. Bien que cette méthode présente des avantages tels que sa facilité à l'appliquer sur le terrain sans matériel sophistiqué, elle est également empreinte de quelques limites. Elle est moins précise que des mesures quantitatives exactes de couverture, mais également moins adaptée aux taxons très discrets. Or certains lichens sont minuscules et pas toujours facilement détectables. À cela s'ajoute la subjectivité possible entre observateurs, d'autant plus que la multiplicité d'observateurs peut introduire un biais non négligeable.

Par ailleurs, le choix méthodologique de restreindre l'analyse aux macrolichens et quelques microlichens (type crustacés) aisément observables et identifiables, bien que motivé par des considérations logistiques, ainsi que la finalité opérationnelle de l'outil à destination des gestionnaires forestiers, ne requiert pas nécessairement l'inclusion des microlichens, qui constitue néanmoins une limite importante de cette étude. En effet, cette approche restreint la portée des résultats à une fraction seulement de la diversité épiphytique. Or, comme le soulignent Ellis et Coppins (2006), les microlichens représentent un groupe fonctionnel écologiquement distinct et tout aussi pertinent que les macrolichens, sans qu'aucune substitution ne soit possible entre les deux. Ignorer les microlichens revient donc à omettre une composante essentielle de la diversité et du fonctionnement des communautés lichéniques.

Pour renforcer ces travaux, il serait pertinent à l'avenir d'estimer l'importance de multiples essences sur la diversité lichénique et le taux de recouvrement comparé à la circonférence des arbres. Un autre élément qui me semble essentiel à prendre en compte est la complexité structurelle du tronc en lui-même et vérifier si une corrélation avec l'âge est significative. Aussi, des mesures fines des paramètres abiotiques (humidité, lumière, pollution, pH de l'écorce) auraient pu être ajoutées afin de mieux comprendre leur importance dans la diversité lichénique. Une distinction entre espèces généralistes et spécialistes, ainsi qu'une extension à l'étude des microlichens, malgré leur complexité taxonomique auraient également été intéressants.

Ainsi, cette étude valide l'intérêt des lichens, en particulier épiphytes, comme bioindicateurs de la naturalité forestière, et met en évidence leur sensibilité aux structures fines des écosystèmes, appelant à une gestion forestière orientée vers la conservation.



## 6. Conclusion

Ce travail a permis d'évaluer les caractéristiques structurelles des placettes inventoriées, en soulignant l'importance de la diversité structurelle, du maintien du bois mort et de la variété des essences dans les peuplements forestiers wallons ainsi que la pertinence des communautés lichéniques corticoles en tant qu'indicateurs de naturalité forestière. Cela montre qu'il est cohérent de les utiliser dans le cadre du développement d'un outil servant à estimer la naturalité forestière pour les gestionnaires forestiers. D'autres résultats démontrent que la conservation de structures complexes, tels que les arbres morts, les souches, et essences à écorce rugueuse, favorise la richesse spécifique en lichens. Dans un contexte où nos forêts semi-naturelles sont de plus en plus menacées, principalement par les pratiques sylvicoles intensives et les effets du changement climatique (Lindner et al., 2010 ; Nascimbene et al., 2013), ces éléments constituent des leviers concrets pour orienter les pratiques sylvicoles vers une gestion qui donnerait plus d'importance à la biodiversité.

Enfin, même si les macrolichens semblent être des bioindicateurs fiables de la naturalité forestière, certaines limites doivent être soulignées. En effet, l'étude montre la nécessité d'élargir l'évaluation à l'ensemble des groupes lichéniques, y compris les microlichens, souvent plus exigeants et sensibles mais également un avantage en affinant les protocoles. Une solution serait d'étudier les groupes écologiques formés par diverses espèces de lichens, donc quelques espèces du groupe seraient facilement identifiables, rendant la réalisation d'inventaire plus facile et plus rapide. De plus, d'autres taxons, tels que les bryophytes, pourraient être intéressants, car ils sont également sensibles aux changements de leur environnement (Bergamini et al., 2007 ; Brunialti et al., 2010). D'autres biais peuvent également influencer les résultats, comme des facteurs environnementaux locaux en plus des particularités des écorces, l'humidité locale, la continuité paysagère (Brunialti et al., 2013 ; 2020 ; Czerepko et al., 2021). Ces éléments pourraient être intégrés dans des modèles prédictifs afin de produire des diagnostics écologiques plus robustes.

En conclusion, ce travail confirme l'intérêt d'utiliser les lichens comme bioindicateurs sensibles de la naturalité forestière. Associés à des données dendrométriques et écologiques précises, ils constituent un outil prometteur pour mieux comprendre, suivre et préserver les forêts à haute valeur écologique, à une période où leur préservation apparaît plus essentielle que jamais compte tenu du changement climatique.

