

Modélisation de la dynamique de régénération naturelle dans les peuplements résineux en cours d'irrégularisation

Auteur : Rozet, Sevan

Promoteur(s) : Ligot, Gauthier; Claessens, Hugues

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2017-2018

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/5100>

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.

**Modélisation de la dynamique de régénération naturelle
dans des peuplements résineux
en cours d'irrégularisation**

SEVAN ROZET

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2017-2018

CO-PROMOTEURS : GAUTHIER LIGOT & HUGUES CLAESSENS

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

**Modélisation de la dynamique de régénération naturelle
dans des peuplements résineux
en cours d'irrégularisation**

SEVAN ROZET

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2017-2018

CO-PROMOTEURS : GAUTHIER LIGOT & HUGUES CLAESSENS

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à chaleureusement remercier l'Axe "Gestion des Ressources Forestières" de Gembloux Agro-Bio Tech pour leur accueil et l'ensemble du matériel prêté pour mener à bien ce travail. Merci également à l'ensemble du personnel pour avoir rendu les pauses en des moments conviviaux et chaleureux.

Ensuite, j'aimerais également remercier mes promoteurs Gauthier Ligot et Hugues Claessens, pour l'ensemble de leurs conseils et leur disponibilité et ayant rendu ce travail si intéressant du début à la fin.

J'adresse également ma gratitude envers Messieurs Yves Brostaux, Jacques Hébert et Philippe Lejeune d'avoir accepté de juger ce document.

Je remercie également les agents forestiers du DNF pour leur collaboration et leur compréhension lors de mes longues heures passées en forêt à braver le froid, le vent, la pluie et la neige.

Un merci tout particulier également pour Benoit Mackels d'avoir accepté de se lever à 3h du matin de nombreuses fois afin de prendre les photographies hémisphériques. Et pour son aide apporter dans le traitement de ces photos.

Merci à ma famille de m'avoir toujours soutenu dans ce que je fais même si ces dernières années n'ont pas été les plus faciles.

Je remercie également Chantal et Marine pour leur relecture attentive de ce travail et d'avoir éradiquer à tout jamais l'envahisseur "faute d'orthographe".

Merci à tous les copains d'avoir rendu ces cinq années si courtes.

Et enfin, merci à ma Léonie pour ton aide précieuse, tes conseils ou juste d'avoir été là.

Résumé

L'évolution des mentalités tend à augmenter l'intérêt pour la conversion de peuplements réguliers en peuplements irréguliers. Cependant, le processus d'irrégularisation et la régénération naturelle, facteur clef du processus, restent complexes et peu documentés. Il existe de nombreuses incertitudes quant à la coexistence des essences plutôt héliophiles et tolérantes à l'ombrage. En théorie, les conditions du peuplement peuvent donc significativement affecter le développement et la composition du sous-bois. Les objectifs seront donc (1) de caractériser et discuter la composition et le développement de la régénération naturelle, (2) de créer des modèles de croissance des différentes essences et (3) d'établir des recommandations dans le but d'améliorer les protocoles d'inventaire de la régénération. Le dispositif IRRES consiste en neuf sites d'un hectare de résineux en Ardenne belge. Ces peuplements réguliers sont gérés afin de progressivement atteindre une structure irrégulière. Ils représentent un gradient d'âge (de 30 ans à environ 150 ans) et de composition (peuplements purs d'épicéas et douglas ainsi que des peuplements mixtes ajoutant le sapin pectiné et le mélèze) représentant l'hétérogénéité des forêts ardennaises. Douze sous-placettes ont été installées dans chaque site afin de mesurer la croissance des semis et les conditions de lumière, à l'aide de photographies hémisphériques. L'indice de dominance apicale (ADR) a été mesuré afin de quantifier la vigueur des semis et les conditions de lumière. Des modèles ont été créés afin de prédire la croissance en hauteur en fonction de l'éclairement et de la hauteur initiale des semis pour chaque essence, auxquels elle est corrélée. L'épicéa, le douglas et le sapin pectiné possède des croissances en hauteur relativement similaire alors que le tsuga hétérophylle et le mélèze (à éclairement > 20 %) possèdent une croissance plus importante et pourrait entraver la diversité de la régénération. Du côté de l'ADR, cet indice semble moins pertinent et doit être adapté à chaque essence mais également pour leur hauteur.

Abstract

The changing mentality leads to a growing interest in converting coniferous even-aged structure to uneven-aged stands. However, the converting process and the natural regeneration remain complex and less documented. A main knowledge gap is the coexistence of shade tolerant species and less shade tolerant. In theory, the stand conditions can significantly affect the composition and the development of the understory. The goals of this study are (1) to characterize and discuss the composition and the development of the regeneration, (2) modeling the growth of each species and (3) establish recommendations to improve the regeneration survey. Nine 1-ha permanent plots have been established in even-aged coniferous stands in the Ardenne Region of Belgium. These stands were chosen among a gradient of stand age (from 30 to 150 years old) and to span contrasted forest composition (pure stands of Norway spruce and Douglas fir and mixed coniferous stands with additionally larch and silver fir). Twelve subplots were installed in each plot to monitor the height growth of the regeneration and light conditions using hemispherical photography. The Apical Dominance Ratio (ADR) was also recorded to

quantify the vigor of the saplings and assess the light conditions. Models were created to predict the height growth as a functions of light and height. Indeed, the height growth is correlated to these two factors. The spruce, the douglas fir and the silver fir show relatively similar height growth while the western hemlock and larch (light > 20%) have higher height growth and might threaten future stand diversity. The ADR seems less relevant and might be adapted to each species and the initial height.

Table des matières

1	Introduction.....	1
1.1	Contexte.....	1
1.2	Objectifs.....	2
1.3	Plan du travail.....	2
2	Les résineux en Région Wallonne	2
2.1	Une gestion traditionnelle.....	2
2.2	La mise à blanc, une étape controversée	3
2.3	L'industrie du résineux	4
3	La futaie irrégulière résineuse.....	4
3.1	Connaissances actuelles de la futaie irrégulière	4
3.2	Avantages et inconvénients	5
3.2.1	Avantages	5
3.2.2	Inconvénients	7
3.3	La transition de la futaie équienne vers la futaie irrégulière	7
3.4	La lumière, un élément limitant.....	9
3.5	Exigences des essences étudiées.....	9
4	Méthodologie	13
4.1	Dispositif IRRES	13
4.2	Données existantes	15
4.2.1	Peuplement	15
4.2.2	Régénération.....	16
4.3	Données supplémentaires récoltées	17
4.3.1	Régénération.....	17
4.3.1.1	Protocole de mesure	17
4.3.1.2	La hauteur	18
4.3.1.3	L'indice de dominance apicale	18
4.3.1.4	L'indice de statut social.....	20
4.3.2	Lumière	21

4.3.2.1	Protocole d'acquisition des photographies hémisphériques	21
4.3.2.2	Traitement des photographies hémisphériques	22
4.3.2.3	Calcul du coefficient de correction	23
4.4	Modélisation de la croissance des semis	24
4.4.1	La modélisation	24
4.4.2	Régression linéaire par les moindres carrés	24
4.4.2.1	Conditions d'application.....	25
4.4.2.2	Remarque concernant le non-respect d'indépendance des données	25
4.4.2.3	Transformation log-log	26
5	Résultats	27
5.1	Description du jeu de données.....	27
5.2	Croissance des semis	31
5.3	Mesures de lumière.....	36
5.4	L'indice de statut social	39
5.5	Modélisation	40
6	Discussion	43
6.1	Discussion générale	43
6.2	La coexistence des essences dans la régénération	47
6.3	L'ADR, un outil au service du forestier ?	48
7	Conclusions et perspectives	50
7.1	Conclusions	50
7.2	Perspectives d'amélioration de l'expérience	50
8	Références.....	52
9	Annexes.....	58

Liste des figures

Figure 1. Localisation des neuf sites du dispositif IRRES.....	14
Figure 2. Illustrations de la morphologie d'un semis (A) à morphologie verticillée (épicéa, douglas et sapin pectiné) et (B) à morphologie non verticillée (tsuga et mélèze) ainsi que des mesures opérées sur les pousses terminales et latérales des années 2017 et 2016.....	18
Figure 3. Illustration du calcul de l'ADR avec PT : la pousse terminale de l'année et PL : la plus longue pousse latérale de l'année. A : Illustration d'un ADR inférieur à 1. B : Illustration d'un ADR supérieur à 1. Photos : Rozet S.	20
Figure 4. Illustration d'une photographie hémisphérique sur le site 9 - Beschefa. La photo a été prise à l'aide du boîtier Canon 50D, matérialisé par les diodes. La diode de gauche indique le nord.....	22
Figure 5. Illustration d'une photographie hémisphérique seuillée sur le site 9 - Beschefa. La photo a été prise à l'aide du boîtier Canon 50D. Le seuillage a été réalisé de manière automatique.	23
Figure 6. Illustration d'un ajustement par les moindres carrés. Avec D : une droite quelconque d'équation $Y=ax+b$, $X = (x_i)_i$ et $Y = (y_i)_i$ deux séries, M_i les points de coordonnées (x_i,y_i)	25
Figure 7. Illustration d'un semis de sapin pectiné fortement abrouti sur le site 4 - Bucholz. Photo : Rozet S.	30
Figure 8. A : Evolution de la croissance des semis en fonction de la composition du peuplement mère. B : Evolution de l'éclairement relatif en fonction de la composition du peuplement mère. C : Evolution de la hauteur des semis en fonction de la composition du peuplement mère. D : Evolution de la croissance des semis en fonction de l'âge du peuplement. E : Evolution de l'éclairement relatif en fonction de l'âge du peuplement. F : Evolution de la hauteur des semis en fonction de l'âge du peuplement.....	31
Figure 9. Relation entre la croissance annuelle des semis et leur hauteur initiale pour 2016 et 2017 au sein de chaque site. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.	32
Figure 10. A : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et la hauteur initiale (cm), B : Relation entre la croissance annuelle des semis et l'indice de dominance apicale (ADR). Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.	34
Figure 11. Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et la hauteur des semis (cm) pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.	35
Figure 12. A : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et l'éclairement relatif (%). B : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et l'éclairement relatif (%), séparée en	

différentes classes de hauteur. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.	36
Figure 13. Relation entre la croissance annuelle des semis et l'éclairement relatif, pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif. ..	37
Figure 14. A : Relation entre l'éclairement relatif (%) et l'indice de dominance apicale (ADR), B : Relation entre l'indice de dominance apicale (ADR) et l'éclairement relatif (%) pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif. ..	38
Figure 15. Evolution de la longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif selon le statut social du semis, dominant ou dominé. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.	39
Figure 16. Modélisation de la croissance annuelle des semis en fonction de l'éclairement relatif et de leur hauteur initiale (25 cm, 50 cm, 100 cm, 200 cm, 300cm) pour chaque essence.	40
Figure 17. Modélisation de la croissance annuelle en fonction de l'indice de dominance apicale (ADR) et de chaque essence, pour cinq hauteurs initiales (25 cm, 50 cm, 100 cm, 200 cm, 300 cm).	42

Liste des tables

Table 1. Niveaux d'éclairements relatifs, d'âges de fructification et des surfaces terrières pour le développement de la régénération des essences résineuses étudiées.	11
Table 2. Récapitulatif des aptitudes stationnelles des différentes essences.	12
Table 3. Répartition des sites du dispositif IRRES en fonction des stades de développement de la composition des peuplements. Le numéro dans chaque case correspond à l'identifiant de chaque site.	15
Table 4. Récapitulatif des principales caractéristiques des différents sites en 2018 : le nombre d'arbres avec un diamètre supérieur ou égal à 10 cm (NHA), la surface terrière (GHA), le volume de bois sur pied (VHA), le nombre d'observations pour les mesures de semis incluant, le nombre de sous-placettes avec des semis, le nombre total de semis par sous-placette et le nombre total d'observations, la hauteur de régénération moyenne, minimale et maximale, la croissance des semis moyenne, minimale et maximale ainsi que la lumière moyenne, minimale et maximale. .	28
Table 5. Récapitulatif des essences présentes sur les sites : le nombre de semis mesuré, le nombre total d'observations, la hauteur de régénération minimale, maximale et moyenne, la croissance minimale, maximale et moyenne, l'ADR minimal, maximal et moyen ainsi que la lumière transmise minimale, maximale et moyenne.	29
Table 6. Récapitulatif des dégâts observés sur les semis.	30

Table 7. Récapitulatif des formules, des paramètres et leur degré de significativité, du sigma, des p-value et des R^2 pour le modèle de la croissance en fonction de la lumière et de la hauteur pour chaque essence.41

Table 8. Récapitulatif des formules, des paramètres et leur degré de significativité, du sigma, des p-value et des R^2 pour le modèle de la croissance en fonction de l'ADR et de la hauteur pour chaque essence.43

1 Introduction

1.1 Contexte

La pression sur les écosystèmes forestiers est grandissante et la demande en bois suit la même évolution. Cependant, le grand public perçoit négativement la coupe à blanc des gestions traditionnelles en futaie équienne suite à des impacts esthétiques et écologiques (Nolet et al., 2018) tandis que la futaie irrégulière apparaît être plus résiliente (Jactel et al., 2009). Cela a conduit à une augmentation de l'intérêt pour la futaie irrégulière. Cette sylviculture est notamment caractérisée par le maintien d'un couvert continu tout en utilisant, si possible, la régénération naturelle. C'est un ancien concept tirant son origine des zones montagnardes en Europe. Dans ces zones, elle a été largement acceptée et elle commence à gagner davantage de popularité dans nos régions de plaines. C'est pourquoi une association européenne a pris forme mettant en avant ce type de sylviculture (ProSilva, 2012). En Wallonie, l'engouement est tel qu'il a vu une circulaire être créée imposant ce traitement dans certaines forêts publiques (Sanchez, 2013). Cependant, ce type de sylviculture ne fait pas l'unanimité en comparaison à la gestion traditionnelle du fait de manque de connaissances en Wallonie. Le pilier de ce traitement est la régénération naturelle des essences. Il importe donc une très bonne connaissance des processus naturels ainsi que des dynamiques spatiales et temporelles de la part du sylviculteur afin de pouvoir en tirer parti. Les mises en lumière par éclaircies sont supposées être une étape déterminante pour le développement de la régénération naturelle. Effectivement, les conditions de lumière sont considérées comme étant le facteur le plus limitant au développement de la régénération sous le couvert (Lieffers et al., 1999 ; Mason et al., 2004 ; Grassi & Giannini, 2005 ; Ligot et al., 2015).

En théorie, le sylviculteur peut réguler la composition et le développement de son peuplement par des coupes maîtrisées et adaptées à ses objectifs. Cependant le développement de la régénération reste un élément peu maîtrisé, notamment dans les modèles de croissance et de dynamique forestière. De plus, les normes exprimées sous forme de surface terrière pour quantifier la lumière disponible dans le sous-bois sont difficilement applicables au sein de peuplements irréguliers. Au sein de ces derniers, outre la densité du peuplement (ou plus précisément la surface terrière), d'autres facteurs interviennent dans le contrôle de la lumière disponible dans le sous-bois tels que la composition ou la structure du peuplement. Par conséquent, il est important de tenter de déterminer des références pour le gestionnaire forestier afin de l'orienter dans ses intensités de coupes.

1.2 Objectifs

Ce travail a dès lors pour objectif d'améliorer les connaissances sur la dynamique de régénération naturelle des peuplements résineux en voie d'irrégularisation et de répondre à plusieurs questions :

- Caractériser et discuter la composition et le développement de la régénération naturelle dans des peuplements d'âge et de composition variés en voie d'irrégularisation ;
- Créer des modèles de croissance des différentes essences en fonction de la lumière disponible ;
- Etablir des recommandations dans le but d'améliorer les protocoles d'inventaires de la régénération.

1.3 Plan du travail

Ce présent travail s'articule sous différentes parties définies. Le premier chapitre introduit le sujet par une rapide mise en contexte, suivi de la description des objectifs et du descriptif du plan du travail au sein de ce paragraphe. Ensuite, le chapitre 2 consiste en une remise en situation des essences résineuses en Région Wallonne en abordant des points tels que la gestion actuelle et la mise à blanc ainsi que leur marché. Le chapitre 3 fait l'objet d'une synthèse sur la futaie irrégulière résineuse reprenant les connaissances actuelles. Ses avantages et inconvénients, une description de la transition entre la gestion actuelle en futaie équienne et la futaie irrégulière et ainsi que, les exigences des essences étudiées sont présentées. Vient suite le chapitre 4 présentant la méthodologie générale de ce travail. Le chapitre 5 présente les principaux résultats obtenus débutant par une description sommaire du jeu de données, suivis des résultats sur la croissance des semis et des mesures de lumière et se terminant par la présentation des modèles. Le chapitre 6 discute de ces résultats. Pour finir, le chapitre 7 termine avec une conclusion et des perspectives d'avenir concernant le sujet.

2 Les résineux en Région Wallonne

2.1 Une gestion traditionnelle

Actuellement, en Région Wallonne, les peuplements résineux sont souvent conduits en futaie équienne en suivant des normes bien établies. Cette sylviculture traditionnelle simplifiée possède des normes sylvicoles avec des interventions régulières (Perin et al. , 2014 ; 2016). En effet, la méthode traditionnelle correspond à une plantation en lignes, dont les individus dominants seront portés à l'exploitation par des éclaircies successives. L'exploitation se fait par mise à blanc et une replantation artificielle a généralement lieu au minimum trois ans plus tard. Le terme

d'exploitabilité des peuplements réguliers est de 60 à 90 ans selon le peuplement et la station. La récolte finale par mise à blanc mobilise 50 % de la production et permet la production de lots homogènes de bois dont les dimensions sont de 90 à 120 cm de circonférence.

Cette méthode étant controversée, de plus en plus de partisans d'une sylviculture irrégulière maintenant un couvert continu en limitant les investissements ont vu le jour. Cette sylviculture produit des bois de qualité et de grandes dimensions tout en intégrant un maximum de services écosystémiques liés à la forêt. Les techniques mises en place dans cette sylviculture bannissent les mises à blanc traditionnelles portant une importance particulière à la régénération naturelle des peuplements. En 2013, une circulaire Pro Silva (circulaire 2718 du 24/9/13) est créée pour la gestion des forêts soumises.

2.2 La mise à blanc, une étape controversée

La mise à blanc est la méthode d'exploitation la plus courante en Région Wallonne de par sa technique simple et bien maîtrisée. Entre 2006 et 2012, environ 21.000 hectares de forêts résineuses ont été mis à blanc (Latte et al., 2016). Cette technique permet de fournir une grande quantité de bois de qualité homogène. De ce fait, l'industrie du bois s'est tournée et adaptée à ce type d'exploitation ce qui la rend très peu flexible. Une coupe rase permet de repartir de zéro en terme d'essence, de provenance et de génétique. De plus, des coupes rases de faible surface permettent de créer des milieux ouverts au sein de la matrice forestière permettant de favoriser la biodiversité de ce type de milieu.

Cependant, la mise à blanc est fortement controversée. A ce jour, de nombreux propriétaires, possédant une faible surface, ne s'engagent pas dans un nouveau processus de replantation coûteux, dont ils ne profiteront certainement pas des bénéfices à long terme. En effet, entre 2006 et 2012, 15.300 hectares de coupes rases résineuses n'ont pas été régénérés ce qui représente environ 73 % des mises à blancs résineuses totales (Latte et al., 2016). Ces parcelles sont donc recolonisées naturellement par des essences colonisatrices.

D'un point de vue écologique, la mise à blanc provoque d'importantes perturbations telles que des remontées de nappes phréatiques, la libération du stock de carbone, l'érosion sur des pentes importantes ou encore un impact paysager dans le cas de grande surface. L'impact sur le paysage peut également survenir à cause du relief ou par la proximité d'un chemin, rendant visible la mise à blanc. Les coupes rases peuvent également déstabiliser les peuplements voisins en les exposant aux vents, aux maladies ou encore aux expositions du soleil.

Toutefois, les pratiques de mises à blanc sont en constante évolution. Les pratiques sont de plus en plus respectueuses de l'environnement et permettent de limiter les dégâts. Ces pratiques sont observées par la création de cloisonnements d'exploitation, permettant de limiter le tassement du sol à ces endroits. L'exploitation sur lit de branches est également de plus en plus établie. Cette

technique d'exploitation permet d'éviter de trop impacter le sol mais également de limiter les dégâts à la régénération naturelle, éventuellement déjà installée.

Lors d'exploitation par mise à blanc, il est donc important de la pratiquer de la manière la plus adéquate et d'avoir une vision globale et large en prenant en compte divers facteurs tels que la station, les peuplements en place et voisins, le paysage ou encore la topographie.

2.3 L'industrie du résineux

Actuellement, l'épicéa est la première essence en Région Wallonne avec près de trois millions de m³ récoltés annuellement et une surface de 123 000 ha. L'avantage est qu'il possède une croissance rapide et répond très bien aux exigences des industriels. Comme dit précédemment, le marché du résineux en Wallonie gravite autour de lots homogènes de petits à moyens bois issus de mises à blanc. Les entreprises de première transformation sont donc adaptées à ces classes de diamètre et ont l'habitude de travailler avec ces dimensions. De plus, l'ensemble des dimensions sont valorisables allant des bois de trituration aux bois de charpente mais également les sous-produits des bois permettant une valorisation optimale.

Cependant, la surface des pessières et des résineux en général ne cesse de diminuer pour diverses raisons telles que le déséquilibre général des peuplements, les plantations en exclusion stationnelles ou encore le changement climatique, ce qui inquiète les industriels.

3 La futaie irrégulière résineuse

3.1 Connaissances actuelles de la futaie irrégulière

D'un point de vue historique, les premières théories sur la futaie jardinée débutent dans les Pyrénées par Etienne François Dralet en 1820 (Bruciamacchie & de Turckheim, 2005).

La futaie irrégulière est une sylviculture à couvert continu, évitant toute mise à blanc (Pommerening & Murphy, 2004) et limitant les investissements. Plusieurs principes sont nécessaires pour ce type de sylviculture (Mason et al., 2004) : gérer de manière ciblée à l'échelle du peuplement et pas seulement de l'individu, utiliser les processus naturels pour la gestion, s'adapter aux limitations du site et enfin créer une structure diversifiée avec un panel d'essences.

A l'échelle européenne, la futaie irrégulière est principalement présente dans les massifs résineux montagnards français (Vosges, Jura, Alpes et Pyrénées), en Forêt-Noire, en Suisse, mais également en Autriche et en Slovaquie (Schütz, 1999). Ces forêts sont principalement des mélanges hêtre-sapin dans les régions montagnardes et des pessières au sein de l'étage subalpin (Schütz, 1999). Ce type de sylviculture est généralement mis en place dans des conditions extrêmes telles que des sols en pente et hétérogènes, une période végétative courte et dans des régions où le traitement régulier est mal perçu (Herbert & Rebeiro, 1985). De plus, la futaie

irrégulière a également été installée là où la futaie régulière n'est pas adaptée (Herbert & Rebeiro, 1985 ; Buongiorno et al., 1996). Sa gestion doit être suivie de coupes modérées car la tendance naturelle est à l'homogénéisation du peuplement et à la dominance éventuelle d'un nombre limité d'espèces d'ombre à l'image du hêtre en forêt irrégulière feuillue (Ligot et al., 2015). De plus, si les trouées sont trop importantes, il peut y avoir une compétition avec les plantes herbacées, pouvant limiter le développement de la régénération naturelle (Mason et al., 2004) mais également attirer le gibier et les insectes défoliateurs (Messier et al., 1999).

