

Faculté des bioingénieurs

Bioindication de la naturalité forestière par les lichens épiphytes en Wallonie

Influences environnementales et locales

Auteur : Fabien Dierckx

Promoteur : Yannick Agnan (ELIE)

Lecteurs : Catherine Biache (ONF)

Hugues Titeux (ELIE)

Année académique 2024-2025

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur : Gestion des forêts et des espaces naturels

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé, accompagné et soutenu lors de ce mémoire.

Tout d'abord, je remercie infiniment mon promoteur Yannick Agnan pour son accompagnement et sa disponibilité exceptionnelle tout au long de ce mémoire, ainsi que pour ses encouragements dans les moments plus difficiles. Ses feedbacks pertinents m'ont permis d'apprendre énormément sur la recherche et la rédaction scientifique. Je le remercie également de m'avoir accompagné sur le terrain et de m'avoir patiemment aidé à l'identification des lichens.

Merci également à Hugo Counoy d'avoir arrangé les données de manière plus qu'efficace, d'avoir été disponible lorsque j'avais des questions et de nous avoir accompagnés sur le terrain en partageant son expertise en détermination lichénique.

Je tenais également à remercier Laurence Delahaye pour son enthousiasme motivant et ses précieux feedbacks concernant mes résultats.

Je remercie Catherine Biache et Hugues Titeux d'avoir accepté d'être lecteur.rice pour mon mémoire.

Enfin, j'aimerais remercier mes parents et mes amis pour leur soutien et leur motivation. Je remercie plus particulièrement ma maman d'avoir relu mon mémoire et de m'avoir soutenu émotionnellement et moralement. Merci aussi à Suzanne d'avoir été là pour moi pendant (presque) toutes mes études.

Table des matières

1. Introduction	1
2. État de l'art	2
2.1. Les forêts : contexte et enjeux	2
2.1.1. Les forêts tempérées.....	2
2.1.2. Intérêt et fonction des forêts pour l'humain.....	3
2.1.3. Pressions sur les forêts	4
2.1.4. État des forêts en Wallonie	8
2.2. Naturalité.....	9
2.2.1. Concept de naturalité.....	9
2.2.2. La naturalité en forêt.....	10
2.2.3. Évaluation de la naturalité en forêt.....	11
2.2.4. Bioindication de la naturalité.....	13
2.3. Lichens : indicateurs de la naturalité en forêt.....	15
2.3.1. Caractéristiques des lichens	15
2.3.2. Indication de la naturalité par les lichens	18
3. Objectifs et démarche.....	19
4. Matériel et méthodes.....	20
4.1. Zone d'étude.....	20
4.1.1. Caractéristiques de la Wallonie	20
4.2. Sélection des sites.....	20
4.3. Relevé des lichens.....	22
4.3.1. Inventaire ÉPIFOR.....	23
4.3.2. Inventaire complémentaire	24
4.4. Traitement des données.....	26
4.4.1. Score de naturalité	26
4.4.2. Analyses statistiques	26
5. Influences sur la présence des lichens	27
5.1. Facteurs d'influence à l'échelle du site	27
5.1.1. Influence du site sur la diversité spécifique et le recouvrement	27
5.1.2. Influence du site sur les espèces	30
5.2. Facteurs d'influence locaux	37
5.2.1. Influence du support	37
5.2.2. Influence des bryophytes	41

5.3. Lien entre facteurs du site et facteurs locaux	44
5.4. Conséquences pour la bioindication de la naturalité	47
5.4.1. Site et peuplement	47
5.4.2. Essence	47
5.4.3. Autres caractéristiques du support	48
5.4.4. Espèces indicatrices	48
5.4.5. Méthode de relevé sur un arbre	48
6. Influence de l'hétérogénéité spatiale sur les données récoltées	50
6.1. Nombre d'arbres à échantillonner	50
6.2. Hétérogénéité spatiale au sein d'un site	51
6.3. Conséquences pour la bioindication de la naturalité	53
7. Conclusion et perspectives.....	55
Références	58
Annexe	71
Annexe 1. Courbes d'accumulation moyennes par type de peuplement	71

Liste des figures

Figure 1 - Les zones écologiques en Europe (Institute for Environment and Sustainability et al., 2012).....	2
Figure 2 - Localisation des forêts primaires restantes en Europe en fonction des régions biogéographiques (Sabatini et al., 2021).	3
Figure 3 - Évolution de la surface forestière au cours des trois dernières décennies (1990-2020) par continent, exprimée en millions d'hectares par an (FAO, 2020).....	5
Figure 4 - Structures verticales et horizontales d'une forêt équienne monospécifique (« age-class forest ») et d'une forêt inéquienne mélangée (« selection forest » ; Uhl et al., 2021).....	7
Figure 5 - Gammes de naturalité anthropique (spontanéité) et naturalité biologique (intégrité biophysique) pour différents types de forêts (Gosselin et al., 2021).	11
Figure 6 – Différentes caractéristiques de la naturalité biologique en forêt, vue schématique.....	12
Figure 7 - Coupe transversale schématique d'un thalle lichénique. Le mycobionte est représenté en noir et le photobionte en vert (biogeoscience.eu).	15
Figure 8 – Principales structures de reproduction chez les lichens. Schémas en coupe transversale et photographies d'apothécies avec des asques contenant des spores (a), de soralies (b) et d'isidies (c ; Hugo Counoy). Les schémas montrent le mycobionte en noir et le photobionte en vert.	17
Figure 9 - Localisation des 36 sites sur lesquels le relevé de lichens ÉPIFOR a été effectué. Chaque point représente un site et la couleur du point indique le type de peuplement. Les noms en gras représentent le nom et l'emplacement des sites ayant également fait l'objet d'un relevé complémentaire.....	21
Figure 10 - Proportion des quatre essences principales en pourcentage de tiges dans chaque type de peuplement. La couleur indique l'essence concernée.....	22
Figure 11 - Représentation schématique des placettes d'échantillonnages de l'inventaire ÉPIFOR. Seuls les arbres marqués d'une croix ne sont pas comptés dans l'inventaire.	23
Figure 12 - Représentation schématique d'une sous-placette d'échantillonnage de l'inventaire complémentaire, située à proximité mais en dehors de la placette ÉPIFOR initiale. Un site compte trois sous-placettes et chaque sous-placette est composée de cinq arbres principaux, chacun accompagné de trois arbres secondaires autour.	25
Figure 13 - Recouvrement moyen en pourcentage du tronc pour toutes espèces de lichens confondues sur chaque site en fonction du nombre d'espèces observées sur le site (diversité spécifique). La couleur des points indique le type de peuplement présent sur les sites.....	28
Figure 14 - Distribution des sites en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les sites sont regroupés par type de peuplement (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un.	30
Figure 15 - Recouvrement moyen par arbre sur lequel l'espèce est présente en fonction du pourcentage moyen d'arbres occupés par site sur lequel l'espèce est présente pour les 68	

espèces ou regroupement d'espèces retenues. La couleur des points indique le nombre de sites sur lequel l'espèce a été observée. La forme du point renseigne si elle fait partie des espèces indicatrices de la naturalité selon Delahaye et al. (2024) ainsi que son niveau d'indication (les espèces non-indicatrices sont représentées par des points circulaires). 31

Figure 16 – NMDS des sites et des espèces de lichens basée sur le pourcentage d'arbres occupés sur un site par chaque espèce. Le stress vaut 0,14. Disposition des sites entre eux (a). La distance entre les sites correspond à leur dissimilarité. Chaque point représente un site et la couleur montre le type de peuplement. Disposition des espèces en fonction de la disposition des sites (b). Chaque point représente une espèce. La couleur représente la classe de valeur du coefficient d'altitude de l'espèce. Les courbes représentent le gradient d'altitude basé sur la position des sites. 33

Figure 17 – Nombre d'espèces en commun entre trois types de peuplement : la chênaie, la hêtraie et le mélange chêne-hêtre. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces. Le type de peuplement « autre » n'a pas été ajouté par souci de lisibilité et étant considéré comme trop différent..... 35

Figure 18 - Nombre d'interactions entre espèces de lichens (à gauche) et types de peuplement (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre du type de peuplement et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les dix espèces les plus observées se trouvant sur un seul type de peuplement pour plus de deux tiers de leurs interactions sont affichées. 36

Figure 19 - Distribution des arbres en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les arbres sont regroupés par essence (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un. 38

Figure 20 - Nombre d'espèces en commun entre trois essences : le chêne, le hêtre et le charme. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces. 39

Figure 21 - Nombre d'interactions entre espèces de lichens (à gauche) et essences (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre de l'essence et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les dix espèces les plus observées se trouvant sur un seul type de peuplement pour plus de deux tiers de leurs interactions sont affichées. Seules les interactions avec les trois essences principales sont comptées..... 40

Figure 22 - Nombre d'espèces de lichens par arbre pour des arbres ayant différentes classes de recouvrement de bryophytes et ce, pour les trois essences d'arbres principales (couleur). Le nombre associé à chaque boîte indique le nombre d'arbres inclus dans chaque catégorie, les lettres indiquent les groupes statistiques entre classes d'une même essence. 42

Figure 23 - Proportion d'arbres en pourcentage d'une classe donnée de recouvrement de mousse occupés par l'espèce de lichen. La couleur représente les proportions pour les classes de recouvrement du lichen sur les arbres occupés. Présence de *Normandina pulchella* (a). Présence d'*Arthonia* sp. (b). 44

Figure 24 - Distribution des chênes en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les chênes sont regroupés en fonction du peuplement dans lequel ils se trouvent (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un. 45

Figure 25 - Nombre d'interactions entre les peuplements (à gauche), les espèces de lichens (au milieu) et les essences (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les interactions avec les trois essences principales sont prises en compte. Les espèces affichées sont les espèces d'indication de la naturalité de niveau 1 (a), niveau 2 (b) et niveau 3 (c). 46

Figure 26 - Courbes d'accumulation d'espèces pour chaque site, montrant la proportion des espèces observées par rapport au nombre d'espèces total du site en fonction du nombre d'arbres (tirés aléatoirement) échantillonnés. La couleur de la courbe fait référence au type de peuplement du site. Chaque courbe représente la moyenne de 100 permutations. La ligne en pointillés représente le seuil de diversité choisi pour déterminer l'effort d'échantillonnage. 51

Figure 27 - Nombre d'espèces en commun entre les trois placettes d'un même site. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces. Les sites représentés sont CUG (a) et HERB-1 (b). . 52

Figure 28 - Scores de naturalité de chaque site (relevé ÉPIFOR) et des placettes proches de ces sites (relevé complémentaire). La couleur indique la valeur du score de naturalité et les symboles indiquent la différence entre le score de la placette en question et le site initial. 53

Liste des tableaux

Tableau 1 – Critères de sélection pour les sites sur forêts extensives.	21
Tableau 2 – Correspondance entre l'indice de Braun-Blanquet, la classe de recouvrement du tronc par l'espèce de lichen et le recouvrement médian de la classe.....	23

1. Introduction

Productrice de bois, écosystème soutenant une haute biodiversité, lieu de loisirs pour la population, la forêt wallonne remplit de nombreuses fonctions (Filière Bois Wallonie, 2024). Cependant, les écosystèmes forestiers subissent de nombreuses pressions anthropiques. Les protéger est donc devenu une nécessité (Commission Européenne, 2019). Afin d'optimiser les efforts de conservation et de protection, il est crucial d'identifier les parcelles forestières d'intérêt prioritaire. Parmi ces forêts prioritaires, on trouve les forêts ayant connu peu d'impact humain et proches de leur état naturel potentiel. Ces forêts sont essentielles pour la conservation de la biodiversité indigène qui s'est adaptée aux conditions naturelles (Steinhoff, 2012). Leur proximité à leur état naturel potentiel est décrite par la naturalité. La quantification de cette dernière peut néanmoins s'avérer complexe. Une des solutions mise en avant est l'utilisation de la bioindication, l'étude d'organismes vivants sensibles à l'état naturel du milieu.

Ayant comme objectif l'élaboration d'un outil de bioindication de la naturalité forestière en Wallonie, le projet ÉPIFOR a été créé par l'UCLouvain, l'ULiège et différents experts. Cet outil de bioindication a pour but d'être utilisable par des gestionnaires et propriétaires de forêts wallonnes. Il doit donc être facile à prendre en main et rapide à utiliser. Les organismes sélectionnés pour cet outil sont les lichens et les bryophytes épiphytes.

Les lichens, organismes symbiotiques, sont connus pour leur potentielle utilisation dans la bioindication de la naturalité forestière. Ils poussent sur divers substrats comme les troncs des arbres dans le cas des lichens épiphytes. Les lichens ont des exigences écologiques très spécifiques et présentent une sensibilité à diverses perturbations. Dès lors, la composition des communautés lichéniques reflète la qualité environnementale de leur habitat. Par ailleurs, les lichens apportent des informations sur la temporalité des perturbations et sur la continuité spatiale des conditions écologiques.

Il reste cependant de nombreux progrès à faire en matière de bioindication de la naturalité par les lichens. Par exemple, il est encore difficile d'isoler l'influence de la naturalité des autres facteurs comme le type de peuplement ou l'essence de l'arbre. Ces variables peuvent influencer la présence lichénique et interférer avec l'évaluation de la naturalité. De plus, les études existantes ont été tenues dans des contextes géographiques très différents de la Wallonie et sont parfois difficilement transposables.

Pour permettre l'amélioration de l'outil de bioindication existant en Wallonie ou l'élaboration d'un nouvel outil, ce mémoire se penche sur les facteurs environnementaux à l'échelle du site et de l'arbre pouvant influencer la présence lichénique. L'identification de ces facteurs doit ensuite permettre à l'outil de les intégrer et d'ainsi éviter des biais potentiels à l'aide d'un protocole adapté. Ce mémoire étudie aussi l'influence de l'hétérogénéité spatiale en matière de présence d'espèces lichéniques sur la collecte de données et la bioindication afin de fournir des indications sur l'effort d'échantillonnage nécessaire dans un protocole.

2. État de l'art

2.1. Les forêts : contexte et enjeux

2.1.1. Les forêts tempérées

Les forêts constituent les écosystèmes dominants en Europe occidentale, recouvrant 27,9 % de sa surface (Gilliam, 2016 ; Köhl et al., 2020). Elles font partie intégrante du paysage et les populations humaines interagissent avec celles-ci depuis des millénaires (Johann, 2004). Aujourd'hui, bien que les forêts européennes soient soumises à des pressions croissantes, elles demeurent une ressource essentielle pour l'humain au niveau économique, environnemental et social (SRFB, s. d.).

Définir correctement la forêt reste cependant délicat. De manière très intuitive, une forêt peut être décrite comme un écosystème dominé par les arbres. Mais pour les cas ambigus, la FAO (2000) indique qu'une forêt est un terrain de plus d'un demi-hectare dont la couronne des arbres recouvre au moins 10 % de la surface. Les arbres doivent pouvoir y dépasser 5 m de hauteur lorsqu'ils arrivent à maturité.

Les forêts rencontrées en Europe occidentale sont des forêts tempérées (Figure 1). Elles sont situées entre les régions polaires et tropicales, où le climat comprend quatre saisons qui se distinguent par leur régime de température et de pluviométrie (M. B. Adams et al., 2019). Les forêts tempérées sont composées d'essences d'arbres feuillus ou résineuses.

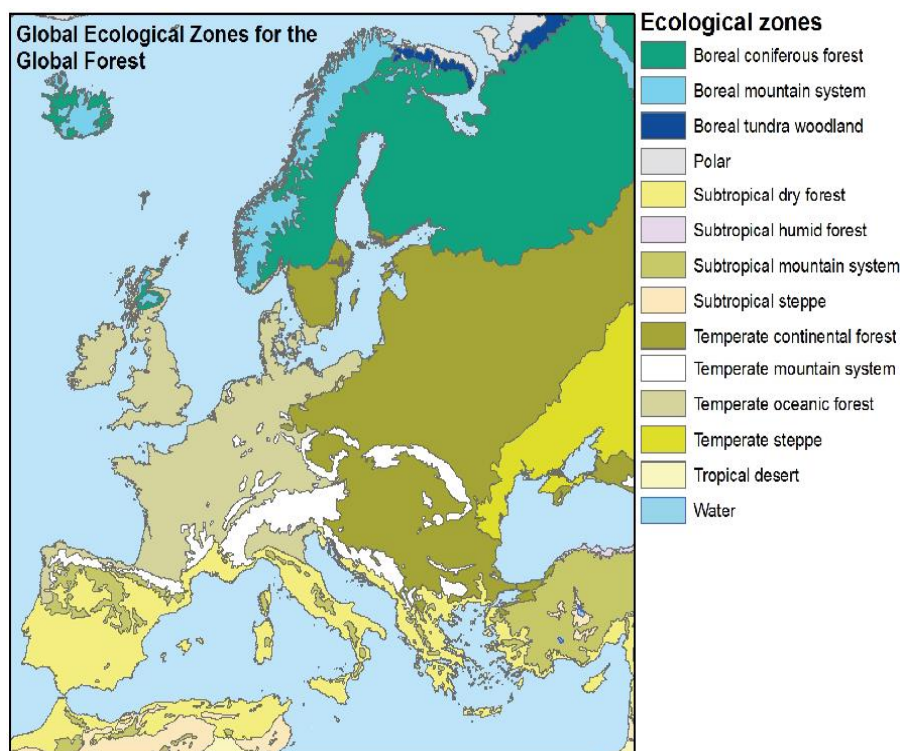


Figure 1 - Les zones écologiques en Europe (Institute for Environment and Sustainability et al., 2012).

Les activités humaines peuvent grandement influencer les forêts et leurs processus écologiques. Deux catégories se distinguent en fonction de l'impact anthropique : les forêts primaires et les forêts secondaires. Les forêts primaires ne sont pas ou peu impactées par les activités anthropiques, leurs processus naturels n'ont pas été modifiés et elles sont composées d'essences indigènes (Sabatini et al., 2021). Elles sont de grande importance pour la conservation de la biodiversité et ont une haute valeur culturelle (UNESCO, s. d.). Par exemple, la forêt primaire de Białowieża, en Pologne, fait partie du patrimoine mondial de l'UNESCO. Au cours des derniers siècles, l'activité anthropique croissante a limité la distribution des forêts primaires sur le continent européen, les concentrant majoritairement dans les régions boréales du nord de l'Europe tandis qu'elles ont complètement disparu dans certains pays, comme en Belgique (Figure 2). Les forêts secondaires ont été exploitées au moins une fois et se sont ensuite régénérées naturellement ou ont été replantées (CBD, 2006). Certaines d'entre elles ont récupéré des aspects naturels suite à un arrêt des activités humaines et bénéficient d'une protection spéciale, comme dans le cas des réserves forestières en Wallonie (SPW, s. d.). Les plantations ou forêts gérées sont des forêts secondaires exploitées, généralement pour leur bois, où des interventions humaines ont lieu régulièrement. Dans les faits, il existe un gradient d'influence humaine constituant un continuum entre forêts primaires, forêts secondaires en libre évolution et forêts secondaires gérées.

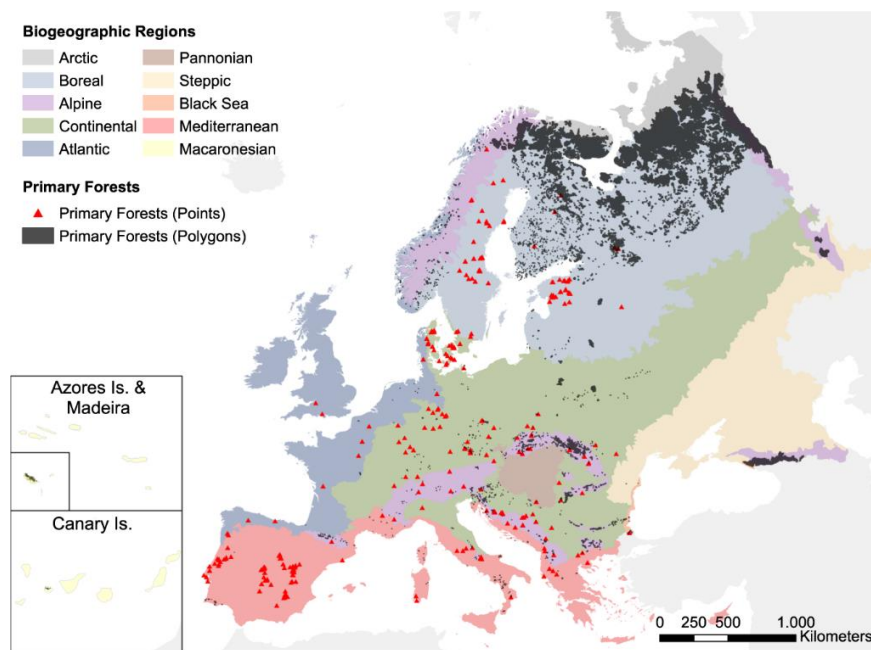


Figure 2 - Localisation des forêts primaires restantes en Europe en fonction des régions biogéographiques (Sabatini et al., 2021).

2.1.2. Intérêt et fonction des forêts pour l'humain

Les écosystèmes forestiers rendent de nombreux services à l'humain ce qui incite à leur protection (Commission Européenne, 2019). Mondialement, 1,6 milliard d'humains dépendent de la forêt comme principal moyen de subsistance (IUCN, 2021). Les bénéfices que les humains tirent des ressources ou processus naturels sont désignés par le terme « service

écosystémique » (Eustafor & Patterson, 2011). Par exemple, la forêt est l'unique source de bois, fournissant ainsi un service d'approvisionnement. À titre d'exemple, plus de 9 000 entreprises en dépendent en Wallonie (Filière Bois Wallonie, 2024). La forêt fournit également des services de régulation en capturant et séquestrant le carbone atmosphérique ou en maintenant la qualité des sols, des eaux et de l'air (Sing et al., 2015). Ensuite, les services culturels offerts par la forêt concernent des bénéfices non matériels améliorant le bien-être humain (Nilsson et al., 2011). Enfin, les services de soutien permettent d'entretenir et de maintenir les services d'approvisionnement, de régulation et culturels. C'est le cas de la photosynthèse, des cycles de nutriments ou encore de la biodiversité accueillie par les forêts (Sing et al., 2015). En outre, forêt et biodiversité sont étroitement liées car la forêt abrite 80 % des espèces terrestres (IUCN, 2021).

Aujourd'hui, la forêt a une vocation multifonctionnelle, visant à concilier plusieurs usages au sein d'un même espace, avec des fonctions parfois complémentaires (Schütz, 2000). La multifonctionnalité prône dès lors l'association d'intérêts plus anthropocentrés, comme la production, et des mesures de conservation et de protection de la nature. Une des stratégies pour atteindre cette multifonctionnalité est de mettre l'accent sur une biodiversité importante, permettant de remplir davantage de fonctions et de garantir une plus haute résilience de l'écosystème. Il est aussi conseillé de se reposer le plus possible sur les processus naturels déjà existants afin de maintenir un équilibre et la persistance du système (Thompson, 2009).

2.1.3. Pressions sur les forêts

Actuellement, la forêt fait face à de nombreuses pressions d'origines anthropiques qui mettent en péril son intégrité et sa vitalité et, par conséquent, les services écosystémiques qu'elle fournit. Le changement climatique et ses conséquences constituent une des grandes pressions sur les écosystèmes forestiers. À cette pression majeure s'ajoutent, localement ou globalement, la déforestation et la fragmentation des habitats, l'exploitation intensive, les espèces exotiques envahissantes ou encore l'eutrophisation et l'acidification des sols (Du et al., 2025 ; FISE, 2022 ; Grantham et al., 2020).

Changement climatique

Le changement climatique entraîne des modifications profondes du fonctionnement des écosystèmes et des processus naturels, notamment en milieu forestier. Ainsi, les forêts européennes connaîtront une plus haute fréquence de sécheresses extrêmes liées au changement climatique (Grossiord et al., 2015 ; Spinoni et al., 2018). Certaines régions verront la fréquence des sécheresses augmenter de 40 % dans les prochaines décennies. Une mortalité accrue des arbres causée par des sécheresses a déjà pu être démontrée en Europe par Senf et al. (2020). En Belgique, le hêtre subit un dépérissement qui peut notamment être relié à une vulnérabilité due à des stress hydriques (Pirronitto et al., 2022). Les canicules et sécheresses peuvent fragiliser ou même tuer les arbres à cause d'une disponibilité réduite en eau pour les tissus, de brûlures des feuilles et d'une production de sucres insuffisante pour le métabolisme de l'arbre dû à l'arrêt préventif de la photosynthèse (Vitasse et al., 2023). La fragilisation de l'arbre le rend alors plus vulnérable à des attaques de ravageurs et pathogènes pouvant induire

la mort de l'individu, même plusieurs années plus tard. Ces pathogènes et insectes voient également leur cycle de vie raccourcir dû aux températures plus élevées, leur permettant de proliférer plus rapidement (Lahlali et al., 2024). La crise des scolytes, responsable de plus de 8 % de la mortalité des arbres européens, peut être attribuée entre autres à la baisse de vitalité des arbres ainsi qu'à la dynamique de leur développement (Hlásny et al., 2021 ; Marini et al., 2017). D'autres perturbations naturelles comme les incendies ou les vents puissants augmenteront en fréquence et en magnitude au cours de ce siècle (Alcamo et al., 2007). De manière générale, le changement climatique risque de causer une inadéquation aux stations des essences indigènes déjà installées (Daise et al., 2011). La rapidité des changements ne laisse que peu de place aux adaptations naturelles et à la migration naturelle d'essences (Chakraborty et al., 2024). Des ébauches de solutions consistent donc à pratiquer une migration assistée des essences vers des stations plus adaptées et à diversifier les essences, ce qui permet d'augmenter la résilience en ne misant pas uniquement sur une seule essence qui pourrait s'avérer non adaptée face aux conditions incertaines (Grossiord et al., 2015).

Déforestation et fragmentation

L'Europe a connu une augmentation nette de sa surface forestière sur les trois dernières décennies (Figure 3). Néanmoins, les intenses déforestations du passé ont conduit à une faible couverture forestière actuelle (Kaplan et al., 2009) et une fragmentation importante des massifs forestiers (Wade et al., 2003). La fragmentation désigne la réduction et la division des surfaces d'un écosystème ou d'un habitat en parcelles plus petites, séparées et isolées les unes des autres (J. Ma et al., 2023). Ce processus se traduit par une plus faible connectivité des éléments du paysage et une augmentation de l'effet de bordure qui altère le microclimat et les conditions environnementales, réduisant ainsi la qualité de l'environnement (Lindenmayer & Fischer, 2013). L'effet de bordure entrave également le déplacement et la dispersion des organismes, qui, regroupés en populations de taille réduite dans les fragments, sont moins aptes à s'adapter à des perturbations (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

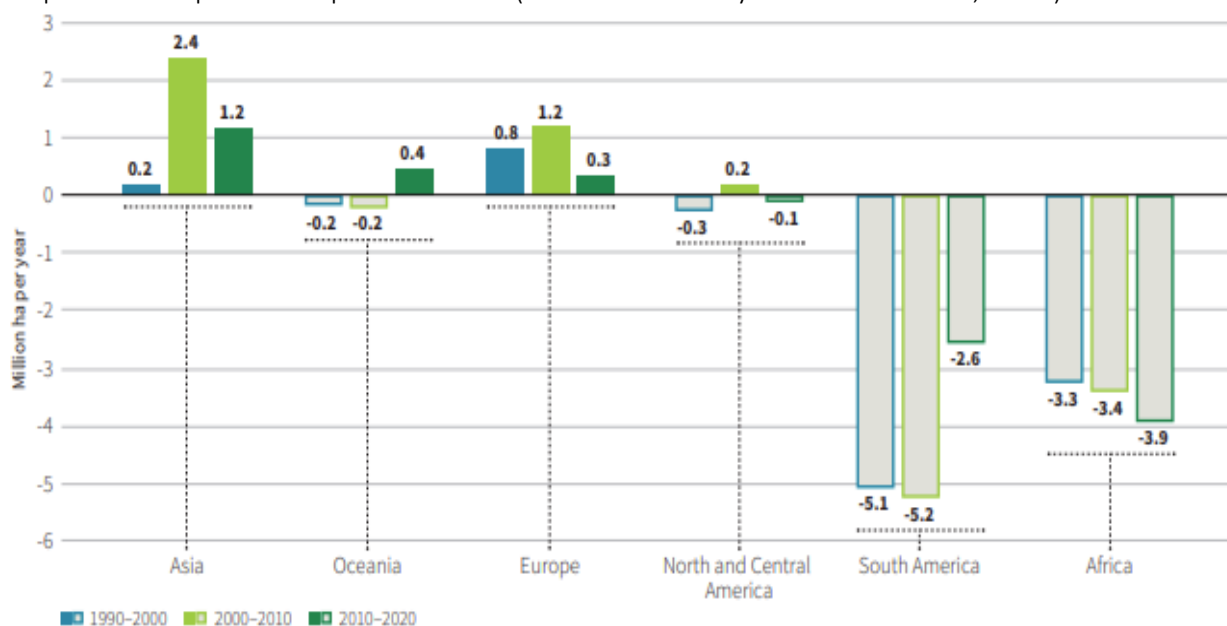


Figure 3 - Évolution de la surface forestière au cours des trois dernières décennies (1990-2020) par continent, exprimée en millions d'hectares par an (FAO, 2020).