## 7. Annexes

Annexe 1. Ces tableaux représentent les 10 lichens les plus fréquents par essence (Cb = charme ; Fs = hêtre ; OF = autres feuillus ; Qc = chênes), ainsi que leur occurrence sur l'ensemble des arbres constituant les 36 placettes inventoriées.

Lichens	Occurrences	Frequence
Cb		
Lepraria sp.	453	20.0
Graphis scripta	398	17.6
Phlyctis argena	280	12.4
Pertusaria pertusa	194	8.6
Cladonia coniocraea	105	4.6
Normandina pulchella	74	3.3
Glaucomaria carpineae	68	3.0
Opegrapha sp.	66	3.0
Arthonia.spadicea	44	2.0
Lepra amara	44	2.0

Lichens	Occurrences	Frequence
Fs		
Lepraria sp.	447	19.7
Graphis scripta	277	12.2
Phlyctis argena	262	11.6
Cladonia coniocraea	156	6.9
Lepraria incana	73	3.2
Normandina pulchella	69	3.0
Violella fucata	30	1.3
Arthonia spadicea	23	1.0
Pertusaria leioplaca	20	0.9
Arthonia radiata	18	0.8
Parmelia sulcata	18	0.8

Lichens	Occurrences	Frequence
OF		
Lepraria sp.	254	11.2
Phlyctis argena	179	7.9
Graphis scripta	159	7.0
Arthonia spadicea	111	4.9
Cladonia coniocraea	85	3.7
Pertusaria leioplaca	22	1.0
Opegrapha vulgata	21	1.0
Violella fucata	21	1.0
Arthonia ruana	18	0.8
Porina aenea	18	0.8

Lichens	Occurrences	Frequence
Qc		
Lepraria sp.	389	17.2
Cladonia coniocraea	344	15.2
Lepraria incana	184	8.1
Platismatia glauca	175	7.7
Hypogymnia physodes	173	7.6
Phlyctis argena	156	6.9
Evernia prunastri	149	6.6
Cladonia squamosa	134	6.0
Cladonia fimbriata	122	5.4
Parmelia saxatilis	103	4.6

Annexe 2. Tableau détaillé du test post-hoc de Tukey réalisé à la suite de l'ANOVA, comparant les différences de biodiversité lichénique selon les types d'essences forestières. Les comparaisons entre paires d'essences sont listées dans la première colonne. La seconde colonne indique la différence moyenne de biodiversité lichénique entre les deux groupes comparés. La troisième colonne présente les intervalles de confiance à 95 %, permettant d'estimer la précision de la différence observée. Enfin, la dernière colonne montre les valeurs p ajustées selon la méthode de Tukey, toutes inférieures à 0.0001, indiquant des différences statistiquement significatives entre tous les types d'essences.

Comparaison	Différence moyenne	Intervalle de confiance (95%)	p adj
Fs - Cb	-1.23	[-1.54 ; -0.93]	< 0.0001
OF - Cb	-0.62	[-0.98 ; -0.26]	< 0.0001
OF - Fs	0.61	[0.26 ; 0.97]	< 0.0001
Qc - Cb	1.09	[0.77 ; 1.41]	< 0.0001
Qc - Fs	2.32	[2.01 ; 2.63]	< 0.0001
Qc - OF	1.71	[1.35 ; 2.07]	< 0.0001

Annexe 3. Table reprenant les espèces de lichens exclusives à chaque essence, ainsi que les sites sur lesquels elles ont été inventoriées. Les sites en caractère gras indiquent que plusieurs espèces exclusives ont été retrouvées sur ce même site.

	Espèce de lichen	Sites
<b>Charme</b>	<i>Porina leptalea</i>	ROG_F ; VIT
	<i>Ramalina farinacea</i>	MOR
<b>Hêtre</b>	<i>Buellia griseovirens</i>	BOU ; BRA_1 ; RUR
	<i>Hypotrachyna revoluta</i>	ANT ; HAB-F ; LOV ; SPA ; VAU ; VIT
	<i>Melanohalea elegantula</i>	RED ; RUR
	<i>Ochrolechia turneri</i>	BRA-1
	<i>Peltigera praetextata</i>	ANT
	<i>Pertusaria heterochroa</i>	HERB-1
<b>Autres Feuillus</b>	<i>Anisomeridium polypori</i>	ROG-F ; ROG-Q
	<i>Cladonia ramulosa</i>	CUG
	<i>Lecanora symmicta</i>	VAU
	<i>Parmeliopsis ambigua</i>	CUG ; HAA ; LEU ; SPA
	<i>Punctelia subrudecta</i>	ANT ; BOU ; CUS ; HAB-F ; LAG-Q ; LEU ; ROG-Q ; VAU ; VIT
	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	SPA
<b>Chêne</b>	<i>Baeomyces</i> sp.	MOR
	<i>Bryoria fuscescens</i>	MOR ; PBG ; REN
	<i>Caliciuim</i> sp.	RED
	<i>Cladonia macilenta</i>	MOR ; REN
	<i>Coenogonium pineti</i>	HON ; LOV ; ROG-F ; VIT
	<i>Hypocenomyce scalaris</i>	MOR ; PBG ; REN
	<i>Hypogymnia tubulosa</i>	BOH ; BOT ; BRA-1 ; CUG ; FSM ; HERB-1 ; HERB-L ; HERS ; LAG-Q ; LEU ; LOV ; MOR ; NAS ; PBG ; REN ; RUR ; SPA
	<i>Lecanora albella</i>	MOR ; REN
	<i>Parmotrema perlatum</i>	ANT ; BLL ; BOH ; BOT ; BOU ; CUG ; CUS ; HERB-L ; HERS ; LAG-F ; LOV ; MUN ; RED ; ROG-Q ; SPA ; VIR-1 ; VIR-2 ; VIT
	<i>Pseudevernia furfuracea</i>	ANT ; BLL ; BOH ; BRA-1 ; BRA-2 ; CUG ; FSM ; HAB-Q ; HERB-1 ; HERB-L ; HERS ; LAG-F ; LAG-F2 ; LAG-Q ; LEU ; MOR ; NAS ; PBG ; REN ; RUR ; SPA
	<i>Usnea florida</i>	REN
	<i>Usnea</i> sp.	CUG ; HERB-L ; MOR ; REN