Historiquement, la futaie irrégulière prenait place avec des essences tolérantes à l'ombrage, pouvant se régénérer facilement sous le couvert. Ces essences étaient l'épicéa commun, le sapin blanc et le hêtre commun (Schütz & Pommerening, 2013). Cependant, il a été prouvé que des essences moins tolérantes à l'ombrage telles que le sapin de douglas peuvent prospérer durablement dans des structures irrégulières (Schütz & Pommerening, 2013). En effet, dans leur zone d'origine, le tsuga hétérophylle et le sapin de douglas cohabitent dans les mêmes peuplements, à l'image de l'épicéa commun et du sapin blanc en Europe Centrale (Schütz & Pommerening, 2013).

3.2 Avantages et inconvénients

3.2.1 Avantages

Tout d'abord, le terme de régénération naturelle est très large et peut s'obtenir à la suite d'éclaircies de différentes natures (eg. coupes de jardinage, progressive, dimension cible) ou alors par mise en jachère d'une coupe rase en laissant venir la végétation colonisatrice. Dans ces deux cas, les coûts de plantation sont supprimés car le gestionnaire profite des semis naturels pour en faire son futur peuplement.

Les semis naturels acquis dans le peuplement sont adaptés à la station d'un point de vue génétique (Petit et Claessens, 2013).

De par des conditions de lumière limitées, les jeunes semis subissent une période de compression plus ou moins longue au cours de laquelle la croissance est faible (Schütz, 2001). Cela permet de diminuer la proportion du bois juvénile, bois considéré comme étant de plus faible qualité. Ce type de gestion permet alors d'augmenter la qualité des bois en produisant des grumes avec une faible proportion de bois juvénile. De plus, la compétition des semis et perches peut entraîner un élagage naturel favorable à la production de bois de qualité avec un faible nombre de nœuds de grosse dimension.

La gestion en futaie irrégulière soutient également un grand intérêt pour la biodiversité sans que la structure irrégulière n'induisse véritablement le mélange. En effet, ces peuplements ont souvent un cortège d'espèces plus large de par leur composition plus mélangée. Branquart et de Keersmaecker (2010) indiquent qu'un mélange d'essences permet d'augmenter la capacité

d'accueil de la biodiversité ce qui rend les peuplements mélangés plus intéressants que les monocultures. Cependant, il apparaît qu'une perte globale de la biodiversité se produit dans les forêts gérées de manière régulière mais également dans les forêts irrégulières (Nolet et al., 2018). Nolet et al. (2018) ajoute qu'aucune des deux sylvicultures ne permet de maintenir une diversité comparable aux forêts naturelles. Cependant, la futaie irrégulière possède un meilleur potentiel à délivrer des services écosystémiques et de maintenir une biodiversité par rapport à la futaie équienne (Peura et al., 2018) même si pour certains indicateurs, la futaie régulière surpasse la futaie irrégulière. De plus, un peuplement mélangé est moins sujet aux risques sanitaires, tels que des maladies ou encore une prolifération d'insectes ravageurs, qui pourraient mener à une situation de crise (Otto 1998 ; Carnus et al., 2006 ; Millar et al., 2007). En effet, plusieurs mécanismes principaux interviennent dans la relation entre la résistance aux pathogènes et la diversité spécifique du peuplement. Premièrement, si une essence est fortement attaquée par un pathogène, une autre essence moins sensible pourra la remplacer et perpétuer au sein de l'écosystème forestier (Loreau et al., 2002). Deuxièmement, le mélange a tendance à ralentir la dispersion du pathogène (Pautasso et al., 2005) mais également de noyer dans la masse les essences spécifiques à un pathogène (Jactel et al., 2009). Troisièmement, les espèces non-hôtes peuvent créer des barrières physiques et chimiques afin d'empêcher la dispersion du pathogène (Jactel et al., 2009). Un argument majeur est également "l'hypothèse d'assurance" (Loreau et al., 2002 ; Pautasso et al., 2005) traduisant le fait qu'un peuplement mélangé devrait mieux réagir à une perturbation (meilleure résistance) et récupérer plus rapidement (meilleure résilience) qu'une monoculture (Jactel et al., 2009). De manière générale, la futaie irrégulière paraît plus résiliente face aux aléas (Colin et al., 2008 ; Jactel et al., 2009). Peura et al. (2018) ajoute qu'une combinaison optimale des deux types de sylviculture offre les meilleures valeurs en termes de services écosystémiques et de biodiversité. Il est donc préférable de combiner différentes méthodes de sylviculture à l'échelle du paysage pour favoriser au maximum ces deux composantes.

Concernant la résistance aux vents, Ancelin et al. (2004) simulent des dégâts nettement inférieurs pour les futaies irrégulières. Ces dégâts étaient quantifiés en termes de nombre de tiges, ce qui explique les faibles dégâts pour la futaie irrégulière qui maintient de nombreuses petites tiges. Par contre, lorsque les dégâts sont exprimés en volume, les taux apparaissent plus faibles pour la structure régulière. Cela est expliqué par la présence de gros bois ayant un volume plus important dans la futaie irrégulière. Cependant, la structure irrégulière possède l'avantage de maintenir sur pied la régénération acquise et donc de pouvoir se régénérer plus vite (meilleure résilience).

Cependant, une autre manière de lutter contre cette monospécificité à l'échelle du peuplement serait d'avoir un regard plus large à l'échelle du paysage et de la mosaïque forestière. En effet, la plantation de peuplement d'essences variées en bordure l'un de l'autre pourrait diminuer les attaques pathogènes (Jactel et al., 2002 ; Carnus et al., 2006).

3.2.2 Inconvénients

Les normes des futaies équiennes sont largement étudiées, et ce depuis plusieurs décennies (Turpin & Pardé, 1959). En Wallonie, c'est en 1988 que les premières tables de production font leur apparition pour les futaies monospécifiques équiennes (Dagnelie et al., 1988). De son côté, la documentation de la futaie irrégulière résineuse s'intéresse principalement aux zones d'origine de cette sylviculture telles que les zones montagnardes les rendant donc peu applicables à nos régions. Cependant, il existe plusieurs normes telles que la méthode du contrôle (Favre, 1928 cité par Favre & Oberson, 2002) initiée par Henry Biolley au sein de la forêt de Couvet dans les années 1880 ou encore la Q-Factor en Amérique du Nord (Steelman & Maguire, 1999). Les travaux de Liocourt ont également débouché sur quatre normes selon la fertilité de la station, applicables dans des forêts montagnardes (Schaeffer et al., 1930). Toutefois, la transition entre ces deux gestions est peu documentée et il existe donc une incertitude dans l'évolution des peuplements réguliers vers des peuplements irréguliers.

Le traitement irrégulier dépend également de la fructification des arbres et de la germination des graines. Ces deux composantes étant fortement liées à la station, il est important de prendre en compte l'aptitude stationnelle de l'essence en place. En effet, si une essence n'est pas adaptée à la station, le développement de la régénération naturelle n'est vraisemblablement pas une bonne option.

D'un autre côté, le passage à une sylviculture irrégulière peut également, dans certains cas, passer par une plus grande diversité dans les essences. Cela implique donc un plus grand suivi afin de favoriser les essences moins compétitives (Schütz, 1999). Si ce suivi n'est pas suffisant, le peuplement pourrait se convertir en peuplement uniforme dominé par les quelques espèces dominantes (Schütz, 1999) et donc, retourner vers une gestion monoculturale. Par exemple, le mélange épicéa-douglas, s'élevant à 12.000 hectares en Région Wallonne (Office Economique Wallon du Bois, 2017), devra être géré de manière spécifique afin de favoriser les deux essences. Cependant, il est également possible d'incorporer un cortège d'essences diversifié dans une gestion traditionnelle régulière.

3.3 La transition de la futaie équienne vers la futaie irrégulière

Actuellement, aucun peuplement résineux en Région Wallonne ne peut revendiquer avoir une réelle structure irrégulière théorique. De nombreux peuplements se trouvent donc dans une phase de transition plus ou moins avancée qui leur permettrait, in fine, d'atteindre cette structure irrégulière. Cette phase étant peu étudiée, il est donc important de pouvoir la caractériser. Cette phase se nommera l'irrégularisation.

L'irrégularisation est un processus par lequel un peuplement régulier est remanié en peuplement irrégulier caractérisé par une large gamme de classe de circonférence (Malcolm et al., 2001).

Mason et al. (2004) indiquent que le développement et le maintien d'une structure ouverte sont des caractéristiques essentielles pour la transformation d'une futaie équiennne. En effet, cette structure ouverte permet d'initier l'étape clef de l'irrégularisation qu'est la régénération naturelle (Malcolm et al., 2001). Cette étape peut inévitablement débiter dès lors que les arbres ont atteint l'âge minimal de production des graines (Malcolm et al., 2001) ou alors par apport de graines d'un peuplement voisin. Cependant, il est important d'avoir une source raisonnable de graines viables afin de rendre possible la régénération naturelle (Malcolm et al., 2001). Il faudra également être vigilant à ne pas effectuer des éclaircies trop fortes, ce qui pourrait déstabiliser le peuplement (Malcolm et al., 2001 ; Hale et al., 2004). Schütz (2001) indique que la régénération naturelle et le temps sont les éléments les plus limitant dans la transition de ces deux structures. Cette transition devrait prendre au moins un siècle (Nyland, 2003).

Afin de mener à bien l'irrégularisation du peuplement régulier, différentes méthodes d'exploitation sont connues et déjà utilisées afin d'établir la transition entre les deux méthodes :

- **L'exploitation par dimension cible.** L'objectif est de récolter l'accroissement biologique du peuplement, tout en récoltant les individus arrivés à une dimension d'exploitation préalablement déterminée. Les gros bois prélevés vont donc permettre, d'un côté, la croissance des individus dominés et d'un autre côté, l'apparition de la régénération naturelle par la mise en lumière. Cette méthode est spécifique à l'irrégularisation.
- **La régénération par groupes.** Cette méthode se base sur des trouées formées soit par des chablis, soit par des trouées volontaires. Ces trouées se feront de préférence orientées perpendiculairement aux vents dominants. Au fur et à mesure, les trouées seront agrandies en fonction des besoins en lumière des semis. Les noyaux de régénération sont donc agrandis pour in fine, se rejoindre. Le peuplement final aura une structure irrégulière par groupes.

Un des points communs de ces structures est la mise en place de cloisonnements afin de protéger le sol des tassements (de Paul et al., 2009).

Un traitement en futaie irrégulière produit des bois de grandes dimensions hétérogènes (Bouillie, 2001), dont les dimensions ne correspondent pas aux lignes de découpe des scieries. Il sera donc nécessaire de proposer des lots suffisants en gros bois pour permettre aux scieries d'être toujours rentables. De plus, les scieries devront investir dans du matériel adapté à la découpe de gros bois afin de permettre aux gestionnaires et propriétaires de concevoir une gestion en futaie irrégulière, sans quoi la ressource ne trouvera pas de marché.

L'exploitation des bois devra également être adaptée à la gestion et il sera nécessaire de recourir à des formations spécifiques pour les exploitants. Ce type de gestion étant déjà appliqué en futaie feuillue, cela ne devrait pas être un frein à l'application en futaie résineuse. En effet, il sera important de protéger au maximum la régénération acquise et de limiter les dégâts d'exploitation.

La transition vers des futaies irrégulières devra donc être suivie d'une adaptation de la filière bois afin de permettre aux gestionnaires, aux propriétaires mais aussi aux entreprises de transformation de continuer à être rentables.

3.4 La lumière, un élément limitant

La disponibilité en lumière apparaît comme étant l'élément le plus déterminant dans la croissance des semis (Lieffers et al., 1999 ; Mason et al., 2004 ; Grassi & Giannini, 2005 ; Ligot et al., 2015) dans des sites où ni les nutriments, ni les précipitations sont des éléments limitant (Ricard et al., 2003). Malcolm et al. (2001) définissent une essence non-tolérante à l'ombrage comme une essence n'étant pas capable de conserver un équilibre positif entre la photosynthèse et la respiration dans des conditions de faible éclaircissement et donc, ne pouvant assurer sa survie. Une essence non-tolérante à l'ombrage a également tendance à avoir une croissance plus importante dans des conditions de forte lumière (Messier et al., 1999 ; Malcolm et al., 2001 ; Dreyer et al., 2005). Pour cette raison, les essences tolérantes à l'ombrage possèdent un avantage non-négligeable. En effet, elles sont capables de résister à de longues périodes de suppression, ce qui les rend beaucoup plus réactives lors de trouées dans la canopée (Kobe & Coates, 1997 ; Messier et al., 1999 ; Ruel et al., 2000). Cependant, si la période de suppression est trop longue, la capacité de réponse de l'épicéa à croître lors d'une trouée diminue (Kobe & Coates, 1997 ; Stancioiu & O'Hara, 2006). La quantification de la lumière dans des peuplements irréguliers est une tâche délicate étant donné sa grande hétérogénéité temporelle et spatiale (Schmerber, 1997, cité par Ligot et al., 2015).

3.5 Exigences des essences étudiées

Ce travail se concentrera principalement sur cinq essences majoritairement présentes sur les sites étudiés, d'une importance pour l'ensemble de la filière bois wallonne mais également adapté à une gestion dite irrégulière (Cameron, 2015). Il s'agit du sapin de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), de l'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst), du mélèze du Japon et d'Europe (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière & *Larix decidua* Mill.), du tsuga hétérophile (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) ainsi que du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.).

L'épicéa est considéré comme une essence tolérante à l'ombrage (Rameau et al., 1989 ; Stancioiu & O'Hara, 2006 ; Tjoelker et al., 2007) alors que le douglas est quant à lui plutôt héliophile, supportant un léger ombrage au stade semis (Boudru, 1986 ; Rameau et al., 1989 ; Malcolm et al., 2001) comparé au mélèze qui est un pur héliophile (Rameau et al., 1989 ; Malcolm et al., 2001 ; Mason et al., 2004). A l'opposé, le tsuga est considéré comme une essence très tolérante à l'ombrage (Rameau et al., 1989 ; Coates & Burton, 1999 ; Kobe & Coates, 1997 ; Mason et al., 2004). Le sapin pectiné peut également être considéré comme une essence tolérante à l'ombrage (Mason et al., 2004 ; Stancioiu et O'Hara, 2006). Dans des conditions de forte lumière sous le

couvert, l'épicéa peut avoir tendance à dépasser les autres espèces (Stancioiu et O'Hara, 2006). Si un classement doit être effectué, le mélèze est l'essence la moins tolérante à l'ombrage et le tsuga est considéré comme le plus tolérant (Mason et al., 2004). Dans la Table 1, un résumé des éclaircissements relatifs, des âges de fructification ainsi que des surfaces terrières pour le développement de la régénération des essences étudiées est proposé.

Table 1. Niveaux d'éclairéments relatifs, d'âges de fructification et des surfaces terrières pour le développement de la régénération des essences résineuses étudiées.

	Eclairément relatif pour la survie de la régénération	Eclairément relatif pour le développement optimal de la régénération	Age de fructification	Surface terrière pour le développement de la régénération	Références
Epicéa commun	3-4 %	15-20 %	> 60 ans	27-33 m ² /ha	Schütz 2002 ; Mason et al. 2004 ; Grassi & Giannini, 2005 ; Tjoelker et al., 2007 ; Petit et al., 2017.
Douglas	Dès 10%	20-40 %	> 37 ans	24-27 m ² /ha	Carter & Klinka, 1992 ; Mailly & Kimmins, 1997 ; Mason et al., 2004, Williams et al., 1999 ; Lockhead & Comeau, 2012 ; Petit et al., 2013 ; Petit et al., 2017.
Mélèze	10-14 %	> 40 %	20-30 ans	20 m ² /ha	Hale, 2004 ; Mason et al. 2004 ; Tjoelker et al., 2007 ; Petit et al., 2017.
Tsuga hétérophile		10 %	> 35 ans	40 m ² /ha	Carter & Klinka, 1992 ; Mason et al., 2004 ; Hale, 2004 ; Petit et al., 2017.
Sapin pectiné	2 %	15-20 %	45 ans	27-33 m ² /ha	Schütz, 2002 ; Mason et al., 2004 ; Grassi & Giannini, 2005 ; Tjoelker et al., 2007 ; Petit et al., 2017.

D'un point de vue stationnel, les essences diffèrent également. Différents facteurs et limites sont repris dans la Table 2 pour chaque essence (Rameau et al., 1989 ; Riou-Nivert, 2001 ; Tjoelker et al., 2007 ; Petit et al., 2017). L'épicéa est une essence avec des exigences élevées en terme hydrique, ce qui le rend très sensible aux sécheresses. Cependant, en mélange, l'épicéa apparaît être le moins appétant en comparaison avec le douglas ou le sapin pectiné par exemple. L'épicéa est sensible aux différents effets tels que le vent, les pathogènes, la compacité des sols, les gelées ou encore les dégâts de faune. De son côté, le douglas apparaît être très sensible aux pathogènes, à la compaction des sols et aux dégâts de faune. Il est dès lors moins sensible au stress hydrique, aux vents ainsi qu'aux gelées tardives. En revanche, le mélèze est l'essence la moins sensible aux dégâts de vent. Ce dernier est également très sensible à la compaction des sols tandis qu'il est sensible au stress hydrique, aux pathogènes aux gelées et aux dégâts de faune. Le tsuga est quant à lui très sensible au stress hydrique et aux vents. Cependant, il est l'essence la moins sensible aux gelées tardives. Pour finir, le sapin pectiné est peu sensible aux vents ainsi qu'à la compaction du sol. Néanmoins, il est très sensible au stress hydrique, aux gelées tardives et aux dégâts de faune et particulièrement à l'abroustissement.

Table 2. Récapitulatif des aptitudes stationnelles des différentes essences.

	Stress hydrique	Vent	Pathogènes	Compaction des sols	Gelées tardives	Dégâts de faune
Epicéa commun	TS	S	S	S	S	S
Douglas	S	S	TS	TS	S	TS
Mélèze	S	PS	S	TS	S	S
Tsuga hétérophylle	TS	TS	S	S	PS	S
Sapin pectiné	TS	PS	S	PS	TS	TS

Abréviations : TS = très sensible ; S = sensible ; PS = peu sensible.

4 Méthodologie

4.1 Dispositif IRRES

Le dispositif IRRES a été mis en place durant l'hiver 2015-2016. Il consiste en neuf sites d'un hectare de forêt résineuse situées en Ardenne belge (Figure 1). Au sein de ces sites, chaque arbre d'au moins 10 cm de diamètre y est mesuré, cartographié et numéroté afin d'établir un suivi d'accroissement. Chaque site possède douze sous-unités d'échantillonnage de la régénération, dans lesquelles les tiges de moins de 10 cm de diamètre (perches et semis) sont suivies. Le centre permanent de ces sous-unités est matérialisé grâce à un tuyau de métal enfoui dans le sol. Pour finir, la totalité des interventions sylvicoles est recensé.

L'ensemble des données étudiées dans ce présent travail provient de ces sites (structure et composition du peuplement adulte) et de ces sous-unités d'échantillonnage (régénération). Les données existantes concernent le peuplement en place ainsi que la régénération. Durant l'hiver 2015-2016, une cartographie et un inventaire des arbres en place ont été effectués.

Au niveau de la régénération, les données récoltées en 2015 et 2017 sont des données de densité de semis par classe de hauteur et par essence ainsi que des données de recouvrement. Les sous-placettes sont réparties selon une grille de mailles carrées d'environ 20 mètres, et se trouvant à au moins 15 mètres de la bordure de la placette rectangulaire.

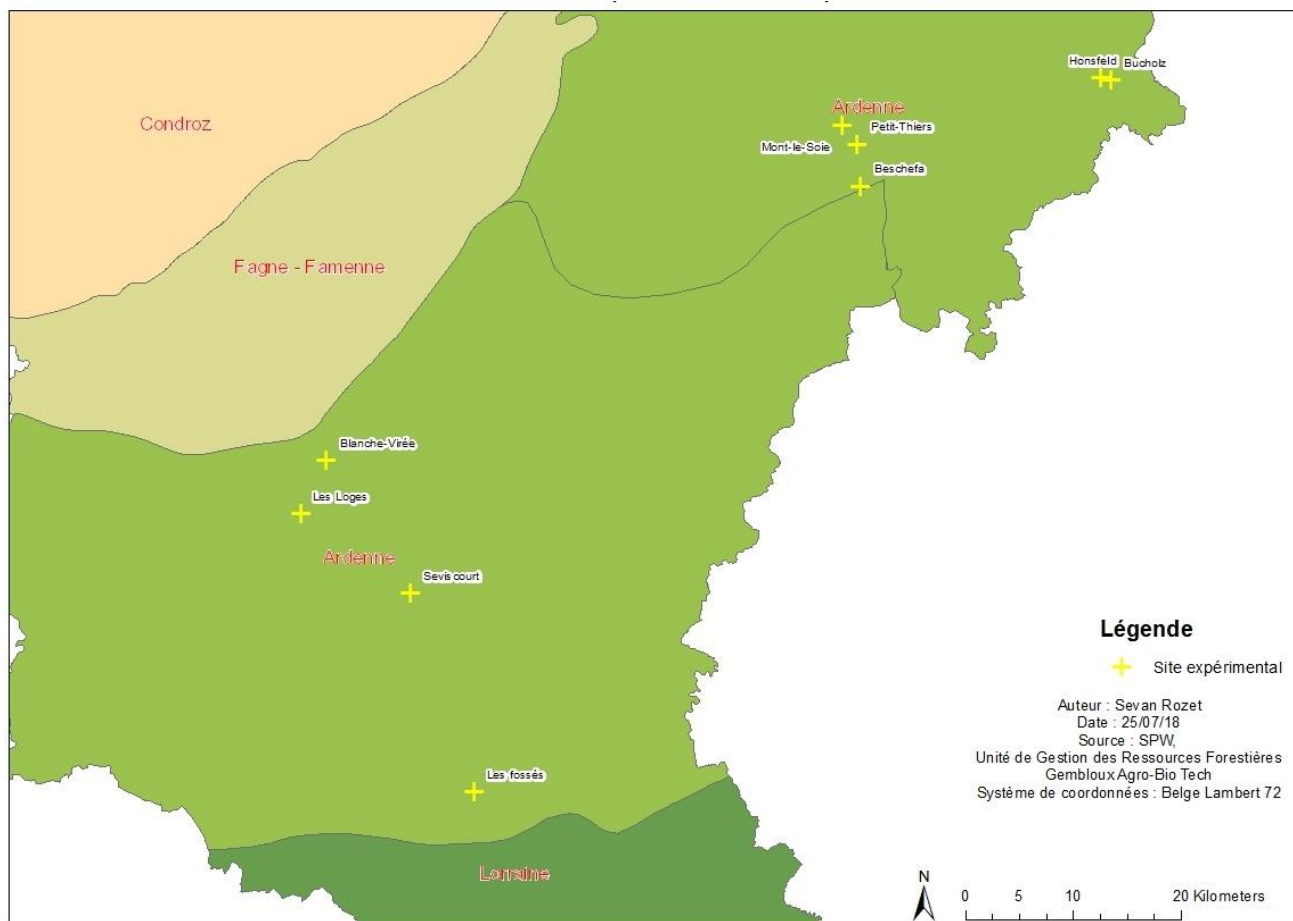


Figure 1. Localisation des neuf sites du dispositif IRRES.