Exploitation intensive : monoculture et travaux forestiers

L'exploitation forestière et les plantations sont nécessaires pour couvrir les besoins mondiaux en bois, un matériau durable et renouvelable (West, 2013). Cependant, cette exploitation constitue une perturbation du système naturel à cause des travaux mécanisés intenses et de la faible diversité en essences et habitats.

Des perturbations naturelles semblables aux travaux forestiers existent, comme les incendies naturels ou les chablis causés par le vent, et sont nécessaires pour les dynamiques écosystémiques à long-terme (Kuuluvainen, 2009). Mais elles apparaissent à des fréquences beaucoup plus faibles et de manière plus hétérogène et stochastique que l'exploitation par l'humain. Le cycle naturel en forêt est donc écourté par l'exploitation car le prélèvement d'arbres remplace leur mort de vieillesse ou autres causes naturelles. La coupe rase est la forme d'exploitation qui cause les impacts les plus importants sur l'écosystème et ceux-ci sont d'autant plus grands que la surface rasée est large (du Bus de Warnaffe, 2023). Une coupe rase peut provoquer un tassement du sol, une érosion du sol par mise à nu, une fragilisation des peuplements adjacents, des risques sanitaires par rapport aux insectes et pathogènes ou encore une perte de biodiversité locale. Cette activité anthropique modifie profondément l'environnement et fait perdre à la forêt certaines de ses caractéristiques de l'état sauvage et naturel. Les oiseaux, petits mammifères et organismes épiphytes perdent par exemple les habitats offerts par les arbres (Johansson, 2008 ; McCarthy, 2012 ; Simard & Fryxell, 2003).

La majorité des forêts de plantation dans le monde, comptant pour 7 % de la superficie forestière totale (FAO, 2020), sont des monocultures (West, 2013). Les forêts productives, même lorsqu'elles n'ont pas été plantées artificiellement, sont généralement formées de peuplements équiennes monospécifiques, où les arbres sont tous de la même essence et ont un âge proche (l'étendue d'âge des arbres n'excède pas les 20 % ; Bettinger et al., 2017). En effet, 75 % des forêts européennes sont équiennes (Commission Européenne, 2023). Ces peuplements ont une structure verticale et horizontale simplifiée (Figure 4) et s'éloignent de leur réalité naturelle. Une diversité en essences ainsi qu'une structure plus complexe et hétérogène fournissent davantage de niches écologiques, favorables à la biodiversité (Liu et al., 2018 ; MacArthur & MacArthur, 1961). Néanmoins, une hétérogénéité à l'échelle du paysage, sous forme de mosaïque d'habitats différents, pourrait être plus intéressante pour une haute biodiversité qu'une haute hétérogénéité au sein d'un peuplement (Savilaakso et al., 2021 ; Schall et al., 2018). La biodiversité forestière est cruciale étant donné que les diversités, fonctionnelle, spécifique et génétique, sont souvent synonymes de résilience de l'écosystème (Thompson, 2009).

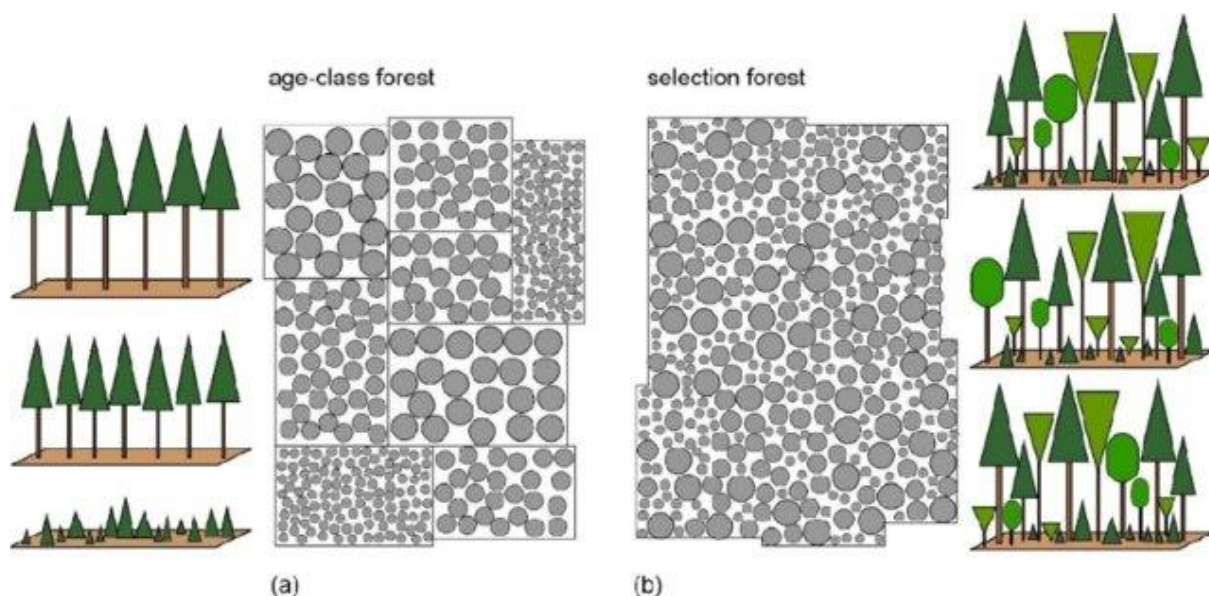


Figure 4 - Structures verticales et horizontales d'une forêt équirienne monospécifique (« age-class forest ») et d'une forêt inéquienne mélangée (« selection forest » ; Uhl et al., 2021)

Espèces exotiques envahissantes

L'introduction par l'humain d'espèces dans des régions situées en dehors de leur aire de répartition originale a pris énormément d'ampleur suite à l'amélioration des transports, la globalisation et la mondialisation (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Les espèces introduites qui parviennent à s'installer et se répandre et dont la présence menace les écosystèmes indigènes sont des espèces exotiques envahissantes (Vanderhoeven et al., 2006). Les espèces exotiques envahissantes colonisent rapidement les habitats indigènes ce qui perturbe le développement des espèces locales principalement par compétition, prédation ou propagation de pathogènes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Elles peuvent également influencer les conditions écologiques et donc les habitats et niches écologiques (Claessens & Wibail, 2021). L'espèce exotique envahissante la plus connue en forêt wallonne est le cerisier tardif (*Prunus serotina*). Cet arbre se répand très rapidement par reproduction sexuée et multiplication végétative et empêche ainsi la régénération des essences locales (Claessens & Wibail, 2021). Parmi les espèces herbacées forestières, la renouée du Japon (*Fallopia japonica*) est également un cas connu en Belgique. Ces espèces peuvent causer des dérèglements majeurs des écosystèmes et même provoquer l'extinction locale d'espèces natives (Krcmar, 2008).

Conséquences sur la structure et l'état naturel des forêts

Les forêts subissent une combinaison de pressions d'origine anthropique, dont les effets peuvent mener à des changements fondamentaux nettement plus rapides que les changements naturels. Le changement climatique menace les essences installées et met ainsi en péril la stabilité de l'écosystème. Cette pression est amplifiée car les forêts sont fragilisées et perdent en résilience à cause de la fragmentation, de la simplification des structures naturelles causées par la sylviculture intensive et de la modification des équilibres entre espèces induite par la prolifération d'espèces exotiques envahissantes. Les pressions et leurs

conséquences sur l'écosystème forestier se répercutent aussi sur la biodiversité qu'il abrite. Leur impact peut cependant être difficile à évaluer et nécessite des métriques intégrant la complexité de l'écosystème. Les forêts les plus lourdement impactées, généralement les forêts secondaires gérées et issues de plantation, ont perdu de nombreuses caractéristiques naturelles et l'impact anthropique y est clairement visible. À l'inverse, les forêts plus préservées, souvent les forêts primaires, ne montrent que peu, voire aucune, trace d'influence anthropique.

2.1.4. État des forêts en Wallonie

En Wallonie, 33 % de la surface est occupée par des forêts, soit 557 300 ha (Filière Bois Wallonie, 2024). Les peuplements feuillus, dominés par le chêne (*Quercus robur* et *Quercus petraea*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*), couvrent 56 % de la surface forestière productive, contre 42 % pour les résineux, principalement représentés par l'épicéa (*Picea abies*).

Près de la moitié de la surface forestière wallonne (49 %) est détenue par des propriétaires publics, le reste étant répartis entre 81 713 propriétés privées, souvent de très petites tailles : 91 % d'entre elles font moins de 5 ha. De plus, 53 % de ces propriétés privées ne sont pas d'un seul tenant (Colson et al., 2004). Ces chiffres témoignent d'un morcellement important de la forêt privée qui complique la gestion forestière et nuit à la cohérence écologique à l'échelle du paysage (Rondeux et al., 2015).

Le taux de boisement et l'essence dominante varient avec l'altitude en Région wallonne : les plaines à moins de 100 mètres d'altitude, situées principalement au nord-ouest, présentent un taux de boisement de seulement 8 % et sont dominés par les feuillus (96 % des essences), tandis que pour une altitude supérieure à 300 m, dans le sud-est, la moitié de la surface est boisée, majoritairement par des résineux (63 % ; Lecomte et al., 2002). La pression anthropique sur les forêts est probablement plus élevée dans les provinces plus peuplées comme le Brabant-Wallon (33 habitants par hectare de forêt contre 1 habitant par ha dans la province de Luxembourg).

Par ailleurs, la forêt wallonne est considérée comme très dénaturée car selon Kervyn et al. (2014), seulement 40 % des forêts du XVIII^e siècles sont aujourd'hui encore des forêts feuillues, comme initialement. Ces forêts sont appelées des forêts anciennes subnaturelles et sont intéressantes écologiquement car relativement épargnées (Jacquemin et al., 2014). De plus, au cours des deux derniers siècles, seul un tiers de la superficie forestière wallonne n'a pas connu de perturbation majeure (mise en culture par exemple). Néanmoins, environ un quart de la surface forestière (136 000 ha) est située dans le réseau Natura2000 (NTF, 2021), assurant une série de mesures de conservation et de protection, tandis que 10 000 ha sont placés en réserves intégrales ou dirigées, dépourvues de pratiquement toute intervention humaine (SRFB, s. d.).

2.2. Naturalité

2.2.1. Concept de naturalité

L'humain est la cause de changements écologiques profonds depuis la fin du Pléistocène (il y a 50 000 ans ; Goudie, 2018 ; Pires, 2024). Il n'est, par conséquent, pas possible de complètement dissocier nature et humain. Il faut donc accepter une certaine part d'influence humaine lors de la détermination du degré naturel d'un écosystème et du choix de l'état de référence naturel.

Connaître l'impact humain « récent » (généralement au cours des derniers siècles ; Czech, 2004) reste capital pour la compréhension des écosystèmes et pour la conservation et protection de la biodiversité (Ridder, 2007). Cet impact est repris dans le concept de naturalité, défini comme la proximité d'un écosystème à son état naturel potentiel, dépourvu d'influence humaine (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). Il s'agit alors de comparer la composition, la structure et le fonctionnement de l'écosystème à son état de référence. Guetté et al. (2018) identifient au sein de la naturalité l'intégrité biophysique et la spontanéité, aussi appelées respectivement naturalités biologique et anthropique (Gosselin et al., 2021). La naturalité biologique fait principalement référence à la composition en communautés, espèces et gènes et leurs abondances respectives. Ainsi, un écosystème comportant de nombreuses communautés et espèces indigènes avec une haute diversité génétique, comme la plupart des forêts primaires, sera considéré comme ayant une importante naturalité biologique. À l'inverse, un milieu fortement transformé tel une plantation monospécifique d'arbres exotiques aura une faible naturalité biologique. La naturalité anthropique concerne, quant à elle, la spontanéité des processus naturels des écosystèmes : ils sont spontanés s'ils ont lieu de manière naturelle, sans intervention artificielle (Guetté et al., 2018). C'est à nouveau le cas de la plupart des processus en forêt primaire, dépourvus d'influence humaine importante, mais une parcelle anciennement exploitée par l'humain peut également afficher une spontanéité importante si la nature s'y développe à nouveau librement, par exemple dans le cas de certaines réserves intégrales. La naturalité anthropique désigne donc toutes les dynamiques naturelles et vise à déterminer l'influence humaine sur les processus naturels (Benest et al., 2021).

La continuité spatio-temporelle est considérée par certains chercheurs comme la troisième composante de la naturalité. Elle est pourtant directement liée aux deux caractéristiques précédentes et peut donc être incluse dans celles-ci (Gosselin et al., 2021). La continuité spatio-temporelle est nécessaire à la fois pour la diversité des espèces et des habitats mais également pour assurer le maintien des processus de l'écosystème.

La naturalité est utilisée pour appréhender l'état d'un espace naturel et ce qui le sépare de son état de référence naturel, rendant possible l'instauration de mesures pour y restaurer les conditions naturelles et protéger l'existant (McGowan et al., 2020). En effet, des écosystèmes à haute naturalité sont cruciaux pour le maintien de la biodiversité native, adaptée à ces conditions naturelles (Steinhoff, 2012). Dans cette optique, la restauration d'habitats en mauvais état permet d'augmenter la biodiversité et la résilience des écosystèmes (EEA, 2024).

2.2.2. La naturalité en forêt

Les pressions vues précédemment menacent le bon fonctionnement et la survie des forêts. Il est donc nécessaire de protéger, conserver et restaurer les forêts (Commission Européenne, 2019). Idéalement, cette protection doit couvrir des forêts situées le long d'un continuum de pression humaine afin d'assurer une protection au plus grand nombre d'espèces possibles (O'Connor et al., 2021). En milieu forestier, le concept de naturalité trouve donc également une grande utilité.

L'artificialisation la plus marquante en forêt est liée à l'exploitation de bois. Ainsi, la naturalité anthropique dépend majoritairement de l'intensité de l'exploitation forestière ou de la durée après l'arrêt de celle-ci. La naturalité biologique, même si elle est inévitablement impactée par l'activité humaine, peut malgré tout être élevée en présence d'exploitation. Cet aspect de la naturalité se traduit en forêt par la présence de structures naturelles comme des dendromicrohabitats (cavités, excroissances, exsudats... ; Kraus et al., 2016) ou du bois mort et d'une composition spécifique diversifiée (Gosselin et al., 2017). La gestion forestière menace toutefois ces dendromicrohabitats et évacue souvent le bois mort. Certains groupes taxonomiques comme les insectes saproxyliques et les espèces épiphytes dépendent de bois matures (bois mort, sénescents et de stades âgés) et sont donc particulièrement sensibles aux modes de gestion (Vallauri et al., 2016). Une gestion sylvicole adaptée peut maintenir ou recréer les structures naturelles via des îlots de sénescence et de vieillissement et en n'enlevant pas le bois mort (du Bus de Warnaffe, 2023), améliorant ainsi la naturalité biologique dans une forêt gérée. Une classification des types de forêts selon leur naturalité anthropique et biologique est montrée à la Figure 5 (Gosselin et al., 2021). Certaines forêts y sont définies par leur naturalité biologique (en jaune), d'autres par une combinaison de la naturalité biologique et anthropique (forêts plantées exotiques, forêts plantées natives, forêts exotiques à régénération naturelle ; couleur marron), tandis que les forêts représentées en vert sont principalement définies selon leur naturalité anthropique. Les forêts plantées partiellement naturelles (en bleu) présentent, quant à elles, une variabilité importante le long des deux axes. Selon les cas, une forêt gérée peut donc avoir une plus haute naturalité biologique qu'une forêt en libre évolution (où l'humain n'intervient plus), mais aura toutefois une naturalité anthropique nettement plus faible car cet aspect dépend directement de l'influence humaine et de la durée depuis la dernière intervention.

Étant constituée de deux axes distincts (anthropiques et biologiques) et ayant un caractère conceptuel, l'évaluation de la naturalité d'un espace naturel est complexe. Des métriques facilement mesurables et des méthodes robustes et efficaces sont donc nécessaires pour quantifier la naturalité et s'affranchir de classifications et comparaisons potentiellement arbitraires.

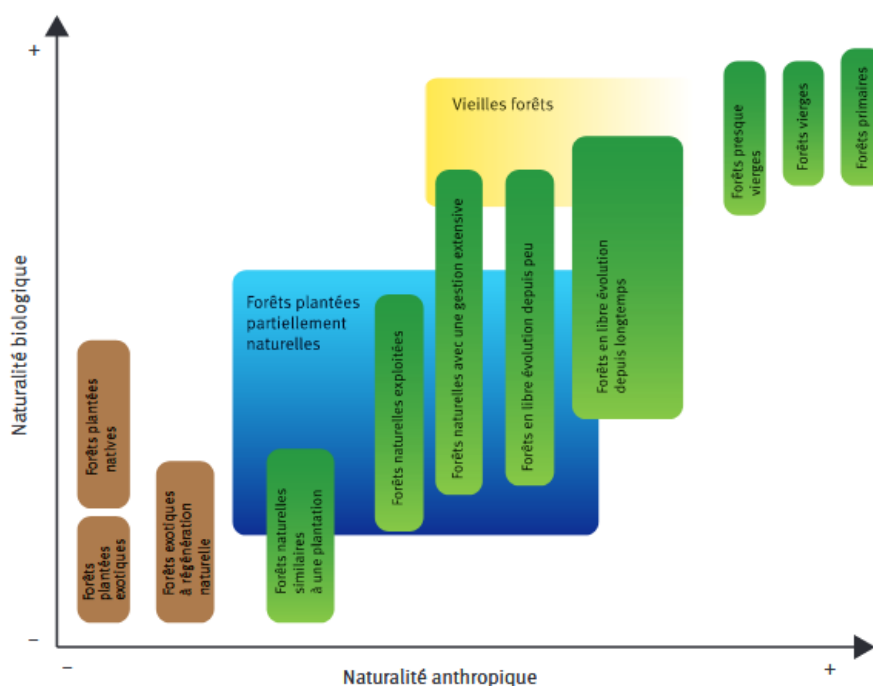


Figure 5 - Gammes de naturalité anthropique (spontanéité) et naturalité biologique (intégrité biophysique) pour différents types de forêts (Gosselin et al., 2021).

2.2.3. Évaluation de la naturalité en forêt

Mesure de la naturalité globale

Avant la séparation en composantes anthropiques et biologiques, permettant une quantification plus détaillée, la naturalité globale d'un écosystème a fréquemment été évaluée de manière arbitraire, voire subjective (Machado, 2004). Vers la fin du xx^e siècle, plusieurs chercheurs ont proposé des tentatives de critères sans pour autant définir un protocole clair. Or, afin d'assurer des efforts de conservation efficaces, il faut pouvoir classer un écosystème le long d'un gradient de naturalité non arbitraire (Angermeier, 2000). La naturalité ne peut cependant pas être mesurée directement et doit être évaluée à travers des indicateurs définis sur base de valeurs références typiques d'un état naturel (Mcroberts et al., 2012).

En Europe, un système de mesure de la naturalité globale a déjà été testé pour des forêts de hêtres et est basé sur des indicateurs disponibles dans les inventaires nationaux (Mcroberts et al., 2012). Cet outil est encore en développement pour pouvoir être appliqué à d'autres types de forêt. Il est néanmoins limité car il possède une faible résolution spatiale.

La naturalité peut être approchée par divers indices de biodiversité. Cependant, la mesure de biodiversité n'est souvent pas assez complète et peut comporter des biais importants. Par exemple, elle est influencée par la richesse naturelle initiale et n'intègre pas bien les pressions anthropiques (Eichner & Tschirhart, 2007). Le DNB (divergence from natural biodiversity) est une métrique comparant le nombre d'espèces au nombre d'espèces que l'on trouverait dans l'écosystème naturel de référence. Cet indice est supposé se défaire de certains des biais mais nécessite l'existence d'un modèle de l'écosystème.

Au vu de la variété des environnements naturels, il est fastidieux d'élaborer un indice général pour la naturalité et il peut être préférable de construire des indices par types d'écosystèmes. De plus, une utilisation de plusieurs indicateurs est préconisée pour ne pas tirer de conclusions erronées (Bastrop-Birk et al., 2014). Il est par exemple possible de mesurer séparément les composantes anthropiques et biologiques, voire des variables spécifiques à ces composantes pour estimer la naturalité globale. Il reste toutefois important de considérer la naturalité comme un ensemble et de ne pas délaisser certaines de ses composantes (Siipi, 2004).

Mesure de la naturalité biologique

Actuellement, la mesure de la naturalité biologique d'une forêt se fait principalement à l'aide de comparaisons empiriques avec des forêts en libre évolution, jugées comme étant les plus proches de l'état naturel (Gosselin et al., 2021). La composition en espèces est une caractéristique de la naturalité biologique qui peut être évaluée, même si ce n'est pas toujours aisé (von Hirschheydt et al., 2024). La proportion d'espèces indigènes témoigne ainsi d'une plus haute naturalité et peut servir de base pour des indicateurs (Reif & Walentowski, 2008). L'hétérogénéité verticale et horizontale du couvert, visibles sur la Figure 6, donnent également des indications sur la naturalité biologique. Ces variables peuvent être estimées de manière visuelle, par des mesures (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002) ou encore approximées grâce aux essences, à la hauteur et à la circonférence des arbres (Mcroberts et al., 2012). Le nombre, volume et type de très gros bois et de bois morts sont aussi des variables indicatrices de naturalité biologique.

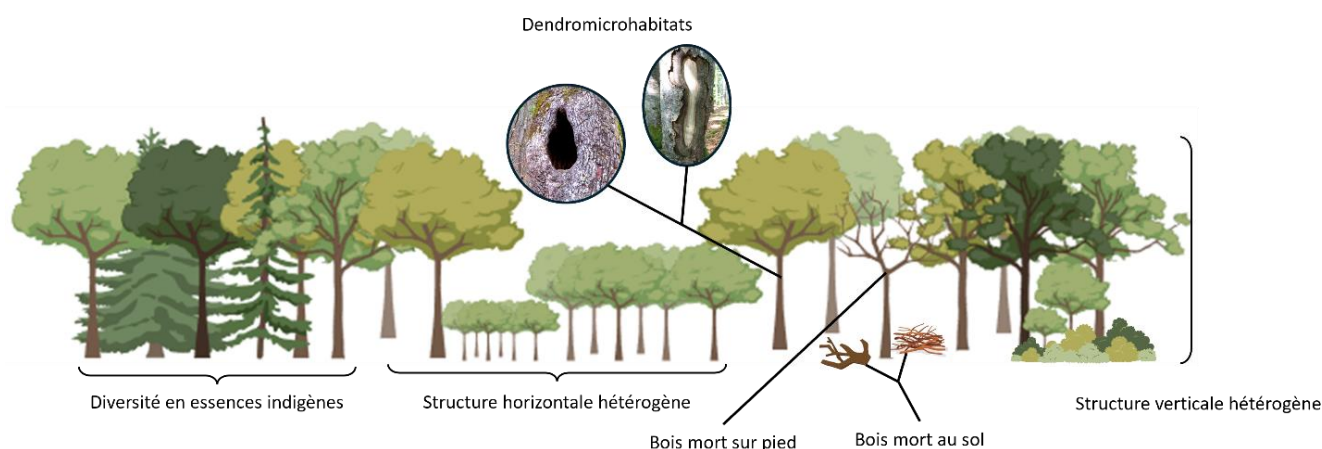


Figure 6 – Différentes caractéristiques de la naturalité biologique en forêt, vue schématique.

Mesure de la naturalité anthropique

Déterminer la naturalité anthropique d'un écosystème revient à mesurer son degré de libre évolution, c'est-à-dire à quel point l'écosystème a pu se développer sans interventions et perturbations humaines. Il n'existe pas de gradient de naturalité anthropique défini (Gosselin et al., 2021), mais les types d'interventions (passées ou présentes) ou, dans le cas de forêts en libre évolution, la durée depuis la dernière intervention, sont des éléments de comparaison. Ils donnent des indications sur la valeur de la naturalité anthropique.

Il est possible d'étudier l'historique des interventions humaines pour voir quelles opérations de gestion ont été appliquées et quand elles ont eu lieu. En milieu forestier, cet historique n'est souvent pas disponible car il n'a pas été conservé rigoureusement (Gosselin et al., 2021). Par ailleurs, le morcellement des propriétés rend l'obtention d'un historique plus difficile. Il est également possible d'étudier les opérations humaines grâce à des outils de télédétection mais ceux-ci ne permettent pas de remonter loin dans le passé. Une troisième méthode consiste à relever des traces d'exploitation et de gestion sur le terrain (Mcroberts et al., 2012). Cette méthode n'est pas forcément adaptée aux comparaisons entre sites à grande échelle car les résultats dépendent fortement de la taille des placettes d'échantillonnage. D'autres activités humaines en dehors de la gestion peuvent diminuer la naturalité anthropique forestière comme la chasse ou le tourisme, par exemple. Leur impact est difficilement mesurable et nécessite un outil plus global et intégratif.

Limites des mesures existantes

De nombreux indicateurs de la naturalité déjà existants sont souvent incomplets. Ils fournissent des informations sur un aspect précis de la naturalité ou ne prennent pas en compte les interactions écosystémiques. De plus, la mise en place de ces outils est souvent chronophage et demande une connaissance et une expertise poussées de l'écosystème. Enfin, il n'existe actuellement pas suffisamment de méthodes d'évaluation de la naturalité forestière (Mcroberts et al., 2012). Il est crucial de développer des outils accessibles pour des personnes non expertes dans le domaine, rapides d'utilisation et fournissant des informations complémentaires aux indicateurs déjà existants.

2.2.4. Bioindication de la naturalité

En raison de la complexité structurelle et fonctionnelle des écosystèmes, l'évaluation de leur naturalité est souvent difficile, car elle repose sur des critères multiples, parfois subjectifs ou dépendants du référentiel choisi. La bioindication de la naturalité peut alors être une méthode de quantification permettant d'intégrer cette complexité, car les organismes bioindicateurs sont des parties intégrantes de l'écosystème.

La bioindication s'appuie sur l'observation ou l'analyse de certains organismes, les bioindicateurs, qui apportent des informations qualitatives ou quantitatives sur des caractéristiques de leur environnement (Markert et al., 2003). La présence, l'abondance et le développement de ces organismes sont directement impactés par l'environnement et en interaction avec celui-ci. Selon la sensibilité aux variables environnementales, ils fournissent

des éléments informatifs sur la nature, l'intensité et les changements de ces variables. Un bon organisme indicateur comprend plusieurs caractéristiques (Holt & Miller, 2010) :

- il est sensible à la variable à indiquer et sa réponse reflète celle de l'écosystème entier ;
- son aire de répartition couvre l'ensemble de la zone d'étude ;
- il est commun ;
- il est bien documenté dans la littérature et est facile à étudier.

La bioindication peut être avantageuse car elle permet de remplacer ou compléter des mesures nécessitant de l'équipement spécialisé (Wiłkomirski, 2013) et ainsi engendrer des économies sur le plan financier et temporel. Cette méthode prend également en compte une multitude de variables environnementales et est donc une description davantage intégrative et systémique que la plupart des mesures (Markert et al., 1997). L'inconvénient qui en résulte est l'impossibilité d'isoler l'influence d'un seul paramètre (Gadzała-Kopciuch et al., 2004). L'interprétation des données de bioindication peut alors exiger l'étude et la connaissance de l'écologie et des spécificités d'un indicateur, ainsi que les variables environnementales influant sur ces organismes. En fonction de la répartition spatiale et de la durée de vie des bioindicateurs, il est souvent possible d'étudier des échelles spatiales et temporelles conséquentes (Markert et al., 1997). Cependant, l'écologie et les communautés pouvant varier géographiquement, la bioindication ne peut en général pas être appliquée en dehors de son domaine prédéfini (Erdős et al., 2017).

L'aspect systémique et intégratif de la bioindication est particulièrement intéressant dans le cadre de l'évaluation de la naturalité, elle aussi basée sur l'ensemble de l'écosystème. Les taxa indicateurs choisis doivent être sensibles aux changements écologiques et ces changements doivent être repérables en mesurant ces indicateurs (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). De plus, cette mesure doit être facile (demandant peu d'expertise) et peu coûteuse. Du Bus de Warnaffe & Devillez (2002) proposent les plantes vasculaires comme taxa indicateurs de la naturalité. En effet, ces plantes peuvent être utilisées en tant que bioindicatrices de manière rapide et robuste grâce à des différences en tolérance à la dégradation de la nature (Erdős et al., 2017). Les lichens et les bryophytes ont également un potentiel d'indication intéressant car ce sont des organismes très sensibles aux conditions environnementales et leurs communautés en forêt fournissent une multitude d'informations sur l'état et les propriétés de la forêt (Jovan, 2008).

2.3. Lichens : indicateurs de la naturalité en forêt

2.3.1. Caractéristiques des lichens

Symbiose d'un champignon et d'une algue

Les lichens sont des organismes se composant d'une symbiose entre un partenaire fongique, le mycobionte, et au moins un partenaire photosynthétique, le photobionte (Figure 7 ; Nash III, 2008). Ils sont très répandus et occupent environ 8 % de la surface terrestre (Asplund & Wardle, 2017).

Le mycobionte représente la majorité de la biomasse du lichen et forme le thalle, l'appareil végétatif du lichen (Honegger, 2009). Ce partenaire fongique est, pour 99 % des lichens, un champignon appartenant aux ascomycètes. Le mycobionte ne peut en général pas se développer en dehors des associations symbiotiques, ce sont des biotrophes obligatoires. Les photobiontes sont soit des algues vertes (environ 85 % des lichens) soit des cyanobactéries (environ 10 % des lichens), soit une combinaison des deux. Ces organismes photosynthétiques, peuvent, quant à eux, généralement vivre en dehors de la symbiose lichénique.