Annexe 4 . Tableau des abréviations des sites.

<b>Tableau d'abréviation des placettes</b>	
Antrogne	ANT
Bouillon	BLL
Bohan	BOH
Botassart	BOT
Boussu	BOU
Bradenhaag1	BRA-1
Bradenhaag2	BRA-2
Cugnon	CUG
Custinne	CUS
Fourneau Saint Michel	FSM
Habay Alain	HAA
Habay hêtre	HAB-F
Habay Chêne	HAB-Q
Herbement lobaria	HERB-L
Herbement sans lob	HERB-1
Herrissart	HERS
Honnelles	HON
Lagland Hêtre 1	LAG-F
Lagland Hêtre 2	LAG-F2
Lagland Chêne	LAG-Q
Lac d'Eupen	LEU
Loverval	LOV
Mormont	MOR
Muno	MUN
Nassogne	NAS
Petit Bongard	PBG
Redu	RED
Renziwez	REN
Rognac He RN	ROG_F
Rognac Ch RN	ROG_Q
Rurbush	RUR
Spa/Berinzenne	SPA
Vaulx	VAU
Virton1	VIR-1
Virton2	VIR-2
Villers le Temple	VIT

Annexe 5. Tableau d'abréviation des variables.

<b>Tableau d'abréviation des variables</b>	
Circonférence moyenne	CIRC
Recouvrement des mousses	Rec mss
Recouvrement épiphytes	Rec epph
Surface terrière à l'hectare	GHA
Nombre de tiges à l'hectare	NHA
Surface terrière à l'hectare des hêtres	GHA_HE
Surface terrière à l'hectare des chênes	GHA_CH
Surface terrière à l'hectare des charmes	GHA_CHA
Surface terrière à l'hectare des autres feuillus	GHA_OF
Nombre de tiges à l'hectare des hêtres	NHA_HE
Nombre de tiges à l'hectare des chênes	NHA_CH
Nombre de tiges à l'hectare des charmes	NHA_CHA
Nombre de tiges à l'hectare des autres feuillus	NHA_OF
Circonférence moyenne des hêtres	CmoyHE
Circonférence moyenne des chênes	CmoyCH
Circonférence moyenne des charmes	CmoyCHA
Circonférence moyenne des autres feuillus	CmoyOF
Circonférence médiane des hêtres	CmedHE
Circonférence médiane des chênes	CmedCH
Circonférence médiane des charmes	CmedCHA
Circonférence médiane des autres feuillus	CmedOF
Surface terrière à l'hectare des petits bois	GHA_PB
Surface terrière à l'hectare des bois moyens	GHA_BM
Surface terrière à l'hectare des gros bois	GHA_GB
Surface terrière à l'hectare des très gros bois	GHA_TGB
Nombre de petits bois	NHA_PB
Nombre de bois moyens	NHA_BM
Nombre de gros bois	NHA_GB
Nombre de très gros bois	NHA_TGB
Coefficient de variation des circonférences	Coef.var.CIRC
Recouvrement strate arbustive	Rec Sarbu
Recouvrement strate herbacée	Rec Sherb
Nombre de tiges à l'hectare du bois mort sur pied	NHA_BMp
Surface terrière à l'hectare du bois mort sur pied	GHA_BMp
Volume à l'hectare du bois mort sur pied	VHA_BMp
Circonférence moyenne du bois mort sur pied	CmoyBMp
Circonférence médiane du bois mort sur pied	CmedBMp
Nombre de tiges à l'hectare du bois mort au sol	NHA_BMs
Surface terrière à l'hectare du bois mort au sol	GHA_BMs
Volume à l'hectare du bois mort au sol	VHA_BMs
Circonférence moyenne du bois mort au sol	CmoyBMs
Diamètre moyen du bois mort au sol	DmoyBMs
Diamètre médian du bois mort au sol	DmedBMs
Volume moyen du bois mort au sol	VmoyBMs
Volume médian du bois mort au sol	Vmed BMs
Nombre de souches à l'hectare	NHA_sches
Surface terrière à l'hectare des souches	GHA_sches
Volume à l'hectare des souches	VHA_Sches
Circonférence moyenne des souches	CmoySches