Les sites ont été sélectionnés selon deux gradients étudiés : l'âge des peuplements d'une part et leur composition d'autre part. Le gradient d'âge permet de disposer de différentes données sur la dynamique des peuplements résineux à différents stades du processus d'irrégularisation. Ce processus va de la jeune futaie équiennne (30 ans) à la vieille futaie en régénération (150 ans). Ensuite, le gradient de composition permet d'étudier les principales situations présentes en Ardennes. Neuf sites ont donc été sélectionnés en collaboration avec les ingénieurs et agents du Département de la Nature et des Forêts (DNF), convenant le mieux au plan expérimental (Table 3). Les peuplements en forêt domaniale, les peuplements inclus dans des compartiments pilotes Pro Silva ainsi que des martelosopes de l'ASBL Forêt Wallonne ont été privilégiés. L'ensemble des sites se situent donc sur le plateau ardennais et en station favorable aux essences et à leur régénération.

Table 3. Répartition des sites du dispositif IRRES en fonction des stades de développement de la composition des peuplements. Le numéro dans chaque case correspond à l'identifiant de chaque site.

	Jeune peuplement (dès la première éclaircie et avant l'apparition de la régénération)	Peuplement Mature (début de l'apparition de la régénération)	Vieux Peuplement (régénération avancée)
Epicéa Pur	3. Ct Bullange, FD de Bullange, Comp. 614, EP 1994	2. Ct Habay, FD Mellier, Comp. Pilote Pro Silva 72, EP 1950	4. Ct Bullange, FD Bullange, Comp. 615, EP 1865
Douglas Pur	6. Ct St-Hubert, Cmne St-Hubert, Comp. 350, DO 1981	5. Ct St-Hubert, Cmne Libramont, Comp. Pilote Pro Silva 248, DO 1955	8. Ct Vielsalm, Marteloscope de Petit- Thier, DO 1941
Mélange de Résineux	1. Ct Vielsalm, CPAS Bruges, Comp. 199, EP-DO-AP 1980	7. Ct Libin, Prov. Luxembourg, Comp. Pilote Pro Silva 14, EP-DO-MJ 1961- 1965	9. Ct Vielsalm, Marteloscope de Bêschefa, EP-DO 1900

Abréviations : Ct = Cantonnement ; Cmne = Commune ; FD = Forêt Domaniale ; Comp. = Compartiment ; Prov. = Province ; EP = Epicéa ; DO = Douglas ; AP = Sapin Pectiné ; MJ = Mélèze du Japon.

4.2 Données existantes

4.2.1 Peuplement

Comme dit précédemment, la totalité des arbres de plus de 10 cm de diamètre ont été mesurés, cartographiés et numérotés afin d'établir un suivi d'accroissement. Les arbres sont mesurés à une hauteur de 1,3 m à l'aide d'un compas électronique (Haglöf MDII). Le niveau de mesure est matérialisé par un trait à la peinture. Ce trait indique la hauteur de mesure mais également l'orientation du compas. En effet, le compas sera orienté perpendiculairement au trait. Ce trait permet un suivi de l'accroissement sur plusieurs années de manière fiable. L'essence et les éventuels dégâts sont encodés pour chaque arbre. Cela permet également d'étudier la réaction de la croissance des arbres aux différentes éclaircies.

La cartographie des arbres en place a été effectuée à l'aide du logiciel Field-Map. La hauteur totale, la hauteur de la base du houppier et la longueur de quatre rayons de la projection du houppier sont également mesurées pour l'ensemble des arbres. Dans le cas d'une densité trop élevée, ces mesures ont été effectuées sur un échantillonnage d'arbres. En effet, dans les peuplements "jeunes" et "matures", un échantillonnage systématique des arbres sera réalisé en fonction de leur numéro, de manière à mesurer un minimum de cent arbres pour chaque essence. La hauteur est mesurée à l'aide d'un vertex IV et les rayons de cymes à l'aide du logiciel Field-Map.

Dans le cas de fourche basse à moins d'1,3 m, chaque tige sera identifiée et individualisée. Le diamètre de chaque tige est également mesuré. Dans ce cas, la hauteur totale correspond à la hauteur de la plus haute tige. Les rayons de houppier sont mesurés sans distinction entre les tiges. Après cela, différentes caractéristiques de peuplement ont pu être calculées telles que la surface terrière ou encore le volume moyen à l'hectare grâce à des tarifs de cubage adaptés à chaque essence.

4.2.2 Régénération

La régénération correspond à des arbres de moins de 10 cm de diamètre. Pour la densité, la taille des sous-placettes est variable. L'objectif est de mesurer la densité des semis et des perches selon des classes de hauteur et par essence. Les différentes classes sont :

- hauteur inférieure à 25 cm ;
- hauteur supérieure ou égale à 25 cm et inférieure à 50 cm ;
- hauteur supérieure ou égale à 50 cm et inférieure à 100 cm ;
- hauteur supérieure ou égale à 100 cm et inférieure à 150 cm ;
- hauteur supérieure ou égale à 150 cm et inférieure à 300 cm ;
- hauteur supérieure ou égale à 300 cm et de diamètre inférieur à 10 cm.

Pour chaque catégorie de hauteur, si au moins cinq individus sont présents dans la sous-placette, alors il suffit de mesurer la distance du semis le plus éloigné du centre de la sous-placette. Si par contre, il y a moins de cinq individus, alors la distance retenue sera de trois mètres, ce qui correspond à la distance maximale de la placette. L'estimation de la densité de semis peut être calculée à l'aide des formules suivantes :

$$densité = \frac{(n - 0.5)}{d^2 \times \pi} \text{ si } n \geq 5$$

$$densité = \frac{n}{3^2 \times \pi} \text{ si } n < 5$$

Avec n, le nombre de semis et d, la distance mesurée.

4.3 Données supplémentaires récoltées

4.3.1 Régénération

4.3.1.1 Protocole de mesure

Le protocole de ce présent travail se concentrera principalement sur la croissance individuelle des semis. La définition d'un semis est une tige ayant un diamètre à 1,3 m de maximum 10 cm. Dans chaque sous-unité, les mesures se focaliseront sur les trois plus grands semis de chaque espèce (Ligot et al., 2013a). Ces mesures s'opéreront dans un cercle de rayon de 3 mètres (50 m²) (Comeau et al., 2006 ; Lockhead & Comeau, 2012). La distance exacte des semis par rapport au centre de la sous-placette est vérifiée à l'aide d'un vertex IV. Cette surface d'inventaire permet de mesurer les trois plus grands semis présents sans couvrir une trop grande surface. Les mesures effectuées sont l'essence, la hauteur totale, la longueur des deux dernières pousses terminales et latérales si les pousses sont facilement observables (Figure 2). Ces mesures de croissance correspondent aux croissances des années 2016 et 2017. Dans le cas contraire, la mesure sera concentrée uniquement sur la dernière pousse terminale et latérale. Pour la pousse de 2017, le bourgeon apical a été observé. Cependant, pour la pousse de 2016, c'est la cicatrice du bourgeon qui a été constatée. Ces différentes mesures ont été sélectionnées car elles permettent la meilleure quantification de la croissance des semis en relation avec la lumière (Messier et al., 1999 ; Ruel et al., 2000 ; Duchesneau et al., 2001 ; Claveau et al., 2002). Dans le cas d'individu fourchu, ces mesures se focaliseront sur la tige dominante. Sur l'ensemble des semis mesurés, une étiquette sera apposée afin de pouvoir les reconnaître dans le cas de données aberrantes mais également pour pouvoir réitérer les mesures dans les années à venir. Ensuite, la présence de dégâts sera encodée selon un code préétabli pour chaque semis mesuré (Annexe 1). Les dégâts étant encodés uniquement sur les semis dominants de chaque essence, les résultats ne représentent donc pas l'état général de la régénération. En effet, un individu fortement dégradé pour une quelconque raison a moins de chance de se retrouver au sein de l'étage dominant. L'ampleur des dégâts et la pérennité n'ont pas été prises en compte. Pour l'ensemble de ces mesures, un coefficient de certitude sera donné. Trois classes de certitude sont créées à savoir certitude élevée (1), certitude moyenne (2) et certitude faible (3). Ces coefficients de certitude pourront être utilisés afin de discuter la pertinence de certains résultats.

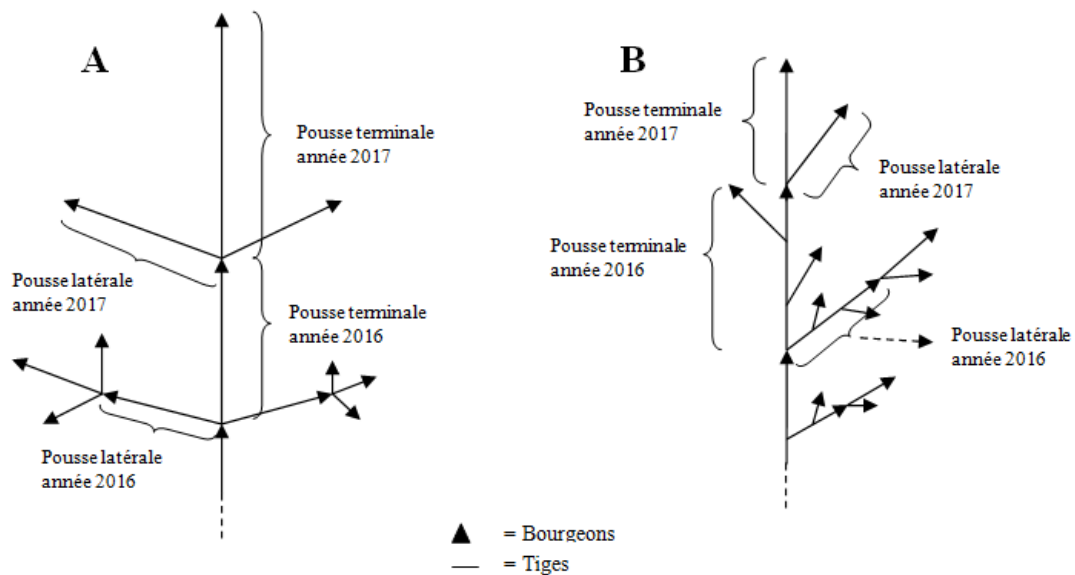


Figure 2. Illustrations de la morphologie d'un semis (A) à morphologie verticillée (épicéa, douglas et sapin pectiné) et (B) à morphologie non verticillée (tsuga et mélèze) ainsi que des mesures opérées sur les pousses terminales et latérales des années 2017 et 2016.

4.3.1.2 La hauteur

La hauteur est un élément important dans la quantification de la croissance des semis. En effet, certaines essences tolérantes à l'ombrage sont capables de réduire drastiquement leur croissance en hauteur durant de longues périodes de suppression (Messier et al., 1999) alors que des essences héliophiles n'en sont pas capables (Kobe & Coates, 1997). La demande en lumière augmente avec la taille du semis afin de conserver une balance positive et de permettre la continuité de la croissance (Claveau et al., 2002 ; Kneeshaw et al., 2006). Une croissance en hauteur ne sera bénéfique qu'uniquement couplée avec une augmentation de la disponibilité en lumière, sinon le semis mourra (Messier et al., 1999). C'est pour cette raison qu'il a été décidé de mesurer la hauteur verticale de chaque semis sélectionné.

La hauteur sera mesurée à l'aide d'un mètre rigide pour les plus petits individus et avec une perche télescopique pour les plus grands. Pour les individus courbés (mélèze et tsuga principalement), la mesure s'opérera sur le port naturel du semis et il ne sera pas remis droit.

4.3.1.3 L'indice de dominance apicale

Cet indice de dominance apicale (ADR) se calcule selon le rapport entre la longueur de la pousse terminale et la longueur de la pousse latérale (Duchesneau et al., 2001 ; Grassi & Giannini, 2005) (Figure 3).

$$ADR = \frac{PT}{PL}$$

Avec ADR, l'indice de dominance apicale, PT, la pousse terminale et PL, la pousse latérale.

Pour les pousses latérales, uniquement la branche latérale la plus longue sera mesurée (Ruel et al., 2000 ; Duchesneau et al., 2001). Cet indice est un bon indicateur de la vigueur des semis, et cela, pour trois raisons selon Ruel et al. (2000) :

- l'indice est sensible à la lumière disponible ;
- l'indice indique la croissance de l'année écoulée ainsi que de l'année précédente ;
- l'indice peut très facilement être évalué sur le terrain en apposant la plus grande pousse latérale sur la pousse terminale.

Dans des environnements à faible luminosité, les branches latérales ont tendance à dépasser la pousse latérale (Duchesneau et al., 2001). En effet, l'expansion latérale est une stratégie des essences tolérantes à l'ombrage afin de maximiser l'interception de la lumière et donc, de continuer à croître (Givnish, 1988 ; Parent and Messier, 1995 ; Duchesneau et al., 2001 ; Messier et al., 1999). Ce phénomène est particulièrement présent chez le douglas (Williams et al., 1999 ; Messier et al., 1999) qui possède de meilleures capacités d'expansion latérale que l'épicéa (Messier et al., 1999). Cette expansion latérale se traduit par une diminution de l'ADR. Outre l'ADR, la longueur de la pousse terminale est un bon indicateur de l'état de croissance des résineux (Baar, 2010 ; Petit et al., 2013). Une méthode simple existe afin d'estimer si la quantité de lumière présente est suffisante. En effet, la quantité de lumière est suffisante si la longueur de la pousse terminale est plus longue que celle de la plus grande pousse latérale (Grassi & Giannini, 2005 ; Baar, 2010), ce qui correspond à un ADR supérieur à 1. Cependant, la sensibilité de cet indice varie d'une espèce à l'autre et semble un indicateur plus robuste pour les essences résineuses assez tolérantes à l'ombre (Ruel et al., 2000).

Ces pousses seront mesurées à l'aide d'un mètre rigide pour une meilleure précision. Dans le cas d'individus de grande taille, les pousses latérales ne seront pas mesurées pour des raisons pratiques. Sur ces individus de grande taille, la pousse terminale sera mesurée à l'aide d'une perche télescopique. Les pousses terminales et latérales de l'année n-1 ne seront pas mesurées pour le tsuga, suite à des difficultés de les identifier.

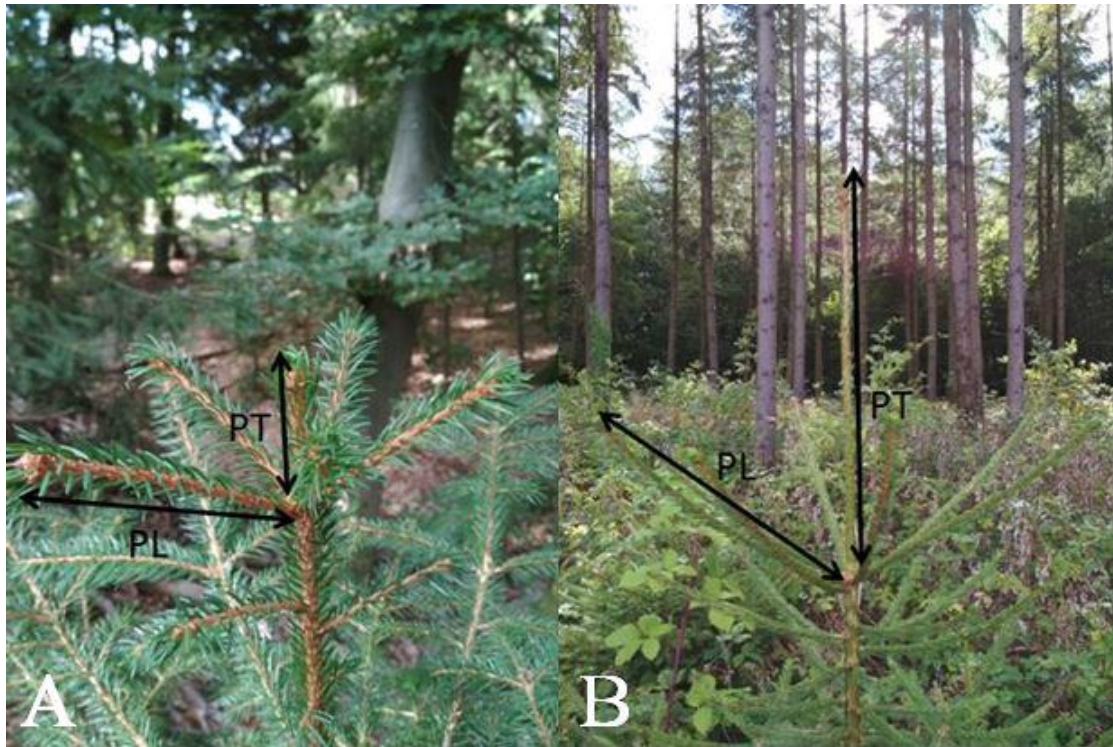


Figure 3. Illustration du calcul de l'ADR avec PT : la pousse terminale de l'année et PL : la plus longue pousse latérale de l'année. A : Illustration d'un ADR inférieur à 1. B : Illustration d'un ADR supérieur à 1. Photos : Rozet S.

4.3.1.4 L'indice de statut social

Un indice de statut social (ISS) a été créé afin de classer les différents semis en tant que dominant ou dominé par rapport aux autres semis mesurés dans la sous-placette de trois mètres de rayon. En effet, la répartition des semis au sein d'une sous-placette est très hétérogène et l'ensemble des semis ne bénéficie pas de la même quantité de lumière. Ce statut a donc été défini selon la hauteur du semis et la hauteur moyenne des semis mesurés à l'échelle de la sous-placette. Il a été défini comme suit :

$$ISS_i = \frac{H_i - H_{moy}}{H_{moy}}$$

Avec ISS_i , l'indice de statut social pour le semis i , H_i , la hauteur du semis i et H_{moy} la hauteur moyenne des semis à l'échelle de la sous-placette.

Une fois l'indice calculé pour chaque semis, le statut de dominant ou dominé est donné :

- $ISS < 0$, le semis est considéré comme dominé ;
- $ISS > 0$, le semis est considéré comme dominant.

Cet indice concerne l'ensemble des semis mesuré à l'échelle de la sous-placette. En effet, les trois semis dominants de chaque espèce ont été mesurés mais à l'échelle de la sous-placette et des

autres essences présentes, ils peuvent se retrouver dominés. Cet indice permet donc d'avoir une vision plus large à l'échelle de la sous-placette et de l'ensemble des semis.

4.3.2 Lumière

4.3.2.1 Protocole d'acquisition des photographies hémisphériques

Au centre de chaque sous-unité d'échantillonnage et au-dessus de la végétation (de 1,3 à 3 mètres de haut), des photographies hémisphériques ont été prises afin de mesurer les conditions d'éclairement locales. Ces mesures ont été prises soit à l'aube, soit au crépuscule ou par temps complètement couvert (overcastsky) afin d'obtenir les meilleures qualités de photographies (Ligot et Mackels, 2011). En effet, il est important de ne pas avoir de rayonnement direct pour le traitement de ces photographies. Le boîtier doit être disposé de manière parfaitement horizontale ce qui permet à l'objectif d'être à la verticale. Le boîtier était également orienté vers le nord magnétique à l'aide d'une boussole. Ces réglages sont rendus possibles par la présence d'un trépied, d'un mat et d'un gyroscope permettant une disposition horizontale parfaite. Une télécommande est également utilisée afin de déclencher l'appareil à distance. Deux boîtiers différents ont été utilisés à savoir un Canon 50D et un Nikon D90. La différence entre ces boîtiers concerne uniquement le matériel (trépied, mat et gyroscope). Le matériel du Canon 50D permet une prise de vue à une hauteur maximale de deux mètres alors que le Nikon D90 peut aller jusqu'à 3,5m. Le Canon 50D a été utilisé préférentiellement sauf lorsque la hauteur de végétation est supérieure à deux mètres. En revanche, un seul type d'objectif a été employé. Il s'agit d'un objectif fish-eye 4,5 mm 2.8 de la marque Sigma. De plus, sur le matériel du Canon 50D, un cache triangulaire est placé sur le flash. Deux fils optiques relient le cache à deux diodes situées sur le gyroscope à hauteur de la lentille. Cela permet, lors de la prise de vue, d'observer les deux diodes sur la photographie et donc d'orienter plus facilement l'image (Figure 4). Au total, neuf photographies ont été prises avec le boîtier Nikon D90 et 98 avec le boîtier Canon 50D.



Figure 4. Illustration d'une photographie hémisphérique sur le site 9 - Beschefa. La photo a été prise à l'aide du boîtier Canon 50D, matérialisé par les diodes. La diode de gauche indique le nord.

4.3.2.2 Traitement des photographies hémisphériques

Les photographies hémisphériques ont été traitées selon deux étapes. La première étape correspond au seuillage des photographies (Figure 5). Cette étape consiste à différencier les pixels du ciel et les pixels correspondant aux troncs et houppiers des arbres. D'un côté, un seuillage automatique a été effectué grâce au logiciel ImageJ. Dans un premier temps, une macro a été créée afin de reproduire un seuillage identique pour l'ensemble des photos. Pour cela, l'image a été convertie sous trois couches grâce à la commande "HSB Stack". Trois images sont générées selon trois méthodes "Hue, Saturation and Brightness". L'image correspondant à la méthode "Brightness" est sélectionnée et un seuillage selon la méthode "minimum" est réalisée grâce à la commande "Convert to mask". Les images seuillées sont ensuite enregistrées sous le format ".bmp" dans un fichier de sortie. L'ensemble des images a été vérifié et certaines d'entre-elles, n'étant pas parfaitement seuillées, ont été seuillées de manière manuelle grâce au logiciel GLA (Frazer et al., 1999). La procédure d'identification des images seuillées a été réalisée par comparaisons aux originales. L'objectif était de respecter au maximum le centre de la photo puisqu'il apporte le plus de lumière. Pour cela, le seuillage a été recommencé sur les photos originales. Le seuillage manuel a été effectué selon le canal bleu du logiciel GLA. Au total, 72 photographies (67 %) ont été seuillées automatiquement sur ImageJ et 35 (33 %) ont été seuillées manuellement sur GLA.