Les cellules du photobionte, colorées en vert sur la Figure 7, se situent proches de la surface dans la partie supérieure de la médulle (Nash III, 2008). Cette couche se situe sous une autre couche hyphale servant notamment de protection, le cortex supérieur. Sur la partie inférieure du thalle, le cortex inférieur, sont attachées les rhizines, des organes de fixation. Les rhizines permettent au lichen de s'ancrer sur des substrats tels que le sol (lichens terricoles), les roches (lichens saxicoles) ou des plantes, notamment l'écorce (lichens corticoles, un type de lichens épiphytes).

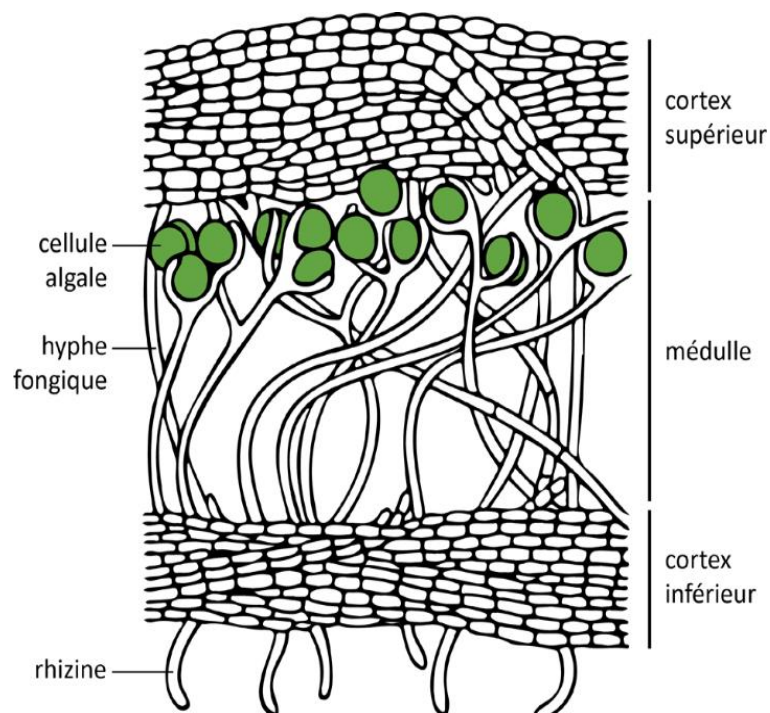


Figure 7 - Coupe transversale schématique d'un thalle lichénique. Le mycobionte est représenté en noir et le photobionte en vert (biogeoscience.eu).

Nutrition des lichens

Les lichens obtiennent l'énergie nécessaire à leur métabolisme grâce aux produits de la photosynthèse effectuée par le photobionte (Nash III, 2008). N'étant pas pourvu de racines, les lichens dépendent généralement de sources atmosphériques pour l'apport de nutriments, à travers des dépôts humides (précipitations et condensation) ou secs (absorption gazeuse directe et sédimentation). Les lichens peuvent tout de même être en interaction avec leur support. Pour les lichens épiphytes, par exemple, le ruissellement sur l'arbre transporte jusqu'au lichen divers nutriments, dont la composition varie selon l'essence de l'arbre. La disponibilité de ces nutriments et leur absorption par le lichen peuvent être influencées par le pH de l'écorce.

Croissance

Les lichens sont des organismes montrant des durées de vies très variables, généralement en lien avec leur vitesse de croissance (Armstrong, 2015). Certaines espèces très longévives peuvent atteindre quelques dizaines à plusieurs centaines d'années. La croissance lichénique diffère fortement en fonction des espèces et des conditions de croissance, s'étendant de quelques micromètres à plusieurs millimètres par an (Honegger, 2009). La taille, l'âge et la vitesse de croissance des lichens peuvent être utilisés notamment en lichenométrie pour dater les substrats sur lesquels ils poussent.

Reproduction

Les lichens, comme la plupart des champignons, peuvent adopter des stratégies de reproduction sexuées et asexuées, assurées principalement par le mycobionte (Nash III, 2008).

La reproduction sexuée du mycobionte mène à la formation de spores qui ne sont pas associées aux cellules du photobionte. La plupart des partenaires fongiques étant des ascomycètes, ces spores sont généralement formées dans des asques (Figure 8a). Ces asques se situent à leur tour dans des structures de reproduction spéciales du thalle, généralement des apothécies à la forme évasée (Figure 8a). Les mycobiontes se développant à partir des spores disséminées doivent ensuite parvenir à retrouver une association photosynthétique.

La reproduction asexuée ou végétative peut consister en une propagation soit du mycobionte (propagules non symbiotiques) soit du mycobionte et du photobionte conjointement (propagules symbiotiques). Les pycnides, par exemple, sont des structures libérant des conidies (spores mitotiques), formées de cellules fongiques. Les soralies et les isidies, quant à elles, forment des propagules symbiotiques. Les soralies sont des déchirures du thalle laissant s'échapper des cellules algales entourées d'hyphes fongiques, les sorédies (Figure 8b). Les isidies sont des excroissances du thalle qui s'en détachent facilement devenant ainsi des propagules (Figure 8c).

La dispersion lichénique se fait principalement par le vent. Cette dispersion reste généralement plutôt locale. On observe par exemple une réduction importante du nombre de thalles dispersés entre un rayon de 10 m et de 100 m autour de l'arbre initial (Dettki et al., 2000). Une étude observe une distance de dispersion moyenne et maximale de 35 et 75 m respectivement pour l'espèce *Lobaria pulmonaria* (Öckinger et al., 2005). De nombreux lichens sont donc caractérisés par une capacité de dispersion limitée, même si certaines espèces peuvent atteindre de plus grandes distances. Elles dépendent alors plus de la quantité d'habitats adaptés que de la connectivité (Gjerde et al., 2015).

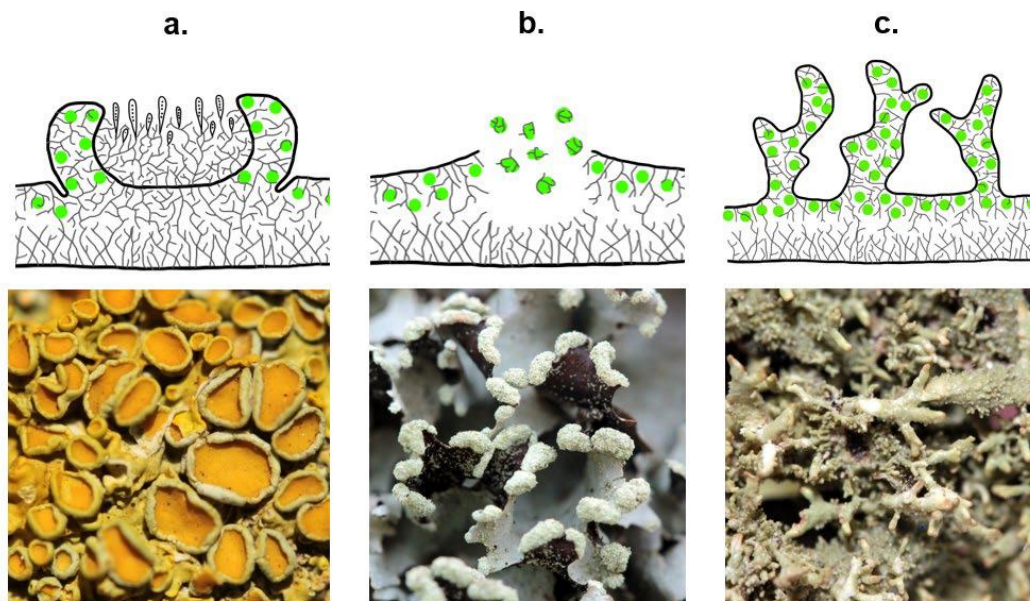


Figure 8 – Principales structures de reproduction chez les lichens. Schémas en coupe transversale et photographies d'apothécies avec des asques contenant des spores (a), de soralies (b) et d'isidies (c ; Hugo Counoy). Les schémas montrent le mycobionte en noir et le photobionte en vert.

Écologie des lichens

Les lichens peuvent vivre dans des conditions très variées, à l'image de certaines espèces vivant dans des environnements extrêmes comme des déserts, des environnements polaires ou de haute altitude (Miralles et al., 2015). Leur activité photosynthétique demande un accès à la lumière et au CO₂ et un apport d'eau. En effet, les lichens sont des organismes poïkilohydriques, ne pouvant pas réguler leur teneur en eau. Ils dépendent alors entièrement des conditions externes mais peuvent toutefois être résistants à la dessiccation.

En forêt, les conditions de croissance des lichens dépendent fortement de la canopée, qui détermine l'accès à la lumière et joue sur les conditions hydriques (Benítez et al., 2024). Les espèces peuvent présenter des préférences écologiques très diverses, recherchant des microhabitats particuliers, liés notamment à la texture et au pH de l'écorce (Boggess et al., 2024). Les forêts à haute naturalité ont des arbres d'âges très différents, un plus grand nombre d'essences et une abondance de bois mort créant une diversité de microhabitats et favorisant ainsi la diversité lichénique.

2.3.2. Indication de la naturalité par les lichens

Certains groupes de lichens présentent une sensibilité aux perturbations anthropiques et apportent dès lors des informations sur leur environnement (Nimis et al., 2002). En forêt, des perturbations comme des coupes rases peuvent modifier l'environnement et les conditions de croissance des lichens, modifiant également leurs communautés, car certaines espèces possèdent des exigences écologiques associées à des forêts anciennes à haute naturalité (Benítez et al., 2024). De plus, leur longévité permet de rendre compte de la continuité temporelle des conditions environnementales tandis que leur capacité de dispersion relativement réduite informe sur la continuité spatiale des caractéristiques écologiques requises (Fritz et al., 2008). Ces raisons font des lichens un groupe d'organismes particulièrement propice à la bioindication de la naturalité forestière, illustré notamment par les nombreuses études à ce sujet (Coppins & Coppins, 2003 ; Giordani et al., 2012 ; Miller et al., 2020).

La diversité en lichens épiphytes peut être utilisée comme indicateur de la naturalité forestière (Czerepko et al., 2021), mais il est également possible d'utiliser des espèces indicatrices comme *Bryoria* sp., *Chrysothrix candelaris*, *Lobaria pulmonaria*, *Menegazzia terebrata*, *Thelotrema lepadinum* ou encore *Usnea* sp. (Dymytrova et al., 2018). En Wallonie, un premier indicateur a été élaboré sur base d'observations sur le terrain et de connaissances de la littérature (Delahaye et al., 2024).

Dymytrova et al. (2018) évoquent néanmoins des limitations à l'applicabilité de leur méthode de bioindication comme la non-exclusivité des espèces aux forêts naturelles, nécessitant ainsi une cooccurrence d'indicateurs, ou encore la difficulté d'identification pour les non lichénologues (Dymytrova et al., 2018). De plus, l'utilisation d'espèces indicatrices n'est souvent possible qu'à une échelle régionale, inféodant la plupart des outils de bioindication à leur région de développement (Malíček et al., 2019). D'autres limites à la bioindication de la naturalité résident notamment dans la difficulté à distinguer l'influence de variables naturelles propres au site de celle des variables liées à la naturalité. Dans ce contexte, Brunialti et al. (2010) recommandent même, pour le suivi à long terme d'une parcelle, de s'appuyer sur les espèces observées sur place plutôt que sur une liste d'espèces indicatrices sélectionnées *a priori*. Parmi les variables du site potentiellement influentes, la structure du peuplement et le microclimat qui en découle favorisent voire protègent certaines espèces indicatrices, pouvant ainsi influencer le résultat de l'indication (Łubek et al., 2018). La bioindication peut également être impactée par l'échantillon d'arbres inventoriés, car la composition en lichens épiphytes est fortement dépendante de la diversité en support (essence, circonférence et caractéristiques de l'écorce ; Mežaka et al., 2012).

3. Objectifs et démarche

Dans la perspective d'enrichir les outils d'évaluation de la naturalité des forêts, de nombreux auteurs ont étudié le lien entre la présence lichénique et la naturalité en Europe et un premier outil de bioindication à l'aide de lichens épiphytes a vu le jour en Wallonie en 2024. Afin d'en renforcer la robustesse, une amélioration de cet outil est envisagée pour mieux prendre en compte les potentiels biais susceptibles d'influencer la présence d'espèces indicatrices, notamment le type de peuplement, les caractéristiques des arbres échantillonnés et l'hétérogénéité spatiale.

Par conséquent, l'objectif de ce mémoire est d'étudier quels sont les principaux éléments à prendre en compte lors de la création ou de l'amélioration d'un outil de bioindication de la naturalité forestière. Cet objectif amène deux questions de recherche :

- 1) Quels sont les facteurs environnementaux influençant la présence de lichens épiphytes à l'échelle du site et de l'arbre dans les forêts wallonnes ?
- 2) Quel est l'impact de l'hétérogénéité spatiale de la composition lichénique sur l'évaluation de la naturalité forestière par bioindication ?

Afin de répondre à cette première question, des données issues d'un relevé des lichens épiphytes ayant porté sur 36 sites représentatifs des forêts à haute naturalité de Wallonie ont été utilisées. Ces sites comprennent des chênaies, des hêtraies, des mélanges chêne-hêtre et des peuplements d'autres feuillus. Outre la présence et fréquence des lichens, des variables environnementales y ont été évaluées comme le type de peuplement à l'échelle du site et l'essence et la circonférence des arbres inventoriées à l'échelle locale, permettant d'étudier le lien entre ces variables et la présence lichénique.

Un nouveau relevé a été réitéré dans trois directions à plusieurs dizaines de mètres des placettes initiales de quatre sites du premier relevé, afin d'étudier l'hétérogénéité spatiale. Ce relevé a permis de réévaluer la naturalité des sites sur base des espèces observées.

4. Matériel et méthodes

4.1. Zone d'étude

4.1.1. Caractéristiques de la Wallonie

Le territoire wallon s'étend d'une altitude inférieure à 25 m jusqu'au point culminant, le signal de Botrange, situé à 694 m d'altitude (Ozer, 1982). L'altitude croît et forme un gradient entre les plaines situées au nord et à l'ouest de la région et la haute Belgique, au sud et à l'est, où l'altitude est comprise entre 200 m et plus de 500 m (SPF, s. d.).

Les précipitations en Wallonie varient principalement en fonction de l'altitude. En moyenne, on mesure entre 700 et 850 mm de précipitations annuelles dans les zones à plus basse altitude et entre 750 et plus de 1400 mm annuels en haute Belgique (IRM, 2025). La Wallonie comporte deux régions bioclimatiques (ou biogéographiques) différentes : le domaine atlantique et le domaine continental ou médio-européen (Figure 2 ; Claessens & Wibail, 2021). Le domaine atlantique est caractérisé par un climat océanique avec des précipitations modérées et fréquentes, des étés tièdes et des hivers peu froids, alors que le domaine continental possède un climat à étés plus secs et hivers plus rudes (Biologie végétale, s. d.).

4.2. Sélection des sites

Dans le cadre du projet ÉPIFOR, la collecte de données s'est déroulée, dans des peuplements matures en forêts feuillues wallonnes. Au total, 36 sites ont été sélectionnés sur l'ensemble de la Wallonie (Figure 9) et donc au sein des deux régions bioclimatiques. L'altitude des différents sites est comprise entre environ 90 et 600 m.

Les sites sélectionnés répondent à une série de critères et indicateurs de naturalité : l'ancienneté, la maturité (bois mort et gros bois) et le stade de succession (âge et développement de la futaie ; Rossi & Vallauri, 2013). Les sites doivent aussi être entourés le plus possible de forêts feuillues afin d'assurer une certaine continuité spatiale. Deux catégories de naturalité ont été retenues : 31 sites sont des forêts dites extensives (forêts naturelles à gestion extensive) et cinq sites sont des forêts semi-naturelles (forêts feuillues en libre évolution depuis peu). Les forêts semi-naturelles sont largement sous-représentées par rapport aux forêts extensives dans cette étude à cause de la difficulté de trouver des peuplements en libre évolution en Wallonie. Les forêts extensives ont été choisies parmi les forêts reprises dans l'inventaire forestier permanent (IPRFW) en utilisant les critères de naturalité retenus ainsi que des critères d'ordre pratique (Tableau 1). Enfin, huit placettes ont été choisies indépendamment des critères de naturalité, choix motivé par la présence connue d'espèces de lichens intéressantes.

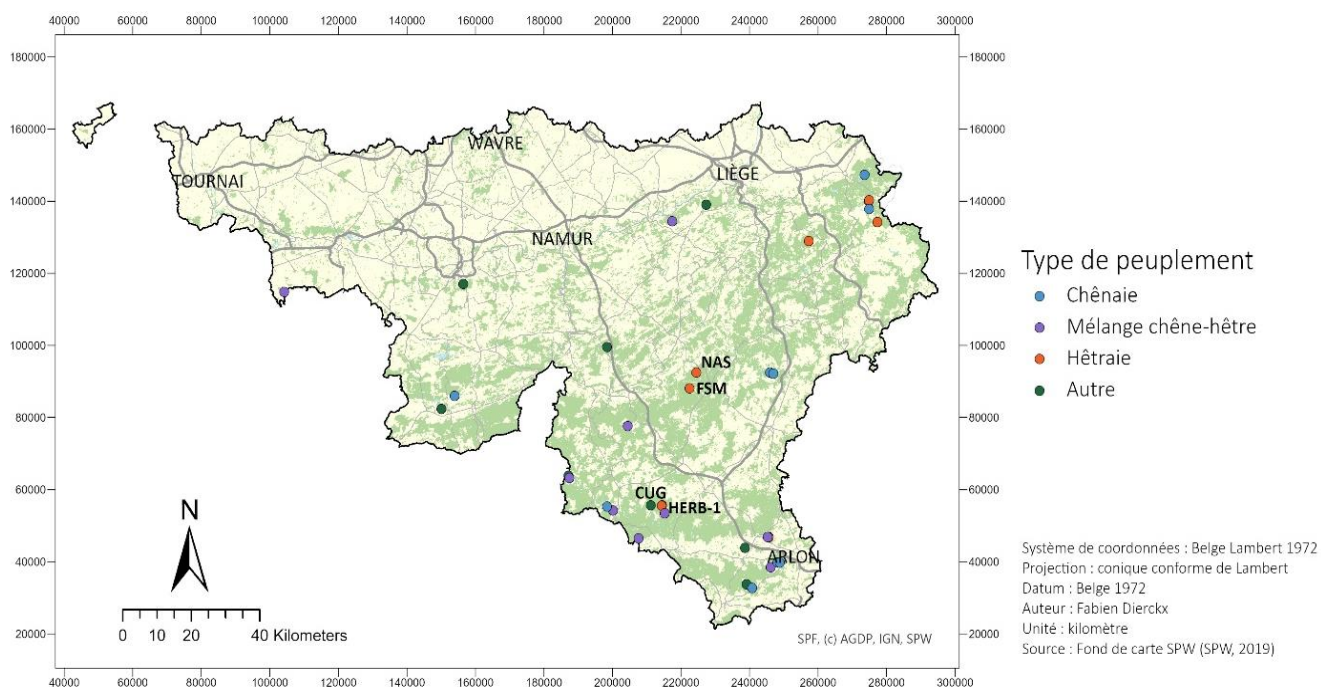


Figure 9 - Localisation des 36 sites sur lesquels le relevé de lichens ÉPIFOR a été effectué. Chaque point représente un site et la couleur du point indique le type de peuplement. Les noms en gras représentent le nom et l'emplacement des sites ayant également fait l'objet d'un relevé complémentaire.

Tableau 1 – Critères de sélection pour les sites sur forêts extensives.

Critères	Seuils
Très gros bois (circonférence > 200 cm)	Minimum 2 (hêtre et/ou chêne)
Gros bois mort (circonférence > 150 cm)	Minimum 1 sur pied ou 1 au sol
Accessibilité à pied	< 15 min
Pente	< 12°
Résineux	< 5 % du peuplement
Ancienneté de la forêt	Forêt ancienne (en place depuis le XVIII ^e siècle)

L'habitat visé originellement consistait en des forêts de feuillus et plus précisément des hêtraies et des chênaies-charmaies. Ainsi, 13 chênaies, 11 hêtraies et sept mélanges chêne-hêtre ont été étudiés. Une reclassification des 36 peuplements a toutefois été effectuée a posteriori. Sur base de la surface terrière de l'essence majoritaire (Alderweireld et al., 2015), on obtient donc :

- 9 chênaies (surface terrière du chêne > 66 %) ;
- 8 hêtraies (surface terrière du hêtre > 66 %) ;

- 9 mélanges chêne-hêtre (surface terrière du chêne et du hêtre combinés > 66 %, sans qu'ils ne dépassent le seuil individuellement)
- 11 peuplements autres (surface terrière de feuillus > 50 % et ne correspondant à aucune des catégories précédentes).

Un type de peuplement peut contenir des tiges d'autres essences que l'essence dominante en surface terrière. Pour les hêtraies et chênaies, l'essence la plus présente en proportion de tiges correspond effectivement à l'essence principale, respectivement le hêtre, ou *Fagus sylvatica*, et le chêne, ou *Quercus robur* et *Quercus petraea* (Figure 10). Les mélanges chêne-hêtre comprennent plus de charmes, ou *Carpinus betulus*, en nombre de tiges que de hêtre ou de chêne. L'érable, ou *Acer* sp., est un groupe d'essences marginal excepté dans les peuplements de type « autre », où il est la deuxième essence la plus présente derrière le charme.

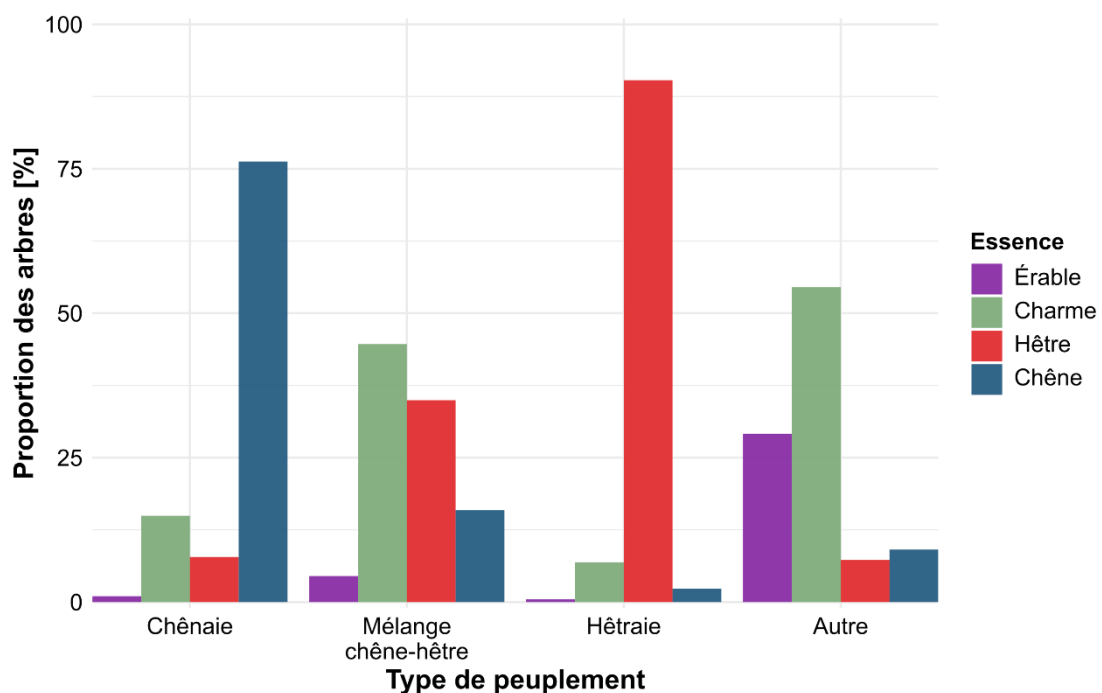


Figure 10 - Proportion des quatre essences principales en pourcentage de tiges dans chaque type de peuplement. La couleur indique l'essence concernée.

4.3. Relevé des lichens

Deux inventaires distincts ont été réalisés dans le cadre de ce mémoire : l'inventaire ÉPIFOR et un inventaire complémentaire. L'inventaire ÉPIFOR a porté sur 36 sites avec pour objectif l'étude d'influences environnementales et locales sur la présence lichénique. L'inventaire complémentaire s'est focalisé sur seulement quatre sites parmi les 36 sites déjà inventoriés, visant à évaluer l'hétérogénéité spatiale des données. Dans les deux inventaires, l'étude s'est concentrée essentiellement sur les macrolichens épiphytes (Sérusiaux et al., 2004) reconnaissables par des non-lichénologues et pour lesquels un risque de confusion entre espèces n'est pas trop élevé. La présence de ces espèces a été enregistrée sur les troncs, entre 0 et 170 cm de hauteur, à l'aide d'une loupe de grossissement X10, tandis qu'une estimation

du recouvrement relatif de chaque espèce a été effectuée à l'aide de l'échelle de Braun-Blanquet (Tableau 2). Il sera fait référence aux différentes classes en utilisant leur recouvrement moyen tout au long de ce document.

Les deux relevés ont uniquement considéré les lichens présents sur des arbres de circonférence supérieure à 30 cm. Ces arbres ont reçu une description comprenant leur essence, leur état (mort ou vivant) et leur circonférence à 1,3 m de hauteur. Le recouvrement par arbre de bryophytes ainsi que celui d'autres organismes épiphytes (champignons, lierres...) ont été relevés afin de prendre en compte une éventuelle concurrence avec les lichens.

Tableau 2 – Correspondance entre l'indice de Braun-Blanquet, la classe de recouvrement du tronc par l'espèce de lichen et le recouvrement moyen de la classe.

Indice de Braun-Blanquet	Classe de recouvrement	Recouvrement moyen
+	<1 %	0,5 %
1	1 – 5 %	3 %
2	5 – 25 %	15 %
3	25 – 50 %	37,5
4	50 – 75 %	62,5 %
5	75 – 100 %	87,5 %

4.3.1. Inventaire ÉPIFOR

Sélection des arbres

Pour chaque site, la zone d'inventaire est définie par un rayon de 25 m autour d'un arbre de grande taille, sélectionné comme le centroïde (Figure 11). La placette s'étend donc sur une surface d'environ 2000 m². L'entièreté des arbres de la placette (dépassant la circonférence minimale) ont été intégrés au relevé.

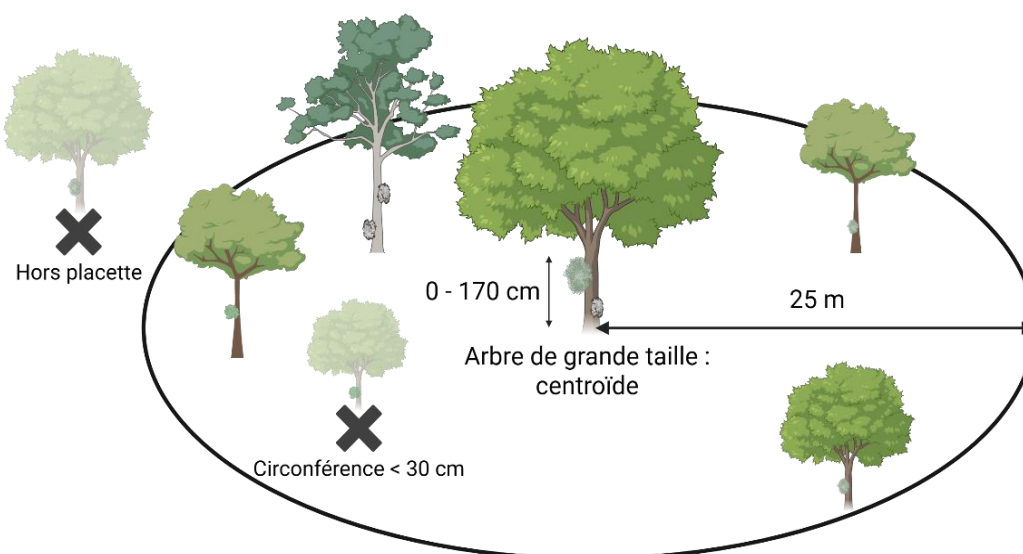


Figure 11 - Représentation schématique des placettes d'échantillonnages de l'inventaire ÉPIFOR. Seuls les arbres marqués d'une croix ne sont pas comptés dans l'inventaire.

Sélection et regroupement des espèces pour l'analyse

Une sélection des espèces utilisables pour l'analyse a été faite postérieurement au relevé afin d'homogénéiser les données. Étant donné que différents observateurs ont participé aux relevés, seules les espèces relevées systématiquement par tous les observateurs ont été retenues. Certaines espèces ont été regroupées en fonction de la difficulté à les distinguer sur le terrain (ex : *Graphis* sp. ou *Lecanactis abietina*/*Opegrapha vermicellifera*). Par souci pratique, ces groupes d'espèces seront désignés par le terme « espèce » dans ce document. Enfin, L'analyse a uniquement repris les lichens observés sur arbres vivants.

Relevé de variables environnementales

Des variables dendrométriques caractérisant les peuplements qui ont fait l'objet d'un relevé ont été collectées. La surface terrière, le nombre de tiges et la circonférence de la totalité des arbres ainsi que des hêtres, des chênes, des charmes, des autres feuillus, du bois mort sur pied et du bois mort au sol ont été mesurés. Le volume du bois mort sur pied et au sol a également fait l'objet d'une mesure. Pour le gros bois, le moyen bois et le petit bois, ce sont uniquement la surface terrière et le nombre de tiges qui ont été mesurés. La catégorie du gros bois correspond aux tiges de plus de 150 cm de circonférence, pour le moyen bois il s'agit de tiges de 90 à 149 cm de circonférence et le petit bois a une circonférence comprise entre 30 et 89 cm. L'altitude des sites a été récoltée grâce à des données cartographiques.