## 8. Bibliographie

Agan Y., Vanderpoorten A., Hutsemekers V., Delahaye F., Cors M., 2023. Projet EPIFOR, 2e comité d'accompagnement, 30 août 2023. Diaporama PowerPoint. UCL Louvain, Liège Université, Épiphytia, Fluxae,

Aplet G., Thomson J., Wilbert M., 2000. Indicators of wildness: Using attributes of the land to assess the context of wilderness. in: Proceedings: Wilderness Science in a Time of Change. Ogden (UT):USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Proc. RMRS-P-15.

Aragón G., Martínez I., Izquierdo P., Belinchón R., Escudero A., 2010. Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science*, 13(2), 183-194.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109x.2009.01060.x>

Archaux F., Paillet Y., 2017. Biodiversité et naturalité anthropique.

Archaux F., Bouget C., Gilg O., Rocquencourt A., Drapier N., Dauffy-Richard E., 2017. Gestion, Naturalité et Biodiversité : présentation générale du projet de recherche et de son approche. *Rendez Vous Techniques (ONF)*, (56), 20-32.

Azevedo J. C., Pinto M. A., Perera A. H., 2014. Forest landscape ecology and global change : an introduction. Dans Springer eBooks (p. 1-27). [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0953-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0953-7_1)

Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J., 2011. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests : Which logs are suitable for seedling recruitment ? *Forest Ecology And Management*, 266, 254-262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025>

Benest F., Carruthers-Jones J., Guetté A., 2022. Travaux actuels d'inventaire des forêts à forte naturalité à l'échelle nationale et européenne. *Revue Forestière Française*, 73(2-3), 161-178.  
<https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5467>

Bennett A., & Saunders D., 2006. Habitat fragmentation and landscape change. Dans Lindenmayer, D. B. and Fischer, J. (dirs), *Habitat fragmentation and landscape change. An ecological and conservation synthesis*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.

Bergamini A., Scheidegger C., Stofer S., Carvalho P., Davey S., Dietrich M., Dubs F., Farkas E., Groner U., Kärkkäinen K., Keller C., Lökös L., Lommi S., Máguas C., Mitchell R., Pinho P., Rico V. J., Aragón G., Truscott A., Watt, A., 2005. Performance of Macrolichens and Lichen Genera as Indicators of Lichen Species Richness and Composition. *Conservation Biology*, 19(4), 1051-1062.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00192.x-i1>

Bergamini A., Stofer S., Bolliger J., Scheidegger C., 2007. Evaluating macrolichens and environmental variables as predictors of the diversity of epiphytic microlichens. *Lichenologist/The Lichenologist*, 39(5), 475-489. <https://doi.org/10.1017/s0024282907007074>

Boch S., Prati D., Hessenmöller D., Schulze E. D., Fischer M., 2013. Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity. PLOS ONE, 8(1), e55461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055461>

Boch S., Saiz H., Allan E., Schall P., Prati D., Schulze E.-D., Hessenmöller D., Sparrius L., Fischer M., 2021. Direct and Indirect Effects of Management Intensity and Environmental Factors on the Functional Diversity of Lichens in Central European Forests. Microorganisms, 9, 463. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020463>

Braun-Blanquet J., 1932. Plant Sociology: The Study of Plant Communities. McGraw-Hill, New York, 439 p.

Brunialti G., Frati L., Calderisi M., Giorgolo F., Bagella S., Bertini G., Chianucci F., Fratini R., Gottardini E. & Cutini A., 2020. Epiphytic lichen Diversity and Sustainable Forest Management Criteria and Indicators : A Multivariate and Modelling approach in Coppice Forests of Italy. Ecological Indicators, 115, 106358. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106358>

Brunialti G., Giordani P., Ravera S., Frati L., 2021. The Reproductive Strategy as an Important Trait for the Distribution of Lower-Trunk Epiphytic Lichens in Old-Growth vs. Non-Old Growth Forests. Forests 12, p. 27. <https://doi.org/10.3390/f12010027>

Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.-M., Touroult J., Brustel H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. Comptes Rendus Biologies, Vol.338, No.1, 58-73.