La deuxième étape correspond au traitement des photographies. Le traitement a été effectué sur GLA (Frazer et al., 1999) et permet d'estimer différents paramètres tels que le pourcentage de lumière totale transmise. Les paramètres de configuration de l'image ont été complétés selon le nord géographique et une fonction de projection a été définie pour chaque boitier. Ensuite, les paramètres du site sont encodés avec une période de végétation s'étalant du 1^{er} avril au 31 octobre (Ligot et al, 2013a). Le calcul du rayonnement diffus a été effectué selon le modèle UOC. Ce modèle fait l'hypothèse que le rayonnement diffus est relativement homogène sur l'ensemble de la photographie.

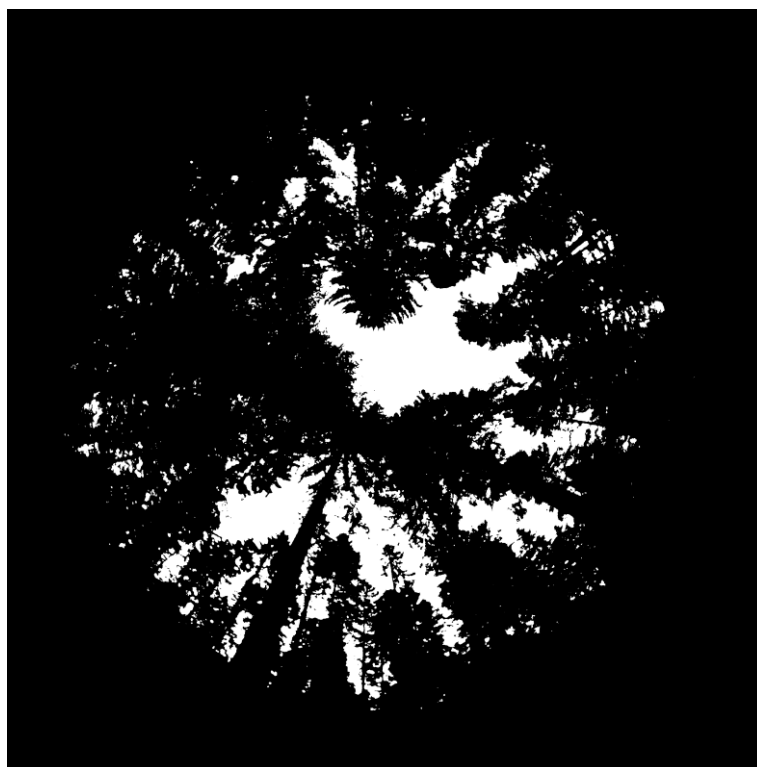


Figure 5. Illustration d'une photographie hémisphérique seuillée sur le site 9 - Beschefa. La photo a été prise à l'aide du boitier Canon 50D. Le seuillage a été réalisé de manière automatique.

4.3.2.3 Calcul du coefficient de correction

Pour chaque photographie hémisphérique, le pourcentage de lumière transmise des deux années de mesure a été recalculé avec la librairie SamsaraLight (Courbaud et al., 2003 ; Ligot et al., 2013b) implémentée dans la plateforme de simulation Capsis4 (Dufour-Kowalski et al., 2012) en tenant compte des éclaircies qui ont été réalisées. Cette manière de procéder a déjà fait ses preuves dans le cas de pessières irrégulières (Courbaud et al., 2003). Pour cela, une maquette virtuelle en trois dimensions des peuplements est reconstruite pour chaque année, à partir des données d'inventaire de 2016 et 2018 (cartographie des arbres, diamètre, hauteur, taille des houppiers). Un exemple est proposé pour le site 9 de Bêschefa pour 2016 (Annexe 2) et pour 2018 (Annexe 3 et 4). Pour chaque sous-placette, cinq capteurs virtuels sont disposés autour de la localisation du centre de celle-ci (Annexe 5). La lumière transmise est estimée pour chaque

point et la valeur estimée de la sous-placette est la moyenne de ces cinq points. Deux valeurs estimées de lumière transmises sont obtenues pour les années 2016 et 2018 ce qui permet de calculer un coefficient de correction selon le rapport entre la lumière estimée en 2016 et 2018. Le coefficient de correction a été appliqué en considérant que la lumière mesurée en 2018 était identique à la lumière réelle en 2017 lors de la croissance des semis. En effet, les photographies ont été réalisées avant la période de végétation de 2018. Cependant, la lumière mesurée en 2018 n'est pas identique à la lumière présente en 2016 du fait de la croissance des arbres. De ce fait, le coefficient de correction est systématiquement appliqué. Afin de tenir compte de l'ouverture du couvert lors d'éclaircies, les valeurs de lumière transmises obtenues avec les photographies hémisphériques sont corrigées de la manière suivante :

- Si aucune éclaircie est réalisée, alors le coefficient de correction est appliqué uniquement à la lumière mesurée en 2016 (Site 1, 4, 5, 6 et 8) ;
- Si une éclaircie est réalisée durant l'année 2016-2017, alors le coefficient de correction est appliqué uniquement à la lumière mesurée en 2016 (Site 3 et 7) ;
- Si une éclaircie a lieu durant l'année 2017-2018, alors les lumières mesurées en 2016 et 2018 sont corrigées (Site 2 et 9).

4.4 Modélisation de la croissance des semis

4.4.1 La modélisation

L'objectif de cette modélisation est, d'une part, de quantifier la croissance des semis en fonction de la quantité de lumière présente dans le sous-bois et cela, en fonction de la hauteur initiale des semis et des essences. Ces modèles seront donc adaptables aux forêts résineuses d'Ardenne belge et aux essences étudiées. D'autre part, l'objectif est donc de pouvoir servir d'outils aux gestionnaires. Le premier modèle créé est donc un modèle prédisant la croissance des semis en fonction de leur hauteur initiale et de la lumière disponible dans le sous-bois. Afin de faciliter un usage sur le terrain, un deuxième modèle est créé mettant en relation l'ADR et la croissance des semis, ce dernier étant un indice facile à mettre en œuvre et à utiliser par le forestier.

4.4.2 Régression linéaire par les moindres carrés

Partant du jeu de données, l'objectif est de trouver un lien entre les variables X explicatives et la variable Y à expliquer. Selon l'allure de la relation, un ajustement est effectué afin d'illustrer la relation entre ces deux variables. Cet ajustement peut être linéaire ou d'une autre nature (exponentiel, logarithmique ou polynomiale). Cette étape est appelée l'ajustement par les moindres carrés. Un ajustement par les moindres carrés recherche parmi un ensemble de droites D, celle qui rend minimale la somme des carrés des longueurs PiMi (Figure 6) (Morineau, 1978 ; Lebart et al., 1995). La longueur PiMi correspond à la longueur du segment reliant les points Mi

des observations et les point P_i appartenant à la droite. Lorsque la régression n'est pas linéaire, il est possible d'exercer une transformation afin de rendre la relation linéaire.

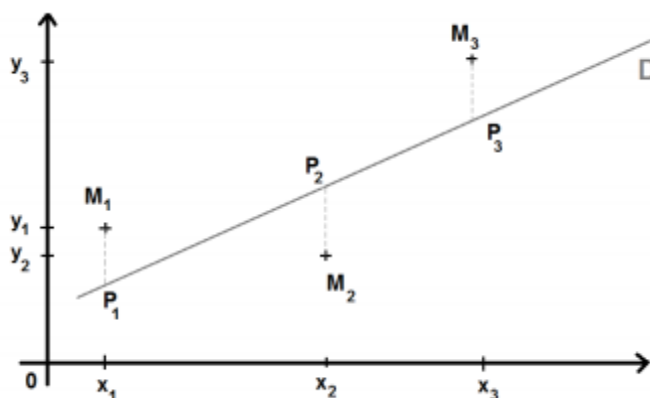


Figure 6. Illustration d'un ajustement par les moindres carrés. Avec D : une droite quelconque d'équation $Y=ax+b$, $X = (x_i)_i$ et $Y = (y_i)_i$ deux séries, M_i les points de coordonnées (x_i, y_i) .

4.4.2.1 Conditions d'application

Pour permettre l'ajustement d'une régression linéaire par les moindres carrés, différentes conditions d'application doivent être vérifiées. La première condition correspond à un échantillon aléatoire et simple de la population. La seconde condition veut que pour chaque variable X , une population Y normale des résidus existe. Afin de tester la normalité, le test de Shapiro et Wilk est utilisé. Si cette seconde condition n'est pas respectée, cela va limiter l'inférence qui peut être faite par rapport aux résidus (Baskerville, 1972). Il faut également respecter une indépendance des erreurs. De plus, aucune relation en doit être présente entre les variables X et Y .

La condition suivante est qu'il faut respecter une moyenne des résidus égale à 0. Si cette hypothèse n'est pas respectée, cela entraînera un biais systématique dans les estimations des valeurs de Y (Baskerville, 1972). Finalement, la variance des résidus doit être constante sinon cela entraîne une estimation de la variance biaisée ainsi que des mauvaises estimations (Baskerville, 1972). Ce test pourra être vérifié grâce à un test de Bartlett.

4.4.2.2 Remarque concernant le non-respect d'indépendance des données

Comme précisé dans la méthodologie, les données récoltées sur la croissance des semis datent de 2016 et 2017. Ces mesures étant prises sur un seul individu, il n'est pas possible de les considérer comme indépendantes. En outre, les données sont regroupées par site et par sous-unités d'échantillonnage (placette). Les données ne peuvent pas être toutes considérées comme indépendantes. La condition d'un échantillonnage aléatoire et simple n'est donc pas respectée. Conscient de cela, en première approche, la méthode de régression des moindres carrés a tout de même été effectuée. Cette première approche permet tout de même de sélectionner les variables explicatives pertinentes ainsi que la forme de la relation. En perspective de ce travail,

l'ajustement de modèles mixtes intégrant l'ajout de facteurs aléatoires (sites et individus par exemple) permettra de mieux prendre en compte la structure hiérarchique des données.

4.4.2.3 Transformation log-log

La double transformation logarithmique (de la variable Y et des variables X, équation 1) a plusieurs effets : (1) elle permet de modéliser une relation non-linéaire de type puissance dans laquelle les effets des différentes variables explicatives sont multipliées plutôt qu'additionnées (Equation 2), (2) elle modifie la distribution de la variable Y et donc des résidus et peut donc être appliquée dans certains cas si la distribution des résidus n'est pas normale, et (3) elle peut également corriger des problèmes d'hétéroscédasticité (eg. variance des résidus qui augmente avec la valeur de Y). Dans certains cas, il apparaît donc intéressant d'établir une double transformation logarithmique pour respecter les conditions applications (Feng et al., 2014). Une fois l'ajustement réalisé, les prédictions sont souvent recalculées pour être exprimées dans les unités de la variable Y. Pour cela, il convient d'appliquer la transformation inverse (exponentielle) (Stynes et al., 1986). L'équation du modèle ajusté a dès lors la forme de :

Equation 1. Equation du modèle ajusté.

$$\log(Y) = \alpha + \beta \log(X) + \varepsilon$$

Avec Y : la variable à expliquer, X : la variable explicative, α et β : coefficients estimés et ε : l'erreur résiduelle de moyenne nulle et de variance θ . Ce modèle est équivalent à la formulation suivante qui permet d'obtenir directement des prédictions avec les unités de la variable Y.

Equation 2. Equation des prédictions de la variable Y après la transformation inverse exponentielle. \hat{Y} étant la prédiction de Y.

$$\hat{Y} = \exp(\alpha) * X^\beta$$

Il est à noter que les effets des différentes variables et de l'erreur résiduelle sont bien multiplicatifs. Cette dernière expression est toutefois biaisée puisque le critère d'ajustement était la minimisation des écarts de la variable $\log(Y)$ et pas de Y. Plusieurs corrections du biais sont proposées dans la littérature (Baskerville, 1972 ; Stynes et al., 1986). La plus fréquemment utilisée est sans doute celle proposée par Baskerville (1972) (Equation 3).

Equation 3. Equation de l'ajustement avec la correction du biais.

$$\hat{Y} = \exp(\alpha) * X^\beta * \exp\left(\frac{\sigma^2}{2}\right)$$

5 Résultats

5.1 Description du jeu de données

Un récapitulatif des différents peuplements est présenté (Table 4). Les données du peuplement et de la densité de régénération sont issues de l'inventaire de 2018. De manière générale, le dispositif IRRES permet d'observer des peuplements très hétérogènes, représentatif d'une grande variété de structure et de composition retrouvée en Ardenne belge. En effet, le nombre de tiges varie de 165,3 arbres/ha pour le site 8 à 763 arbres/ha pour le site 3, ce qui engendre un grand gradient de surface terrière allant de 25,3 m²/ha à 42,5 m²/ha. Les sites varient également par leur volume passant de 247,2 m³/ha au site 3 à 583,1 m³/ha pour le site 5. La densité de la régénération est très élevée pour les sites 2 et 5 (respectivement 819700 tiges/ha et 1198400 tiges/ha). Elle est presque absente pour les jeunes sites, excepté le site 1. Les sites caractéristiques des "vieux peuplements" possèdent une faible densité, expliquée par la présence de nombreuses perches et d'un nombre plus faible de semis de petite taille. C'est indiqué par les valeurs de hauteur moyenne de la régénération. Les sites 2 et 5 possèdent une densité importante de semis d'une hauteur moyenne de respectivement 35,26 cm et 44,47 cm. Les sites caractéristiques des "vieux peuplements" présentent de grandes perches, limitant la lumière au sol, diminuant donc l'absence de jeune semis. La densité des semis et la hauteur de régénération semblent donc être corrélées négativement. Le gradient est important avec des hauteurs très basses de 1 cm à des perches de 665,5 cm, qui ne tarderont certainement pas à passer au statut d'arbre. Reliée à la hauteur des semis, la croissance passe aussi d'un gradient allant de 0,3 cm à 55,5 cm pour les plus grands semis. Pour ce qui est des observations, seulement cinq sites présentent de la régénération dans l'ensemble des sous-placettes. Le nombre de semis avec au moins une mesure varie de 0 semis (absence de régénération à l'échelle du peuplement) pour le site 3 à 86 semis mesurés pour le site 7. Le nombre d'observations correspond au nombre de mesures de croissance pour les années 2016 et 2017 confondues. Le site 3 n'ayant pas de semis naturels, aucune mesure n'est présente. Au niveau de la lumière, un gradient relativement important est observé au sein des différents sites, ce qui permet d'explorer de nombreuses conditions de lumière allant de 0,93 % d'éclairement à 38,65 % pour les plus ouverts. Au total, 640 observations ont été réalisées avec une répartition hétérogène au sein des sites et sur un total de 375 semis. Le site 7 possède le plus grand nombre d'observations étant donné la diversité des essences rencontrées dans ce site, avec 150 mesures effectuées.

Table 4. Récapitulatif des principales caractéristiques des différents sites en 2018 : le nombre d'arbres avec un diamètre supérieur ou égal à 10 cm (NHA), la surface terrière (GHA), le volume de bois sur pied (VHA), le nombre d'observations pour les mesures de semis incluant, le nombre de sous-placettes avec des semis, le nombre total de semis par sous-placette et le nombre total d'observations, la hauteur de régénération moyenne, minimale et maximale, la croissance des semis moyenne, minimale et maximale ainsi que la lumière moyenne, minimale et maximale.

	NHA	GHA	VHA	Densité de la régénération	Nombre d'observations de la croissance individuelle			Hauteur des semis (cm)		Croissance (cm)		Lumière transmise (%)	
Site	Tiges/ha	m ² /ha	m ³ /ha	Nombre de tiges/ha	Nombre de sous- placettes avec des semis	Nombre total de semis	Nombre total d'observations (semis*année)	Min-Max	Moy	Min-Max	Moy	Min-Max	Moy
1	571	31	341	14700	6	20	27	1-11,4	5,83	0,9-27,5	4,88	6,14-17,95	10,98
2	273	35	445	819700	12	40	78	12,70-78-80	35,26	1,6-24,6	7,2	11,69-20,74	17,04
3	842	23	213	200	0	0	0	0	0	0	0	6,05-18,01	10,87
4	327	32	423	27300	12	35	55	5,8-569,5	92,84	1,5-55,5	14,96	0,93-26,47	16,29
5	177	40	550	1198400	12	71	104	4,5-123,2	44,47	0,5-47,8	15,12	10,37-29,43	17,35
6	565	36	409	100	1	1	2	11,20-15,40	13,3	1,1-4,2	2,65	4,22-12,71	8,34
7	221	28	350	64200	12	86	150	5,9-217,20	69,74	1,3-42	11,62	10,42-38,65	21,96
8	163	38	516	53100	11	61	120	6,5-665,5	150,25	0,3-52,10	9,78	6,22-29,75	14,09
9	192	41	553	19700	12	62	104	1,10-380,5	86,15	0,9-39,5	10,12	2,67-23,32	13,59
Total						375	640						

Concernant les essences (Table 5), l'épicéa domine les observations avec 319 mesures sur 170 semis, suivi du douglas avec 184 mesures opérées sur 102 semis et du mélèze avec 60 mesures sur 36 semis. Le tsuga et le sapin pectiné représentent respectivement 28 observations sur 34 semis et 49 observations faites sur 33 semis. Le nombre total d'observations correspond aux nombres de mesures prises sur les semis. Chez le tsuga, le nombre de semis est inférieur aux observations. Cela est expliqué par le fait que sur certains semis dominants, la pousse terminale n'était pas identifiable. Le tsuga possède la gamme de hauteur la plus faible avec une hauteur maximale de seulement 70,20 cm alors que le douglas possède la plus grande hauteur avec 665,5 cm. Le tsuga possède la hauteur moyenne la plus faible (28,15 cm) mais par contre, sa croissance (29,07 cm) et son ADR (1,87) sont les plus élevés. En revanche, le douglas possède quant à lui la hauteur moyenne la plus élevée avec une valeur de 109,5 cm ainsi que la croissance la plus élevée (52,10 cm). Le sapin possède la croissance la plus faible (8,035 cm) et également l'ADR le plus faible (0,72). Pour les données de lumière, l'épicéa, le douglas et le mélèze possèdent la lumière maximale identique, expliquée par leur présence conjointe dans la sous-placette la plus lumineuse avec 38,65 %. Le mélèze possède la lumière transmise moyenne la plus élevée (24,3 %) et le sapin pectiné la plus faible (13,6 %).

Table 5. Récapitulatif des essences présentes sur les sites : le nombre de semis mesuré, le nombre total d'observations, la hauteur de régénération minimale, maximale et moyenne, la croissance minimale, maximale et moyenne, l'ADR minimal, maximal et moyen ainsi que la lumière transmise minimale, maximale et moyenne.

Essence	Nombre d'observations		Hauteur de la régénération (cm)		Croissance (cm)		ADR		Lumière transmise (%)	
	Nombre de semis	Nombre total d'observations	Min-Max	Moy	Min-Max	Moy	Min-Max	Moy	Min-Max	Moy
Epicéa	170	319	2,90-359	64,91	0,9-49	9,51	0,21-2,57	0,87	4,85-38,65	17,2
Douglas	102	184	1,1-665,5	109,5	0,3-52,1	10,99	0,06-2,96	1,15	4,22-38,65	16,2
Mélèze	36	60	5,90-176	82,82	1,9-42	15,15	0,21-2	1,02	14,49-38,65	24,3
Tsuga	34	28	1-70,2	28,15	8,6-47,8	29,07	1,13-3,59	1,87	9,79-28,33	16,2
Sapin	33	49	4,60-380,5	68,2	0,9-26,5	8,035	0,31-1,24	0,72	2,66-29,43	13,6
Total	375	640								

Un récapitulatif des dégâts observés sur les semis mesurés est repris (Table 6). Pour les différentes raisons exprimées au paragraphe 4.3.1.1, il est difficile d'établir des conclusions quant aux dégâts des semis. Concernant ces derniers, seulement cinq types ont pu être identifiés tels qu'une tête cassée (38,5 %), de l'abrouissement (29,8 %), des dégâts d'exploitation (24,5 %), des frottures (5,3 %) ainsi que de l'écorcement (1,7 %). Parmi les têtes cassées, il y a un total de sept mélèzes, cinq épicéas, huit douglas et deux tsugas. Au niveau de l'abrouissement, le sapin pectiné se retrouve en tête avec un total de douze observations, suivi du douglas avec trois observations puis de l'épicéa avec deux observations. Les dégâts d'exploitation atteignent huit épicéas, cinq douglas et un sapin pectiné. En observant le nombre de semis broutés par rapport à l'ensemble des semis observés, l'abrouissement est présent sur 24,5 % des semis, ce qui traduit sa forte appétence (Figure 7).

Table 6. Récapitulatif des dégâts observés sur les semis.

		Dégâts	Nombre d'observations
ID	Type		
1	Tête cassée		22 (38,5%)
2	Dégâts d'exploitation		14 (24,5 %)
6	Frotture		3 (5,3 %)
7	Ecorcement		1 (1,7 %)
8	Abrouissement		17 (29,8 %)
Total			57



Figure 7. Illustration d'un semis de sapin pectiné fortement abrouiti sur le site 4 - Bucholz. Photo : Rozet S.

5.2 Croissance des semis

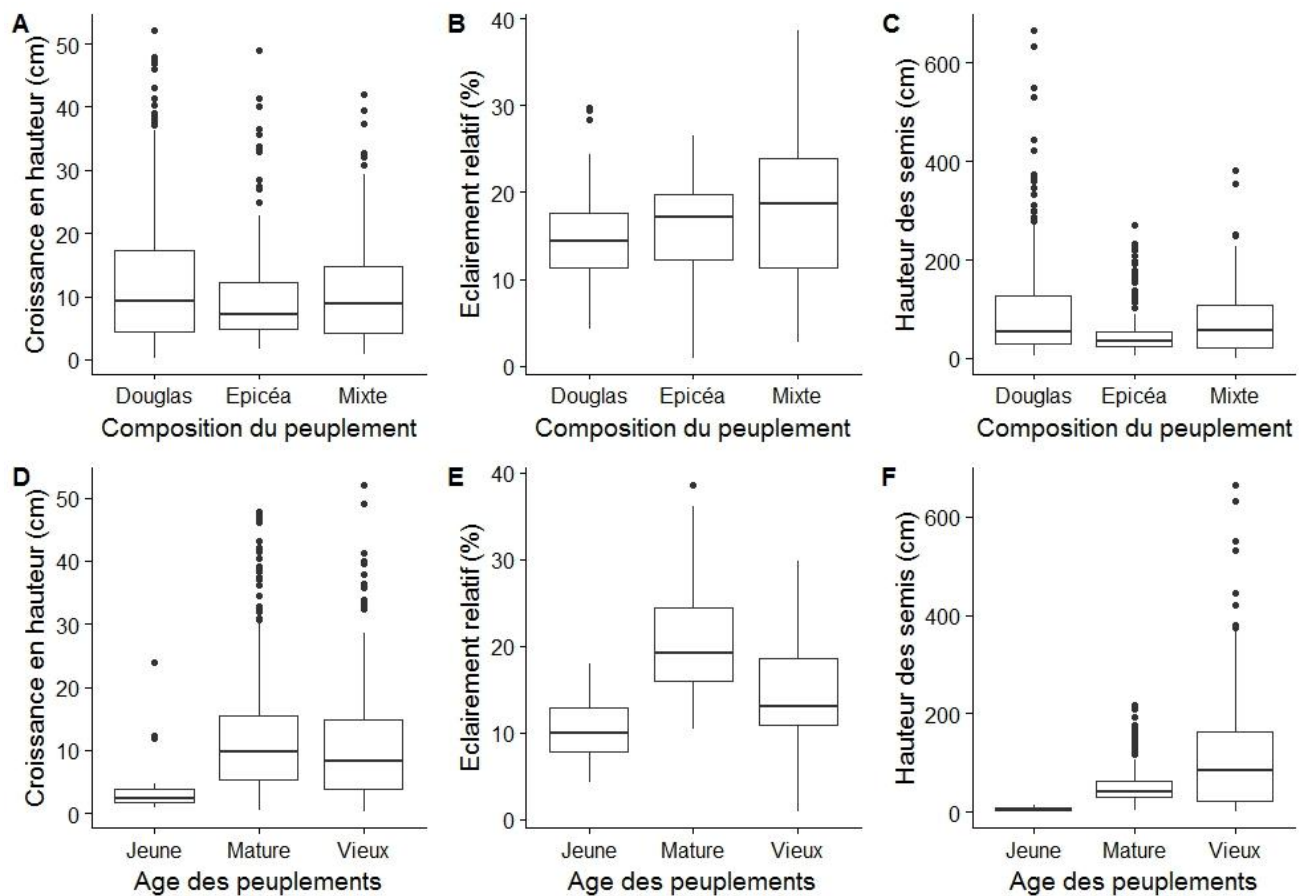


Figure 8. A : Evolution de la croissance des semis en fonction de la composition du peuplement mère. B : Evolution de l'éclairement relatif en fonction de la composition du peuplement mère. C : Evolution de la hauteur des semis en fonction de la composition du peuplement mère. D : Evolution de la croissance des semis en fonction de l'âge du peuplement. E : Evolution de l'éclairement relatif en fonction de l'âge du peuplement. F : Evolution de la hauteur des semis en fonction de l'âge du peuplement.