Données complémentaires : écologie des espèces et des communautés

Afin de documenter les caractéristiques écologiques de chaque espèce, la base de données en ligne ITALIC 7.0 a été utilisée (Martellos et al., 2023 ; Sérusiaux et al., 2004). La valeur maximale de chaque attribut est retenue et sert à regrouper les espèces en groupes écologiques (Llop et al., 2012). Une espèce est classifiée comme acidiphile si son coefficient d'acidité est inférieur ou égal à 2 et comme héliophile, xérophyte ou de haute altitude si, respectivement, son coefficient de rayonnement, d'aridité ou d'altitude est supérieur ou égal à 4.

Des préférences écologiques ont été attribuées aux communautés de lichens à l'aide des attributs écologiques de leurs espèces. Pour caractériser l'écologie d'une communauté, la proportion des espèces faisant partie d'un groupe écologique par rapport au nombre total d'espèces du site est calculée.

4.3.2. Inventaire complémentaire

Sélection des sites

Afin d'étudier l'influence de l'hétérogénéité spatiale sur le résultat des relevés de lichens, nous avons réinventorié quatre sites du projet ÉPIFOR (Figure 9). Ces sites ont été choisis de manière à avoir un échantillon relativement hétérogène au niveau de la diversité et du recouvrement en lichens. Trois hêtraies ont été sélectionnées : Fourneau-Saint-Michel (FSM), Nassogne (NAS) et Herbeumont-1 (HERB-1). Le quatrième site, Cugnon (CUG) est un peuplement de type « autre ».

Sélection des arbres

Chaque site a fait l'objet d'un relevé de lichens sur trois sous-placettes situées hors de la placette ÉPIFOR initiale (Figure 12). Le protocole de relevé s'est basé sur le protocole d'observation pour l'indication de la naturalité forestière, mis en place en conclusion du projet ÉPIFOR. Cela permet d'avoir une méthode d'inventaire cohérente avec l'inventaire originel tout en offrant la possibilité d'observer la variation spatiale potentielle des résultats obtenus en matière d'indication de la naturalité.

Le point de départ de chaque sous-placette a été défini en choisissant un très gros bois vivant en dehors de la placette initiale. La direction cardinale de chaque sous-placette par rapport au centroïde initial a été notée. L'identification des lichens a alors porté sur le premier très gros bois sélectionné ainsi que sur les trois arbres les plus proches dont la circonférence dépasse 30 cm. Ce relevé a été répété sur quatre autres gros arbres (arbres principaux) et trois petits arbres (arbres secondaires) autour de chaque arbre principal, en veillant à respecter une distance minimale entre deux arbres principaux correspondant à leur hauteur. Cela donne donc une somme de 20 arbres étudiés au sein d'une sous-placette. Il a été essayé, dans la mesure du possible, d'avoir la même proportion de chaque essence pour les arbres principaux entre les trois sous-placettes d'un site. Au total, 60 arbres ont été inventoriés sur un site, dont 15 arbres principaux et 45 secondaires.

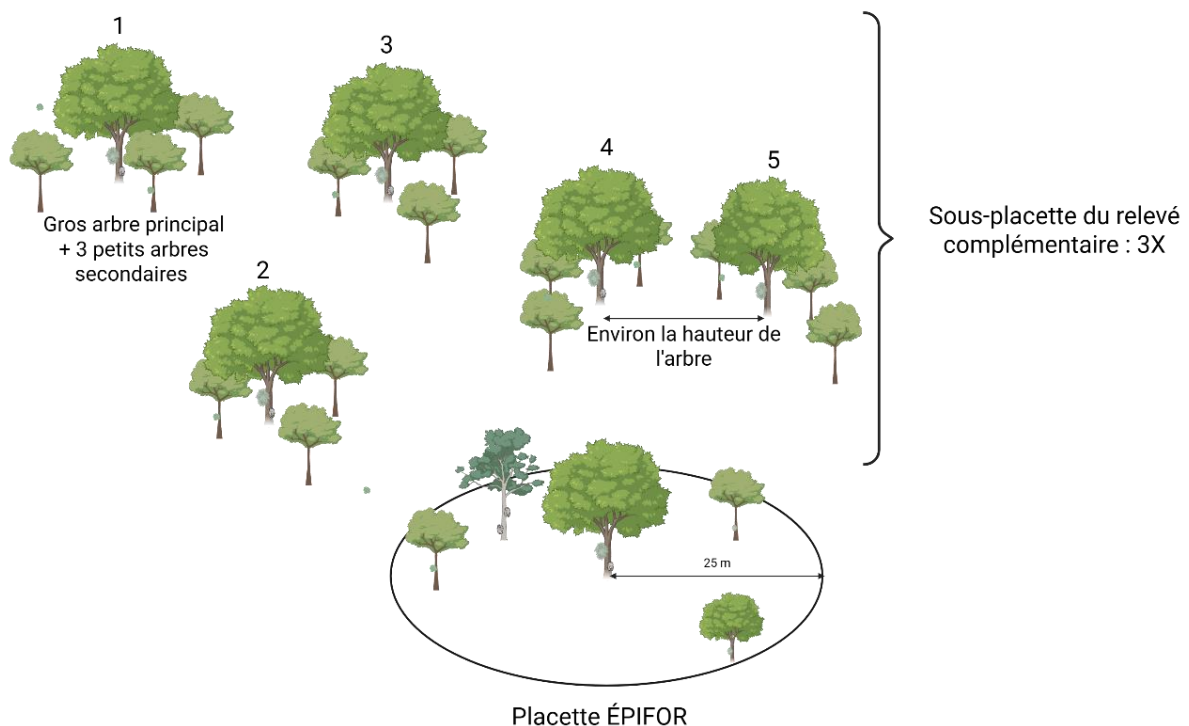


Figure 12 - Représentation schématique d'une sous-placette d'échantillonnage de l'inventaire complémentaire, située à proximité mais en dehors de la placette ÉPIFOR initiale. Un site compte trois sous-placettes et chaque sous-placette est composée de cinq arbres principaux, chacun accompagné de trois arbres secondaires autour.

4.4. Traitement des données

4.4.1. Score de naturalité

Dans l'optique de comparer les résultats de bioindication de la naturalité obtenus entre différentes placettes et ainsi visualiser l'effet de l'hétérogénéité spatiale, un score de naturalité a été calculé, basé sur la méthode de Delahaye et al. (2024). Celle-ci utilise trois catégories d'espèces indicatrices, représentant trois niveaux d'indication : « bon », « élevé » et « très élevé », respectivement les niveaux 1, 2 et 3. La naturalité du peuplement à évaluer peut être décrite par quatre classes en fonction des espèces observées :

- Classe 3, « naturalité haute » : au moins une espèce de niveau 3 ou au moins cinq espèces de niveau 2 ;
- Classe 2, « naturalité moyenne » : au moins six espèces de niveau 2 ou 1 ;
- Classe 1, « naturalité faible » : au moins trois espèces de niveau 2 ou 1 ;
- Classe 0, « hors naturalité » : moins de trois espèces de niveau 2 ou 1.

4.4.2. Analyses statistiques

L'ensemble des données brutes ont été encodées dans des tableaux Excel. La phase d'analyse des données a ensuite été faite à l'aide du logiciel libre R 4.4.3. Des analyses de positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) ont été effectuées pour caractériser les sites et les communautés d'espèces (fonction metaMDS avec la méthode de Bray-Curtis, package vegan). Les différences significatives entre groupes de variables ont été vérifiées par des tests post-hoc Tukey HSD (fonction HSD.test, package agricolae) sur base d'un test anova (fonction aov, package de base). Les corrélations entre deux variables ont été testées par des régressions linéaires (fonction lm, package de base). Pour voir l'effet du nombre d'arbres échantillonnés, des courbes d'accumulation ont été tracées par site (fonction specaccum avec la méthode « random » et 100 permutations, package vegan).

5. Influences sur la présence des lichens

5.1. Facteurs d'influence à l'échelle du site

5.1.1. Influence du site sur la diversité spécifique et le recouvrement

Diversité spécifique et recouvrement

À partir du relevé des macrolichens épiphytes sur 36 placettes forestières, 85 taxa ont été observés et retenus pour l'analyse. Certains de ces taxa ont été regroupés lorsqu'ils présentaient des similitudes visuelles trop importantes, donnant un total de 68 groupes. En moyenne, $15,4 \pm 6,4$ espèces ont été relevées par site avec un minimum de 8 espèces et un maximum de 37 (Figure 13). D'autres études rapportent une diversité spécifique moyenne semblable (respectivement entre 5 et 18,6 espèces et 22 espèces par placette ; Boch et al., 2013 ; Svoboda et al., 2010), mais ces résultats ne sont pas directement comparables en raison des différences en contexte géographique et écologique et au niveau de la taille des placettes.

Les lichens identifiés recouvrent en moyenne 40 ± 22 % de la partie prospectée du tronc. Le recouvrement moyen au niveau d'un site varie entre 8 % et 103 %. Un recouvrement total supérieur à 100 % s'explique par l'utilisation des classes de Braun-Blanquet : les valeurs numériques attribuées aux classes sont des moyennes, ce qui peut entraîner des surestimations lorsque plusieurs espèces sont proches de la limite basse de leur classe.

Il existe donc une variabilité importante entre les sites, tant en diversité spécifique qu'en recouvrement moyen, et trois d'entre eux, des chênaies, se différencient. Les sites de Rensiwez (REN) et de Mormont (MOR) ont un recouvrement moyen largement supérieur aux autres et une diversité élevée tandis que Boussu (BOU) présente le plus grand nombre d'espèces.

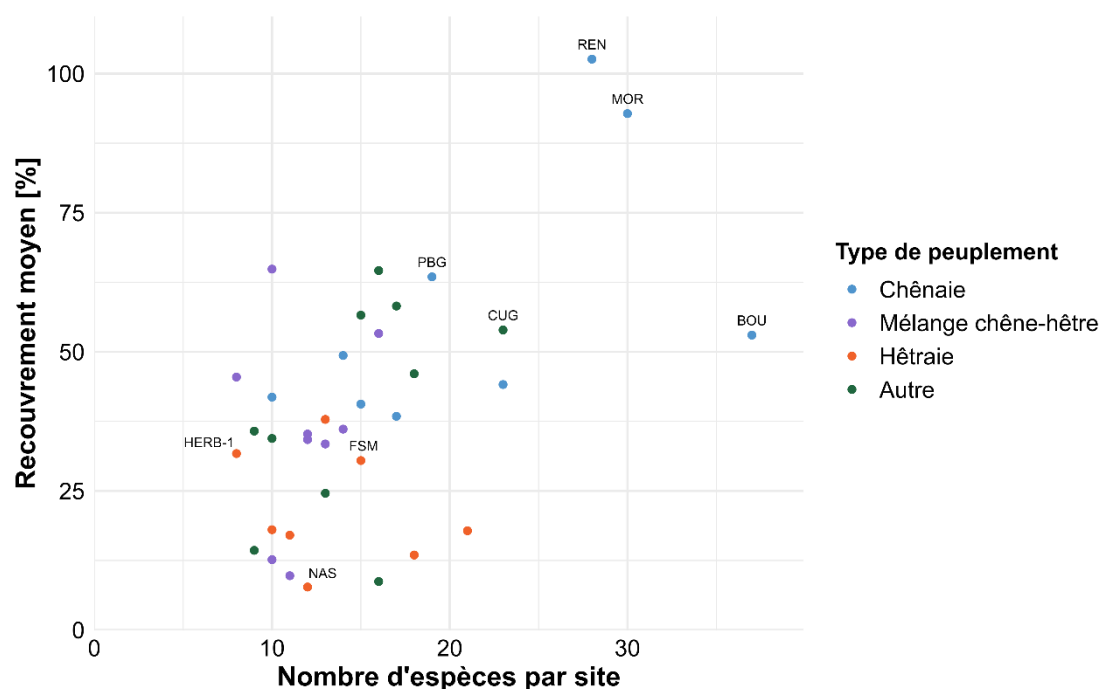


Figure 13 - Recouvrement moyen en pourcentage du tronc pour toutes espèces de lichens confondues sur chaque site en fonction du nombre d'espèces observées sur le site (diversité spécifique). La couleur des points indique le type de peuplement présent sur les sites.

Influence du type de peuplement

Le recouvrement moyen du tronc par les lichens est significativement plus élevé en chênaie (59 %) qu'en hêtraie (22 % ; $p < 0,01$). Pour les peuplements « autres », une forte variabilité du recouvrement moyen s'observe (Figure 13). Ceci pourrait être dû aux critères peu discriminants de ce type de peuplement. Les peuplements « autres » peuvent en effet être très différents l'un de l'autre, avec la présence de chênes, de hêtres, de charmes et d'autres feuillus en proportions variables. Par conséquent, les conditions environnementales peuvent y être drastiquement différentes.

Quant à la diversité spécifique, les chênaies présentent la plus haute diversité moyenne (21,4 espèces) et celle-ci est significativement plus élevée que pour les hêtraies (13,5 ; $p < 0,01$) et les mélanges chêne-hêtre (11,8 ; $p < 0,001$). Les peuplements peuvent, par leur structure, modifier la température et l'humidité relative (Aussenac, 2000). Leur canopée influence aussi la lumière arrivant à hauteur du sous-étage, sur les troncs. Le microclimat créé par les peuplements impacte la diversité lichénique, qui est plus importante lorsque le rayonnement solaire et la température sont hétérogènes à l'échelle du peuplement (Király et al., 2013). De plus, les essences d'arbres et les types de peuplements possèdent des conditions stationnelles préférentielles (acidité du sol, topographie, régime hydrique...) qui peuvent, eux aussi, impacter le microclimat et les conditions de développement des lichens.

La distribution des sites selon le nombre d'espèces qu'ils abritent permet de mieux se rendre compte des différences entre les types de peuplement pour la diversité spécifique (Figure 14). Ainsi, les chênaies ont une distribution large témoignant d'une variabilité importante pour ces peuplements. A l'inverse, les mélanges chêne-hêtre sont caractérisés par

une distribution étroite, mais autour des mêmes valeurs que les hêtraies. On pourrait s'attendre, pour le cas des mélanges chêne-hêtre, à une distribution d'allure intermédiaire aux chênaies et hêtraies ou même à une diversité plus importante au vu de la plus grande diversité en supports et en conditions environnementales. En effet, chaque essence possède des caractéristiques propres, notamment en ce qui concerne l'écorce. L'acidité, l'épaisseur, l'hygroscopicité et la rugosité de l'écorce sont des exemples de facteurs influençant la présence d'espèces de lichens, même si une variabilité importante peut être observée au sein d'une même essence (Jüriado et al., 2009 ; Thor et al., 2010). Toutefois, la diversité en support ne stimule pas la diversité lichénique dans les mélanges chêne-hêtre ou alors, son effet pourrait être contrecarré à cause des conditions environnementales spécifiques. Celles-ci ne peuvent pas être approximées par un entre-deux des conditions en chênaie et en hêtraie. Par exemple, l'indice de surface foliaire (leaf area index ou LAI), qui reflète la densité foliaire du couvert et détermine ainsi la quantité de lumière atteignant le tronc de l'arbre, est comparable en mélange chêne-hêtre et en hêtraie et plus élevé qu'en chênaie (Bréda, 2003). Or, il a été montré des corrélations positives entre la quantité de lumière et la diversité spécifique de lichens épiphytes en forêt (Nascimbene & Marini, 2015 ; Svoboda et al., 2010). La lumière résiduelle en fonction du type de peuplement pourrait donc expliquer les distributions similaires des sites en fonction de leur diversité spécifique pour les mélanges chêne-hêtre et les hêtraies ainsi que leur plus faible diversité spécifique comparés aux chênaies.

Des facteurs à l'échelle du site, comme le peuplement, exercent une influence sur la diversité spécifique et le recouvrement moyen. Une analyse approfondie de l'effet du peuplement permettrait d'identifier s'il est davantage dû à l'ambiance générale imposée par le peuplement ou plutôt par les caractéristiques physiques et chimiques de l'écorce. S'intéresser à l'influence du site à l'échelle de certaines espèces ou communautés lichéniques particulières pourrait aider à préciser le facteur influent.

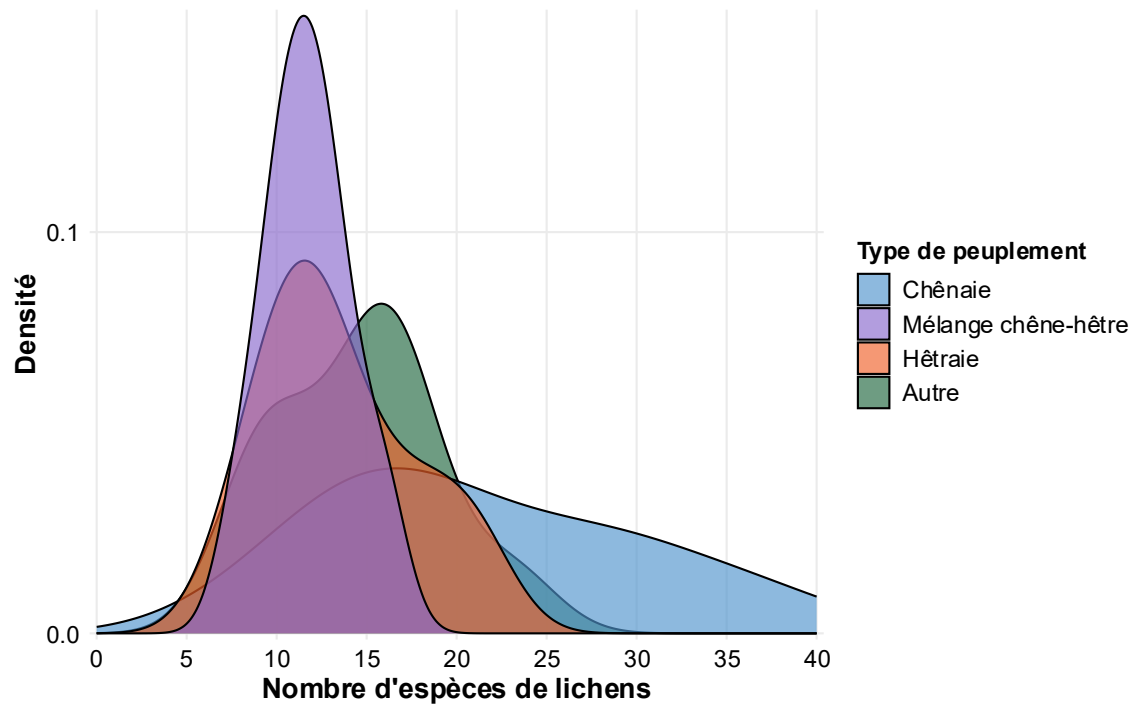


Figure 14 - Distribution des sites en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les sites sont regroupés par type de peuplement (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un.

5.1.2. Influence du site sur les espèces

Présence et recouvrement

Parmi les espèces ou groupes d'espèces observées, *Lepraria* sp. est la plus courante car elle a été observée sur chacun des sites et occupe 93 % des arbres par site en moyenne (Figure 15). *Graphis* sp., *Phlyctis argena* et *Cladonia* gr. *gracilis* se trouvent également sur plus de trente sites mais n'occupent qu'environ la moitié des arbres par site en moyenne. La troisième variable permettant de caractériser la présence et l'abondance des différentes espèces est le recouvrement de l'arbre. C'est *Graphis* sp. qui se distingue du reste en recouvrant en moyenne 21 % de l'arbre. Lorsque cette espèce est présente sur un arbre, elle est en moyenne plus abondante que les autres espèces. Les autres espèces relevées ne dépassent pas 17,5 % de recouvrement et sont présentes sur moins de la moitié des arbres d'un site en moyenne. Il existe une corrélation entre le pourcentage d'arbres sur lesquels on trouve les espèces et le nombre de sites où elles sont présentes (R^2 ajusté de 0,46, p-valeur < 0,001). On s'attend effectivement à ce que les espèces les plus communes au niveau des différents sites le soient aussi au sein de chaque site. Pourtant, quelques espèces présentes sur un plus faible nombre d'arbres par site ont été observées sur un nombre important de sites, comme *Normandina pulchella*, par exemple. Cette espèce est également intéressante car elle peut être employée comme une espèce indicatrice de la naturalité (Delahaye et al., 2024). Ces espèces indicatrices sont exclusivement des macrolichens facilement reconnaissables sur le terrain et à faible risque de confusion avec

d'autres espèces. *Normandina pulchella* fait partie des espèces de niveau d'indication 1, le plus faible, tout comme *Pertusaria pertusa* ou encore *Platismatia glauca*. Cette dernière se retrouve, contrairement aux deux autres, sur un moins grand nombre de sites mais elle est plus fréquente en nombre d'arbres occupés par site et davantage abondante par arbre sur laquelle elle est présente. Des différences en fréquence et abondance sont également observables pour les autres niveaux d'indication. Ainsi, pour les lichens de niveau 2, *Lecanactis abietina*/*Opegrapha vermicellifera* a un recouvrement moyen, plus élevé que *Chrysothrix candelaris*. Pour le niveau 3, *Usnea florida* est présente sur plus d'arbres en moyenne mais recouvre une plus petite portion de l'arbre que *Lobaria pulmonaria*, une espèce de grande taille mais plutôt rare (Collin, 2015).

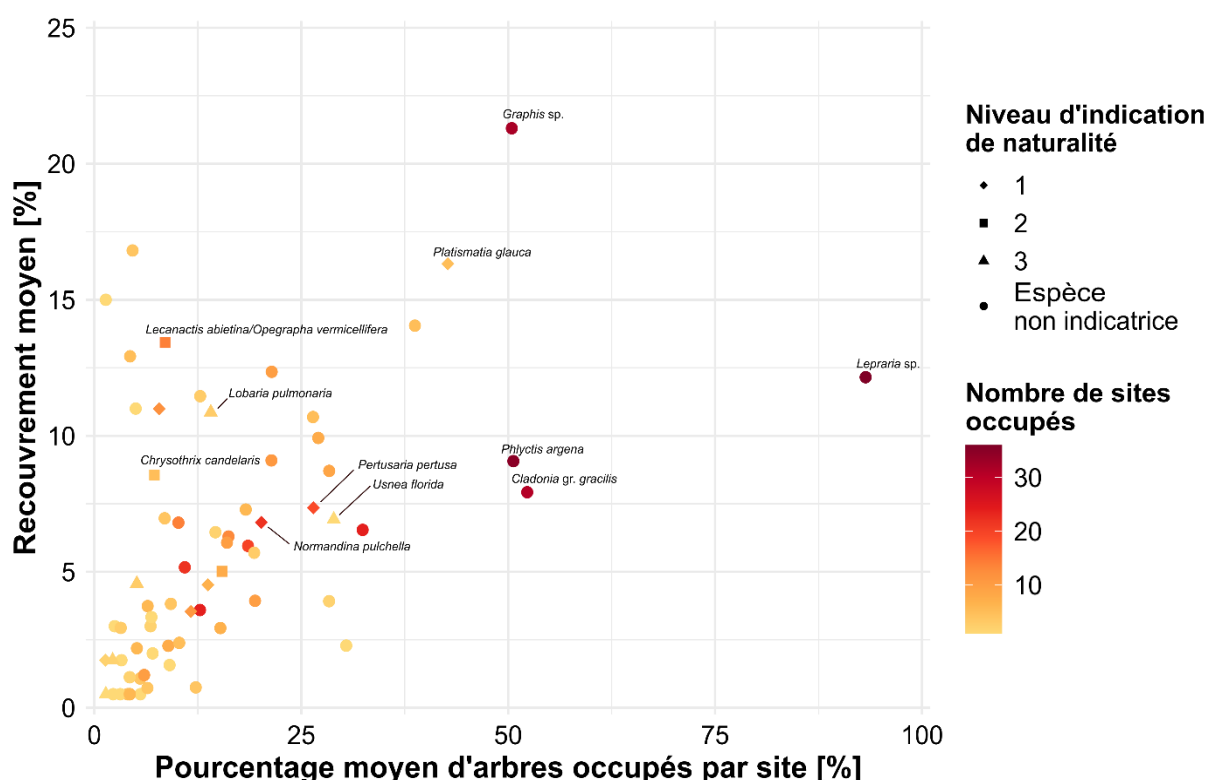


Figure 15 - Recouvrement moyen par arbre sur lequel l'espèce est présente en fonction du pourcentage moyen d'arbres occupés par site sur lequel l'espèce est présente pour les 68 espèces ou regroupement d'espèces retenues. La couleur des points indique le nombre de sites sur lequel l'espèce a été observée. La forme du point renseigne si elle fait partie des espèces indicatrices de la naturalité selon Delahaye et al. (2024) ainsi que son niveau d'indication (les espèces non-indicatrices sont représentées par des points circulaires).

Communautés lichéniques

Les espèces de lichens présentes sur un même site forment des communautés lichéniques. Les sites diffèrent entre eux au niveau de la diversité et du recouvrement et peuvent par ailleurs abriter des communautés plus ou moins similaires. Ces communautés peuvent être caractérisées par leur écologie générale ou par les espèces précises qui les composent.

Grâce à la métrique du pourcentage d'arbres colonisés par site pour chaque espèce, les sites (Figure 16a) et les espèces (Figure 16b) sont distribués sur une grille à deux dimensions non explicatives lors d'une NMDS. La distance entre deux sites montre leur dissimilitude sur base des données de fréquence des lichens, exprimées en pourcentage d'arbres occupés par chaque espèce. Les espèces sont disposées sur la même grille que les sites en fonction de leur affinité pour ces sites. La qualité de la disposition bidimensionnelles des points, indiquant à quel point la disposition respecte les relations multidimensionnelles entre sites et fréquences d'espèces, est précisée par le stress. Dans ce cas, le stress de la NMDS vaut 0,14 et la représentation est donc considérée comme acceptable (stress < 0,2 ; Clarke, 1993).

Les sites sont relativement bien répartis sur la grille (Figure 16a). Il existe donc une diversité importante entre les différents sites lorsque l'on regarde leurs communautés lichéniques. Les hêtraies sont pour la plupart situées à proximité les unes des autres et occupent une zone de taille relativement réduite sur la grille. Quant aux sites hors hêtraies, il n'y a pas d'effet de regroupement particulier selon le type de peuplement. Il faut toutefois noter qu'aucune chênaie n'est proche des sites dans le coin supérieur droit de la grille, où se trouvent des mélanges et des peuplements de type « autre ». À nouveau, trois chênaies se distinguent. Deux d'entre les trois, REN et MOR, se différencient déjà par leur haut recouvrement et leur diversité importante, tandis que PBG (Petit Bongard) fait partie des sites ayant un recouvrement élevé mais pas extrême (Figure 13). À part les hêtraies abritant potentiellement des communautés relativement typiques, le type de peuplement n'est pas suffisant pour expliquer la disposition des sites. D'autres variables doivent donc conditionner la présence de communautés lichéniques. La disposition des sites pourrait être liée à des préférences écologiques des communautés ou à la présence et l'abondance de certaines espèces particulières.

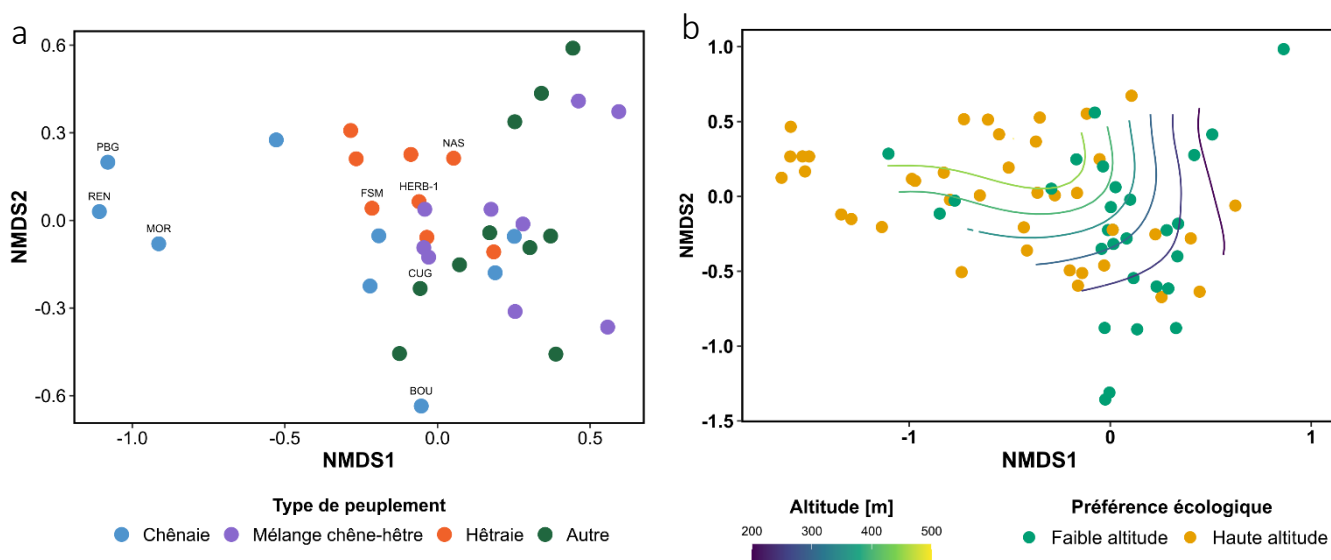


Figure 16 – NMDS des sites et des espèces de lichens basée sur le pourcentage d’arbres occupés sur un site par chaque espèce. Le stress vaut 0,14. Disposition des sites entre eux (a). La distance entre les sites correspond à leur dissimilarité. Chaque point représente un site et la couleur montre le type de peuplement. Disposition des espèces en fonction de la disposition des sites (b). Chaque point représente une espèce. La couleur représente la classe de valeur du coefficient d’altitude de l’espèce. Les courbes représentent le gradient d’altitude basé sur la position des sites.