Claessens H., Perin J., Latte N., Lecomte H., Brostaux, Y., 2010. Une chênaie n'est pas l'autre : analyse des contextes sylvicoles du chêne en forêt wallonne. *Forêt Wallonne*, 108. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/74712>

Czerepko J., Gawryś R., Szymczyk R., Pisarek W., Janek M., Haidt A., Kowalewska A., Piegdoń A., Stebel A., Kukwa M., Cacciatori C., 2021. How sensitive are epiphytic and epixylic cryptogams as indicators of forest naturalness ? Testing bryophyte and lichen predictive power in stands under different management regimes in the Białowieża Forest. Ecological Indicators, 125, 107532. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107532>

Czyżewska K., & Cieslinski S., 2003. Porosty - wskaźniki niżowych lasów puszczańskich w Polsce. Monographiae Botanicae, 91. <http://yadda.icm.edu.pl/yadda/element/bwmeta1.element.dl-catalog-d018cc03-23f7-4667-9e13-25dd6d97d873>

Consensus Scientifique sur les Forêts, 2006. Évaluation des ressources forestières mondiales 2005, Progrès vers la gestion forestière durable. GreenFacts.

Cristofolini F., Giordani P., Gottardini E., Modenesi P., 2008. The response of epiphytic lichens to air pollution and subsets of ecological predictors : A case study from the Italian Prealps. *Environmental Pollution*, 151(2), 308-317. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.040>

Crow T. R., & Perera A. H., 2004. Emulating natural landscape disturbance in forest management – an introduction. *Landscape Ecology*, 19(3), 231-233.  
<https://doi.org/10.1023/b:land.0000030762.86156.5d>

Czerepko J., Gawryś R., Szymczyk R., Pisarek W., Janek M., Haidt A., Kowalewska A., Piegdoń A., Stebel A., Kukwa M., Cacciatori C., 2021. How sensitive are epiphytic and epixylic cryptogams as indicators of forest naturalness ? Testing bryophyte and lichen predictive power in stands under different management regimes in the Białowieża Forest. *Ecological Indicators*, 125, 107532.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107532>

Delahaye L., Fraiture A., Sanchez C., Muscat G., Ligot G., Hauser S., Debois C., Sottiaux M., Sottiaux A., Martin P., 2025. Synthèse biodiversité & habitats : Évaluation biologique de 30 années d'application des principes de gestion Pro Silva dans les forêts du domaine d'Haugimont.

Di Nuzzo L., Giordani P., Benesperi R., Brunialti G., Fačkovcová Z., Frati L., Nascimbene J., Ravera S., Vallese C., Paoli L., & Bianchi E., 2022. Microclimatic Alteration after Logging Affects the Growth of the Endangered Lichen *Lobaria pulmonaria*. *Plants*, 11(3), 295.  
<https://doi.org/10.3390/plants11030295>

Dittrich S., Jacob M., Bade C., Leuschner C., Hauck M., 2014. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology*, 215(10), 1123-1137. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0371-6>

Du Bus de Warnaffe G., & Devillez F., 2002. Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts : une démarche multicritères. *Ann. For. Sci.*, 59(4), 369-387.

Dupouey J.-L., Sciama D., Koerner W., Dambrine E., Rameau J.-C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, Vol.LIV, No.6, 521-532.

EASAC, 2005. A user's guide to biodiversity indicators. London: The Royal Society,  
<http://www.easac.org>

Ellis C. J., & Coppins B. J., 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal Of Biogeography*, 33(9), 1643-1656.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01522.x>

European Environment Agency, 2014. Developing a forest naturalness indicator for Europe: concept and methodology for a high nature value (HNV) forest indicator. Luxembourg, Publications Office, technical report, 13, 60 p.

Fabbio G., 2016. Coppice forests, or the changeable aspect of things, a review Ann. Silv. Res.

FAO, 2015. Global Forest Resources Assessment 2015 Terms and definitions In: Forest resources Assessment. Working Paper 180, p 36 Rome : FAO

Fenton N. J., Beland C., De Blois S., Bergeron Y., 2007. *Sphagnum* establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests. Can J Bot 85:43–50. <https://doi.org/10.1139/b06-148>

Foley J. A., 2005. Global Consequences of Land Use. Science, Vol.309, No.5734, 570-574

Flaherty E. A., Ben-David M., Smith W. P., 2010. Diet and food availability : implications for foraging and dispersal of Prince of Wales northern flying squirrels across managed landscapes. Journal Of Mammalogy, 91(1), 79-91. <https://doi.org/10.1644/09-mamm-a-014r.1>

Fрати L., & Brunialti G., 2023. Recent Trends and Future Challenges for Lichen Biomonitoring in Forests. Forests, 14, 647. <https://doi.org/10.3390/f14030647>

Fritz Ö., & Heilmann-Clausen J., 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). Biological Conservation, 143(4), 1008-1016. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.016>

Génot J.-C., 2008. La nature malade de la gestion. Paris, Le Sang de la Terre, 239 p.