Plusieurs relations entre l'âge et la composition des peuplements et la croissance en hauteur, l'éclairement relatif et la hauteur des semis sont présentées (Figure 8). Ces données sont à titre informatif et illustratif. Il ne faut donc pas tirer des conclusions prématurément car le dispositif ne présente que d'une répétition par modalité rendant difficile les conclusions statistiques. Le paragraphe suivant doit être pris avec du recul.

Grâce aux données récoltées, aucune relation particulière n'est observée entre la composition du peuplement mère et la croissance des semis (Figure 8A). Cependant, la quantité de lumière semble légèrement en croissance en partant des peuplements de douglas vers les peuplements d'épicéas et mixtes (Figure 8B). Au niveau de la hauteur de la régénération, les peuplements d'épicéa ont une hauteur légèrement inférieure aux peuplements de douglas et mixtes (Figure 8C).

La lumière est généralement la plus faible dans les peuplements "jeunes" étudiés (Figure 8E). Les peuplements dits "vieux" ont l'air d'avoir une lumière moyenne intermédiaire et les

peuplements "matures" se montrent les plus lumineux. Les peuplements "jeunes" suivent encore un schéma fort régulier avec des hauteurs de houppiers basses ainsi qu'une plantation dense. Pour ces raisons, la quantité de lumière devrait logiquement être la plus faible. Concernant les peuplements "matures" et "vieux", cela pourrait s'expliquer par le développement plus avancé de la régénération. En effet, les peuplements "vieux" semblent avoir une hauteur de régénération plus haute que les peuplements "matures" (Figure 8F). La présence de perches et de passage à la futaie peut expliquer la diminution de quantité de lumière dans le sous-bois, en augmentant l'interception de la lumière au-dessus de la régénération. En réponse à la quantité de lumière et à la hauteur des semis, la croissance suit relativement la même évolution que l'éclairement relatif (Figure 8D). La lumière semble l'élément limitant dans la croissance des semis. Cependant, d'autres facteurs ne sont pas mis en évidence tels que la hauteur ou encore les espèces. En général, l'âge du peuplement mère semble avoir un effet plus important que sa composition en termes de croissance, de quantité de lumière ainsi que de hauteur de régénération (Figure 8).

Il est à noter que de nombreuses données extrêmes sont présentes dans le jeu de données. Seules les données extrêmes ayant un coefficient de certitude de 3 ont été supprimées du jeu de données.

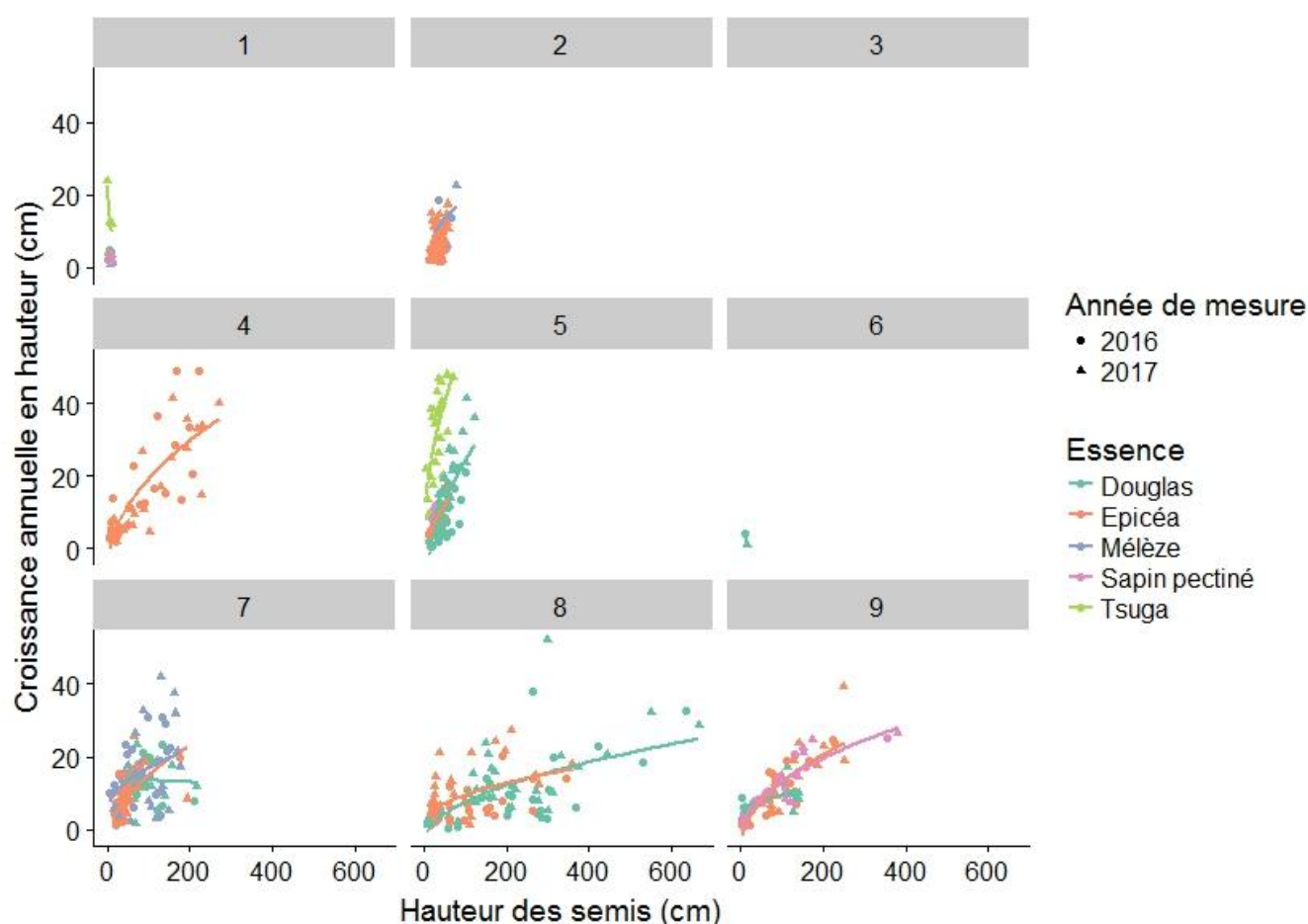


Figure 9. Relation entre la croissance annuelle des semis et leur hauteur initiale pour 2016 et 2017 au sein de chaque site. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

Les différentes données de croissance au sein de chaque site pour les années 2016 et 2017 sont présentées (Figure 9). Le site 3 ne possède pas de données car aucune donnée de régénération n'a été inventoriée. Cette figure traduit également les tables 4 et 5 sous forme de graphique et révèle la répartition des essences au sein des sites. Il semble que la croissance des différentes essences apparait assez semblable ce qui est plutôt favorable au maintien d'une diversité d'essences. Seulement le tsuga possède une croissance plus importante, ce qui est en concordance avec le caractère sciaphile de l'essence. Toutefois, l'irrégularisation de ces peuplements pourrait très bien s'opérer par une diversification dans les essences et cela semble possible. Au sein d'une essence, la croissance parait tout de même hétérogène d'un site à un autre. En effet, il semble que la croissance du douglas dans le site 5 soit beaucoup plus importante que dans le site 8. Ce même constat est identifiable pour l'épicéa dans les sites 4 et 8. Pour finir, la croissance des semis ne semble pas uniquement expliquée par la hauteur et s'avère être un processus multifactoriel.

Les données de croissance des semis peuvent apporter une première indication sur l'état général du développement des différentes essences et en général des semis naturels. La hauteur des semis et leur pousse croissance présente une relation significative pour toutes les essences confondues (Figure 10A ; $p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,2982$). Cette relation est relativement logique puisqu'elle traduit le fait que la croissance d'un semis est d'autant plus grande avec une hauteur croissante, cela est donc valable pour l'ensemble des essences étudiées dans ce travail. En regardant la courbe de plus près, il en ressort deux populations qui semblent se détacher. Cette différence est due aux différentes espèces et sera prise en compte dans le paragraphe suivant. Ce résultat concorde avec la littérature (Duchesneau et al., 2001 ; Claveau et al., 2002 ; Petit et al., 2013).

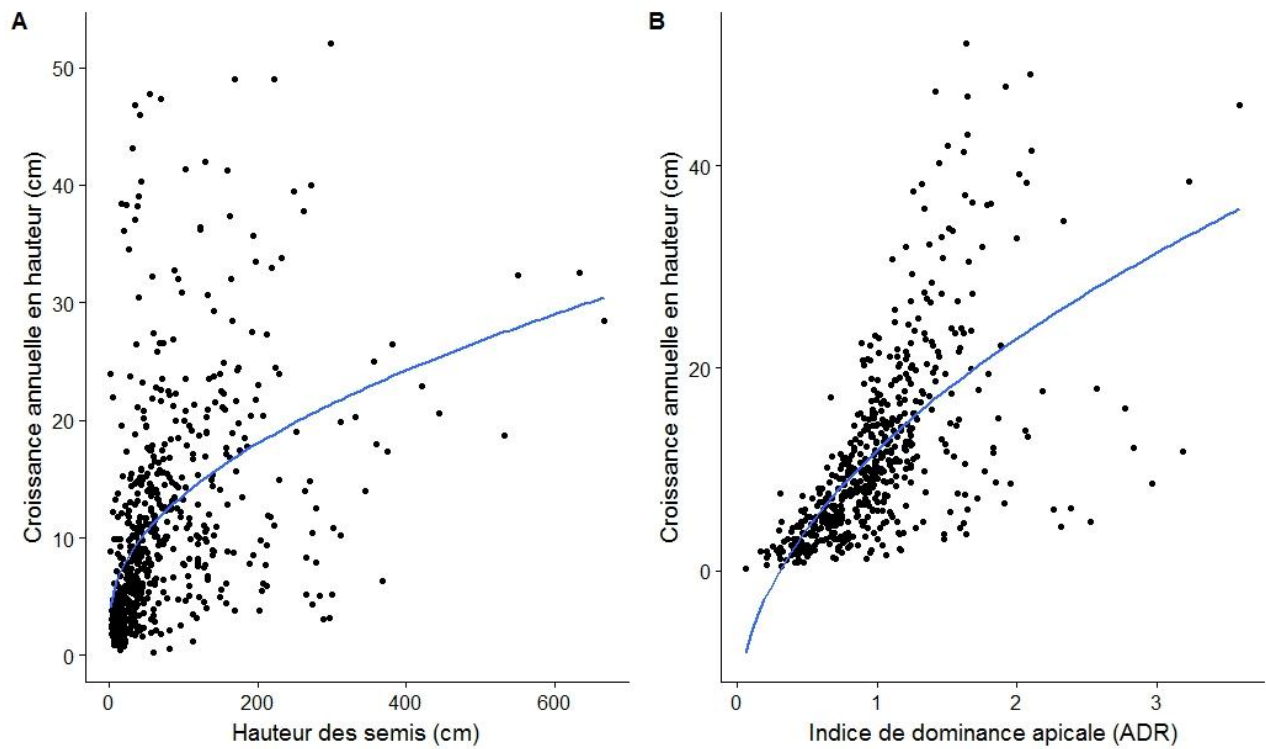


Figure 10. A : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et la hauteur initiale (cm), B : Relation entre la croissance annuelle des semis et l'indice de dominance apicale (ADR). Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

L'indice de dominance apicale (ADR) est significativement dépendant de la croissance des semis ($p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,5286$) (Figure 10B). Cela est logique car l'ADR est construit à partir de la longueur de la pousse terminale des semis. Pour ces deux relations, l'allure de la courbe tend vers une stagnation de la croissance en hauteur. En effet, la croissance en hauteur possède un seuil d'accroissement maximal expliqué biologiquement.

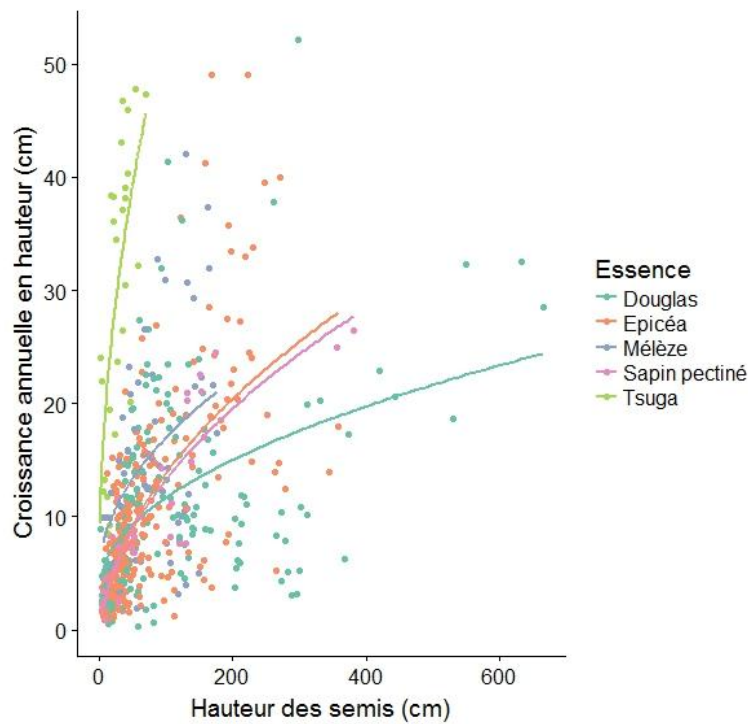


Figure 11. Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et la hauteur des semis (cm) pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

Comme précédemment mentionné, la croissance varie d'une essence à l'autre. Les différences de croissance des semis en fonction des essences et des hauteurs initiales sont clairement mises en évidence (Figure 11). Dans cette figure, l'ensemble des sites est pris en compte. Tout d'abord, comme déjà abordé précédemment, le tsuga semble être l'essence la plus vigoureuse avec une croissance très rapide dans le jeune âge. Les faibles observations à une hauteur élevée ne permettent pas d'observer la stagnation de la courbe lors du seuil d'accroissement maximal. Pour l'épicéa, à faible hauteur, la croissance est faible mais elle augmente d'autant plus vite que la hauteur augmente, dépassant même le douglas. Le sapin pectiné suit la même évolution que l'épicéa, mais avec une croissance légèrement plus faible. De son côté, le mélèze possède une croissance plus élevée que l'épicéa, le sapin et le douglas mais le faible échantillonnage des hauts semis ne permet pas d'observer la relation pour des hauteurs élevées. Cependant, un début d'affaissement de la courbe se marque déjà. Plusieurs hypothèses sont possibles quant à l'hétérogénéité des valeurs et sont abordées dans la discussion.

5.3 Mesures de lumière

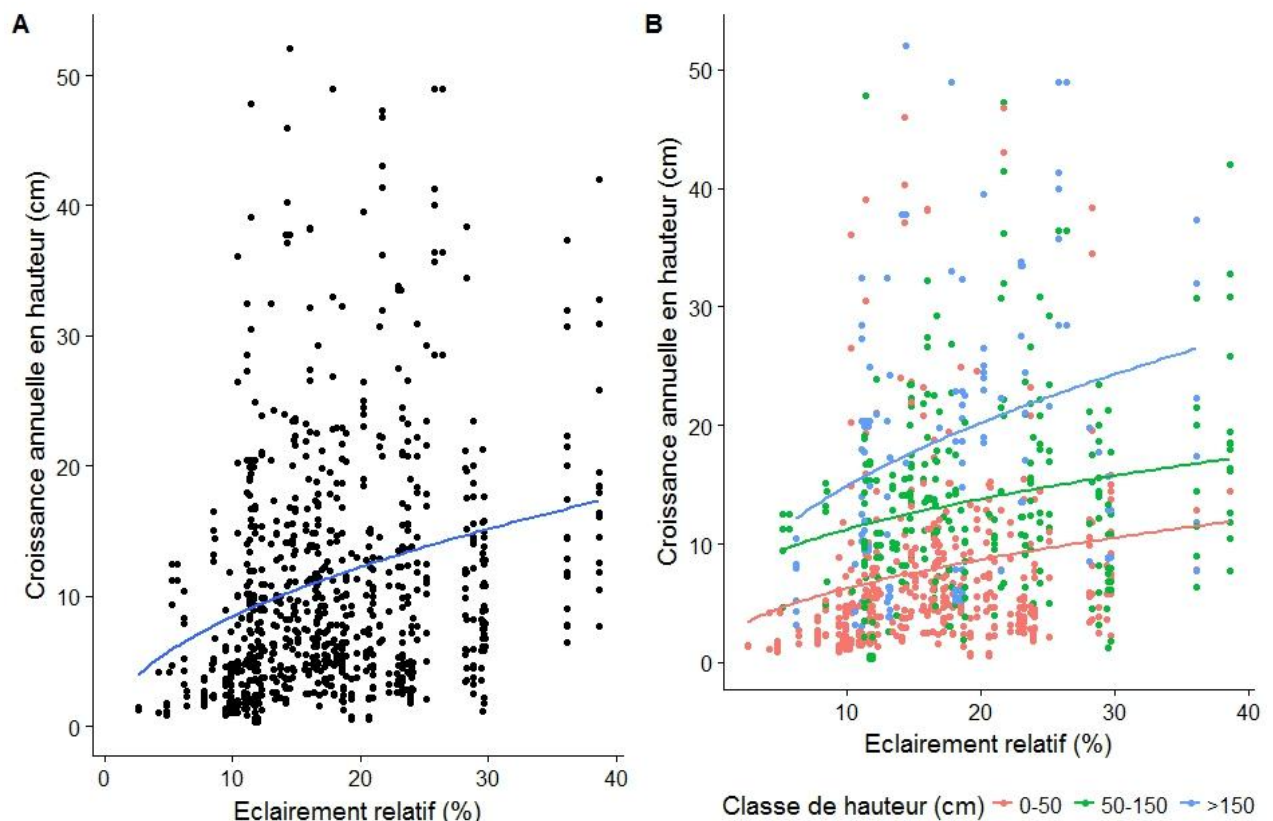


Figure 12. A : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et l'éclairement relatif (%). B : Relation entre la croissance annuelle des semis (cm) et l'éclairement relatif (%), séparée en différentes classes de hauteur. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

La relation entre la croissance annuelle des semis et l'éclairement relatif est significative (Figure 12A ; $p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,1242$). Malgré une relation significative, seulement 12,42 % de la variance de la croissance est expliquée par l'éclairement relatif. Une meilleure relation est obtenue lorsque la hauteur initiale est ajoutée (Figure 12B; $p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,3111$). La variance est donc mieux expliquée lorsque le facteur de hauteur initiale est ajouté. La relation maintient une relation polynomiale et la croissance est logiquement de plus en plus élevée quand la hauteur augmente.

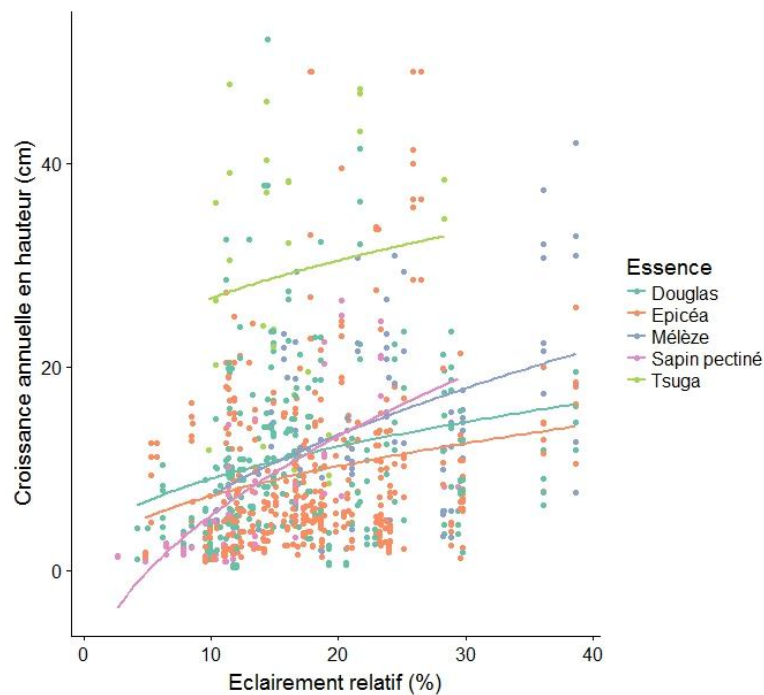


Figure 13. Relation entre la croissance annuelle des semis et l'éclairement relatif, pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

La relation entre la croissance annuelle en fonction de l'éclairement relatif pour chaque essence est meilleure (Figure 13 ; $p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,227$). Le tsuga possède la croissance la plus importante. A faible lumière, le sapin pectiné possède quant à lui la croissance la plus faible. Mais sa croissance a tendance à augmenter beaucoup plus vite que les autres essences et même à dépasser le mélèze lorsque l'éclairement augmente, ce qui confirme sa réputation de forte réactivité aux éclaircies (Messier et al., 1999). L'épicéa et le douglas possèdent une évolution relativement similaire. Cependant, le douglas connaît une croissance plus élevée. Au niveau des analyses statistiques, le tsuga est la seule essence à ne pas présenter une relation significative ($p\text{-value} = 0,7854$) mais il possède des gammes de valeurs étendues en éclairement relatif. En ajoutant les facteurs de hauteur initiale et de lumière pour chaque essence, une relation relativement bonne est obtenue ($p\text{-value} < 2,2e-16$; $R^2 = 0,4933$).