Écologie des communautés et des espèces

Le pourcentage d’espèces d’une communauté faisant partie d’un groupe écologique particulier (acidiphile, héliophile, xérophyte et de haute altitude) peut apporter des informations supplémentaires sur les conditions écologiques du site dans lequel elles se trouvent. Néanmoins, il n’y a pas de différences notables entre les différents types de peuplements pour la majorité des groupes écologiques. Ce résultat est en adéquation avec le faible regroupement des sites en fonction du type de peuplement de la NMDS (Figure 16a).

La plupart des espèces lichéniques sont généralement peu fréquentes que ce soit le nombre de sites occupés ou le nombre d’arbres occupés par site. Chaque espèce possède des capacités de dispersion différentes, ainsi que des capacités d’adaptation et préférences écologiques propres qui peuvent expliquer la présence ou non d’une espèce sur un site particulier. En ce qui concerne les préférences écologiques, la disposition des espèces lors de la NMDS montre que le coin supérieur gauche contient davantage d’espèces dites de haute altitude tandis que l’inverse vaut pour le coin inférieur droit (Figure 16b). Le gradient d’altitude affiché en fonction de la disposition des sites suit la même tendance, augmentant du coin inférieur droit au coin supérieur droit de la figure. Il y a donc une correspondance entre l’altitude des sites et la préférence écologique des espèces associées à ces sites en matière d’altitude. Il faut cependant garder à l’esprit que le gradient d’altitude en Wallonie reste relativement faible. Cependant, le sud-est de la région, situé davantage en altitude, est nettement plus boisé et compte davantage de sites Natura2000 que les plaines dans le nord (Lecomte et al., s. d. ; SPW, 2018), ce qui favorise une plus grande continuité spatiale et un meilleur état de conservation des forêts. L’altitude est la seule caractéristique écologique pour laquelle un regroupement ou un gradient peut être observé dans la disposition des espèces.

Il faut tout de même rester prudent lors de l'interprétation des résultats concernant l'écologie des espèces. D'une part, les attributs écologiques proviennent d'une base de données établie en Italie et sont donc établis sur base d'une référence climatique, géographique et écologique très différente de la Wallonie. Il n'est donc pas certain que les préférences écologiques indiquées soient transposables aux gradients environnementaux wallons. Ensuite, le fait d'utiliser la valeur maximale de l'attribut écologique peut, dans une certaine mesure, être discutable. Les espèces à forte capacité adaptive peuvent présenter une large gamme de valeurs pour certains attributs. Or, l'échelle de valeurs s'étend de deux conditions écologiques extrêmes, par exemple très humide à très sec. Selon la caractéristique que l'on regarde, la tolérance à l'humidité ou la tolérance à la sécheresse, et donc le sens dans lequel on considère l'échelle, on obtient des résultats très différents pour l'écologie de l'espèce. Enfin, le rassemblement de certaines espèces en groupes d'espèces simplifie leur écologie et la réduit à une seule des espèces de ce groupe.

L'altitude permet de mettre en évidence des différences en communautés et en espèces entre différents sites sur base de la NMDS. Cependant, d'autres traits écologiques étudiés, comme les préférences en acidité ou en luminosité, ne montrent pas de regroupement clair en fonction de la distribution des sites de la NMDS. Cela suggère que ces variables environnementales ou du moins les attributs écologiques des lichens en lien avec ces variables n'occupent pas une importance élevée dans l'explication de la présence lichénique.

Espèces préférant un type de peuplement

Malgré le manque d'effets clairs entre sites et espèces en ce qui concerne l'écologie, il peut exister des préférences de la part des espèces pour un type de peuplement particulier. Une grande partie des espèces (27) se trouvent tout de même à la fois en chênaies, en hêtraies et en mélanges chêne-hêtre (Figure 17). Les hêtraies et les mélanges chêne-hêtre abritent chacun quelques espèces uniques, mais ce sont surtout les chênaies qui accueillent un nombre important d'espèces propres comme *Bryoria fuscescens* et *Usnea florida*. Certaines espèces ont cependant été vues également sur les peuplements « autre », non affichés sur la figure. Au niveau des intersections entre deux types de peuplement, ce sont les chênaies et les hêtraies qui ont le plus d'espèces en commun. Le fait que les chênaies possèdent la plus haute diversité moyenne est cohérent avec l'observation d'un plus grand nombre d'espèces uniques en chênaies. Il est intéressant de regarder plus en détail si les espèces spécifiques à un type de peuplement sont fréquentes ou si leur présence est plutôt rare et ponctuelle. Une espèce rarement présente aura notamment plus de chance d'être unique à un type de peuplement en raison d'une observation sur peu de sites, pouvant potentiellement introduire un biais.

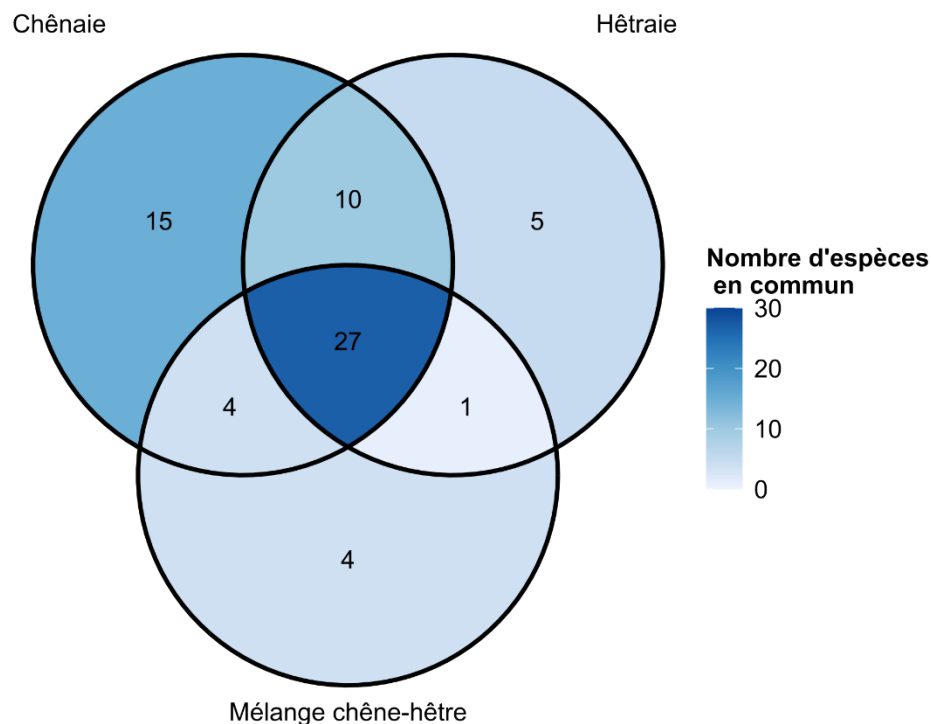


Figure 17 – Nombre d'espèces en commun entre trois types de peuplement : la chênaie, la hêtraie et le mélange chêne-hêtre. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces. Le type de peuplement « autre » n'a pas été ajouté par souci de lisibilité et étant considéré comme trop différent.

Parmi les espèces observées au moins dix fois (pour limiter le biais lié aux rares observations), 25 se trouvent dans plus de deux tiers des cas sur un seul type de peuplement. Le réseau d'interaction entre les types de peuplement et les plus abondantes de ces espèces montre que même des espèces relativement abondantes peuvent avoir une affinité particulière pour un type de peuplement (Figure 18). *Arthonia* sp. a par exemple été observée sur 522 arbres. La plupart de ces espèces se retrouvent en chênaie, tandis que trois espèces, dont *Arthonia* sp., qui se trouve principalement sur des charmes et des érables, sont liées aux peuplements de type « autre ». Seule *Hypogymnia physodes* a été vue exclusivement sur chênaie, confirmant que les espèces uniques à un type de peuplement sont généralement plus rares. En effet, une plus faible présence réduit leurs chances d'être également observées sur d'autres types de peuplements.

Les espèces affichées montrant une affinité pour un seul type de peuplement comme *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Platismatia glauca* ou encore *Pertusaria hymenea* peuvent être appelées des espèces « spécialistes ». Ces espèces nécessitent des conditions écologiques précises et ont des préférences pour certains types d'habitats et de substrats. Dymytrova et al. (2016) classifie cependant *Hypogymnia physodes* et *Evernia prunastri* comme des espèces non spécialistes dans le cadre d'une étude tenue en Suisse. Ceci va à l'encontre des résultats présentés ici où ces deux espèces prédominent en chênaie, mais cela pourrait être dû aux différences de contexte géographique et environnemental.

Parmi les espèces les plus observées sur tous les types de peuplement confondus, on ne trouve que des espèces ne discriminant pas ou faiblement le type de peuplement. Par opposition aux spécialistes, ces espèces peuvent être nommées généralistes. Les généralistes ont une capacité à s'adapter à divers environnements. Ces espèces peuvent donc être présentes sur chaque type de peuplement et cela participe au fait qu'elles sont souvent plus abondantes. Contrairement aux espèces spécialistes, les espèces généralistes sont moins entravées par l'hétérogénéité spatiale en ce qui concerne leur propagation (Devictor et al., 2008). Les spécialistes, tels que *Platismatia glauca* et *Pertusaria hymenea*, considérées comme indicatrices de la naturalité (Delahaye et al., 2024), peuvent être intéressantes car elles rendent compte de la continuité spatiale d'un type de peuplement, tandis que les généralistes ont l'avantage d'être potentiellement observables sur chaque type de peuplement.

Tout comme la diversité spécifique et le recouvrement, le caractère spécialiste ou généraliste d'une espèce peut être lié aux influences à l'échelle du peuplement ou du site mais également aux facteurs plus locaux, comme le type de substrat.

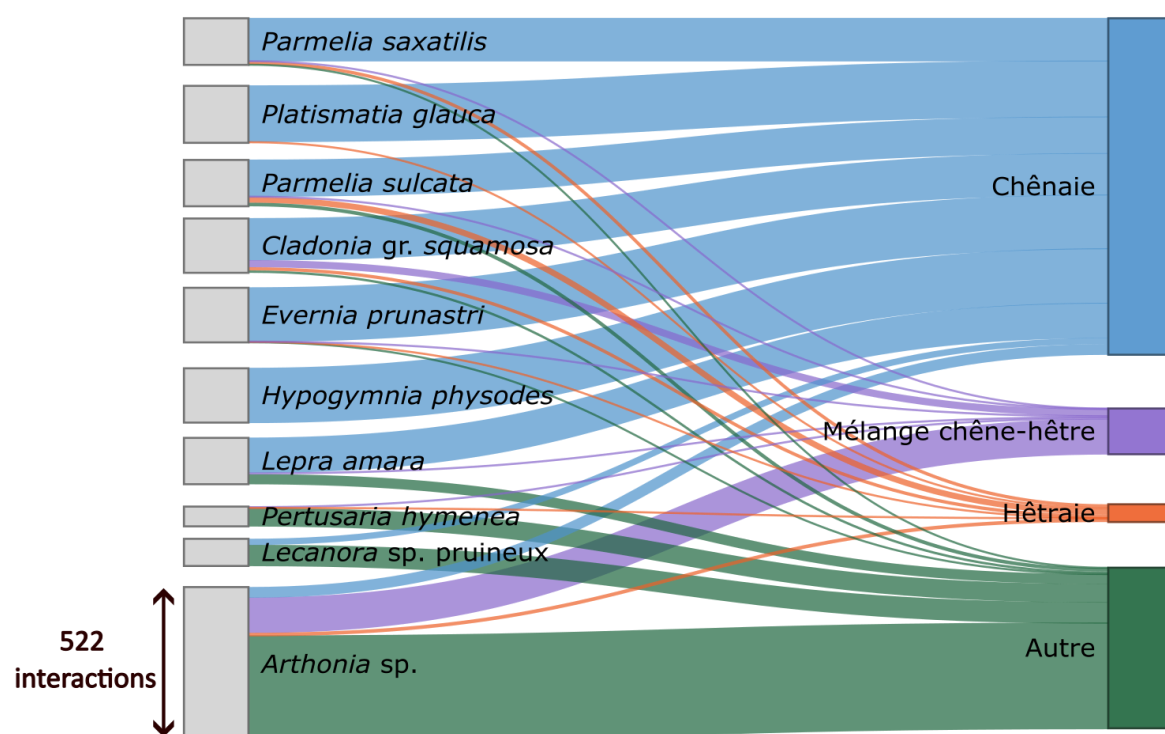


Figure 18 - Nombre d'interactions entre espèces de lichens (à gauche) et types de peuplement (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre du type de peuplement et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les dix espèces les plus observées se trouvant sur un seul type de peuplement pour plus de deux tiers de leurs interactions sont affichées.

5.2. Facteurs d'influence locaux

5.2.1. Influence du support

Diversité spécifique et recouvrement

À l'échelle de l'arbre, au moins une espèce a été observée sur chaque arbre. L'arbre abritant la plus grande diversité spécifique de lichens épiphytes est un chêne, de 224 cm de circonférence comptant 16 espèces. Il se trouve sur le site avec la plus haute diversité, BOU, et participe à plus de 40 % de la diversité du site. Le hêtre portant la plus haute diversité compte 14 espèces contre 11 pour le charme. Une étude menée en République Tchèque observe un maximum de 33 espèces sur un seul arbre, un hêtre, lors d'un relevé de toutes les espèces de lichens sur le tronc (Hofmeister et al., 2016).

En ce qui concerne la distribution des arbres selon le nombre d'espèces lichéniques qu'ils abritent, ce sont les chênes qui présentent la distribution la plus large, suivi des charmes (Figure 19). Les hêtres sont, quant à eux, l'essence avec la distribution la plus étroite. Les trois essences se différencient également au niveau du nombre moyen d'espèces par arbre. Les chênes accueillent la plus haute diversité (5,4 espèces par arbre) et leur diversité est nettement supérieure à celle des charmes (4,3 espèces, $p < 0,001$) et des hêtres (3,2 espèces, $p < 0,001$). La diversité des charmes est, elle-même, significative par rapport à celle des hêtres ($p < 0,001$). Jüriado et al. (2009) ont également trouvé que les chênes (uniquement Chêne pédonculé dans leur cas), soutenaient une plus haute diversité que les autres feuillus testés, avec environ 11 espèces en moyenne par arbre. Ces autres essences de feuillus ne comprennent cependant ni le hêtre, ni le charme.

La diversité par essence concorde avec la diversité par type de peuplement. À l'image des chênaies, les chênes sont les supports habités par le plus grand nombre d'espèces de lichens en moyenne. Cependant, les trois essences et le chêne en particulier, montrent une forte variabilité en diversité. Cette variabilité pourrait être due à l'influence du peuplement ou du site dans lequel ils se trouvent. En effet, les mélanges chêne-hêtre contiennent une proportion importante de chênes mais ont tout de même une faible diversité moyenne. Leur diversité est par ailleurs équivalente aux hêtraies alors que les hêtres sont des supports accueillant moins d'espèces en moyenne que les chênes. Il est donc raisonnable de croire qu'à la fois l'essence et l'environnement sont cruciaux pour développer une diversité importante. L'importance de l'essence en matière de diversité est ainsi soulignée par Jüriado et al. (2009). Une étude montre également que les facteurs liés au site et ceux liés au support expliquent des parts distinctes de la variabilité en diversité (Belinchón et al., 2007). Un autre chercheur révèle néanmoins que l'importance des variables à l'échelle du site s'exprime davantage au niveau de la diversité totale d'un site plutôt que celle des arbres individuels (Oksanen, 1988).

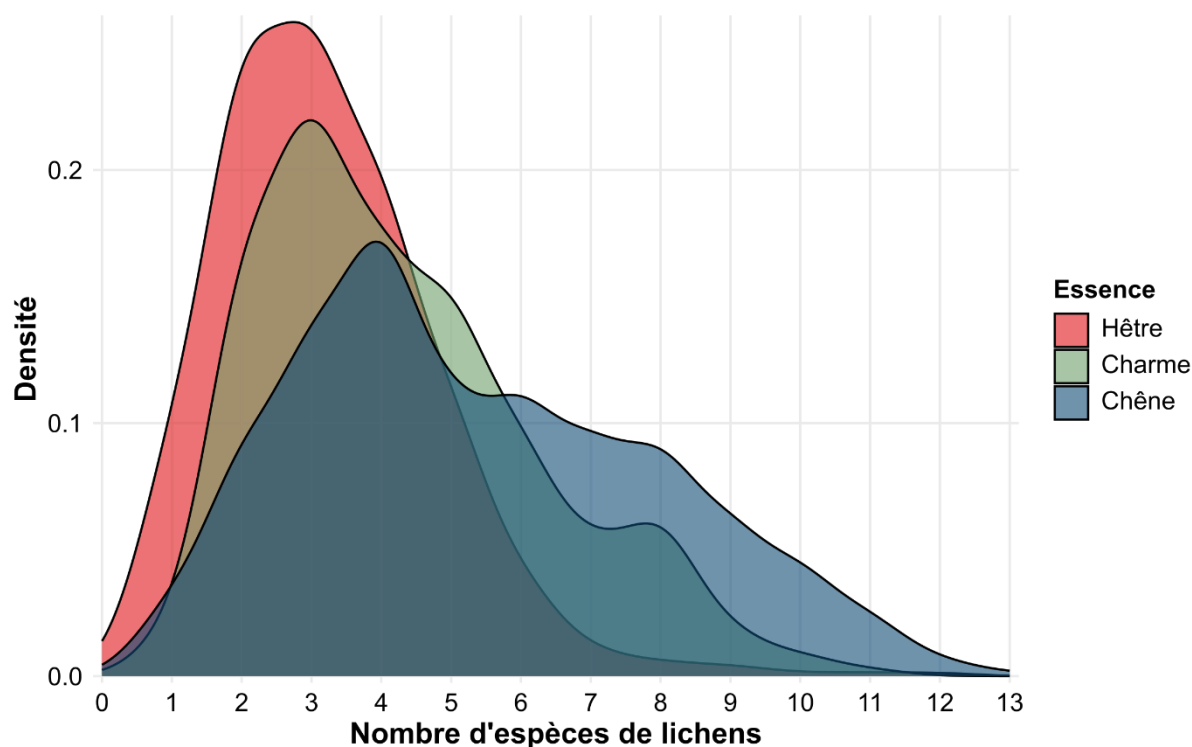


Figure 19 - Distribution des arbres en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les arbres sont regroupés par essence (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un.

Le recouvrement lichénique par arbre en fonction de l'essence présente les mêmes tendances que la diversité spécifique. Le chêne démontre la plus grande variabilité en matière de recouvrement lichénique par arbre, suivi du charme et du hêtre. Le recouvrement moyen est également le plus important sur chêne et vaut 63 %, contre 45 % pour le charme ($p < 0,001$) et seulement 27 % pour le hêtre ($p < 0,001$). Le recouvrement moyen du charme est, lui aussi, significativement supérieur à celui du hêtre ($p < 0,001$).

La diversité spécifique et le recouvrement lichénique à l'échelle de l'arbre sont corrélés positivement (R^2 ajusté de 0,44 ; $p < 0,001$). Cette corrélation entre diversité et recouvrement a déjà été observée dans une étude suédoise (Johansson et al., 2007). Le recouvrement global d'un arbre est plus facilement et plus rapidement déterminable que sa diversité spécifique, pour laquelle une certaine expertise d'identification est nécessaire. Cette corrélation est dès lors intéressante car le recouvrement peut apporter une estimation de la diversité spécifique.

Espèces préférant une essence

Le nombre d'espèces différentes observées est de 56 pour l'ensemble des chênes, 51 pour les hêtres et 46 pour les charmes. Comme entre les différents types de peuplement, les essences portent des espèces différentes et parfois uniques (Figure 20). Par rapport aux peuplements, il y a un plus grand nombre d'espèces communes aux trois essences (37). Le chêne est l'essence comptant le plus d'espèces uniques (10), parmi lesquelles *Chaenotheca ferruginea*, et *Pseudevernia furfuracea*, suivi par le hêtre qui en héberge sept dont *Menegazzia terebrata*. Pour les espèces inféodées à deux essences, la répartition est assez équilibrée entre les trois combinaisons possibles.

Le nombre plus important d'espèces différentes et d'espèces uniques observées sur chênes est cohérent avec la diversité moyenne plus élevée associée à cette essence. En revanche, le hêtre a été colonisé par sept espèces uniques et compte un total de 51 espèces malgré sa faible diversité individuelle. Cette essence demeure donc tout de même intéressante pour certaines espèces ou communautés de lichens.

Certaines espèces s'avèrent être relativement spécialistes d'une essence, avec 24 espèces, observées au moins dix fois, qui se trouvent dans plus de deux tiers des cas sur une seule essence. Parmi les plus abondantes de ces espèces, la plupart se retrouvent sur les chênes (Figure 21). *Pertusaria hymenea* et *Lecanora* sp. pruneux préfèrent, elles, les charmes et les peuplements « autre ». Une autre espèce spécialiste de ces peuplements, *Arthonia* sp., ne se retrouve pas dans les spécialistes d'essence car cette espèce pousse à la fois sur des charmes et des érables. Les espèces spécialistes pour le chêne sont également des spécialistes pour les chênaies. Certaines de ces espèces comme *Platismatia glauca*, *Parmelia saxatilis* ou *Chaenotheca ferruginea* sont acidiphiles, ce qui pourrait expliquer leur affinité pour le chêne, qui possède une écorce acide (Larsen et al., 2007). La richesse en espèces spécialistes est par ailleurs principalement expliquée par l'essence d'arbre et, en moindre mesure, par le site (Löbel et al., 2006).

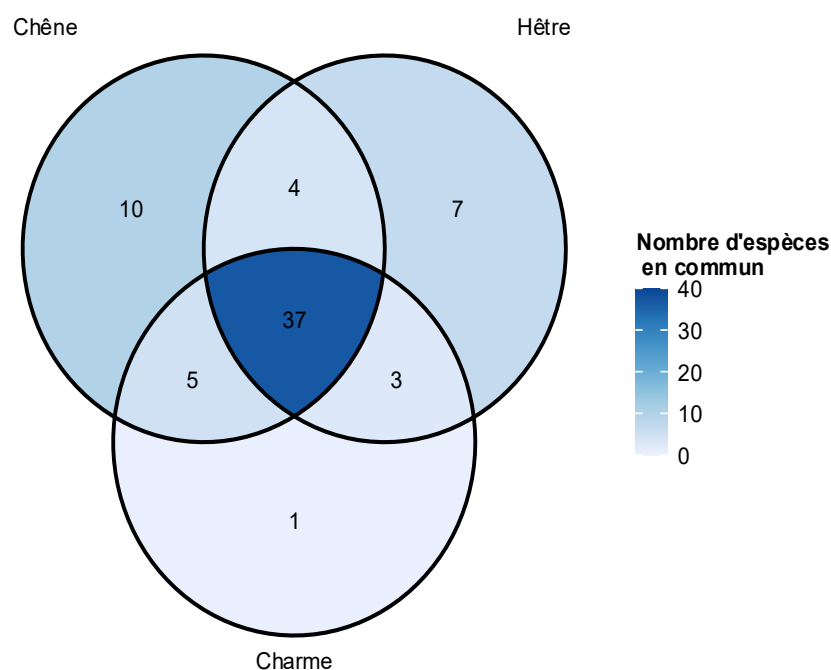


Figure 20 - Nombre d'espèces en commun entre trois essences : le chêne, le hêtre et le charme. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces.

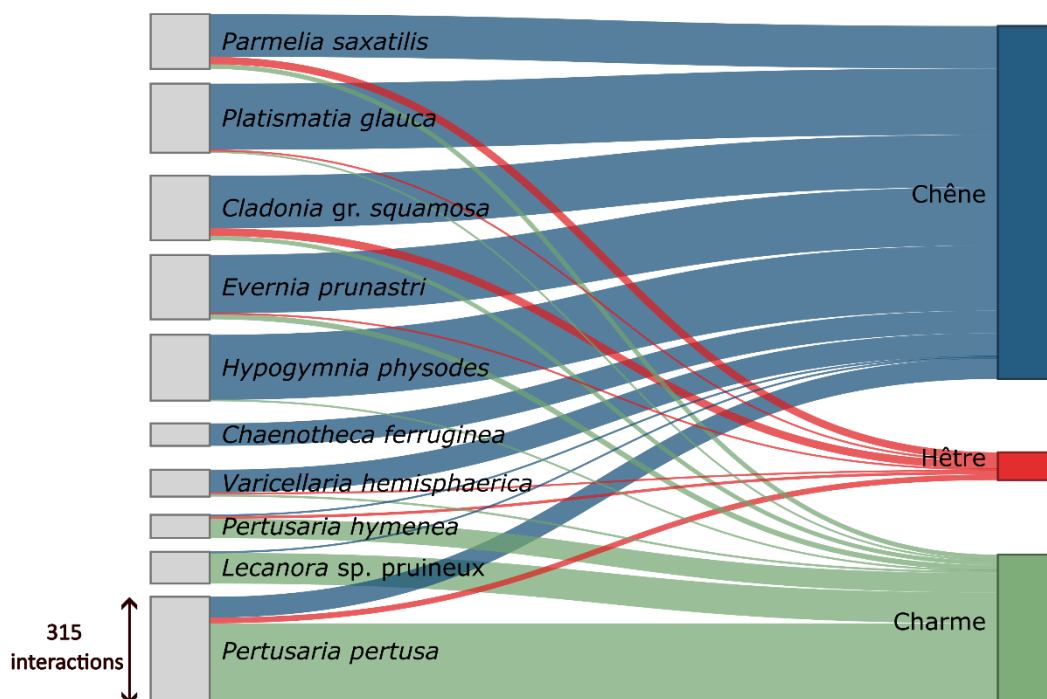


Figure 21 - Nombre d'interactions entre espèces de lichens (à gauche) et essences (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre de l'essence et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les dix espèces les plus observées se trouvant sur un seul type de peuplement pour plus de deux tiers de leurs interactions sont affichées. Seules les interactions avec les trois essences principales sont comptées.

Différence individuelle des supports

La variabilité des caractéristiques comme l'âge et la taille de l'arbre, le pH et l'aspect de l'écorce, l'humidité, la température et l'ensoleillement à l'échelle de l'arbre ou encore le recouvrement en bryophyte du tronc pour des individus au sein d'une même essence peut influencer la biodiversité en lichens d'un arbre individuel (Belinchón et al., 2007 ; Juriado et al., 2009 ; Löbel et al., 2006). Dans le cadre de ce mémoire, seuls la circonférence et le recouvrement en bryophytes de l'arbre ont été relevés. L'analyse des influences de l'arbre individuel ne portera par conséquent que sur ces deux variables.

En ce qui concerne la circonférence, le gros bois a en moyenne un recouvrement en lichens (32 %) significativement inférieur au petit bois (45 % ; $p < 0,001$) et au moyen bois (44% ; $p < 0,001$). Tandis que le moyen bois a une diversité moyenne par arbre légèrement plus élevée (4,5 espèces) que le petit bois (4,2 espèces ; $p < 0,05$) et le gros bois (4,0 espèces ; $p < 0,05$). Le lien entre le recouvrement d'un arbre et sa taille a été observé pour des peuplements avec un faible couvert de la canopée, mais pas sous des canopées plus denses (Nascimbene et al., 2009). La corrélation entre la taille de l'arbre et la diversité spécifique a, quant à elle, souvent été démontrée, mais n'est pas systématique (Johansson et al., 2007; Löbel et al., 2006). Une autre étude indique que la diversité spécifique en lichens augmente dans un premier temps avec l'âge ou la taille de l'arbre, atteint ensuite un maximum pour les arbres de taille moyenne avant de diminuer sur les gros arbres (D. B. Adams & Risser, 1971), ce qui est en adéquation avec les résultats obtenus ici. Les arbres de taille moyenne sont donc intéressants car ceux-ci possèdent la plus haute diversité et ont un recouvrement plus élevé que le gros bois.

5.2.2. Influence des bryophytes

Influence par essence

La diversité en lichens par arbre augmente dans un premier temps avec le recouvrement en bryophytes, reste constant pour les classes intermédiaires à élevées, avant de diminuer lorsque la mousse devient très abondante et ce, pour les trois essences principales (Figure 22). Des différences entre essences apparaissent néanmoins. En effet, en accord avec la diversité moyenne par essence, la diversité par classe est plus élevée pour le chêne, suivi du charme et enfin du hêtre. De plus, la tendance est plus marquée pour le chêne. L'augmentation se manifeste pour des recouvrements faibles et la diversité atteint un maximum pour un recouvrement en bryophytes intermédiaire (6,3 espèces) et diminue fortement ensuite. La diversité spécifique augmente entre les mêmes classes de recouvrement pour le charme mais présente un plateau pour les classes de 37,5 et 62,5 %. Enfin, le hêtre connaît une plus faible variation de sa diversité moyenne par arbre avec le recouvrement de mousse. Celle-ci croît seulement entre les classes de 15 et 37,5 % et décroît de 62,5 % à 87,5 %. Les trois essences présentent la plus haute diversité moyenne sur des arbres avec un recouvrement en mousse intermédiaire à élevé.