Giordani P., 2012. Assessing the effects of forest management on epiphytic lichens in coppiced forests using different indicators. Plant Biosystems, 1-10. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.654136>

Giordani P., & Brunialti G., 2014. Sampling and Interpreting Lichen Diversity Data for Biomonitoring Purposes. Dans Springer eBooks (p. 19-46). [https://doi.org/10.1007/978-81-322-2181-4\\_2](https://doi.org/10.1007/978-81-322-2181-4_2)

Godet L., 2010. La «nature ordinaire» dans le monde occidental. L'Espace géographique, Vol.39,No.4, 295–308

Gosselin F., Génot J., Lachat T., 2021. Libre évolution et naturalité en forêt : définitions et métriques associées. Revue Forestière Française, 73(2-3), 115-136. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5464>

Grimm V., & Wissel C., 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia, Vol.109, No.3, 323–334

Guetté A., Carruthers-Jones J., Godet L., Robin M., 2018. « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. Cybergeog. <https://doi.org/10.4000/cybergeog.29140>

Guetté A., Joyeux E., Corre F., Haie S., Godet L., 2016. Old and unmowed saltmarsh patches provide attractive habitats for breeding passerines. Wetlands Ecology and Management, Vol.24, No.4, 477-493. Gustavsson

Gustafson E. J., & Diaz N., 2002. Landscape pattern, timber extraction, and biological conservation. In: Gutzwiller K (ed) Applying landscape ecology in biological conservation. Springer, New York, pp 244–265

Gustafsson L., Appelgren L., Jonsson F., Nordin U., Persson A. A., Weslien J., 2004. High occurrence of red-listed bryophytes and lichens in mature managed forests in boreal Sweden. *Basic And Applied Ecology*, 5(2), 123-129. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00223>

Gustavsson E., Lennartsson T., Emanuelsson M., 2007. Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological Conservation*, Vol.138, No.1-2, 47-59.

Hauck M., Bruyn U., Leuschner C., 2013. Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biol. Conserv.*, 157 (2013), pp. 136-145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.015>

Hermý M., & Verheyen K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, Vol.22, No.3, 361-371

Horstkotte T., Moen J., Lämås T., Helle T., 2011. The Legacy of Logging—Estimating Arboreal Lichen Occurrence in a Boreal Multiple-Use Landscape on a Two Century Scale. *PLoS ONE* 6(12): e28779

Humphrey J. W., 2005. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland spruce plantations: a review and recommendations, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, Volume 78, Issue 1, Pages 33–53, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi004>

Husson F., Josse J., Le S., Mazet J., 2023. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining (Version 2.8) [R package]. <https://cran.r-project.org/package=FactoMineR>

Hylander K., & Jonsson B. G., 2007. The conservation ecology of cryptogams. *Biological Conservation*, 135(3), 311-314. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.019>

Ihlen P. G., Gjerde I., Sætersdal M., 2001. Structural indicators of Richness and rarity of epiphytic lichens on *Corylus avellana* in two different forest types within a nature reserve in south-western Norway. *Lichenologist/The Lichenologist*, 33(3), 215-229. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0315>

Institut numérique. (s.d.), 2012. III-41 Individualisation des groupements végétaux sous *Chrysophyllum albidum*. <https://www.institut-numerique.org/iii-41-individualisation-des-groupements-vegetaux-sous-chrysophyllum-albidum-4ffeb596b2439>

Jacquemin F., Kervyn T., Branquart E., Delahaye L., Dufrêne M., Claessens H., 2014. Les forêts anciennes en Wallonie. 1ère partie : Concepts généraux. *Forêt Wallonne*, 131. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/172379>

- Johansson L. J., Hall K., Prentice H. C., Ihse M., Reitalu T., Sykes M. T., Kindström, M., 2007. Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Öland, Sweden. *Landscape And Urban Planning*, 84(3-4), 200-211.  
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.08.001>
- Johansson P., 2008. Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests. *Biological Conservation*, 141(8), 1933-1944. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.013>
- Kahl T., & Bauhus J., 2014. An index of forest management intensity based on assessment of harvested tree volume, tree species composition and dead wood origin. *Nature Conservation*, 7, 15-27. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.7.7281>
- Kassambara A., 2023. factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses (Version 1.0.7) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kern C. C., Burton J. I., Raymond P., D'Amato A. W., Keeton W. S., Royo A. A., Walters M. B., Webster C. R., Willis J. L., 2017. Challenges facing gap-based silviculture and possible solutions for mesic northern forests in North America. *Forestry*, 90(1), 4-17. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw024>
- Kivistö L., & Kuusinen M., 2000. Edge Effects on the Epiphytic Lichen Flora of *Picea Abies* in Middle Boreal Finland. *The Lichenologist*, 32(4), 387-398. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0282>
- Kulbat K., 2016. The role of phenolic compounds in plant resistance. *Biotechnol. Food Sci.* 80, 97–108. <https://doi.org/10.34658/bfs.2016.80.2.97-108>
- Landres P. B., Brunson M. W., Merigliano L., Sydoriak C., Morton S., 2000. Naturalness and Wildness : The Dilemma and Irony of Managing Wilderness. *USDA Forest Service Proceedings RMRS*, 5, 377-381. [https://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs\\_p015\\_5/rmrs\\_p015\\_5\\_377\\_back.pdf](https://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs_p015_5/rmrs_p015_5_377_back.pdf)
- Lawton J. H., Bignell D. E., Bolton B., Bloemers G. F., Eggleton P., Hammond P. M., Hodda M., Holt R. D., Larsen T. B., Mawdsley N. A., Stork N. E., Srivastava D. S., Watt A. D., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391(6662), 72-76. <https://doi.org/10.1038/34166>
- Liu Z.H., He H.S., Yang J., 2012. Emulating natural fire effects using harvesting in an eastern boreal forest landscape of northeast China. *J Veg Sci* 23:782–795. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01397.x>
- Malíček J., Palice Z., Vondrák J., Kostovčík M., Lenzová V., Hofmeister J., 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic : assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity And Conservation*, 28(13), 3497-3528. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01834-4>