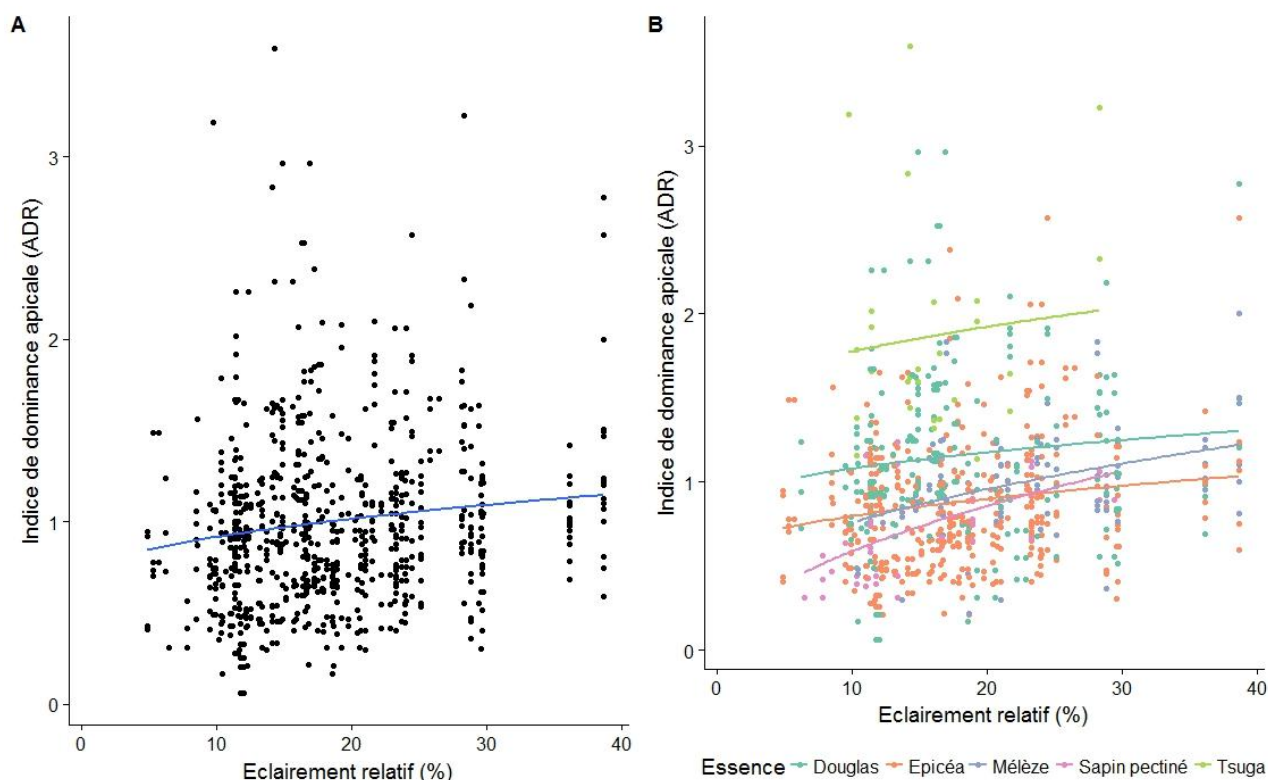


Figure 14. A : Relation entre l'éclairement relatif (%) et l'indice de dominance apicale (ADR), B : Relation entre l'indice de dominance apicale (ADR) et l'éclairement relatif (%) pour chaque essence. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

L'indice de dominance apicale (ADR) est significativement corrélé à la quantité de lumière présente dans le sous-bois (p-value $3,734e-09$; $R^2 = 0,02889$) (Figure 14A). Cette relation est très intéressante car elle permet aux gestionnaires d'estimer la quantité de lumière disponible directement sur le terrain, sans nécessiter de matériels spécifiques. Pour cela, il est plus avantageux de se concentrer sur les espèces distinguées. Cependant, malgré la relation très significative, le R^2 est très faible. Seulement 2,889 % de la variance est expliquée par l'éclairement relatif, cela signifie donc que les 97 % restant sont expliqués par d'autres facteurs. Ces autres facteurs ne sont donc pas pris en compte ici ou alors les conditions environnementales sont bruitées. L'évolution de l'ADR pour chaque essence donne une meilleure relation (Figure 14B ; p-value $< 2,2e-16$; $R^2 = 0,2105$). Néanmoins, le tsuga et le douglas ne possèdent pas une relation significative entre l'ADR et l'éclairement relatif (p-value = 0,6601 pour le tsuga et p-value = 0,1316 pour le douglas). Seuls l'épicéa, le sapin pectiné et le mélèze possèdent une relation significative. La relation semble la meilleure pour le sapin avec une p-value de 0,0002971 et un R^2 de 31,11 %. De son côté, le tsuga possède toujours un ADR beaucoup plus élevé que les autres essences mais tout comme les données de lumière, les gammes de valeurs sont faibles.

5.4 L'indice de statut social

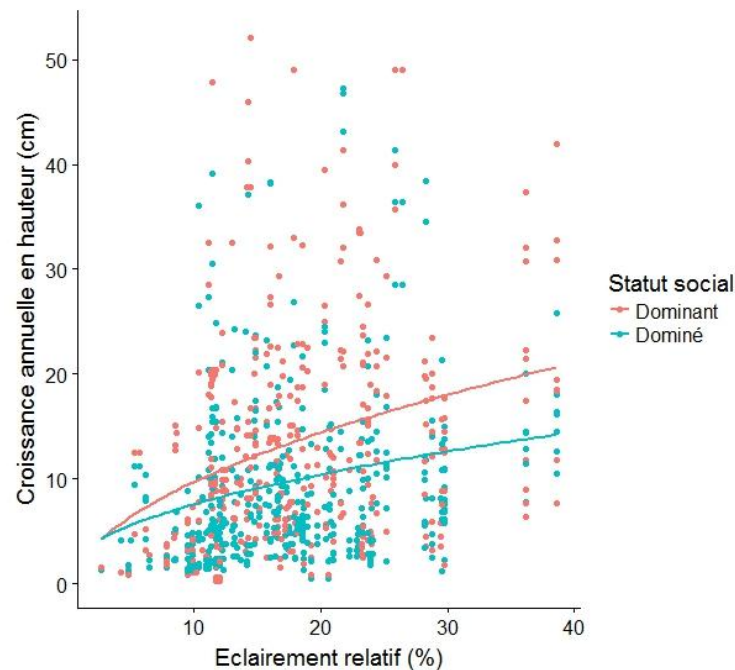


Figure 15. Evolution de la longueur de la pousse terminale en fonction de l'éclairement relatif selon le statut social du semis, dominant ou dominé. Les relations correspondent à des courbes de tendance polynomiale à titre illustratif.

Après la création d'un statut social pour chaque semis, il est observé qu'en moyenne les semis dominants ont une croissance plus importante que les semis dominés (Figure 15). De manière logique, un semis dominant possède une croissance plus importante qu'un semis dominé. Cette relation est également sous-estimée car les semis dominés reçoivent normalement moins de lumière. En effet, la lumière étant mesurée au-dessus de la végétation, seuls les semis dominants bénéficient de la totalité de cet éclairement. Les semis dominés reçoivent une plus faible quantité de lumière car une partie de celle-ci est captée par les semis dominants. La courbe réelle des dominés est donc légèrement plus faible.

5.5 Modélisation

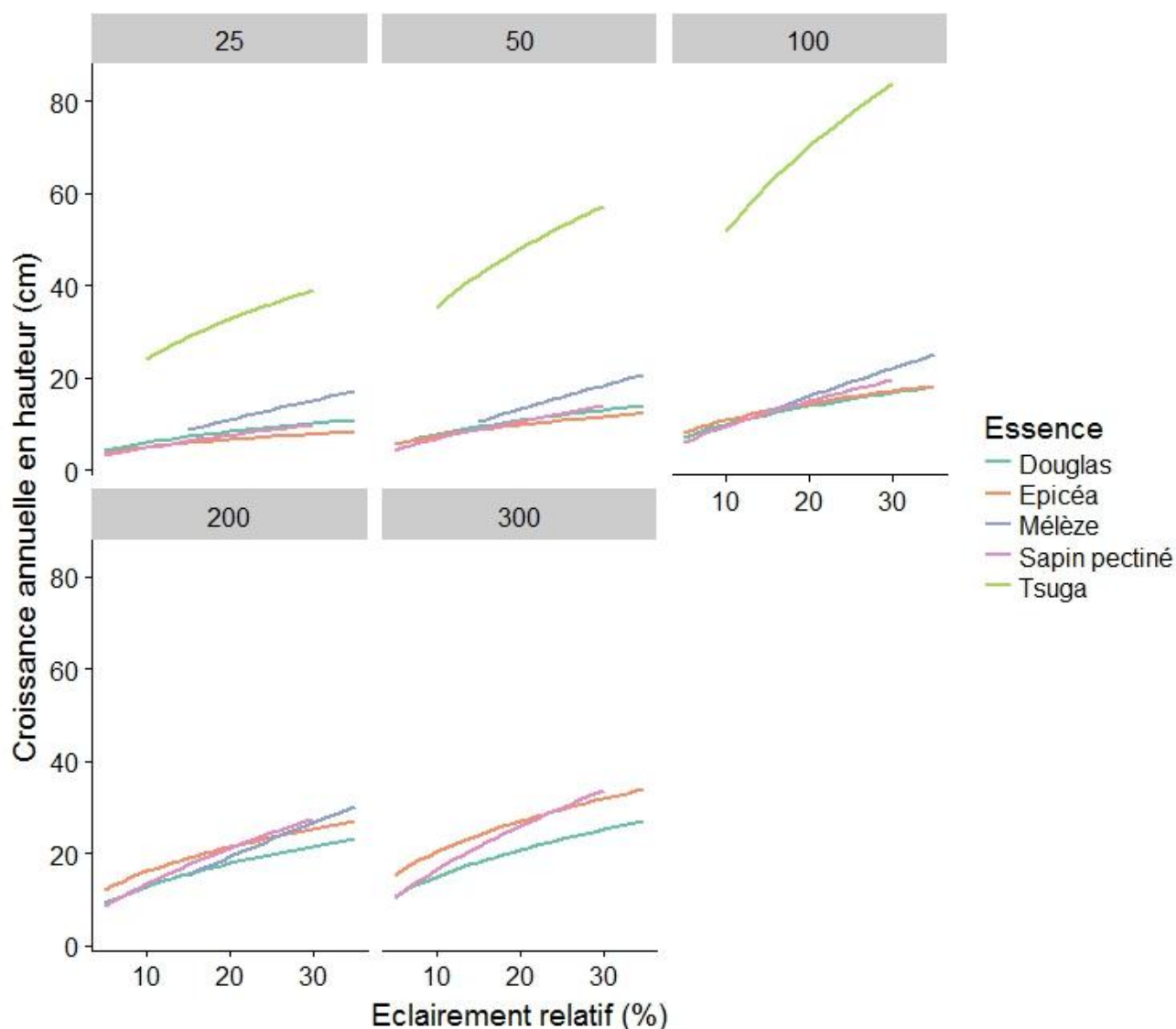


Figure 16. Modélisation de la croissance annuelle des semis en fonction de l'éclairement relatif et de leur hauteur initiale (25 cm, 50 cm, 100 cm, 200 cm, 300cm) pour chaque essence.

La modélisation de l'évolution de la croissance de chaque essence en fonction de deux paramètres : l'éclairement relatif et la hauteur initiale des semis au sein de la régénération est présentée (Figure 16). La modélisation se concentre sur les gammes de hauteurs et de lumière observées sur le terrain pour une plus grande précision et éviter les extrapolations. Pour le tsuga et le sapin pectiné, l'éclairement maximal est de 30 % alors que pour le mélèze, l'éclairement relatif minimal est de 15 % et de 10 % pour le tsuga. Le tsuga apparaît jusqu'à une hauteur de 100 cm et le mélèze à une hauteur de 200 cm.

Bien que la relation avec la lumière ne soit pas significative, le tsuga possède une croissance plus importante que les autres essences pour tous les éclaircissements et semble s'intensifier avec l'augmentation de la hauteur. Quant au mélèze, il se comporte comme un héliophile colonisateur

avec une croissance plus élevée que les autres essences pour des éclaircissements élevés (> 20 %) et cela pour des hauteurs jusque 100 cm. Le mélèze se fait rattraper par le sapin et l'épicéa à une hauteur de 200 cm, le rendant moins dominant. A éclaircissement élevé (> 30 %), sa croissance reste plus importante que l'épicéa et le douglas. Lors des périodes d'apparition de la régénération, une ouverture trop forte de la canopée pourrait donc favoriser le mélèze et le tsuga dans le jeune âge et limiter le développement des autres essences.

A 25 cm, le douglas prend légèrement le dessus sur l'épicéa, pour ensuite avoir une croissance plus ou moins égale à 100 cm. A partir de 200 cm, l'épicéa possède une croissance toujours plus importante que le douglas alors que le douglas est l'essence qui croît le moins vite dès que l'éclaircissement augmente. Qu'importe la hauteur, le sapin pectiné possède la croissance la plus faible à 5 % de lumière mais sa croissance augmente relativement vite pour même dépasser l'épicéa et le douglas à des niveaux variables de l'éclaircissement, selon la hauteur.

Un récapitulatif des formules, des paramètres et de leur degré de significativité, le sigma, les p-value et les R² est présenté pour chaque essence (Table 7). La relation avec le sapin pectiné est celle qui fonctionne le mieux alors que le mélèze fonctionne le moins bien.

Table 7. Récapitulatif des formules, des paramètres et leur degré de significativité, du sigma, des p-value et des R² pour le modèle de la croissance en fonction de la lumière et de la hauteur pour chaque essence.

Essence	Formule	a	b	c	sigma	p-value	R ²
Epicéa	log(light) + log(height)	-1,31936***	0,40954***	0,56718***	0,555	< 2,2e-16	0,5056
Douglas	log(light) + log(height)	-0,6804*	0,4734***	0,3692***	0,617	< 2,2e-16	0,4183
Mélèze	log(light) + log(height)	-0,97497 n.s.	0,80550***	0,27386***	0,381	1,671e-06	0,4016
Tsuga	log(light) + log(height)	0,35956 n.s.	0,43979*	0,55083***	0,276	2,371e-05	0,6208
Sapin pectiné	log(light) + log(height)	-1,57542***	0,64880***	0,49533***	0,348	< 2,2e-16	0,8887

Abréviations : n.s. = non significatif ; * = significatif ; ** = hautement significatif ; *** = très hautement significatif.

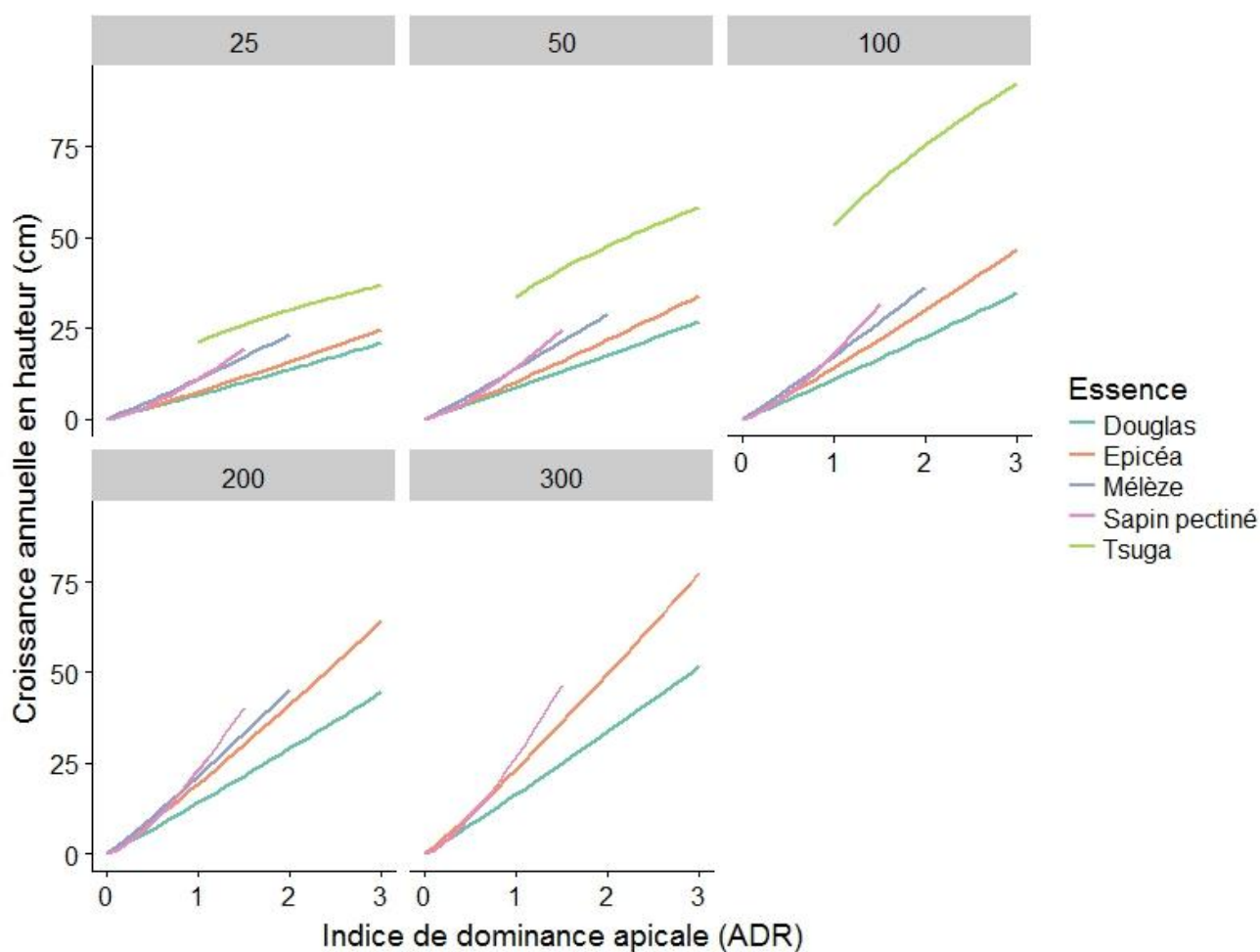


Figure 17. Modélisation de la croissance annuelle en fonction de l'indice de dominance apicale (ADR) et de chaque essence, pour cinq hauteurs initiales (25 cm, 50 cm, 100 cm, 200 cm, 300 cm).

La modélisation de l'évolution de la croissance de chaque essence en fonction de deux paramètres : l'indice de dominance apicale (ADR) et la hauteur initiale des semis au sein de la régénération est présentée (Figure 17). Il est important de préciser que des valeurs identiques d'ADR entre les essences traduisent des conditions de lumière différentes. Comme pour le modèle précédent, les relations ont été créées sur base des gammes de valeurs observées sur le terrain. Le tsuga ne possède que des ADR situés entre 1 et 3, car aucune donnée n'a été récoltée pour un ADR inférieur à 1. L'ADR maximal est de 3 afin de correspondre à ce qui a été observé sur le terrain. Le sapin pectiné possède également un ADR maximal de 1,5. Au niveau des hauteurs, la valeur maximale du tsuga est de 100 cm alors qu'elle est de 200 cm pour le mélèze.

L'ADR est très variable d'une essence à l'autre mais également pour une hauteur initiale des semis. A faible ADR, le tsuga possède la croissance la plus élevée. Cependant, le mélèze prend le dessus dans des valeurs plus élevées. Le mélèze possède une croissance faible lorsque l'ADR est faible mais cette croissance augmente rapidement. A des valeurs élevées de l'ADR, le mélèze prend le dessus sur les autres essences et possède la croissance la plus élevée. L'épicéa et le douglas suivent une évolution presque identique avec une domination de l'épicéa. Pour ce qui est

du sapin pectiné, son tempérament se traduit également dans la relation. En effet, à faible ADR, donc à faible lumière, la croissance est plus élevée que les autres essences. La relation tend à se stabiliser et le sapin se fait donc dépasser vers des valeurs de 0,5 pour une faible hauteur et une valeur de 1,5 pour une hauteur de 300 cm.

Chaque essence possède une relation significative avec un R^2 relativement élevé (Table 8). Il ne faut donc pas comparer ces valeurs de R^2 avec le modèle précédent car les deux mesures (croissance et ADR) sont biologiquement reliées.

Table 8. Récapitulatif des formules, des paramètres et leur degré de significativité, du sigma, des p-value et des R^2 pour le modèle de la croissance en fonction de l'ADR et de la hauteur pour chaque essence.

Essence	Formule	a	b	c	sigma	p-value	R^2
Épicéa	$\log(\text{adr}) + \log(\text{height})$	0,46086***	1,09428***	0,45881***	0,374	< 2,2e-16	0,7636
Douglas	$\log(\text{adr}) + \log(\text{height})$	0,58497*	1,05107***	0,36404***	0,510	< 2,2e-16	0,4416
Mélèze	$\log(\text{adr}) + \log(\text{height})$	1,31775***	1,07135***	0,32005***	0,339	6,537e-09	0,525
Tsuga	$\log(\text{adr}) + \log(\text{height})$	0,8866 n.s.	0,5009*	0,6629***	0,277	2,56e-05	0,6179
Sapin pectiné	$\log(\text{adr}) + \log(\text{height})$	1,22629***	1,39093***	0,35655***	0,204	3,243e-15	0,9403

Abréviations : n.s. = non significatif ; * = significatif ; ** = hautement significatif ; *** = très hautement significatif.

6 Discussion

6.1 Discussion générale

Une première constatation semblant à la fois prometteuse et logique est que les peuplements gérés sous l'enseigne Pro Silva du dispositif IRRES sont capables de se régénérer naturellement sous le couvert. La régénération naturelle apparaît majoritairement au stade "mature" des peuplements, correspondant à l'approche des termes d'exploitabilité des peuplements gérés de manière traditionnelle. De nombreux propriétaires ne profitent donc pas de cette régénération naturelle car elle arrive alors que le peuplement aboutit à l'exploitation. Cependant, il est difficile de déterminer le facteur le plus déterminant dans l'apparition de la régénération. De plus,

seulement neuf sites ont été étudiés ce qui ne représente pas l'ensemble des peuplements Pro Silva.