L'allure du recouvrement moyen par arbre en fonction de la quantité de mousse est plutôt similaire à celle de la diversité par arbre. L'effet y est cependant moins exprimé sur chênes, où peu de différences sont relevées, exceptée une baisse entre les classes de 62,5 et 87,5 %. Pour les charmes, les variations significatives ont lieu entre les mêmes classes que pour la diversité. Il y a donc un plateau où le recouvrement est le plus grand pour les charmes ayant 37,5 et 62,5 % de mousse. Enfin, les hêtres montrent une hausse plus marquée en recouvrement lichénique jusqu'à 62,5 % puis le recouvrement moyen baisse pour la dernière classe. Comme pour la diversité spécifique, le recouvrement en lichen est le plus important lorsque la présence de mousse n'est ni très faible, ni très élevée.

L'augmentation de la diversité spécifique et du recouvrement lichénique avec le recouvrement en bryophyte observée dans un premier temps pourrait être due à un « effet biodiversité ». Les arbres ayant un faible recouvrement en mousse comporteraient des caractéristiques individuelles ou se situeraient à une localisation ne correspondant pas au développement de la diversité générale d'espèces épiphytes. En effet, les lichens et bryophytes épiphytes ont une série d'exigences écologiques communes (Lakatos, 2011). Des auteurs montrent ainsi que certaines variables liées à l'arbre comme l'essence, le diamètre et des caractéristiques de l'écorce expliquent la diversité en organismes épiphytes, que ce soient des bryophytes ou des lichens (Király et al. 2013). Ceci pourrait expliquer pourquoi la diversité et le recouvrement en lichens est globalement plus faible sur les arbres à faible recouvrement en mousse. De plus, un lien existe entre la naturalité et la diversité spécifique en épiphytes, les forêts anciennes à plus haute naturalité accueillent généralement une plus haute diversité en lichens et bryophytes (Brunialti et al., 2010; Lesica et al., 1991). Certains arbres pourraient dès lors présenter une faible diversité et un faible recouvrement car ils sont situés dans des forêts plus impactées par l'activité humaine.

L'autre tendance décelée est la diminution du nombre d'espèces de lichens et de leur pourcentage de recouvrement lorsque les arbres ont un recouvrement en bryophytes élevé. Cette tendance pourrait être accentuée si des sites caractérisés par de forts recouvrements en mousse présentent une faible diversité, ils tireraient alors la diversité des arbres à haut recouvrement vers le bas, même si la diversité y augmente avec le recouvrement en mousse. À l'échelle du site, ce biais peut cependant être écarté car les sites présentant des recouvrements « extrêmes », c'est-à-dire très faibles ou très élevés, montrent des tendances cohérentes avec la tendance globale. La plus faible présence de lichens pourrait dès lors être associée à la compétition des mousses ou au fait que les mousses soient plus avantageuses dans les conditions associées à ces arbres. Pour ce qui est de la compétition, les mousses prenant une place importante sur l'arbre pourraient empêcher les lichens de croître librement et entraver l'installation d'espèces, avec pour résultat une plus faible diversité lichénique. Jüriado et al. (2009) rapportent une influence négative notable du recouvrement en bryophytes sur la diversité et le recouvrement en lichens, mais l'hypothèse de la compétition n'est toutefois pas admise. En effet, la compétition entre lichens et bryophytes serait d'importance mineure dans l'explication du développement des communautés (Y. Ma et al., 2024). La dominance de l'un ou l'autre groupe d'organisme serait alors principalement liée aux conditions de croissance plus favorables à l'échelle de l'arbre, principalement le niveau d'humidité, car les bryophytes supportent moins la dessiccation (Frahm, 2002 ; Hong & Glime, 1997).

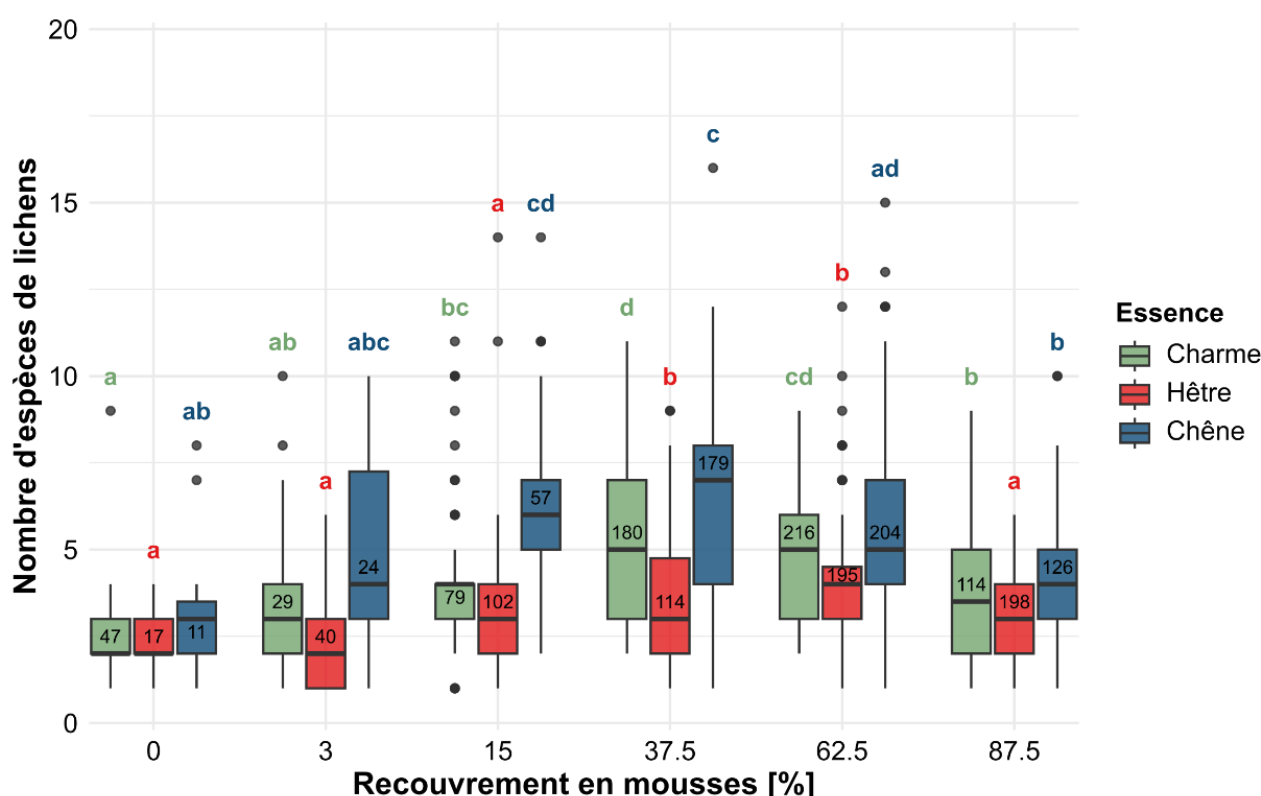


Figure 22 - Nombre d'espèces de lichens par arbre pour des arbres ayant différentes classes de recouvrement de bryophytes et ce, pour les trois essences d'arbres principales (couleur). Le nombre associé à chaque boîte indique le nombre d'arbres inclus dans chaque catégorie, les lettres indiquent les groupes statistiques entre classes d'une même essence.

Espèces avec une affinité pour les mousses

La très forte présence en mousse sur un arbre signifie en général une baisse en diversité lichénique, mais certaines espèces peuvent présenter des préférences pour ces environnements riches en mousse. À titre d'exemple, *Normandina pulchella*, une espèce indicatrice de la naturalité (Delahaye et al., 2024), occupe proportionnellement davantage d'arbres au sein d'une classe de recouvrement en bryophytes lorsque ce recouvrement augmente de 3 à 62,5 % (Figure 23a). *Normandina pulchella* est une espèce « hyperépiphyte » qui ne pousse généralement pas sur l'écorce des arbres mais sur le thalle d'autres épiphytes, principalement les bryophytes (Barkman, 1958 ; Motiejūnaitė et al., 2013). Cette espèce affectionne par ailleurs les environnements humides, où les mousses sont abondantes (Tretiach & Nimis, 1988), ce qui peut expliquer la présence accrue de *Normandina pulchella* sur des arbres à haut recouvrement de mousse. Une autre espèce indicatrice de la naturalité, *Lobaria pulmonaria*, présente également une affinité marquée pour les arbres abondants en bryophytes et est pratiquement absente des arbres dont le recouvrement en mousse n'est pas élevé. Ce résultat est cohérent avec les observations de Öckinger et al. (2005), selon lesquelles les arbres occupés par *Lobaria pulmonaria* présentent en moyenne un recouvrement en mousse plus élevé que ceux où l'espèce est absente. De fait, cette espèce possède une écologie similaire à celle des bryophytes (Nadyeina et al., 2014 ; Pannewitz et al., 2003).

L'occurrence du groupe d'espèces *Arthonia* sp. en fonction du recouvrement en mousse est très contrastée par rapport aux espèces ayant une affinité pour les mousses (Figure 23b). En effet, cette espèce occupe une grande majorité des arbres n'abritant pas ou peu de mousses (respectivement 94 et 75 % des arbres ayant 0 % et 3 % de mousse). La proportion des arbres occupés diminue ensuite drastiquement pour les classes de recouvrement en mousse plus élevées. Le groupe *Arthonia* sp. montre une nette préférence pour les arbres non couverts de mousses. *Arthonia ruana*, appartenant au regroupement d'espèces *Arthonia* sp., est une espèce sciaphile préférant pourtant une humidité importante (Sundin & Tehler, 2009), soit des conditions favorables au développement de mousse. Seule *Arthonia radiata* ne dépend pas d'une humidité élevée et peut se développer à la fois en conditions ombragées et lumineuses. À ma connaissance, aucun auteur n'a étudié la relation entre les espèces du genre *Arthonia* et les bryophytes, ne permettant pas d'apporter de perspectives supplémentaires.

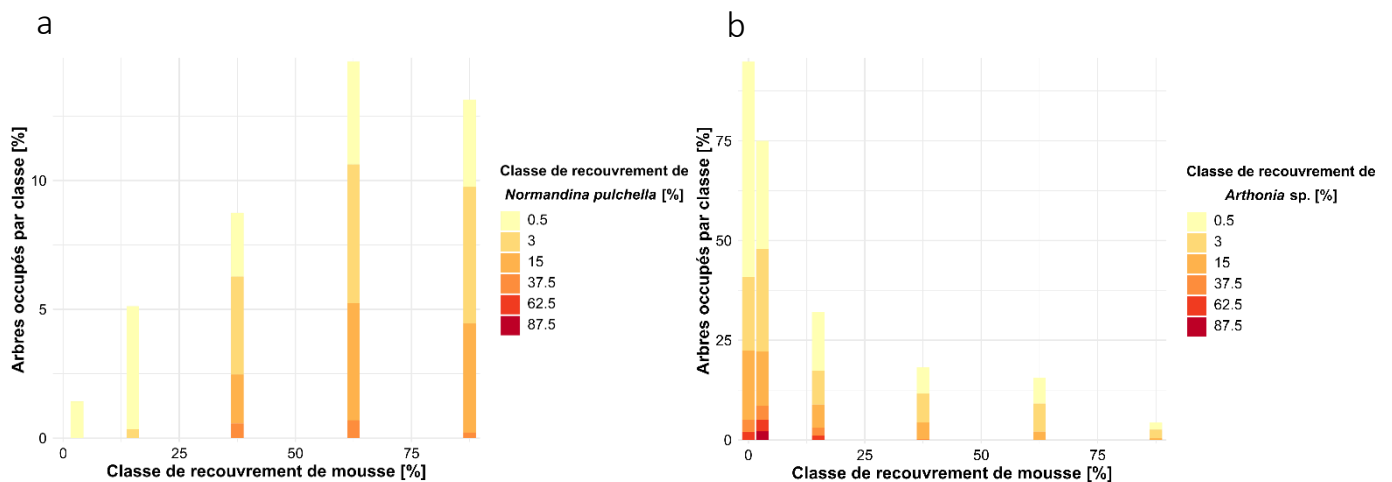


Figure 23 - Proportion d'arbres en pourcentage d'une classe donnée de recouvrement de mousse occupés par l'espèce de lichen. La couleur représente les proportions pour les classes de recouvrement du lichen sur les arbres occupés. Présence de *Normandina pulchella* (a). Présence d'*Arthonia* sp. (b).

5.3. Lien entre facteurs du site et facteurs locaux

Les facteurs locaux et les facteurs du site peuvent impacter la présence lichénique. Afin d'essayer de distinguer l'importance de l'essence, un facteur local, et le peuplement, un facteur du site, il faut se concentrer sur les liens entre la présence lichénique et les différentes essences pris au sein des quatre types de peuplements.

La distribution des chênes en fonction du nombre d'espèces par arbre est nettement plus large en chênaie que dans les autres peuplements, pour lesquels les chênes présentent une distribution similaire (Figure 24). Le nombre d'espèce moyen par chêne est par ailleurs significativement supérieur en chênaie (6,1 espèces) qu'en mélange chêne-hêtre (3,3 espèces ; $p < 0,001$) et qu'en peuplement « autre » (3,7 espèces ; $p < 0,001$). Des différences entre les mêmes peuplements s'observent également au niveau du recouvrement : le chêne est recouvert de lichens à 73 % en moyenne en chênaie contre 35 % en mélange ($p < 0,001$) et 34 % en peuplement « autre » ($p < 0,001$). Les chênes en hêtraie ne montrent pas de différences significatives avec les autres peuplements en nombre d'espèces abritées ou en recouvrement moyen, mais cela est dû en partie au faible nombre de chênes répertoriés en hêtraie (seulement sept individus) et à la variabilité au sein de ces individus. Le peuplement peut donc influencer l'expression de la diversité spécifique et du recouvrement sur une essence. Une fois de plus, on constate que les influences du site et locales s'entre-mêlent et interagissent.

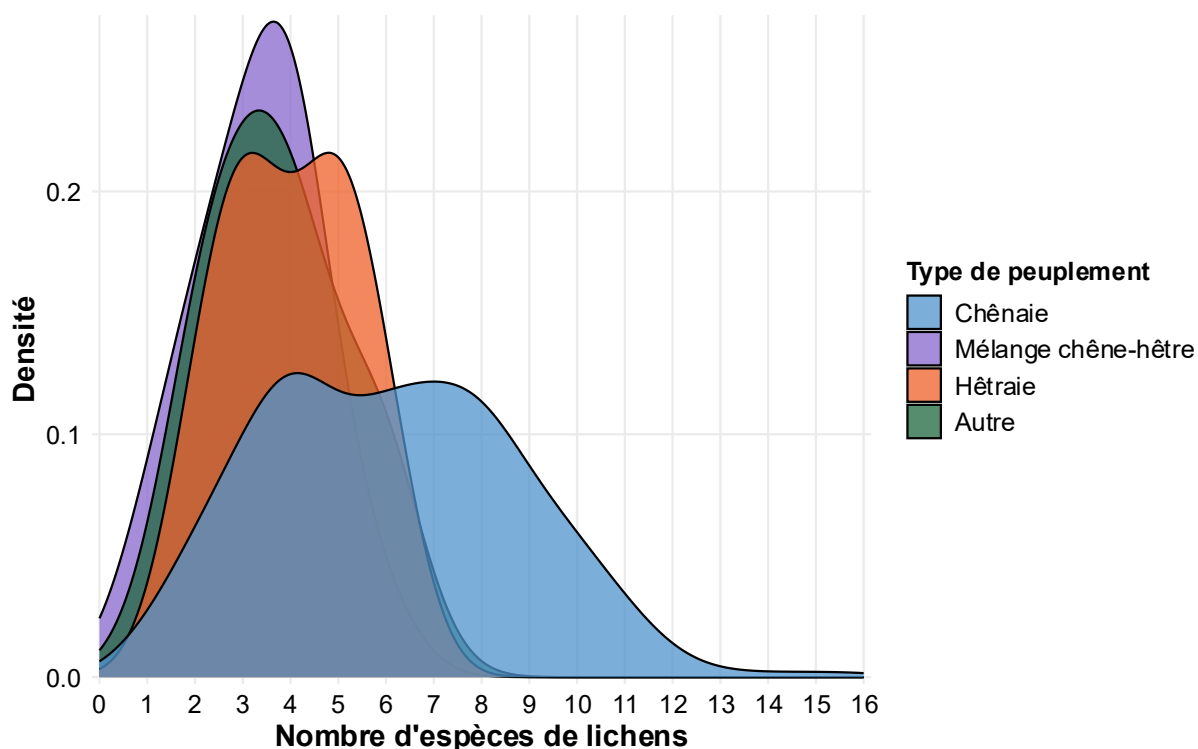


Figure 24 - Distribution des chênes en fonction du nombre d'espèces de lichens qu'ils abritent. Les chênes sont regroupés en fonction du peuplement dans lequel ils se trouvent (couleur). La distribution est exprimée par une fonction de densité de probabilité normalisée, la surface sous la courbe de chaque catégorie est dès lors égale à un.

L'influence combinée du peuplement et de l'essence peut également s'observer au niveau des préférences d'espèces individuelles. Le réseau d'interactions montrant les interactions entre espèces de différents niveaux d'indication de la naturalité (Delahaye et al., 2024) et les essences et peuplements sur lesquelles elles se trouvent présente quelques cas de figures possibles de préférences d'espèces (Figure 25). Le réseau d'interaction pour les espèces indicatrices de niveau 1 montre que *Normandina pulchella* et *Pertusaria leioplaca* sont souvent observées sur hêtre mais peu en hêtraie (Figure 25a). *Normandina pulchella* se trouve principalement en mélange chêne-hêtre tandis que *Pertusaria leioplaca* s'observe en peuplement « autre » et en chênaie, sans pour autant être présente sur de nombreux chênes. Pour les espèces de niveau 2, on peut observer une espèce spécialiste du chêne et des chênaies, *Chrysothrix candelaris* (Figure 25b). L'espèce *Lecanactis abietina/Opegrapha vermicellifera* est, elle aussi, majoritairement présente sur chêne mais peut régulièrement se trouver sur des charmes. Elle peut se trouver en chênaie ainsi que ponctuellement en hêtraie et mélange chêne-hêtre, mais son peuplement de préférence est le peuplement « autre » malgré sa préférence pour le chêne. Enfin, *Thelotrema lepadinum* est une espèce qui a généralement été observée sur charme. Cette espèce est, elle, principalement reliée au mélange chêne-hêtre et n'a pas été vue une seule fois en peuplement « autre », malgré la forte proportion de charmes dans ces peuplements. Ces exemples montrent ainsi que même si des espèces de lichens peuvent préférer une même essence, elles n'auront pas systématiquement les mêmes préférences de peuplement. Il peut y avoir d'importantes variabilités dans les préférences écologiques des espèces.

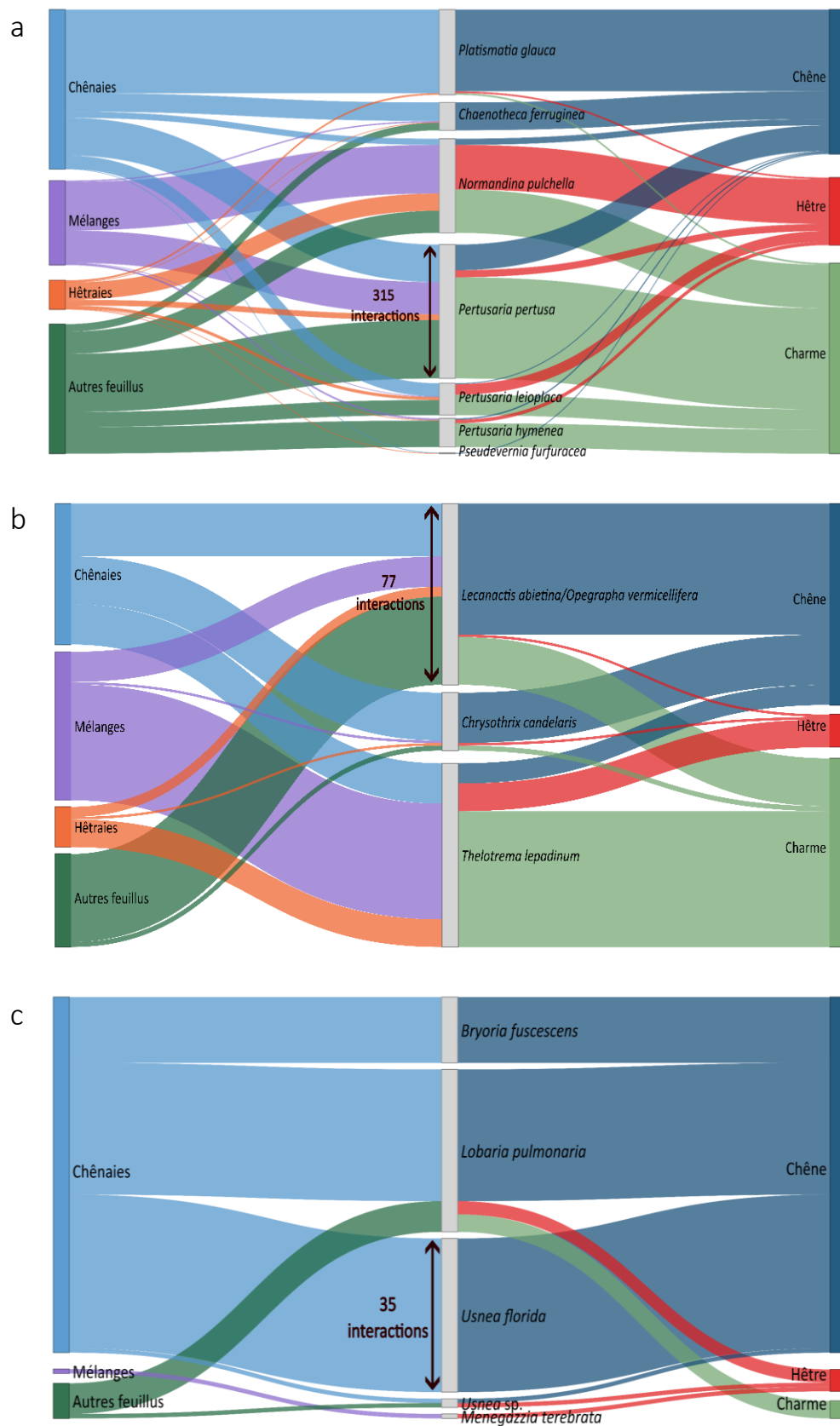


Figure 25 - Nombre d'interactions entre les peuplements (à gauche), les espèces de lichens (au milieu) et les essences (à droite). Une interaction correspond à l'observation de l'espèce sur un arbre et la largeur du lien dépend du nombre total d'interactions. Seules les interactions avec les trois essences principales sont prises en compte. Les espèces affichées sont les espèces d'indication de la naturalité de niveau 1 (a), niveau 2 (b) et niveau 3 (c).

5.4. Conséquences pour la bioindication de la naturalité

Les nombreuses influences qui peuvent intervenir sur la présence lichénique à l'échelle d'un arbre et d'un peuplement sont des informations cruciales à prendre en compte lors de l'élaboration d'un outil de bioindication de la naturalité par les lichens épiphytes. Ces influences peuvent ainsi être à l'origine de biais et rendre l'outil inadéquat en fonction des conditions du site à évaluer.

5.4.1. Site et peuplement

La première catégorie de facteurs pouvant jouer sur la composition lichénique comprend les facteurs à l'échelle du site et du peuplement. En effet, le type de peuplement influence la diversité lichénique globale et le recouvrement en lichens. Les espèces de lichens peuvent également présenter des affinités ou préférences pour certains peuplements. Lors de la confection d'un système de bioindication de la naturalité forestière, il faut déterminer à l'avance quels types de peuplements sont visés et faire ensuite en sorte que le système soit bel et bien adéquat pour les peuplements objectifs. L'outil de bioindication élaboré pour être fonctionnel en chênaies et en hêtraies par Delahaye et al. (2024) utilise comme indicateurs une série d'espèces lichéniques qui ne se retrouvent pas de manière équivalente dans tous les types de peuplements. Ainsi, les mélanges chêne-hêtre sont moins souvent représentées par les espèces indicatrices de niveau « bon » que les chênaies et les peuplements « autre », tandis que les hêtraies sont largement sous-représentées (Figure 25a). Les hêtraies sont également minoritaires pour les espèces de niveau « élevé » (Figure 25b). Enfin, cette disparité entre types de peuplements est encore davantage mise en évidence pour les indicateurs de niveau « très élevé » (Figure 25b). Ces espèces n'ont été vues quasiment qu'en chênaie et les hêtraies ne les ont jamais accueillies. Cet outil est donc plutôt adéquat pour les chênaies mais n'est pas complet pour la bioindication de hêtraies car elles y sont trop sous-représentées. Pourtant il n'y a pas de raison qu'une hêtraie soit de plus faible naturalité qu'une chênaie. Lors de la sélection d'espèces indicatrices de la naturalité pour plusieurs types de peuplements, il faut dès lors veiller à ce que tous les peuplements soient intégrés de manière équivalente ou, alternativement, proposer un outil singulier par type de peuplement.

5.4.2. Essence

Deuxièmement, le support détermine également la présence lichénique. Les différentes essences peuvent abriter des espèces uniques et certaines espèces sont spécifiques, ou presque, à une essence. Les influences du peuplement et de l'essence sont cependant difficilement dissociables. Au sein d'un peuplement donné, il est préférable de majoritairement inventorier l'essence dominante du peuplement, pour s'assurer de prendre en compte l'influence de ce dernier. En effet, le chêne présente par exemple une plus haute diversité en chênaie. De plus, les espèces spécialistes d'une essence sont souvent également spécialistes du type de peuplement associé. Une plus petite proportion des arbres étudiés doit alors permettre la diversification des essences, car une seule essence n'est pas représentative de la

diversité du site. Diversifier les essences augmente les chances de capturer une plus grande diversité spécifique sur un site et donc de trouver plus d'espèces indicatrices. La sélection doit alors, dans la mesure du possible, contenir le plus grand nombre d'essences différentes, mais ce, pas nécessairement en proportions égales. Les chênes étant caractérisés par une plus haute diversité moyenne et un plus haut recouvrement, suivi des charmes et enfin des hêtres, il pourrait être judicieux de proportionnellement se focaliser davantage sur les arbres d'essences à haute diversité. Prendre en compte l'écologie et les préférences pour certaines essences des espèces indicatrices sélectionnées peut aider à affiner la proportion idéale d'essences à étudier.

5.4.3. Autres caractéristiques du support

En ce qui concerne les autres caractéristiques individuelles du support, la circonférence et le recouvrement en mousse peuvent aussi entrer en considération. Les bois moyens portent le plus d'espèces et le recouvrement le plus élevé. Cette taille d'arbre est donc intéressante pour les relevés, même si, à nouveau, assurer une certaine diversité de taille reste plus prudent pour ne pas passer à côté d'espèces spécialistes.

Les arbres ayant un recouvrement en mousse très faible ou très élevé sont associés à une diversité et un recouvrement lichéniques plus faibles. Les arbres à recouvrement en mousse moyen sont à privilégier, par exemple en concentrant majoritairement l'inventaire sur ces arbres. Il est toutefois important que toutes les classes soient représentées lorsque cela est possible, notamment par un relevé de quelques individus à recouvrement très faible et très élevé. Car certaines espèces se retrouvent très rarement sur des arbres moussus tandis que d'autres, dont des espèces caractérisées comme indicatrices de la naturalité, ont tendance à être plus présentes sur des arbres à haut recouvrement en mousse.

5.4.4. Espèces indicatrices

De manière générale, étant donné les préférences écologiques variées des espèces de lichens, avoir une diversité en supports inventoriés serait à nouveau préférable. Étudier l'écologie précise des espèces sélectionnées devrait tout de même permettre de s'orienter vers certaines caractéristiques de support et d'ainsi ajuster le protocole d'évaluation de la naturalité. Inversement, il est également possible de sélectionner les espèces indicatrices après avoir vérifié leur spécificité pour le peuplement voulu. Une étude analysant les espèces indicatrices identifie la spécificité d'une espèce pour l'habitat cible comme un des deux critères de sélection, l'autre étant la sensibilité ou fidélité, signifiant que l'espèce ne peut pas être trop souvent absente des placettes d'échantillonnage (Dymytrova et al., 2018)

5.4.5. Méthode de relevé sur un arbre

Le recouvrement lichénique total d'un arbre est corrélé avec sa diversité. Cela signifie d'une part que cibler les arbres à haut recouvrement permettrait probablement de capturer la diversité totale plus efficacement. D'autre part, cette corrélation souligne l'importance

potentielle de la métrique du recouvrement. L'information de recouvrement d'une espèce pourrait apporter des informations complémentaires à l'information de présence ou absence dans une optique de bioindication. En étudiant la réponse lichénique à la naturalité en forêt, Czerepko et al. (2021) ont mesuré le recouvrement, mais ils utilisent principalement la diversité en espèces comme variable indicative. Deux autres études n'utilisent que les données de présence ou absence des indicateurs à l'échelle de l'arbre, obtenant une métrique d'abondance en sommant le nombre d'arbres sur lesquels le lichen est présent (Brunialti et al., 2010; Dymytrova et al., 2018). L'utilisation de quadrants d'échantillonnage pour mesurer la fréquence d'une espèce et la Lichen Diversity Value, souvent utilisée dans la bioindication de l'air, est également possible (Brunialti et al., 2020), mais cette méthode est jugée trop chronophage et complexifie le protocole d'évaluation de la naturalité. La littérature existante ne permet pas de définir la plus-value réelle de la mesure du recouvrement de chaque espèce. Cette métrique mérite donc une analyse approfondie. Toutefois, la collecte de cette information pourrait s'intégrer aisément au protocole d'identification d'espèces.