- Mayer A. L., Vihermaa L., Nieminen N., Luomi A., Posch M., 2009. Epiphytic macrolichen community correlates with modeled air pollutants and forest conditions. *Ecological Indicators*, 9(5), 992-1000. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.11.010>
- Moreau P.-A., Daillant O., Corriol G., Gueidan C., Courtecuisse R., 2002. Inventaire des champignons supérieurs et des lichens sur 12 placettes du réseau et dans un site atelier de l'INRA/GIP ECOFOR - Résultats d'un projet pilote (1996-1998). Editeur : Office National des Forêts, Département Recherche et Développement. ISBN 2 - 84207 - 244 - 8, 142 p.
- Nascimbene J., Brunialti G., Ravera S., Frati L., Caniglia G., 2010. Test de *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm comme indicateur de l'importance de la conservation des lichens dans les forêts italiennes. *Écol. Indicateur* 10, 353-360.
- Nascimbene J., Thor G., Nimis P. L., 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe - a review. *Forest Ecology and Management*, 298, 27-38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.008>
- Nelson G. C., Bennett E., Berhe A. A., Cassman K., DeFries R. S., Dietz T., Dobermann A., Dobson A., Janetos A., Levy M. A., Marco D., Nakicenovic N., O'Neill B., Norgaard R., Petschel-Held G., Ojima D., Pingali P., Watson R., Zurek M., 2006. Anthropogenic Drivers of Ecosystem Change : an Overview. *Ecology And Society*, 11(2). <https://doi.org/10.5751/es-01826-110229>
- Nimis P. L., Scheidegger C., Wolseley P. A., 2002. Monitoring with lichens-monitoring lichens: an introduction. In: Nimis, P.L., Scheidegger, C., Wolseley, P.A., (eds) *Monitoring with Lichens-Monitoring Lichens*. Nato science program-IV, Kluwer Academic Publisher: Amsterdam, The Netherlands, vol VII, pp. 1-4.
- Ochoa-Hueso R., Munzi S., Alonso R., Arróniz-Crespo M., Avila A., Bermejo V., Bobbink R., Branquinho C., Concostrina-Zubiri L., Cruz C., De Carvalho R. C., De Marco A., Dias T., Elustondo D., Elvira S., Estébanez B., Fusaro L., Gerosa G., Izquieta-Rojano S., Theobald M. R., 2017. Ecological impacts of atmospheric pollution and interactions with climate change in terrestrial ecosystems of the Mediterranean Basin : Current research and future directions. *Environmental Pollution*, 227, 194-206. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.04.062>
- Paillet Y., Archaux F., Du Puy S., Bouget C., Boulanger V., Debaive N., Gilg O., Gosselin F., & Guilbert E., 2018. The indicator side of tree microhabitats : A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal Of Applied Ecology*, 55(5), 2147-2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>
- Palmqvist K., & Sundberg B., 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens : relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant Cell & Environment*, 23(1), 1-14. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00529.x>
- Paradis-Grenouillet S., Aspe C., Burri S., 2018. Into the woods. Overlapping perspectives on the history of ancient forest. Edition Quae