L'hétérogénéité du jeu de données peut être expliqué par deux hypothèses. Premièrement, l'expérience se déroulait sur neuf sites situés en Ardenne, représentant l'hétérogénéité de l'Ardenne de par les gradients d'âge et de composition. Les peuplements du dispositif représentent les nombreuses futaies régulières en Ardenne allant des jeunes peuplements purs et mixtes aux vieux peuplements plantés il y a près d'un siècle. Il est donc difficile de tirer des conclusions d'une part par l'hétérogénéité des sites et d'autre part par le manque de répétitions du dispositif. Une manière de supprimer ce problème de répétition serait d'avoir au moins trois peuplements de chaque modalité. Cependant, cela augmente nécessairement le temps de travail. D'un autre côté, la diversité des peuplements implique une diversité des conditions lumineuses rendant les données dispersées. Deuxièmement, la forte dispersion des données peut être expliquée par le dépérissement de la régénération. Le dépérissement du douglas dès son stade semis a été fortement observé sur les différents sites. Il a été constaté sous forme de défoliation importante suite à différentes causes. Ces causes n'étaient pas toujours identifiables ce qui explique l'absence des dégâts dans les résultats. De plus, les dégâts n'apparaissent pas dans les données car seulement les semis dominants ont été sélectionnés et ils étaient souvent encore sains. Ce dépérissement peut alors entraîner une baisse de croissance significative et donc limiter le développement du douglas. Cette piste du dépérissement important est donc un facteur essentiel à prendre en compte dans le développement de la régénération et reste à explorer vu le faible nombre d'études sur le sujet. La survie et la croissance des jeunes douglas sont deux facteurs inconnus et qui peuvent influencer les résultats. Toutefois, la présence de perches sur plusieurs sites indique que certains individus sont plus résistants ou sont capables de croître tout en supportant ces différents dégâts. Les conditions passées étaient sans doute différentes des conditions actuelles ce qui peut expliquer les différences de dépérissement en fonction de l'âge. Le dépérissement est une constatation générale et un ressenti personnel lors de la phase terrain de la régénération à l'échelle du sous-bois et ne se limite pas à l'individu. Ces deux variables, à savoir le dépérissement du douglas et la variabilité des peuplements, peuvent donc être à l'origine de l'hétérogénéité des données.

Pour le tsuga et le sapin pectiné, il manquait de données pour des éclaircissements relatifs élevés mais également à des éclaircissements faibles pour le mélèze et le tsuga. En termes de hauteur de régénération, le tsuga et le mélèze manquent de données pour des hauteurs élevées, expliqué en partie par la présence unique dans des peuplements matures. Ce manque de données a pu affecter la fiabilité des résultats pour des valeurs extrêmes de lumière et de hauteur. Ces extrêmes sont donc moins bien représentés au sein de la situation globale. Les essences les plus dominantes apparaissent avoir une répartition moins hétérogène dans les extrêmes et un manque de données moins marqué. Cependant, la gamme de valeur de faible éclaircissement apparaît être la plus déterminante dans le développement de la régénération alors que dans des gammes élevées,

d'autres facteurs environnementaux influencent la croissance (Carter & Klinka, 1992). Cette gamme étant bien représentée, le manque de données de lumière élevée est donc moins déterminant étant donné la saturation de la croissance en hauteur. Toutefois, le nombre d'observations par site, essence, hauteur, éclaircissement et statut social semble limité. Le degré de confiance de la modélisation pourrait donc être nettement augmenté en réitérant le protocole pendant les prochaines années. De plus, les trois sites "jeunes" apportent très peu d'informations si ce n'est, qu'au sein de ces conditions, la régénération naturelle est clairsemée et non-acquise. Les conditions ne sont donc pas optimales pour le développement de la régénération. Comme mentionné précédemment, il est difficile de discerner le facteur limitant au développement de la régénération.

Les résultats présentés ci-dessus confirment l'importance de la hauteur des semis et de la lumière dans la croissance des semis résineux (Petit et al., 2013). La croissance est d'autant plus importante que la lumière et la hauteur augmentent. Cette relation est plutôt intuitive. En effet, plus un semis grandit, plus sa croissance sera importante et plus il sera capable de capter de la lumière. Cette augmentation d'absorption de la lumière augmente à son tour la photosynthèse et donc, sa capacité à croître en hauteur. La hauteur de régénération semble être également corrélée à la densité de la régénération. Cette relation est également intuitive car au fur et à mesure de l'évolution des semis, les essences rentrent en compétition et les individus dominés tendent à disparaître. L'augmentation de la hauteur augmente la compétition entre les individus et cela tend à diminuer la densité des semis. Du côté de la lumière, ce facteur est également déterminant dans le développement de la régénération naturelle. Seul le tsuga ne possède pas une relation significative. Cette absence de relation peut être expliquée par le fait que le seuil de croissance maximal est déjà atteint pour la gamme d'éclaircissement relatif mesuré, rendant la relation stable. Une deuxième hypothèse est que la gamme d'éclaircissement relatif est trop étroite. L'addition de données de faible éclaircissement ($< 10\%$) pourrait compléter la relation et donner une meilleure relation.

Le tsuga possède un tempérament très vigoureux et une croissance plus élevée que les autres essences, qu'importe les conditions de lumière étudiées (de 10 à 30 %). N'ayant des données que de petits individus (hauteur maximale observée de 70,2 cm) et la majorité dans un seul site (site 5), il est difficile d'établir des conclusions trop hâtives quant au comportement du tsuga. D'un côté, il peut posséder un démarrage très rapide dans son jeune âge, qui se tasse rapidement dès les autres semis dépassés. D'un autre côté, sa croissance élevée peut être due à une très bonne aptitude stationnelle dans le site 5, vu son omniprésence. Le tsuga n'étant pas présent dans le peuplement mère, sa colonisation est due à un apport de graines des peuplements voisins, ce qui peut indiquer sa faculté à se disperser assez facilement. Néanmoins, sa croissance élevée dans le jeune âge peut être une réelle menace dans le maintien de la diversité de la régénération naturelle des peuplements.

Concernant l'établissement d'un indice de statut social, la méthode employée ne s'avère pas être très efficace. En effet, la définition d'un indice de dominance à l'échelle de la sous-placette est définie sur base des individus dominants préalablement sélectionnés. Pour rappel, les individus dominants sélectionnés ont été choisis sur base de leur dominance par rapport à leur espèce. Il aurait été préférable de définir cet indice directement sur le terrain, dans le cas où plusieurs essences sont présentes. Le meilleur moyen aurait été de mesurer la croissance d'individus dominants et d'individus dominés afin de comparer leur croissance. Deux classes différentes auraient été créées reprenant les individus compressés et les individus dominants. Cependant, cette méthode demande plus de temps et pose problème pour les mesures de lumière des individus dominés. De plus, il apparaît que la croissance en hauteur est fortement corrélée à la compétition des autres semis, et donc à son statut social (Duchesneau et al., 2001 ; Collet & Chenost, 2006 ; Ligot et al., 2013a), ce qui augmente son intérêt. Une autre méthode aurait été d'utiliser un indice de dominance ayant déjà été validé et décrit par la littérature. L'utilisation d'un indice augmenterait le degré de confiance, sans pour autant augmenter la charge de travail en amont. L'établissement d'un statut social permettrait, en réitérant les mesures sur plusieurs années, de pouvoir estimer la viabilité des semis en fonction des conditions de lumière et surtout de leur statut au sein de la régénération.

La description de la régénération naturelle est importante dans le cas de gestion de forêt irrégulière. C'est pourquoi les modèles présentés peuvent également être utilisés comme support dans la gestion des peuplements suivant une transition vers une forêt irrégulière. La quantification de la croissance des semis naturels est un facteur important et permet de gérer la composition du sous-bois, par des coupes contrôlées (Ligot et al., 2015). Ces modèles apportent une réelle information qui n'avait pas encore été quantifiée en région Wallonne mais ils peuvent être améliorés en utilisant des modèles plus complexes. Il va de soi que la création d'un modèle en utilisant une méthode plus complexe permet d'augmenter ce degré de confiance et donc d'affiner la qualité des modèles. L'addition de données et l'utilisation de méthodes d'ajustement de modèles plus sophistiquées (exemple : modèle non-linéaire mixte) sont deux composantes qui permettraient d'accroître le degré de confiance.

Différentes recommandations afin d'améliorer le protocole peuvent donc être déterminées. Tout d'abord, une augmentation de l'échantillonnage pourrait être établie. Le dispositif IRRES dispose de neuf sites dans lesquelles se trouvent douze sous-placettes. L'augmentation des sous-placettes amènerait à avoir des sous-placettes en bordure de peuplement ce qui pourrait permettre de quantifier les effets de lisière en fonction des peuplements en bordure. L'augmentation des sites peut être une solution mais cela augmenterait le travail et le temps passé lors de l'inventaire. La hausse du nombre de semis mesurés peut être réalisée et semble la meilleure méthode afin d'augmenter l'échantillonnage. Cette augmentation de l'échantillonnage permettrait également d'augmenter les gammes de valeurs de l'ADR. Cela permettrait d'observer de meilleures relations et de pouvoir créer des modèles plus robustes. Il serait intéressant de creuser cet aspect car

l'ADR est un outil très simple à utiliser en forêt et permettrait aux gestionnaires de l'employer directement sur le terrain. L'estimation de l'ADR accorderait aux forestiers la possibilité d'estimer la quantité de lumière dans le sous-bois, tout en connaissant l'essence et sa hauteur. Pour les données de lumière, il est beaucoup plus compliqué d'augmenter les gammes de valeurs car il n'est pas possible de contrôler les conditions lumineuses dans les sites. Une solution serait de créer des environnements contrôlés dont la lumière exacte est connue et de mesurer la croissance des semis afin de connaître avec précision les gammes optimales de croissance.

6.2 La coexistence des essences dans la régénération

Les différents résultats peuvent renseigner sur la coexistence des essences au sein de la régénération, principalement expliqué par la croissance relativement homogène des différentes essences. En effet, à faible éclaircissement, les différentes essences possèdent une croissance relativement similaire, permettant cette coexistence dans le sous-bois. Les trois sites "matures" (sites 2, 5 et 7) correspondent à un début d'apparition de la régénération. L'éclaircissement moyen de ces sites (respectivement 17,04 %, 17,35 % et 21,96 %) permet donc d'éviter la forte domination d'une essence (excepté le tsuga) (Figure 16). Dès l'apparition de la régénération, des trouées trop importantes amèneraient à une domination du mélèze. Par contre, des éclaircies bien dosées permettront la coexistence des essences dès le seuil d'apparition. Il faudra rester vigilant avec le tsuga car sa vigueur pourrait rapidement étouffer les autres essences et cela dès son jeune âge, ce qui provoquerait sa domination dans le sous-étage. Une éventuelle opération de dépressage pourrait donc être effectuée afin de limiter cette essence et permettrait aux autres de se développer. Pour des faibles hauteurs (< 100 cm) et un faible niveau d'éclaircissement (< 25 %), le douglas, le sapin pectiné, l'épicéa et le mélèze possèdent une croissance relativement similaire. Dès l'apparition de la régénération, la coexistence de ces quatre essences ne semble donc pas compromise.

A partir d'une hauteur plus importante (> 100 cm), les essences semblent se détacher. Le manque de données du tsuga ne permet pas d'établir de conclusions quant à son comportement. Cependant, sa domination devrait se maintenir. Alors qu'à faible hauteur les courbes occupent les mêmes gammes de croissance, ces courbes tendent à se détacher dès l'augmentation de la hauteur. A 100 cm, l'épicéa et le douglas semblent avoir une croissance identique tout en rattrapant le mélèze à faible éclaircissement. De son côté, le sapin surpasse les deux essences dès que l'éclaircissement devient important (> 20 %). A partir de 100 cm, lorsque la régénération est bien installée, la lumière apparaît comme étant plus limitant dans le maintien de la diversité du sous-bois. En effet, l'épicéa prend le dessus sur le douglas qu'importe la quantité de lumière. Le mélèze semble se faire dominer par le sapin alors qu'il dépasse l'épicéa lors d'éclaircissement important (> 30 %). Le sapin pectiné, quant à lui, surpasse le douglas dès des éclaircissements moyens (environ 15 %) et domine l'épicéa dans des gammes d'éclaircissement élevées (environ 25 %). A hauteur importante (300 cm), l'épicéa semble dominer complètement le douglas.

Cependant, à cette hauteur, le nombre d'observations est faible et pour le douglas, seulement un site présente une hauteur semblable dans lequel les semis présentent un taux important de dégâts d'exploitation (près de 25 %). Concernant le sapin pectiné, il surpasse le douglas dans des conditions d'éclairement faible (10 %) et domine l'épicéa dans des conditions d'éclairement élevées (> 25 %). Excepté le tsuga et en moindre mesure le mélèze, ce modèle s'avère assurer la coexistence des essences lors de la mise en application d'itinéraire d'irrégularisation. Le nombre de sites dans lequel le sapin pectiné est présent et le faible nombre d'observations entraîne des résultats à prendre avec prudence.

Les conditions de lumière sont donc un élément limitant dans le développement de la régénération mais également dans sa composition. Le dosage des éclaircies devra être réalisé de manière à contrôler cette composition en fonction des objectifs du gestionnaire. Le maintien des essences moins tolérantes à l'ombrage parmi les essences tolérantes est donc un réel défi dans l'irrégularisation des peuplements résineux. L'ensemble des essences semble prospérer au sein de la régénération naturelle, signifiant que les gammes de lumière atteintes par des peuplements résineux sont suffisantes pour le bon développement des cinq essences étudiées. C'est un point important car cela permettrait aux forestiers de s'engager sur un processus d'irrégularisation, qu'importe l'essence présente. Cependant, les relations proposées donnent des éclaircissements moyens. Dans un peuplement en voie d'irrégularisation, de nombreuses taches d'ombre et de lumière peuvent coexister dans le peuplement. Ces taches peuvent donner la possibilité à différentes essences de s'exprimer au sein de ces celles-ci sans induire la domination d'une d'entre elles à l'échelle du peuplement.

Pour finir, il est important de préciser qu'un processus d'irrégularisation des peuplements n'est pas synonyme de diversification dans les essences. La mise en œuvre d'un processus d'irrégularisation peut s'appliquer à une seule essence. En outre, lors de ce travail, les essences feuillues n'ont pas été prises en compte lors des mesures de croissance mais elles apparaissent dans les mesures de densité. La diversité des essences ne se limite pas aux résineux mais s'étend également aux feuillus. Les différentes essences de feuillus telles que le hêtre, le sorbier, le bouleau et même le chêne ont l'air de s'épanouir sous le couvert en parallèle des essences résineuses. Il faut également garder en tête que, dans le cadre de régénération naturelle, le forestier ne peut pas hâter la nature et travaillera avec ce qu'elle lui donne. Cependant, une plantation artificielle d'enrichissement est toujours envisageable.

6.3 L'ADR, un outil au service du forestier ?

D'après la littérature, l'ADR est un très bon indicateur des conditions de lumière et de la vigueur des semis (Ruel et al., 2000). Cependant, les résultats du présent travail indiquent une relation significative entre l'ADR et l'éclairement relatif mais pas si explicative qu'il ne puisse y paraître. En effet, la relation significative confirme la capacité des essences tolérantes à l'ombrage à réagir

à des faibles quantités de lumière et de modifier l'architecture de leur houppier en s'étalant latéralement (Duchesneau et al., 2001 ; Grassi & Giannini, 2005). Cela est valable pour l'épicéa et le sapin pectiné. Cependant, cette relation n'est pas significative pour le tsuga et le douglas (Figure 14B), ce qui est en contradiction à ce qui a déjà été observé (Williams et al., 1999 ; Messier et al., 1999). Néanmoins, ces études ont été réalisées dans l'aire d'origine du douglas et la question de l'application en Ardenne est donc permise. De son côté, le mélèze apparaît être également capable d'étaler ses pousses afin d'augmenter l'absorption lumineuse. L'ADR semble donc peu réactif au douglas et au tsuga ce qui le rend peu applicable à ces essences. Par contre, il semble plus modulable pour l'épicéa, le mélèze et le sapin pectiné. Il pourrait donc être appliqué pour ces essences, malgré la faible variabilité des données observées de l'ADR. Une augmentation de l'échantillonnage à éclaircissement faible et élevé pourrait permettre l'observation d'une meilleure relation.

D'après Baar (2010) et Grassi & Giannini (2005), la quantité de lumière est suffisante lorsque la valeur de l'ADR est supérieure à 1. Cependant, ce seuil n'est pas atteint pour toutes les essences étudiées (Figure 14B). En regard des relations, l'épicéa et le sapin pectiné ne dépassent pas ce seuil alors que le douglas et le tsuga se trouvent toujours à des valeurs supérieures. Seul le mélèze dépasse ce seuil à un éclaircissement d'environ 30 %. De plus, l'ADR est significativement corrélé à la hauteur ce qui rend cette valeur de 1 assez ambiguë, étant donné une augmentation de l'ADR en fonction de la hauteur. Ce seuil est donc à prendre avec du recul étant donné qu'il apparaît être également un processus multifactoriel. En effet, les valeurs de l'ADR dépendent de l'essence, de la hauteur initiale des semis et de la quantité de lumière. Ce seuil de 1 pour chaque essence est donc un peu trop simpliste. Il serait donc intéressant de définir ces seuils pour chaque essence et pour des hauteurs connues. Pour ce faire, il faut donc augmenter l'échantillonnage des semis afin d'augmenter le gradient de données et donc d'accroître le degré de confiance des modèles.

L'ADR possède un impact significatif sur la croissance des semis. Seul le tsuga ne possède pas une relation significative entre la croissance et l'ADR. Cela peut être expliqué par la stagnation de la courbe indiquant la croissance maximale du tsuga. Toutefois, la croissance du tsuga est toujours beaucoup plus élevée que les autres essences, qu'importe le niveau de l'ADR. Il est difficile de comparer les différentes valeurs de l'ADR entre essences car chaque essence possède une architecture de houppier qui lui est propre. De plus, une valeur d'ADR donnée signifie donc logiquement des niveaux d'éclaircissement différents selon les essences.

La croissance de l'épicéa est toujours plus élevée que le douglas, qu'importe la hauteur initiale et la valeur de l'ADR. Par contre, le sapin possède une croissance plus élevée que l'épicéa pour une hauteur faible (25 cm) et jusqu'à un ADR faible (environ 1). Cette supériorité est valable pour des hauteurs croissantes et un ADR croissant allant jusque 1,5. Cette relation est très explicative du fait que l'ADR est construit à partir de la croissance des semis. Il ne faut donc pas entrer dans des comparaisons trop hâtives avec le modèle précédent.

Contrairement à ce que dit la littérature (Duchesneau et al., 2001 ; Grassi & Giannini, 2005), l'ADR ne semble pas être un très bon critère pour déterminer la vigueur et la quantité de lumière au sein du sous-bois. D'une part, l'ADR est fortement corrélé à la lumière (Figure 14A) mais une très faible quantité de la variance de l'ADR est expliquée par l'éclairement relatif ($R^2 = 0,02889$). D'autre part, l'ADR doit être adapté pour chaque essence et pour une hauteur donnée, ce qui est plutôt innovant car cela n'a pas encore été réalisé. Ces seuils devront également être adaptés aux régions étudiées.

7 Conclusions et perspectives

7.1 Conclusions

Pour conclure, la méthode d'irrégularisation des peuplements résineux semble fonctionner et apporte une régénération naturelle viable dans le long terme. L'ensemble des peuplements au stade "mature" dispose de régénération naturelle, correspondant au seuil d'apparition.

Les analyses ont pu montrer l'effet significatif de la hauteur initiale et de la lumière dans la croissance des semis. Ces analyses ont également pu révéler le développement relativement aisé des semis sous le couvert et ouvrent la voie vers le renouvellement de peuplement régulier ou vers l'irrégularisation des peuplements. De plus, la coexistence des essences étudiées (l'épicéa, le douglas, le mélèze, le tsuga et le sapin pectiné) semble réalisable tout en contrôlant la croissance élevée du tsuga et en moindre mesure, celle du mélèze. Cette coexistence semble plus profitable dans des conditions de lumière faible. Lors de conditions d'éclairement plus abondantes, le douglas se fait en général dominer alors que le mélèze ou le sapin pectiné prennent le dessus. Il est donc possible et envisageable de conserver une composition diversifiée dans les essences, en évitant les mises en lumière trop importantes et en contrôlant la domination du tsuga et du mélèze.

Les modèles proposés ont été définis selon une méthode relativement simple et classique. Une méthode plus pertinente et complexe permettrait d'augmenter le degré de confiance de ces modèles.

Enfin l'ADR n'est pas un outil aussi efficace qu'il n'y paraît. Le seuil de 1 défini par plusieurs auteurs ne semble pas adaptable à chaque essence et semble varier avec la hauteur des semis. N'étant relié à la lumière que pour l'épicéa, le mélèze et le sapin pectiné, cet indice semble donc peu efficace et mérite d'être davantage exploré afin de le rendre applicable à nos régions.

7.2 Perspectives d'amélioration de l'expérience

L'irrégularisation des peuplements est un processus multifactoriel dont la régénération naturelle n'est que la partie émergée de l'iceberg. En effet, de nombreux facteurs interviennent dans ce

processus complexe tels que les niveaux trophique et hydrique, le peuplement en place, la compacité du sol, la pression du gibier, le contexte écologique, les opérations précédentes ou encore les pathogènes. L'ensemble de ces facteurs sont à considérer lors de l'implémentation d'un processus d'irrégularisation. Ce travail s'est donc concentré uniquement que sur une seule facette de ce processus.

Le constat qui semble revenir pour chaque résultat est le manque d'observations dans les données extrêmes. Ce manque de données peut être comblé par une amélioration dans l'inventaire, en augmentant l'échantillonnage du travail. Cet échantillonnage peut être amplifié en augmentant les mesures sur les sous-placettes ou en réitérant les observations sur les mêmes semis dans les années à venir. En effet, les connaissances sur cette étape de transition entre les futaies équiennes et irrégulières sont encore assez minces et il est nécessaire de connaître le déroulement de ce processus d'irrégularisation. De plus, l'étude sur la régénération naturelle des essences adaptée à nos régions est assez maigre et de nombreuses questions subsistent encore sur le comportement de ces essences. C'est pourquoi la création d'outils à disposition des gestionnaires est primordiale afin de les accompagner dans ce processus complexe. Il serait également intéressant de travailler sur une approche de collectif de régénération en tenant compte de la même manière des individus dominés et dominants.

Il serait également intéressant d'étudier l'impact de différents types d'éclaircies sur le comportement de la régénération. L'intensité et la fréquence des éclaircies peuvent influencer fortement le développement de la régénération naturelle des différentes essences. Ces différentes études pourraient mener à la création d'itinéraires d'irrégularisation comprenant différentes normes et seuils à atteindre pour chaque étape et à terme, déterminer les conditions optimales pour l'apparition de la régénération de chaque essence.

L'effet de la compétition entre les semis pourrait également être un sujet intéressant à investiguer. L'utilisation d'indices adéquats et adaptés pourrait montrer l'effet de dominance de différentes essences sur la croissance des autres.

L'influence due à l'hétérogénéité des sites est également une notion importante à prendre en compte. En effet, au sein d'un même site, des variations locales peuvent survenir et influencer positivement ou négativement la régénération naturelle. Ces variations peuvent être de l'ordre hydrique ou trophique, de la compacité du sol, des conditions de lumière ou encore la présence de certains végétaux émettant des composés allélopathiques.