La détermination d'un nombre minimal et idéal d'arbres à évaluer constituerait une donnée précieuse pour élaborer un outil à la fois rapide et robuste. Tandis que l'étude de l'hétérogénéité spatiale permettrait de vérifier si le protocole fournit des résultats semblables dans des zones géographiquement proches.

6. Influence de l'hétérogénéité spatiale sur les données récoltées

6.1. Nombre d'arbres à échantillonner

Le nombre d'arbres échantillonnés par site dans le cadre du projet ÉPIFOR varie fortement, allant de 18 à 122 arbres, correspondant à environ 90 et 620 tiges/ha. Les courbes d'accumulation d'espèces par site, qui illustrent la proportion d'espèces supplémentaires détectées lorsque l'on échantillonne un arbre supplémentaire (sur base d'un tirage aléatoire), fournissent des informations précieuses quant au nombre idéal d'arbres à inventorier.

Les courbes d'accumulation d'espèces par site prennent l'allure caractéristique de ce type de courbes (Figure 26 ; Soberón & Llorente, 1993). Il n'est pas possible de distinguer des différences dans l'allure des courbes en fonction du type de peuplement par site, confirmé par l'allure identique des courbes d'accumulation moyenne par type de peuplement (Annexe 1.), indiquant que le nombre d'arbres à inventorier devrait être le même pour les différents peuplements. Cependant, certains sites, qui n'avaient généralement qu'une faible quantité d'arbres dans la placette d'échantillonnage, atteignent 100 % des espèces observées avant même d'avoir tendu vers un plateau. Ceci indique que l'effort d'échantillonnage n'a pas été suffisant et pourrait signifier qu'une partie de la diversité du site a été omise. Le sous-échantillonnage de ces sites rend ces sites inutilisables dans la détermination de l'effort d'échantillonnage en fonction du pourcentage de diversité. Seuls les sites atteignant un plateau peuvent être utilisés pour déterminer la taille minimale d'un échantillon permettant de capturer une proportion acceptable de la diversité. Ce seuil acceptable a été défini à 90 % dans une étude faisant appel aux courbes d'accumulation pour mesurer l'effort d'échantillonnage (Moreno & Halffter, 2000). Pour 12 sites, 90 % de la diversité est atteinte en inventoriant 25 arbres ou moins, mais huit d'entre eux n'atteignent pas de plateau clair et ceci pourrait expliquer le fait qu'ils atteignent plus rapidement le seuil. Cinq sites nécessitent plus de 50 arbres pour atteindre ce stade et l'étude de seulement 25 arbres sur ces sites donneraient un relevé de 60 à 75 % de la diversité. Une variabilité conséquente existe donc en fonction des sites et celle-ci est plus élevée que ce qui est rapporté par Nascimbene et al. (2010), qui observent une redondance importante de la diversité pour un faible nombre d'arbres.

L'étude d'une cinquantaine d'arbres permet de s'assurer d'atteindre le seuil pour la majorité des sites mais une telle quantité d'arbres paraît trop importante pour un outil d'évaluation de la naturalité destiné à un public non-expert. De plus, la diversité totale n'est pas l'élément central de la bioindication de la naturalité, même si capturer la majorité de la diversité réduit les chances d'omettre des espèces indicatrices. Une analyse complémentaire se focalisant sur les espèces indicatrices pourrait donc être réalisée. Le résultat d'une telle analyse, ainsi que l'intégration de contraintes et objectifs spécifiques liés à l'élaboration d'un outil, devraient permettre d'opter pour un compromis quant au nombre d'arbres à échantillonner.

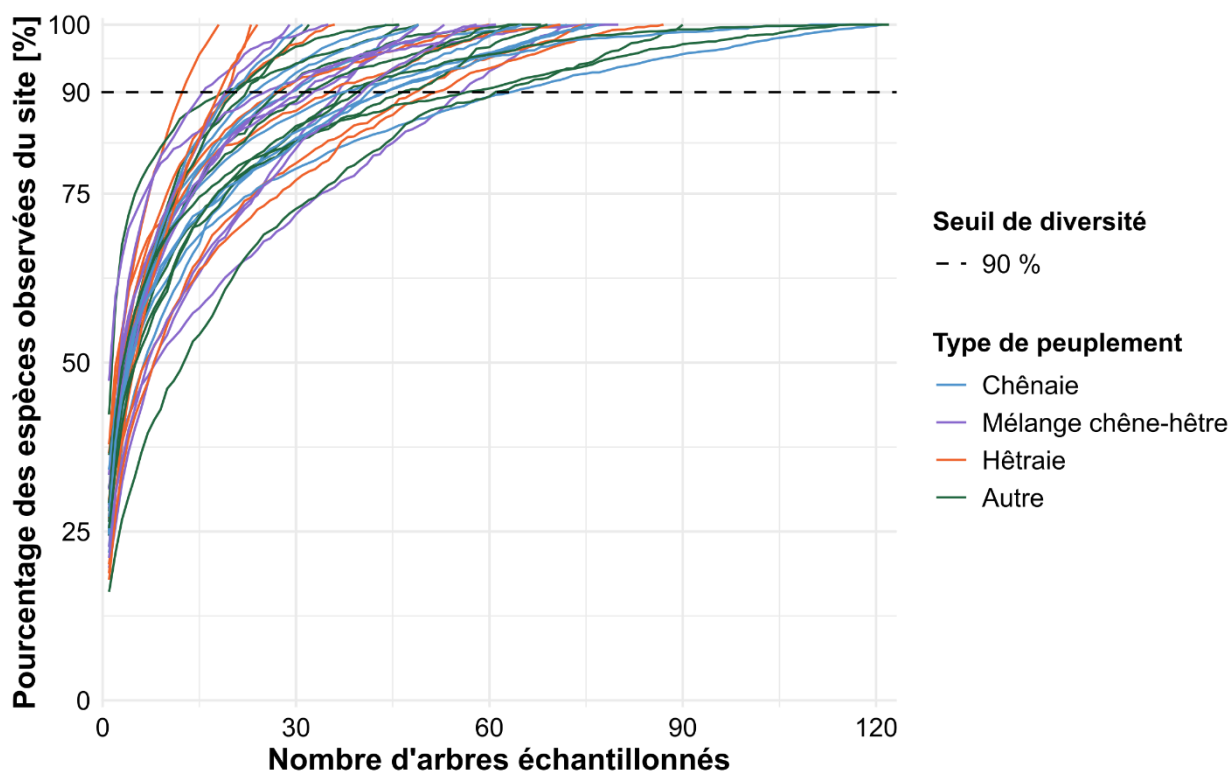


Figure 26 - Courbes d'accumulation d'espèces pour chaque site, montrant la proportion des espèces observées par rapport au nombre d'espèces total du site en fonction du nombre d'arbres (tirés aléatoirement) échantillonnés. La couleur de la courbe fait référence au type de peuplement du site. Chaque courbe représente la moyenne de 100 permutations. La ligne en pointillés représente le seuil de diversité choisi pour déterminer l'effort d'échantillonnage.

6.2. Hétérogénéité spatiale au sein d'un site

Quatre sites (CUG, HERB-1, NAS et FSM ; Figure 9) ont fait l'objet d'un deuxième relevé pour évaluer l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur les données et sur le résultat possible d'un outil d'évaluation de naturalité. Globalement, les espèces observées dans les trois placettes par site sont plutôt similaires. Les plus grosses différences en composition spécifique s'observent pour CUG (Figure 27a), qui est également le site sur lequel le plus d'espèces différentes ont été observées lors du second relevé (29 espèces). Malgré une proportion importante d'espèces retrouvées sur les trois placettes, une placette, CUG-2, se distingue avec sept espèces uniques, quatre en commun avec CUG-3 et deux avec CUG-1. Il y a donc une hétérogénéité spatiale non négligeable sur ce site, mais celle-ci s'exprime surtout au niveau d'une seule placette. Pour HERB-1, le site avec la plus faible diversité relevée lors du deuxième passage (10 espèces), peu de différences entre les placettes sont à noter (Figure 27b). Seule une espèce n'a été vue que sur une seule placette (HERB-1-2) et une espèce a été observée sur deux placettes (HERB-1-1 et HERB-1-3). Les sites NAS et FSM présentent une hétérogénéité un peu plus marquée que HERB-1 car les placettes présentent davantage d'espèces uniques. Cependant, la plupart des espèces se retrouvent généralement sur les trois placettes. L'hétérogénéité pourrait n'avoir qu'un impact limité.

Pour confirmer cette influence limitée, il faut se pencher sur les espèces précises qui ne sont pas communes à toutes les placettes. Ainsi, l'espèce unique sur HERB-1-2 est *Pertusaria pertusa*, une espèce considérée comme indicatrice de la naturalité. *Normandina pulchella*, vue seulement sur une placette de CUG ainsi que *Lecanactis abietina*/*Opegrapha vermicellifera* et *Pertusaria leioplaca*, observées sur deux des trois placettes, sont aussi des espèces indicatrices. Une telle hétérogénéité spatiale pour les espèces indicatrices pourrait potentiellement influencer le diagnostic de la naturalité d'une placette.

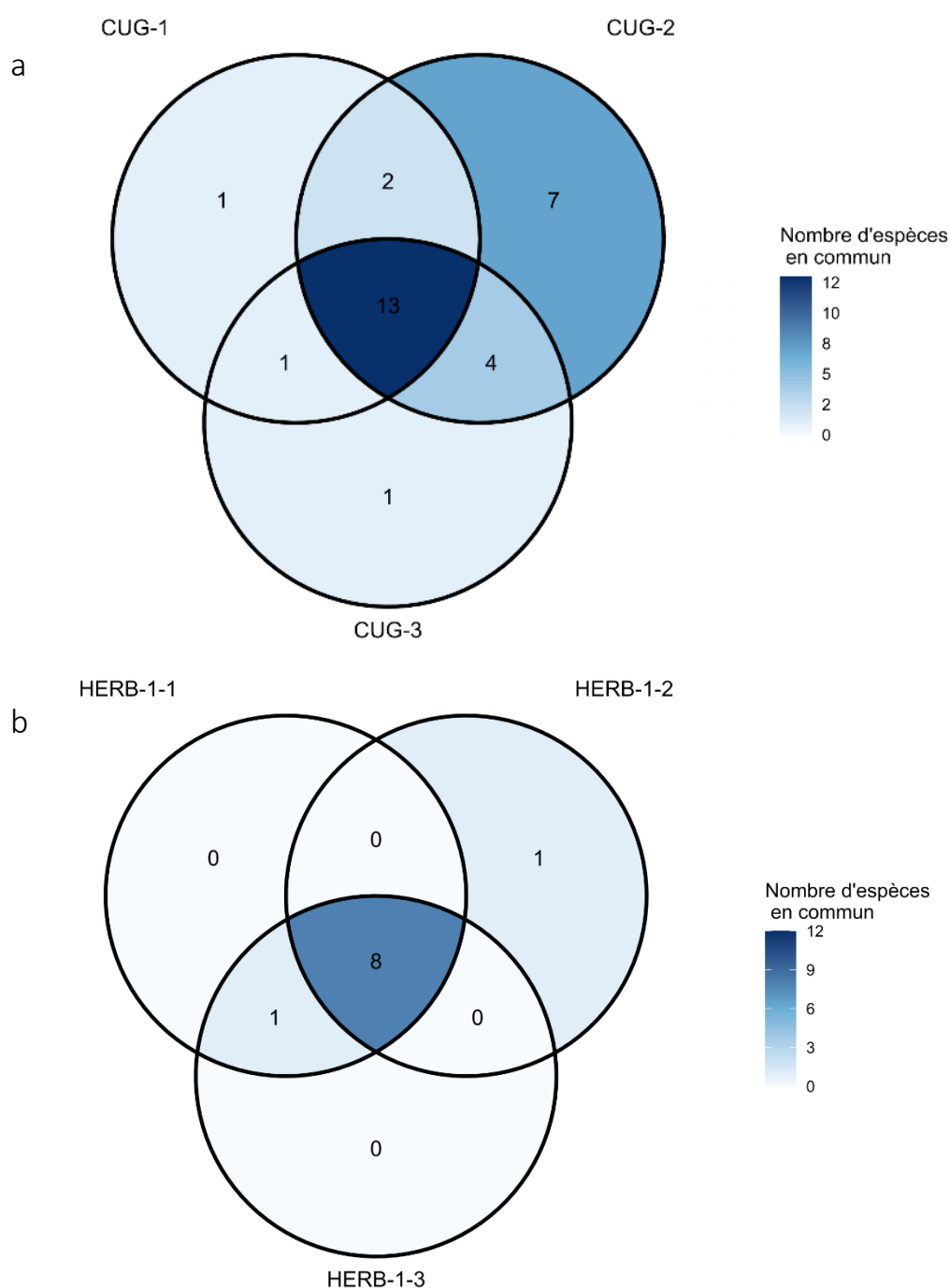


Figure 27 - Nombre d'espèces en commun entre les trois placettes d'un même site. La couleur représente le nombre d'espèces, allant du clair pour un faible nombre d'espèces au foncé pour un grand nombre d'espèces. Les sites représentés sont CUG (a) et HERB-1 (b).

6.3. Conséquences pour la bioindication de la naturalité

L'effet de l'hétérogénéité spatiale et de l'effort d'échantillonnage est visible lors de la comparaison entre le score de naturalité des placettes et le score de naturalité du site (Figure 28). Les placettes obtiennent le même score de naturalité que les sites du premier relevé pour FSM et NAS. L'hétérogénéité spatiale et le plus faible nombre d'arbres inventoriés n'y a pas d'impact sur le diagnostic de la naturalité. Pour HERB-1, deux placettes se voient attribuer un score de 1, tandis que le site initial a un score nul. Malgré le fait que moins d'arbres aient été pris en compte (20 arbres par placette contre 71 pour le site initial), un score plus élevé, dû à une présence accrue d'espèces indicatrices, a été calculé. En effet, comparé au site, seule une espèce indicatrice additionnelle, *Pertusaria hymenea* (niveau 1), a suffi pour faire passer le score de ces placettes de 0 à 1. Si le site initial avait été déplacé de quelques dizaines de mètres, il aurait pu avoir un autre score de naturalité. Cela montre dans ce cas-ci l'impact de l'hétérogénéité spatiale. Enfin, le site CUG a un score de naturalité plus élevé (niveau 3) que les trois placettes, qui ont elles-mêmes un score différent (niveau 2 pour CUG-1 et CUG-2, et niveau 1 pour CUG-3). Le site CUG initial ne compte que 32 arbres inventoriés, la différence de score n'est donc probablement pas liée à un plus grand nombre d'arbres inventoriés. De plus, le site CUG reçoit un score de 3 grâce à la présence d'une espèce indicatrice de niveau 3, *Usnea* sp., mais son score aurait été de 1 sans la présence de cette espèce. Cela confirme le rôle de la variabilité spatiale dans cette différence, d'autant plus qu'*Usnea* sp. n'a été observée que sur un seul arbre.



Figure 28 - Scores de naturalité de chaque site (relevé ÉPIFOR) et des placettes proches de ces sites (relevé complémentaire). La couleur indique la valeur du score de naturalité et les symboles indiquent la différence entre le score de la placette en question et le site initial.

Il est clair qu'à la fois l'effort d'échantillonnage et l'hétérogénéité spatiale concernant la présence lichénique peuvent influencer le diagnostic de naturalité d'un peuplement. Cela souligne l'importance de choisir des espèces indicatrices qui ne sont pas trop rares, que ce soit à l'échelle des sites, afin que les sites puissent être comparés, mais surtout à l'échelle des arbres d'un site, pour que le résultat du diagnostic ne dépende pas d'un seul arbre inventorié. Cependant, l'effet de l'hétérogénéité spatiale demeure relativement faible. Il faudrait cependant évaluer cet effet sur plus de quatre sites pour pouvoir en déterminer l'importance.

7. Conclusion et perspectives

Ce mémoire a pour but d'identifier les principaux éléments à considérer lors de l'élaboration ou l'amélioration d'un outil de bioindication de la naturalité forestière en Wallonie, outil basé sur les lichens épiphytes.

Parmi les différentes variables à l'échelle du site, le type de peuplement impacte à la fois la diversité, le recouvrement et la composition spécifique. Ceci est illustré par les chênaies ayant une diversité (21,4 espèces) et un recouvrement (59 %) plus importants que les hêtraies (13,5 espèces et 22 %). Chaque type de peuplement accueille des espèces lichéniques distinctes (15 uniquement en chênaie et cinq en hêtraie) et 25 espèces présentent un caractère spécialiste pour un peuplement, comme *Hypogymnia physodes* et *Platismatia glauca* pour les chênaies ou *Arthonia* sp. pour les peuplements d'autres feuillus. L'influence du peuplement sur l'occurrence d'espèces indicatrices peut justifier la nécessité que l'outil de bioindication comprenne des espèces représentant tous les types de peuplement ou alors qu'il soit adapté en un outil séparé par peuplement.

Au sein des différents peuplements, le chêne possède la diversité et le recouvrement moyen les plus importants (5,4 espèces et 63 %) suivi par le charme (4,3 espèces et 45 %) et enfin le hêtre (3,2 espèces et 21 %). Par ailleurs, le chêne accueille dix espèces uniques et le hêtre sept, indiquant que les essences n'accueillent pas les mêmes communautés. Les arbres de taille moyenne abritent davantage de lichens, que ce soit en nombre d'espèces ou en recouvrement, avec 4,5 espèces et 44 % de recouvrement. Par ailleurs, la présence lichénique par arbre (diversité et recouvrement) montre une augmentation avec le recouvrement en bryophytes, avant de diminuer pour de très hauts recouvrements. Certaines espèces, comme *Arthonia* sp., se retrouvent principalement sur des arbres dépourvus de mousse tandis que d'autres occupent plutôt des arbres moussus (*Normandina pulchella* ou *Lobaria pulmonaria*). Ces résultats montrent l'importance des caractéristiques du support au niveau des communautés lichéniques, que ce soit l'essence de l'arbre, sa taille ou son recouvrement en mousse.

L'effet du support et du type de peuplement peuvent également se combiner et conditionner les communautés lichéniques sur les arbres. Ainsi, le chêne a une diversité et un recouvrement moyen nettement supérieurs en chênaie que dans d'autres types de peuplement. Par ailleurs, certaines espèces se trouvent en majorité sur une essence particulière mais pas sur le type de peuplement où cette essence est dominante, à l'image de *Thelotrema lepadinum*, préférant les charmes mais se retrouvant principalement en mélange chêne-hêtre.

Les influences des différents facteurs sont également liés aux préférences écologiques des espèces, étant donné que de nombreuses espèces présentent une affinité marquée pour des caractéristiques du support ou du site comme la présence de bryophytes, l'essence ou le type de peuplement. Un lien a également été établi entre l'altitude des sites et les espèces dites de haute altitude, mais celui-ci pourrait être influencé par un gradient géographique de naturalité suivant l'altitude.

Les caractéristiques du site et du support peuvent varier dans l'espace et donc induire une hétérogénéité spatiale de la composition lichénique. Cette hétérogénéité n'est pas très importante sur les quatre sites ayant fait l'objet d'un second relevé, les trois placettes étudiées par site présentant des communautés similaires. Malgré cela, deux sites ont des placettes montrant différents scores de naturalité (CUG a un score de 3, CUG-1 et CUG-2 un score de 2 et CUG-3 un score de 1, par exemple) indiquant que même une faible hétérogénéité peut influencer la bioindication de la naturalité. Ces résultats de bioindication différents, obtenus en se déplaçant de quelques dizaines de mètres, montrent les limites au niveau de la robustesse de l'indicateur et les risques liés aux espèces indicatrices trop peu fréquentes. Par ailleurs, les sites ont présenté une grande variabilité au niveau du nombre d'arbres à échantillonner pour capturer une diversité acceptable. Bien que certains sites atteignent le seuil de 90 % de biodiversité en moins de 25 arbres, d'autres nécessitent plus de 50 arbres. De plus, quelques sites ont été sous-échantillonnés malgré des dizaines d'arbres inventoriés. Évaluer la présence lichénique sur un nombre important d'arbres permettrait d'observer la majorité de la diversité et d'ainsi réduire l'impact de l'hétérogénéité, mais cela demanderait également une durée de protocole nettement plus importante.

Lors de la confection ou l'amélioration d'un outil de bioindication de la naturalité forestière à l'aide de lichens épiphytes, prendre ces diverses influences en compte pourrait permettre de concentrer efficacement l'effort d'échantillonnage sur les arbres d'intérêt tout en essayant de davantage isoler l'effet de la naturalité. (1) Les espèces indicatrices doivent idéalement être présentes, au moins en partie, sur tous les types de peuplement étudiés. (2) Une diversité d'arbres échantillonnés est préférable au niveau de l'essence, sans pour autant que chaque essence ne soit représentée en proportions égales : la majorité des arbres doit être de l'essence dominante du peuplement, ensuite, la priorité dans les proportions est à attribuer selon la diversité par essence (chêne > charme > hêtre). (3) La majorité des arbres échantillonnés doivent, dans la mesure du possible, être de taille moyenne et avoir un recouvrement en mousse intermédiaire. À nouveau, afin de conserver une diversité en support importante, quelques arbres des autres catégories (petite et grande taille, recouvrement en mousse très faible et très élevé) sont également à échantillonner. (4) Pour que l'outil ne soit pas trop sujet à l'influence de l'hétérogénéité spatiale, avoir une part d'espèces indicatrices fréquentes, si elles existent, est intéressant. (5) Idéalement, un nombre important d'arbres étudiés par site est nécessaire afin de capturer la majorité de la diversité.

Pour approfondir le rôle des influences environnementales et locales, il est nécessaire d'inclure les données de forêts à plus faible naturalité, afin de représenter le gradient de naturalité des forêts wallonnes, car l'outil doit être utilisable dans l'ensemble de la Wallonie. Cela permettrait de vérifier si ces forêts sont concernées par les mêmes tendances d'effet du peuplement ou d'hétérogénéité spatiale que les forêts à haute naturalité. Les essences hors chêne, hêtre et charme ainsi que les arbres morts pourraient également être ajoutés à l'étude pour offrir une vision plus complète et confirmer la nécessité d'une diversité en essences dans les arbres à inventorier.

L'utilisation des données sur le microclimat des sites apporterait des informations complémentaires quant à la répartition de certains groupes écologiques et les différences de

communautés entre les sites. Le microclimat est par ailleurs conditionné par les influences pédologiques et géographiques mais également par la structure du peuplement, fournissant des informations complémentaires sur l'effet de ce dernier. L'objectif serait donc d'identifier l'effet microclimatique pour pouvoir isoler davantage l'effet de la naturalité et augmenter la robustesse de l'outil.

La présence lichénique connaît de nombreux facteurs d'influences et certains interagissent, comme l'essence et le type de peuplement, par exemple. Construire un modèle intégrant les variables influentes identifiées lors de ce mémoire pourrait fournir des informations cruciales sur l'importance de chaque facteur dans l'explication de la présence lichénique et à quel point ces facteurs s'impactent mutuellement, offrant ainsi une vision plus intégrative.

La création d'un protocole d'évaluation de la naturalité pourrait également tirer profit d'une analyse ciblée sur les parties du tronc à étudier, notamment en explorant le lien entre la présence lichénique et la hauteur sur le tronc ou encore l'orientation des différents côtés du tronc. Ainsi, ces résultats pourraient servir à simplifier le protocole de bioindication en se concentrant sur les parties de l'arbre les plus informatives.

Enfin, il est important que l'applicabilité de l'outil soit testée sur le terrain, notamment en ce qui concerne la durée et la complexité du protocole adapté, car cet outil doit être rapide et facile à utiliser. Le nombre d'arbres idéal à étudier reste à déterminer. Cette détermination doit être orientée par rapport aux espèces indicatrices et non par rapport à la diversité totale. Il faut également s'assurer que les propriétaires et gestionnaires forestiers parviennent à distinguer et reconnaître les espèces indicatrices aisément, par exemple en comparant l'application du protocole par des experts et par des non-initiés sur le terrain.

Références

- Adams, D. B., & Risser, P. G. (1971). SOME FACTORS INFLUENCING THE FREQUENCY OF BARK LICHENS IN NORTH CENTRAL OKLAHOMA. *American Journal of Botany*, 58(8), 752-757. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1971.tb10029.x>
- Adams, M. B., Kelly, C., Kabrick, J., & Schuler, J. (2019). Temperate forests and soils. In *Developments in Soil Science* (Vol. 36, p. 83-108). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63998-1.00006-9>
- Alcamo, J., Moreno, J. M., Nováky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J. E., Shvidenko, A., Araújo, M., Bristow, A., de Ronde, J., Graham, P., Guisan, A., Jeppesen, E., Kovats, S., Lakyda, P., Sweeney, J., ... Shvidenko, A. (2007). Climate Change 2007 : Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 541-580.
- Alderweireld, M., Burnay, F., Pitchugin, M., & Lecomte, H. (2015). *Inventaire Forestier Wallon. Résultats 1994 – 2012*. (p. 236). SPW, DGO3, DNF, Direction des Ressources forestières,.
- Angermeier, P. L. (2000). The Natural Imperative for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 14(2), 373-381. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98362.x>
- Armstrong, R. A. (2015). Lichen Growth and Lichenometry. In D. K. Upreti, P. K. Divakar, V. Shukla, & R. Bajpai (Éds.), *Recent Advances in Lichenology : Modern Methods and Approaches in Biomonitoring and Bioprospection, Volume 1* (p. 213-227). Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2181-4_10
- Asplund, J., & Wardle, D. A. (2017). How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*, 92(3), 1720-1738. <https://doi.org/10.1111/brv.12305>
- Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate : Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57(3), 287-301. <https://doi.org/10.1051/forest:2000119>
- Barkman, J. J. (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes : Including a Taxonomic Survey and Description of Their Vegetation Units in Europe*. Van Gorcum.
- Bastrup-Birk, A., Chirici, G., Eggers, J., Herder, M., Lindner, M., Lombardi, F., Barbati, A., Marchetti, M., Zolli, C., Abdul Malak, D., Marín, A., & Biala, K. (2014). *Developing a forest naturalness indicator for Europe Concept and methodology for a high nature value (HNV) forest indicator*. <https://doi.org/10.13140/2.1.1726.3684>
- Belinchón, R., Martínez, I., Escudero, A., Aragón, G., & Valladares, F. (2007). Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean Quercus pyrenaica forest. *Journal of Vegetation Science*, 18(1), 81-90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02518.x>
- Benest, F., Carruthers-Jones, J., & Guetté, A. (2021). Travaux actuels d'inventaire des forêts à forte naturalité à l'échelle nationale et européenne. *Revue forestière française*, 73(2-3), Article 2-3. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5467>

- Benítez, Á., Ortiz, J., Matamoros-Apolo, D., Bustamante, A., López, F., Yangua-Solano, E., & Gusmán-Montalván, E. (2024). Forest Disturbance Determines Diversity of Epiphytic Lichens and Bryophytes on Trunk Bases in Tropical Dry Forests. *Forests*, 15(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/f15091565>
- Bettinger, P., Boston, K., Siry, J. P., & Grebner, D. L. (2017). Chapter 4—Estimation and Projection of Stand and Forest Conditions. In P. Bettinger, K. Boston, J. P. Siry, & D. L. Grebner (Éds.), *Forest Management and Planning (Second Edition)* (p. 87-111). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809476-1.00004-7>
- Biologie végétale. (s. d.). Régions biogéographiques en Belgique. *Biologie végétale*. Consulté 9 juin 2025, à l'adresse <https://biologievegetale.be/ecologie-vegetale/ecosystemes/phytogeographie/regions-biogeographiques-en-belgique/>
- Boch, S., Prati, D., Hessenmöller, D., Schulze, E.-D., & Fischer, M. (2013). Richness of Lichen Species, Especially of Threatened Ones, Is Promoted by Management Methods Furthering Stand Continuity. *PLoS ONE*, 8(1), e55461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055461>
- Boggess, L. M., McCain, C. M., Manzitto-Tripp, E. A., Pearson, S. M., & Lendemer, J. C. (2024). Disturbance and diversity : Lichen species richness decreases with increasing anthropogenic disturbance. *Biological Conservation*, 293, 110598. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110598>
- Bréda, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index : A review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2403-2417. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg263>
- Brunialti, G., Frati, L., Aleffi, M., Marignani, M., Rosati, L., Burrascano, S., & Ravera, S. (2010). Lichens and bryophytes as indicators of old-growth features in Mediterranean forests. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 144(1), 221-233. <https://doi.org/10.1080/11263500903560959>
- Brunialti, G., Frati, L., Calderisi, M., Giorgolo, F., Bagella, S., Bertini, G., Chianucci, F., Fratini, R., Gottardini, E., & Cutini, A. (2020). Epiphytic lichen diversity and sustainable forest management criteria and indicators : A multivariate and modelling approach in coppice forests of Italy. *Ecological Indicators*, 115, 106358. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106358>
- CBD. (2006, novembre 30). *Definitions*. Convention; Secretariat of the Convention on Biological Diversity. <https://www.cbd.int/forest/definitions.shtml>
- Chakraborty, D., Ciceu, A., Ballian, D., Benito Garzón, M., Bolte, A., Bozic, G., Buchacher, R., Čepl, J., Cremer, E., Ducouso, A., Gaviria, J., George, J. P., Hardtke, A., Ivankovic, M., Klisz, M., Kowalczyk, J., Kremer, A., Lstibůrek, M., Longauer, R., ... Schueler, S. (2024). Assisted tree migration can preserve the European forest carbon sink under climate change. *Nature Climate Change*, 14(8), 845-852. <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02080-5>
- Claessens, H., & Wibail, L. (2021). *Les Habitats d'Intérêt Communautaire de Wallonie* (No. 10; Série « Faune - Flore - Habitats », p. 293). Service Public de Wallonie.