- Parviainen J., & Frank G., 2003. Protected forests in Europe approaches-harmonising the definitions for international comparison and forest policy making. *Journal Of Environmental Management*, 67(1), 27-36. [https://doi.org/10.1016/s0301-4797\(02\)00185-8](https://doi.org/10.1016/s0301-4797(02)00185-8)
- Parviainen J., Bücking W., Vandekerckhove K., Schuck A., Päivinen R., 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry* 73: 107–118.
- Paukov A., Teptina A., Ermoshin A., Kruglova E., Shabardina L., 2022. The Role of Secondary Metabolites and Bark Chemistry in Shaping Diversity and Abundance of Epiphytic Lichens. *Frontiers In Forests And Global Change*, 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.828211>
- Pike L.H., 1978. The Importance of Epiphytic Lichens in Mineral Cycling. *The Bryologist*, Summer, 1978, Vol. 81, No. 2 (Summer, 1978), pp. 247-257. <https://doi.org/10.2307/3242186>
- Pinho P., Bergamini A., Carvalho P., Branquinho C., Stofer S., Scheidegger C., Máguas C., 2012. Lichen functional groups as ecological indicators of the effects of land-use in Mediterranean ecosystems. *Ecological Indicators*, 15(1), 36-42. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.022>
- Prokopiev I. A., Poryadina L. N., Konoreva L. A., Chesnokov S. V., Shavarda A. L., 2018. Variation in the composition of secondary metabolites in Flavocetraria lichens from Western Siberia. *Russ. J. Ecol.* 49, 401–405. <https://doi.org/10.1134/S1067413618050107>
- Purvis W., 2000. *Lichens*. Washington: Smithsonian Institution Press. Published by: American Bryological and Lichenological Society
- Ranius T., Niklasson M., Berg N., 2008. Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology And Management*, 257(1), 303-310. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.007>
- Říha M., Karlíčková J., Filipský T., Macáková K., Rocha L., Bovicelli P., Silvestri I. P., Saso L., Jahodář L., Hrdina R., & Mladěnka P., 2014. In vitro evaluation of copper-chelating properties of flavonoids. *RSC Advances*, 4(62), 32628-32638. <https://doi.org/10.1039/c4ra04575k>
- Rossi M., & Vallauri D., 2013. *Evaluer la naturalité. Guide pratique, version 1.2*. Marseille, WWF, 154 p.
- Seaward M.R.D., 2008. Environmental role of lichens. In: Nash, III TH, ed. *Lichen Biology*. Cambridge University Press; 2008:274-298. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511790478.015>
- Schall P., & Ammer C., 2013. How to quantify forest management intensity in Central European forests. *European Journal Of Forest Research*, 132(2), 379-396. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0681-6>

Steffen W., Crutzen P. J., McNeill J. R., 2007. The Anthropocene : Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature. *AMBIO*, 36(8), 614-621. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36)

Schnitzler A., & Génot J.-C., 2012. *La France des friches : de la ruralité à la féralité*. Versailles, Quae, 192p.

Scheidegger C., Wolseley P. A., Thor G., 1995. Conservation biology of lichenised fungi. <http://ci.nii.ac.jp/ncid/BA44218957>

Tasseroul M., 2019. Evaluation de l'impact de la réserve en eau du sol sur la croissance du tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*) à l'aide de l'outil de modélisation Hydrus. Université de Liège, Liège, Belgique. [https://matheo.uliege.be/bitstream/2268.2/8179/4/TFE\\_Tasseroul.pdf](https://matheo.uliege.be/bitstream/2268.2/8179/4/TFE_Tasseroul.pdf)

Van den Broeck D., & Fraiture A., 2017. La flore lichénique Dans Blerot, P. (dir.), *Le grand livre de la forêt*. Forêt.Nature, pp. 174-176. 972-2-9601945-1-7

Vust M., Mola Djebbari M. C., Clerc P., Büttler R., 2021. Diversité des lichens et enjeux de gestion dans les forêts de Montricher. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29 : 95-122. <https://www.dora.lib4ri.ch/wsl/islandora/object/wsl%3A26325/>

Wickham H., 2007. reshape2 : Flexibly reshape data: A reboot of the reshape package [R package version 1.4.4]. The Comprehensive R Archive Network (CRAN). <https://CRAN.R-project.org/package=reshape2>

Wickham H., 2023. ggplot2 : Create elegant data visualisations using the grammar of graphics (Version 3.4.2) [R package]. Comprehensive R Archive Network (CRAN). <https://cran.r-project.org/package=ggplot2>

Wickham H., François R., Henry L., Müller K., 2023. *dplyr: A grammar of data manipulation* (Version 1.1.0) [R package]. CRAN. <https://cran.r-project.org/package=dplyr>

Wickham H., Henry L., 2024. *tidyr: Tidy Messy Data* (Version x.y.z) [Logiciel R]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>

Will-Wolf S., Esseen P. A., Neitlich P., 2002. « Monitoring biodiversity and ecosystem function: Forests » . In *Monitoring with lichens – monitoring lichens* , Edited by: Nimis P. L., Scheidegger C., Wolseley P. 203 – 222. Dordrecht : Kluwe

Will-Wolf S., Geiser L. H., Neitlich P., Reis A. H., 2006. Forest lichen communities and environment– How consistent are relationships across scales ? *Journal Of Vegetation Science*, 17(2), 171. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17)

Zemanová L., Trotsiuk V., Morrissey R. C., Bače R., Mikoláš M., Svoboda M., 2017. Old trees as a key source of epiphytic lichen persistence and spatial distribution in mountain Norway spruce forests. *Biodiversity And Conservation*, 26(8), 1943-1958. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1338-4>