8 Références

- Ancelin, P., Courbaud, B., & Fourcaud, T. (2004). Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands. *Forest Ecology and Management*, **203**(1-3), 101–121.
- Baar, F. (2010). Le martelage en futaie irrégulière feuillue ou résineuse. SPW, DGO3, Jambes, 60 p.
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, **2**, 49–53.
- Boudru, M. (1986). Le douglas vert. Forêt et sylviculture : Sylviculture appliquée. *Les Presses Agronomiques de Gembloux*, 92-107 p.
- Bouillie, J. (2001). Analyse des résultats de la gestion de deux massifs forestiers privés traités en futaie irrégulière : utilisation de la main-d'oeuvre, prélèvement et évolution du capital sur pied. *Revue Forestière Française*, **LIII**(2), 139–150.
- Branquart, E., & De Keersmaeker, L. (2010). Effets du mélange d'essences sur la biodiversité forestière. *Forêt Wallonne*, **106**, 17–26.
- Bruciamacchie, M., de Turckheim, B. (2005). La futaie irrégulière, théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature. Episud. 286p.
- Buongiorno, J., Peyron, J.-L., Valdenaire, J.-M., & Bruciamacchie, M. (1996). Croissance et aménagement de la futaie jardinée du Jura : Stratégies de gestion et structure des peuplements. *Revue Forestière Française*, **XLVIII**(1), 49–61.
- Cameron, A. D. (2015). Building resilience into sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) forests in Scotland in response to the threat of climate change. *Forests*, **6**(2), 398–415. <http://doi.org/10.3390/f6020398>
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K. & Walters, B. (2006). Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry*, **104**(2), 65–77. <http://doi.org/10.1093/jof/104.2.65>
- Carter, R. E., & Klinka, K. (1992). Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management*, **55**, 87–105. [http://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90094-P](http://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90094-P)
- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P. G., & Coates, K. D. (2002). Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 458–468. <http://doi.org/10.1139/X01-220>
- Coates, K. D., & Burton, P. J. (1999). Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**(9), 1374–1382. <http://doi.org/10.1139/cjfr-29-9-1374>

- Colin, F., Brunet, Y., Vinkler, I., & Dhôte, J.-F. (2008). Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des mélanges d'espèces. *Revue Forestière Française*, **LX**(2), 191–206.
- Collet, C., & Chenost, C. (2006). Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry*, **79**(5), 489–502. <http://doi.org/10.1093/forestry/cpl033>
- Comeau, P., Heineman, J., & Newsome, T. (2006). Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *Forest Ecology and Management*, **226**, 80–87. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.060>
- Courbaud, B., de Coligny, F., & Cordonnier, T. (2003). Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, **116**, 1–18. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00254-X](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00254-X)
- Dagnelie P., Palm R., Rondeux J. & Thill A. (1988). Tables de production relatives à l'épicéa commun. *Les presses agronomiques de Gembloux*, Gembloux, 122 p.
- Dreyer E., Collet C., Montpied P. & Sinoquet H. (2005). Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de Hêtre et comparaison avec les essences associées. *Revue Forestière Française*, **LVII**(2), 175-188.
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C., & Morin, H. (2001). Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management*, **140**, 215–225.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., & De Coligny, F. (2012). Capsis: An open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, **69**(2), 221–233. <http://doi.org/10.1007/s13595-011-0140-9>
- Favre, L.-A., & Oberson, J.-M. (2002). 111 années d'application de la méthode du contrôle à la forêt de Couvet. *Schweiz. Z. Forstwes.*, **8**, 298–313.
- Feng, C., Wang, H., Lu, N., Chen, T., He, H., Lu, Y., & Tu, X. M. (2014). Log-transformation and its implications for data analysis. *Shanghai Archives of Psychiatry*, **26**(2), 105–109. <http://doi.org/10.3969/j.issn.1002-0829.2014.02.009>
- Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to Sun and Shade : A Whole-plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**, 63–92.
- Grassi, G., & Giannini, R. (2005). Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. *Annals of Forest Science*, **62**, 269–274. <http://doi.org/10.1051/forest>

- Hale, S. (2004). Managing Light to Enable Natural Regeneration in British Conifer Forests. *Forestry Commission*, **63**, 1–6.
- Hale, S. E., Levy, P. E., & Gardiner, B. A. (2004). Trade-offs between seedling growth, thinning and stand stability in Sitka spruce stands: A modelling analysis. *Forest Ecology and Management*, **187**(1), 105–115. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00313-X](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00313-X)
- Herbert, I., & Rebeirot, F. (1985). Les futaies jardinées du Haut-Jura. *Revue Forestière Française*, **XXXVII**(6), 465–481.
- Jactel, H., Goulard, M., Menassieu, P., & Goujon, G. (2002). Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology*, **39**(4), 618–628. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00742.x>
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J. R., Grodzki, W., Långström, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M. J., Tojic, K., Vodde, F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, **66**(7), 701–701. <http://doi.org/10.1051/forest/2009054>
- Kneeshaw, D. D., Williams, H., Nikinmaa, E., & Messier, C. (2002). Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 255–265. <http://doi.org/10.1139/X01-190>
- Kobe, R. K., & Coates, K. D. (1997). Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 227–236.
- Latte, N., Perin, J., & Lejeune, P. (2016). Évolution récente des surface forestières et de la régénération des coupes rases en Wallonie. *Forêt Nature*, **141**, 46–51.
- Lebart, L., Morineau, A., & Piron, M. (1995). Statistique exploratoire multidimensionnelle. *Dunot*, Paris.
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F., & Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 796–811.
- Ligot G. & Mackels B. (2011). Photographies hémisphériques. *Gembloux* : (non publié).
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., & Claessens, H. (2013a). Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *Forest Ecology and Management*, **304**, 391–398.
- Ligot, G., Courbaud, B., Coligny, F. & Ponette, Q. (2013b). SamsaraLight. [En Ligne] Disponible sur : http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/samsaralight. (Consulté le 13/07/18).
- Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B., Jonard, M., Kneeshaw, D., & Claessens, H. (2015). Dosage de la lumière pour maintenir la coexistence d'espèces d'ombre et de demi-ombre dans la régénération de la futaie irrégulière. *Revue Forestière Française*, **LXVII**(3), 195–211.

- Lochhead, K. D., & Comeau, P. G. (2012). Forest Ecology and Management Relationships between forest structure , understorey light and regeneration in complex Douglas-fir dominated stands in south-eastern British Columbia. *Forest Ecology and Management*, **284**, 12–22. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.029>
- Loreau M., Naeem S. & Inchausti P. (2002). Biodiversity and ecosystem function: Synthesis and perspectives. Oxford University Press, New York. 294 p.
- Mailly, D., & Kimmins, J. P. (1997). Growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings along a light gradient: Resource allocation and morphological acclimation. *Canadian Journal of Botany*, **75**(January), 1424–1435. <http://doi.org/10.1139/b97-857>
- Malcolm, D. C., Mason, W. L., & Clarke, G. C. (2001). The transformation of conifer forests in Britain - regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management*, **151**, 7–23.
- Mason, W. L., Edwards, C., & Hale, S. E. (2004). Survival and early seedling growth of conifers with different shade tolerance in a Sitka spruce spacing trial and relationship to understorey light climate. *Silva Fennica*, **38**(4), 357–370.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J., Claveau, Y., Kelly, C., & Lechowicz, M. J. (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 812–823.
- Millar, C. I., Stephenson, N. L., & Stephens, S. L. (2007). Climate change and forest of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, **17**(8), 2145–2151. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1890/06-1715.1>
- Morineau, A. (1978). Régression robustes méthodes d'ajustement et de validation. *Revue de Statistique Appliquée*, **26**(3), 5–28.
- Nolet, P., Kneeshaw, D., Messier, C., & Béland, M. (2018). Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution*, **8**(2), 1217–1226. <http://doi.org/10.1002/ece3.3737>
- Nyland, R. D. (2003). Even- to uneven-aged: The challenges of conversion. *Forest Ecology and Management*, **172**(2-3), 291–300. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00797-6](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00797-6)
- Office Economique Wallon du Bois (2017). Panorabois Wallonie Edition 2017. Office Economique Wallon du Bois. 80p.
- Otto H.J. (1998). Ecologie forestière. IDF, Paris. 397 p.
- Parent S., & Messier C. (1995). Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Canadian Journal of Forestry*, **25**, 878–885.
- de Paul M.-A., Bailly M., H. C. (2009). Le cloisonnement d'exploitation pour préserver les sols forestiers. *Forêt Wallonne*, **101**, 30–41.

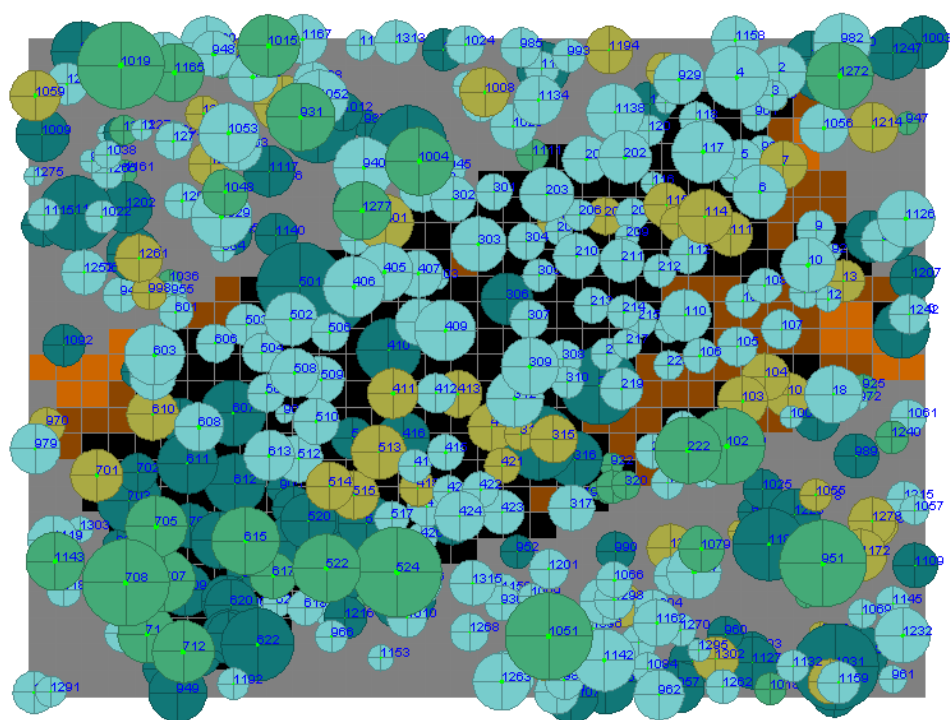
- Pautasso M., Holdenrieder O. & Stenlid J. (2005). Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity. P. 263– 289 in Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. Ecological Studies 176, Scherer-Lorenzen, M., Ch.
- Perin, J., De Thier, O., Claessens, H., Lejeune, P., & Hebert, J. (2014). Nouvelles courbes de productivité harmonisées pour le douglas, l'épicéa et les mélèzes en Wallonie. *Forêt Wallonne*, **129**, 26–41.
- Perin J., Hébert J., Lejeune P. & Claessens H. (2016). De Nouvelles Normes Sylvicoles Pour Les Futaies Pures Équiennes D'épicéa et de Douglas En Appui À La Gestion de La Forêt Publique En Wallonie. *Forêt.Nature*, **139**, 57–67.
- Petit, S., & Claessens, H. (2013). La régénération naturelle des douglasaies a le vent en poupe. le point sur les itinéraires techniques existants. *Forêt Wallonne*, **126**, 40–52.
- Petit, S., Claessens, H., & Ligot, G. (2013). Quel type de peuplement pour un renouvellement naturel du douglas ? *Forêt Wallonne*, **122**, 3–12.
- Petit, S., Claessens, H., Ponette, Q., & Marchal, D. (2017). Le Fichier écologique des essences, version 2.0. *Forêt.Nature*, **143**, 12–19. Disponible sur : <https://fichierecologique.be/resources/FO143-12-19.pdf> Consulté le 17/07/18.
- Peura, M., Burgas, D., Eyvindson, K., Repo, A., & Mönkkönen, M. (2018). Continuous cover forestry is a cost-efficient tool to increase multifunctionality of boreal production forests in Fennoscandia. *Biological Conservation*, **217**, 104–112. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.018>
- Pommerening, A., & Murphy, S. T. (2004). A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry*, **77**(1), 27–44. <http://doi.org/10.1093/forestry/77.1.27>
- ProSilva. (2012). ProSilva forestry principles. [En ligne] Disponible sur : <https://prosilvaeurope.wordpress.com/prosilva-forestry-principles-2012-2/>. Consulté le 17/07/18.
- Rameau J-C., Mansion D. & Dumé G. (1989). Flore forestière française. Institut pour le Développement Forestier. Paris. 1785p.
- Ricard, J., Messier, C., Delagrange, S., & Beaudet, M. (2003). Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science*, **60**, 749–756. <http://doi.org/10.1051/forest>
- Riou-Nivert P. (2001). Les résineux Tome 1 : Connaissance et reconnaissance. Institut pour le développement forestier. 256p.
- Ruel, J.-C., Messier, C., Doucet, R., Claveau, Y., & Comeau, P. (2000). Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstorey removal in the boreal forest. *The Forestry Chronicle*, **76**(4), 633–642.

- Sanchez C. (2013). La Sylviculture Pro Silva en Wallonie : Mesures et recommandations du DNF. *Forêt Wallonne*.
- Schaeffer A., Gazin A. & d'Alverny A. (1930). Sapinières. Paris, P.U.F, 100p.
- Schütz, J. P. (1999). Close-to-nature silviculture : is this concept compatible with species diversity ? *Forestry*, **72**(4), 359–366.
- Schütz, J. P. (2001). Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *Forest Ecology and Management*, **151**, 87–94.
- Schütz, J. P. (2002). Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, **75**(4), 329–337.
- Schütz, J. P., & Pommerening, A. (2013). Can Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) sustainably grow in complex forest structures ? *Forest Ecology and Management*, **303**, 175–183. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.015>
- Stancioiu, P. T., & O'Hara, K. L. (2006). Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European Journal of Forest Research*, **125**, 151–162. <http://doi.org/10.1007/s10342-005-0069-3>
- Steelman, T. A., & Maguire, L. A. (1999). Understanding participant perspectives: Q-Methodology in National Forest Management. *Journal of Policy Analysis and Management*, **18**(3), 361–388. [http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6688\(199922\)18](http://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6688(199922)18)
- Stynes, D. J., Peterson, G. L., & Rosenthal, D. H. (1986). Log transformation bias in estimating travel cost models. *Land Economics*, **62**(1), 94–103.
- Tjoelker, G. M., Boratynski, A., & Bugala, W. (2007). Biology and Ecology of Norway Spruce. Forestry Sciences, Springer.
- Turpin, P., & Pardé, J. (1959). Caractéristiques et production de quelques peuplements résineux du domaine des Barres. *Revue Forestière Française*, 785–796.
- Williams, H., Messier, C., & Kneeshaw, D. D. (1999). Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 222–231

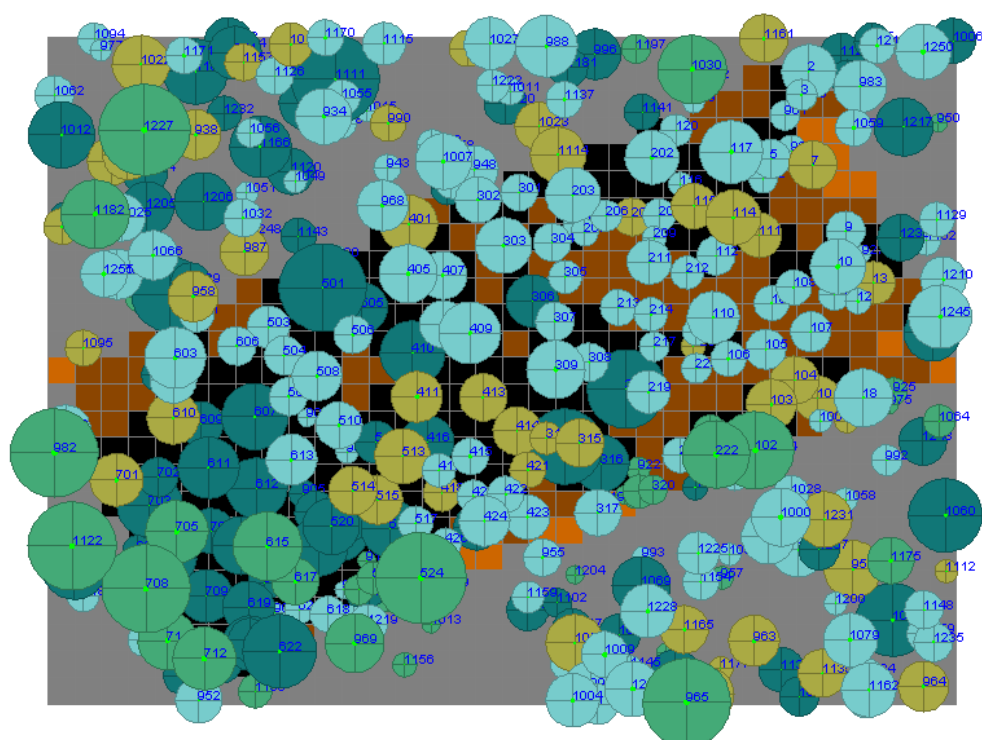
9 Annexes

ID	Type
1	Tête cassée
2	Dégâts d'exploitation
3	Dégâts de feu
4	Dégâts de foudre
5	Dégâts de chasse
6	Frottage (gibier)
7	Ecorcement (gibier)
8	Abrouissement (gibier)
9	Pourriture rouge
10	Autre nourriture
11	Autres
12	Plus de dégâts

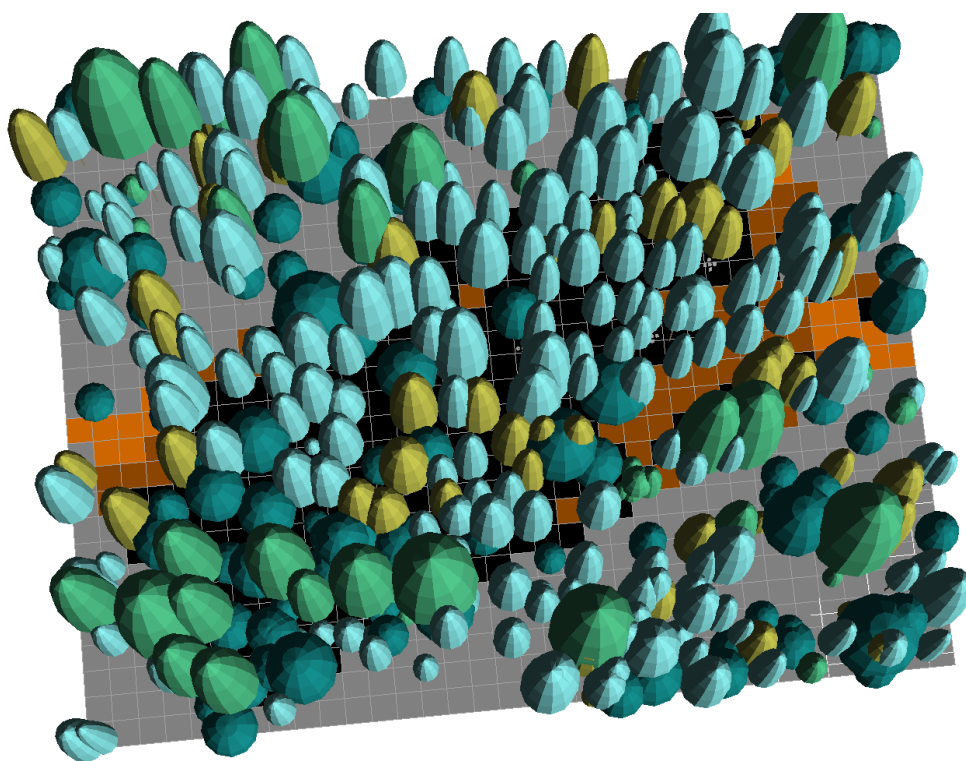
Annexe 1. Code des dégâts des semis.



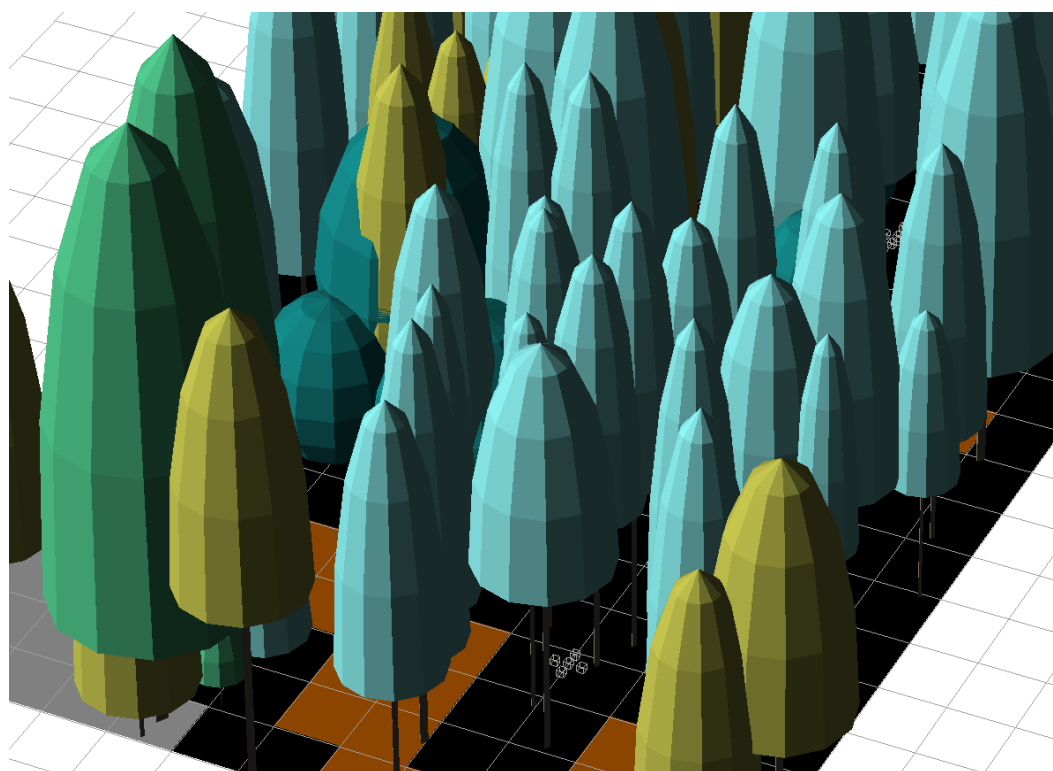
Annexe 2. Cartographie du site 9 - Bescheffa en 2016 modélisée grâce à la librairie SamsaraLight.



Annexe 3. Cartographie du site 9 - Bescheffa en 2018 modélisée grâce à la librairie SamsaraLight.



Annexe 4. Cartographie du site 9 - Bescheffa en 2018 en trois dimensions modélisée grâce à la librairie SamsaraLight.



Annexe 5. Localisation des cinq capteurs au sein d'une sous-placette. Modélisation du site 9 - Bescheffa grâce à la librairie SamsaraLight.