- <https://foretnature.be/wp-content/uploads/2023/06/9.SPW-CHIC-habitats-forestiers.pdf>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Collin, P. (2015). *Le point des connaissances sur la répartition du lichen pulmonaire (Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.) en Franche-Comté*.
- Colson, V., Puissant, T., Hebert, J., & Rondeux, J. (2004). *La forêt privée wallonne et sa gestion : Des chiffres qui parlent* (No. 31; Les Cahiers Forestiers de Gembloux). Unité de Gestion des Ressources forestières et des Milieux naturels, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Commission Européenne. (2019). *Stepping up EU Action to Protect and Restore the World's Forests*. https://commission.europa.eu/system/files/2019-07/communication-eu-action-protect-restore-forests_en.pdf
- Commission Européenne. (2023). *Green Deal: New guidelines for sustainable forest management and payment schemes for forest ecosystem services*. https://environment.ec.europa.eu/news/green-deal-new-guidelines-sustainable-forest-management-and-payment-schemes-forest-ecosystem-2023-07-27_en
- Coppins, A. M., & Coppins, B. J. (2003). *Indices of ecological continuity for woodland epiphytic lichen habitats in the British Isles*. British Lichen Society.
- Czech, B. (2004). A Chronological Frame of Reference for Ecological Integrity and Natural Conditions. *Natural Resources Journal*, 44(4), 1113-1136.
- Czerepko, J., Gawryś, R., Szymczyk, R., Pisarek, W., Janek, M., Haidt, A., Kowalewska, A., Piegdoń, A., Stebel, A., Kukwa, M., & Cacciatori, C. (2021). How sensitive are epiphytic and epixylic cryptogams as indicators of forest naturalness? Testing bryophyte and lichen predictive power in stands under different management regimes in the Białowieża forest. *Ecological Indicators*, 125, 107532. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107532>
- Daise, J., Vanwijnsberghe, S., & Claessens, H. (2011). *ANALYSE DE L'ADÉQUATION ACTUELLE ET FUTURE DES ARBRES À LEUR STATION EN FORÊT DE SOIGNES BRUXELLOISE*.
- Delahaye, L., Agnan, Y., Hutsemékers, V., & Simon, N. (2024). *ÉPIFOR - Évaluation de la naturalité des chênaies et hêtraies wallonnes par les lichens et bryophytes indicateurs*. Forêt.Nature asbl.
- Dettki, H., Klintberg, Peter, & Esseen, P.-A. (2000). Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Écoscience*, 7(3), 317-325. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682601>
- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4), 507-514. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x>
- Du, B., Kiese, R., Butterbach-Bahl, K., Dirnböck, T., & Rennenberg, H. (2025). Consequences of nitrogen deposition and soil acidification in European forest ecosystems and mitigation

- approaches. *Forest Ecology and Management*, 580, 122523. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122523>
- du Bus de Warnaffe, G. (2023). *Pour une gestion écologique des forêts : Récolter du bois dans une forêt vivante*. Terre Vivante Editions.
- du Bus de Warnaffe, G., & Devillez, F. (2002). Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts : Une démarche multicritères. *Annals of Forest Science*, 59(4), 369-387. <https://doi.org/10.1051/forest:2002013>
- Dymytrova, L., Brändli, U.-B., Ginzler, C., & Scheidegger, C. (2018). Forest history and epiphytic lichens : Testing indicators for assessing forest autochthony in Switzerland. *Ecological Indicators*, 84, 847-857. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.009>
- Dymytrova, L., Stofer, S., Ginzler, C., Breiner, F. T., & Scheidegger, C. (2016). Forest-structure data improve distribution models of threatened habitat specialists : Implications for conservation of epiphytic lichens in forest landscapes. *Biological Conservation*, 196, 31-38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.030>
- EEA. (2024). *The importance of restoring nature in Europe* [Briefing]. European Environment Agency. <https://www.eea.europa.eu/publications/importance-of-restoring-nature/the-importance-of-restoring-nature>
- Eichner, T., & Tschirhart, J. (2007). Efficient ecosystem services and naturalness in an ecological/economic model. *Environmental and Resource Economics*, 37(4), 733-755. <https://doi.org/10.1007/s10640-006-9065-4>
- Erdős, L., Bátori, Z., Penksza, K., Dénes, A., Kevey, B., Kevey, D., Magnes, M., Sengl, P., & Tölgyesi, C. (2017). Can Naturalness Indicator Values Reveal Habitat Degradation? A Test of Four Methodological Approaches. *Polish Journal of Ecology*, 65(1), 1-13. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.1.001>
- Eustafor, & Patterson, T. (2011). *Ecosystem Services in European State Forests* (p. 40). European State Forest Association. https://eustafor.eu/uploads/Eustafor_ecosystem_report_2011-1.pdf
- FAO. (2000). *FRA 2000 on definitions of forest and forest change*. <https://www.fao.org/4/ad665e/ad665e00.htm#TopOfPage>
- FAO. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020* (1^{re} éd.). FAO. <https://openknowledge.fao.org/items/d6f0df61-cb5d-4030-8814-0e466176d9a1>
- Filière Bois Wallonie. (2024). *PanoraBois Wallonie 2024* (No. 6). https://www.filiereboiswallonie.be/sites/default/files/media-documents/FBW%20-%20PanoraBois%202024_0.pdf
- FISE. (2022). *Major pressures*. <https://forest.eea.europa.eu/topics/forest-biodiversity-and-ecosystems/major-pressures-on-forest-ecosystems>
- Frahm, J.-P. (2002). Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie*, 24(1), 3-14.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., & Larsson, K. (2008). Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden.

- Biological Conservation*, 141(3), 655-668.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.006>
- Gadzała-Kopciuch, R., Berecka, B., Bartoszewicz, J., & Buszewski, B. (2004). Some Considerations About Bioindicators in Environmental Monitoring. *Polish Journal of Environmental Studies*, 13(5), 453-462.
- Gilliam, F. (2016). Forest ecosystems of temperate climatic regions : From ancient use to climate change. *The New phytologist*, 212. <https://doi.org/10.1111/nph.14255>
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G., & Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18, 413-420. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.12.006>
- Gjerde, I., Blom, H. H., Heegaard, E., & Sætersdal, M. (2015). Lichen colonization patterns show minor effects of dispersal distance at landscape scale. *Ecography*, 38(9), 939-948. <https://doi.org/10.1111/ecog.01047>
- Gosselin, F., Génot, J.-C., & Lachat, T. (2021). Libre évolution et naturalité en forêt : Définitions et métriques associées. *Revue forestière française*, 73(2-3), Article 2-3. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5464>
- Gosselin, F., Paillet, Y., Gosselin, M., Durrieu, S., Larrieu, L., Mârell, A., Boulanger, V., Debaive, N., Archaux, F., Bouget, C., Gilg, O., Rocquencourt, A., Drapier, N., & Dauffy Richard, E. (2017). Gestion, Naturalité et Biodiversité : Présentation générale du projet de recherche et de son approche. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 56, 20-32.
- Goudie, A. S. (2018). *Human Impact on the Natural Environment : Past, Present and Future*. John Wiley & Sons.
- Grantham, H. S., Duncan, A., Evans, T. D., Jones, K. R., Beyer, H. L., Schuster, R., Walston, J., Ray, J. C., Robinson, J. G., Callow, M., Clements, T., Costa, H. M., DeGemmis, A., Elsen, P. R., Ervin, J., Franco, P., Goldman, E., Goetz, S., Hansen, A., ... Watson, J. E. M. (2020). Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nature Communications*, 11(1), 5978. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19493-3>
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., & Bonal, D. (2015). Les forêts tempérées face aux conséquences du changement climatique : Est-il primordial de favoriser une plus forte diversité d'arbres dans les peuplements forestiers ? *Revue Forestière Française*, 67, Fr.], ISSN 0035. <https://doi.org/10.4267/2042/57901>
- Guetté, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., & Robin, M. (2018). « Naturalité » : Concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.29140>
- Hlásny, T., König, L., Krokene, P., Lindner, M., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K. F., Schelhaas, M.-J., Svoboda, M., Viiri, H., & Seidl, R. (2021). Bark Beetle Outbreaks in Europe : State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Current Forestry Reports*, 7(3), 138-165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
- Hofmeister, J., Hošek, J., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., & Černajová, I. (2016). Large beech (*Fagus sylvatica*) trees as 'lifeboats' for lichen diversity in central

- European forests. *Biodiversity and Conservation*, 25(6), 1073-1090. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>
- Holt, E. A., & Miller, S. W. (2010). Bioindicators : Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*, 3(10). <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/bioindicators-using-organisms-to-measure-environmental-impacts-16821310/>
- Honegger, R. (2009). Lichen-Forming Fungi and Their Photobionts. In *The Mycota* (Vol. 5, p. 307-333). https://doi.org/10.1007/978-3-540-87407-2_16
- Hong, W. S., & Glime, J. M. (s. d.). *Comparison of Phorophyte Communities on Three Major Tree Species on Ramsay Island, Queen Charlotte Islands, Canada : Bryophyte vs Lichen Dominance*.
- IRM. (2025). *Caractéristiques de quelques paramètres climatiques*. IRM. <https://www.meteo.be/fr/unpublish/climat-general-en-belgique/parametres>
- IUCN. (2021). *Forests and climate change* [Resource]. <https://iucn.org/resources/issues-brief/forests-and-climate-change>
- Jacquemin, F., Kervyn, T., Branquart, E., Delahaye, L., Dufrêne, M., & Claessens, H. (2014). *Les forêts anciennes en Wallonie. 1ère partie : Concepts généraux*.
- Johann, E. (2004). Forest History in Europe. In D. Werner (Éd.), *Biological Resources and Migration* (p. 73-82). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06083-4_7
- Johansson, P. (2008). Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests. *Biological Conservation*, 141(8), 1933-1944. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.013>
- Johansson, P., Rydin, H., & Thor, G. (2007). Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecoscience*, 14(1), 81-91. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[81:tarwel\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[81:tarwel]2.0.co;2)
- Jovan, S. (2008). *Lichen Bioindication of Biodiversity, Air Quality, and Climate : Baseline Results From Monitoring in Washington, Oregon, and California*.
- Jüriado, I., Liira, J., Paal, J., & Suija, A. (2009). Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodiversity and Conservation*, 18(1), 105-125. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9460-y>
- Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 28(27), 3016-3034. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028>
- Kervyn, T., Jacquemin, F., Branquart, É., Delahaye, L., Dufrêne, M., & Claessens, H. (2014). *LES FORÊTS ANCIENNES EN WALLONIE 2ÈME PARTIE : CARTOGRAPHIE*.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., & Ódor, P. (2013). Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 22(1), 209-223. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0415-y>

- Köhl, M., Linser, S., Korhonen, K., Stahl, G., & Freudenschuss, A. (2020). *Status and trends in European forests characterised by the Updated pan-European indicators for sustainable forest management*. In *FOREST EUROPE, 2020 : State of Europe's Forests 2020*. [FOREST EUROPE, 2020: State of Europe's Forests 2020.]. https://foresteurope.org/wp-content/uploads/2016/08/SoEF_2020.pdf
- Kraus, D., Bütler, R., Krumm, F., Lachat, T., Larrieu, L., Mergner, U., Paillet, Y., Rydkvist, T., Schuck, A., & Winter, S. (2016). *Catalogue des dendromicrohabitats—Liste de référence pour les inventaires de terrain* (Document technique No. 13; p. 16). http://www.integrateplus.org/uploads/media-center/catalogues/Catalogue_Tree-Microhabitats_Final_FR.pdf
- Krcmar, E. (2008). *An Examination of the Threats and Risks to Forests Arising from Invasive Alien Species* (No. BC-X-415). Institute for Resources, Environment and Sustainability. https://publications.gc.ca/collection_2008/nrcan/Fo143-2-415E.pdf
- Kuuluvainen, T. (2009). Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe : The Complexity Challenge. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 38(6), 309-315. <https://doi.org/10.1579/08-A-490.1>
- Lahlali, R., Taoussi, M., Laasli, S.-E., Gachara, G., Ezzougari, R., Belabess, Z., Aberkani, K., Assouguem, A., Meddich, A., El Jarroudi, M., & Barka, E. A. (2024). Effects of climate change on plant pathogens and host-pathogen interactions. *Crop and Environment*, 3(3), 159-170. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.05.003>
- Lakatos, M. (2011). Lichens and Bryophytes : Habitats and Species. In U. Lüttge, E. Beck, & D. Bartels (Éds.), *Plant Desiccation Tolerance* (p. 65-87). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-19106-0_5
- Larsen, R. S., Bell, J. N. B., James, P. W., Chimonides, P. J., Rumsey, F. J., Tremper, A., & Purvis, O. W. (2007). Lichen and bryophyte distribution on oak in London in relation to air pollution and bark acidity. *Environmental Pollution*, 146(2), 332-340. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.03.033>
- Lecomte, H., Florkin, P., Morimont, J.-P., & Thirion, M. (2002). *La Forêt Wallonne : État de la ressource à la fin du 20ème siècle*. (p. 71). Division de la Nature et des Forêts, Direction des Ressources forestières, Cellule Inventaire des Ressources forestières de Wallonie.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. V., & Hong, W. S. (1991). Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany*, 69(8), 1745-1755. <https://doi.org/10.1139/b91-222>
- Lindenmayer, D. B., & Fischer, J. (2013). *Habitat Fragmentation and Landscape Change : An Ecological and Conservation Synthesis*. Island Press.
- Liu, C. L. C., Kuchma, O., & Krutovsky, K. V. (2018). Mixed-species versus monocultures in plantation forestry : Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Global Ecology and Conservation*, 15, e00419. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00419>

- Llop, E., Pinho, P., Matos, P., Pereira, M. J., & Branquinho, C. (2012). The use of lichen functional groups as indicators of air quality in a Mediterranean urban environment. *Ecological Indicators*, 13(1), 215-221. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.005>
- Löbel, S., Snäll, T., & Rydin, H. (2006). Species richness patterns and metapopulation processes – evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography*, 29(2), 169-182. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04348.x>
- Łubek, A., Kukwa, M., Jaroszewicz, B., & Czortek, P. (2018). Changes in the epiphytic lichen biota of Białowieża Primeval Forest are not explained by climate warming. *Science of The Total Environment*, 643, 468-478. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.222>
- Ma, J., Li, J., Wu, W., & Liu, J. (2023). Global forest fragmentation change from 2000 to 2020. *Nature Communications*, 14(1), 3752. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39221-x>
- Ma, Y., Bader, M. Y., Petersen, I., & Porada, P. (2024). Quantifying the effect of competition on the functional assembly of bryophyte and lichen communities : A process-based model analysis. *Journal of Ecology*, 112(5), 998-1012. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14279>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity—MacArthur—1961—Ecology—Wiley Online Library. *Ecology*, 42(3), 594-598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Machado, A. (2004). An index of naturalness. *Journal for Nature Conservation*, 12(2), 95-110. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.12.002>
- Malíček, J., Palice, Z., Vondrak, J., Kostovcik, M., Lenzová, V., & Hofmeister, J. (2019). Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic : Assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1-32. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01834-4>
- Marini, L., Økland, B., Jönsson, A. M., Bentz, B., Carroll, A., Forster, B., Grégoire, J.-C., Hurling, R., Nageleisen, L. M., Netherer, S., Ravn, H. P., Weed, A., & Schroeder, M. (2017). Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40(12), 1426-1435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Markert, B., Breure, A., & Zechmeister, H. (2003). Bioindicators and Biomonitors : Principles, Concepts and Applications. *Trace Metals and Other Contaminants in the Environment*, 6, 15-25.
- Markert, B., Oehlmann, J., & Roth, M. (1997). General Aspects of Heavy Metal Monitoring by Plants and Animals. In *Environmental Biomonitoring* (Vol. 654, p. 19-29). American Chemical Society. <https://doi.org/10.1021/bk-1997-0654.ch002>
- Martellos, S., Conti, M., & Nimis, P. L. (2023). Aggregation of Italian Lichen Data in ITALIC 7.0. *Journal of Fungi*, 9(5), Article 5. <https://doi.org/10.3390/jof9050556>
- McCarthy, B. (2012). *The effects of logging and fragmentation on bird diversity*.
- McGowan, J., Beaumont, L. J., Smith, R. J., Chauvenet, A. L. M., Harcourt, R., Atkinson, S. C., Mittermeier, J. C., Esperon-Rodriguez, M., Baumgartner, J. B., Beattie, A., Dudaniec, R. Y., Grenyer, R., Nipperess, D. A., Stow, A., & Possingham, H. P. (2020). Conservation

- prioritization can resolve the flagship species conundrum. *Nature Communications*, 11(1), 994. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14554-z>
- McRoberts, R., Winter, S., Chirici, G., & Lapoint, E. (2012). Assessing Forest Naturalness. *Forest Science*, 58, 294-309. <https://doi.org/10.5849/forsci.10-075>
- Mežaka, A., Brūmelis, G., & Piterāns, A. (2012). Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation*, 21(12), 3221-3241. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being : Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group*. Island Press.
- Miller, J. E. D., Villella, J., Stone, D., & Hardman, A. (2020). Using lichen communities as indicators of forest stand age and conservation value. *Forest Ecology and Management*, 475, 118436. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118436>
- Miralles, I., Edwards, H. G. M., Domingo, F., & Jorge-Villar, S. E. (2015). Lichens around the world : A comprehensive study of lichen survival biostrategies detected by Raman spectroscopy. *Analytical Methods*, 7(16), 6856-6868. <https://doi.org/10.1039/C5AY00655D>
- Moreno, C., & Halffter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37, 149-158. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00483.x>
- Motiejūnaitė, J., Uselienė, A., & Uselis, V. (2013). The genus *Normandina* (Verrucariaceae, lichenized Ascomycota) in Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 19(2), 157-160. <https://doi.org/10.2478/botlit-2013-0019>
- Nadyeina, O., Dymytrova, L., Naumovych, A., Postoyalkin, S., & Scheidegger, C. (2014). Distribution and dispersal ecology of *Lobaria pulmonaria* in the largest primeval beech forest of Europe. *Biodiversity and Conservation*, 23(13), 3241-3262. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0778-3>
- Nascimbene, J., & Marini, L. (2015). Epiphytic lichen diversity along elevational gradients : Biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1222-1232. <https://doi.org/10.1111/jbi.12493>
- Nascimbene, J., Marini, L., Bacaro, G., & Nimis, P. (2010). Effect of reduction in sampling effort for monitoring epiphytic lichen diversity in forests. *Community Ecology*, 11(2), 250-256. <https://doi.org/10.1556/comec.11.2010.2.14>
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., & Nimis, P. L. (2009). Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18(6), 1509-1522. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9537-7>
- Nash III, T. H. (2008). *Lichen Biology*. Cambridge University Press.
- Nilsson, K., Sangster, M., Gallis, C., Hartig, T., de Vries, S., Seeland, K., & Schipperijn, J. (2011). Forests, Trees and Human Health. In *Child Care Health and Development—CHILD CARE HEALTH DEVELOP*. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-9806-1>

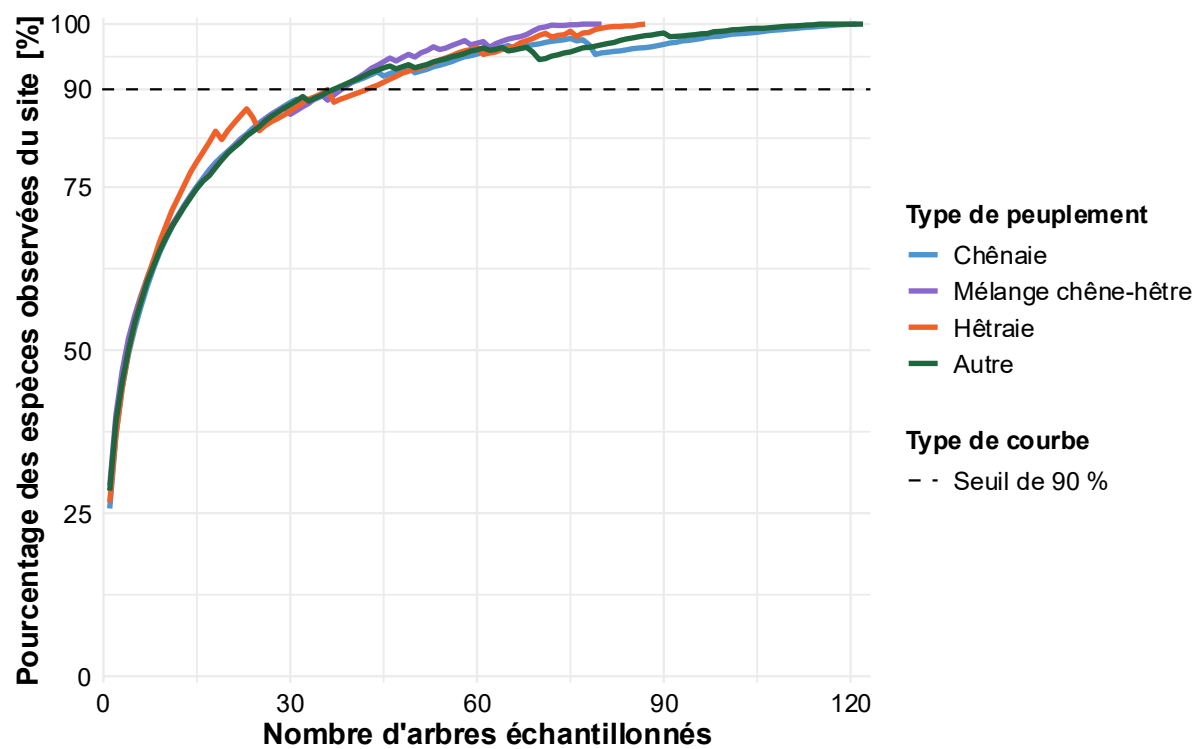
- Nimis, P. L., Scheidegger, C., & Wolseley, P. A. (2002). Monitoring with Lichens—Monitoring Lichens. In P. L. Nimis, C. Scheidegger, & P. A. Wolseley (Éds.), *Monitoring with Lichens—Monitoring Lichens* (p. 1-4). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0423-7_1
- NTF. (2021). *Cartographie des sites Natura 2000 en wallonie*. NTF - Propriétaires ruraux de Wallonie. <https://ntf.be/cartographie-des-sites-natura-2000-en-wallonie>
- Öckinger, E., Niklasson, M., & Nilsson, S. G. (2005). Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity & Conservation*, 14(3), 759-773. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-4535-x>
- O'Connor, L. M. J., Pollock, L. J., Renaud, J., Verhagen, W., Verburg, P. H., Lavorel, S., Maiorano, L., & Thuiller, W. (2021). Balancing conservation priorities for nature and for people in Europe. *Science*, 372(6544), 856-860. <https://doi.org/10.1126/science.abc4896>
- Oksanen, J. (1988). Impact of habitat, substrate and microsite classes on the epiphyte vegetation : Interpretation using exploratory and canonical correspondence analysis. *Annales Botanici Fennici*, 25(1), 59-71.
- Ozer, A. (1982). Atlas de la Wallonie. Carte 10 : Reliéf. In *Atlas de la Wallonie*. <https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/248836/1/20200624122045714.pdf>
- Pannewitz, S., Schroeter, B., Scheidegger, C., & Kappen, L. (2003). Habitat selection and light conditions : A field study with *Lobaria pulmonaria*. *Bibliotheca Lichenologica*, 86, 281-297.
- Pires, M. M. (2024). The Restructuring of Ecological Networks by the Pleistocene Extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 52(1), 133-158. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040722-104845>
- Pirronitto, S., Teng, F., & Chandelier, A. (2022). *Le dépérissement du hêtre en Ardenne : Résultat d'une étude menée de 2019 à 2022*.
- Reif, A., & Walentowski, H. (s. d.). *The assessment of naturalness and its role for nature conservation and forestry in Europe*.
- Ridder, B. (2007). An Exploration of the Value of Naturalness and Wild Nature. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 20(2), 195-213. <https://doi.org/10.1007/s10806-006-9025-6>
- Rondeux, J., Colson, V., Farcy, C., & Marchal, D. (2015). *Forest land ownership change in Belgium - Country report - Cost action FP1201 forest land ownership changes in Europe : Significance for management and policy (FACESMAP)* (No. UCL-Université Catholique de Louvain). Article UCL-Université Catholique de Louvain. <https://dial.uclouvain.be/pr/boreal/en/object/boreal%3A163826>
- Rossi, M., & Vallauri, D. (2013). *Evaluer la naturalité. Guide pratique version 1.2*. <https://doi.org/10.13140/2.1.4973.8565>
- Sabatini, F. M., Bluhm, H., Kun, Z., Aksenov, D., Atauri, J. A., Buchwald, E., Burrascano, S., Cateau, E., Diku, A., Duarte, I. M., Fernández López, Á. B., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Horváth, F., Keren, S., Kitenberga, M., Kiš, A., Kraut, A., Ibisch, P. L., ... Kuemmerle, T.

- (2021). European primary forest database v2.0. *Scientific Data*, 8(1), 220. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00988-7>
- Savilaakso, S., Johansson, A., Häkkinen, M., Uusitalo, A., Sandgren, T., Mönkkönen, M., & Puttonen, P. (2021). What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environmental Evidence*, 10(1), 1. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00215-7>
- Schall, P., Gossner, M. M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S., Böhm, S., Buscot, F., Daniel, R., Goldmann, K., Kaiser, K., Kahl, T., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Renner, S. C., ... Ammer, C. (2018). The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 267-278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>
- Schütz, J.-P. (2000). *LA FORÊT ET LES FORESTIERS DANS NOTRE SOCIÉTÉ : DÉFIS ET ENJEUX POUR DEMAIN*.
- Senf, C., Buras, A., Zang, C. S., Rammig, A., & Seidl, R. (2020). Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications*, 11(1), 6200. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19924-1>
- Sérusiaux, E., Diederich, P., & Lambinon, J. (2004). *Les macrolichens de Belgique, du Luxembourg et du nord de la France : Clés de détermination*. Musée national d'histoire naturelle Luxembourg.
- Siipi, H. (2004). *Naturalness In Biological Conservation*. 17(6), 457-477.
- Simard, J. R., & Fryxell, J. M. (2003). Effects of selective logging on terrestrial small mammals and arthropods. *Canadian Journal of Zoology*, 81(8), 1318-1326. <https://doi.org/10.1139/z03-129>
- Sing, L., Ray, D., & Watts, K. (2015). *Ecosystem services and forest management*.
- Soberón, J., & Llorente, J. (1993). The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology*, 7(3), 480-488. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- SPF. (s. d.). *Description géographique de la Belgique*. belgium.be. Consulté 17 mai 2025, à l'adresse https://www.belgium.be/fr/la_belgique/connaitre_le_pays/geographie
- Spinoni, J., Vogt, J. V., Naumann, G., Barbosa, P., & Dosio, A. (2018). Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, 38(4), 1718-1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>
- SPW. (s. d.). *Les sites sous statut de protection fort*. Consulté 18 février 2025, à l'adresse <https://biodiversite.wallonie.be/fr/sites-sous-statut-de-protection-fort.html?IDC=825>
- SPW. (2018). *Réseau Natura 2000—État de l'environnement wallon*. Etat de l'environnement wallon. https://etat.environnement.wallonie.be/contents/indicatorsheets/FFH_15.html
- SRFB. (s. d.). Informations sur les forêts. *Société Royale Forestière de Belgique*. Consulté 5 février 2025, à l'adresse <https://srfb.be/informations-sur-les-forets/>

- Steinhoff, G. (2012). Naturalness and Biodiversity : Why Natural Conditions Should Be Maintained within Protected Areas. *William & Mary Environmental Law and Policy Review*, 37(1), 77-128.
- Sundin, R., & Tehler, A. (2009). Phylogenetic Studies of the Genus *Arthonia*. *The Lichenologist*, 30(4-5), 381-413. <https://doi.org/10.1006/lich.1998.0155>
- Svoboda, D., Peksa, O., & Veselá, J. (2010). Epiphytic lichen diversity in central European oak forests : Assessment of the effects of natural environmental factors and human influences. *Environmental Pollution*, 158(3), 812-819. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.10.001>
- Thompson, I. D. (Éd.). (2009). *Forest resilience, biodiversity, and climate change : A synthesis of the biodiversity / resilience / stability relationship in forest ecosystems*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Thor, G., Johansson, P., & Jönsson, M. T. (2010). Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19(8), 2307-2328. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9843-8>
- Tretiach, M., & Nimis, P. (1988). LICHENOLOGICAL STUDIES IN NE-ITALY. II. THE DISTRIBUTION OF NORMANDINA PULCHELLA (BORR.) NYL. *GAMSFNU*, 10. [https://www.civicimuseiudine.it/images/MFSN/Gortania/Gortania%2010/Tretiach,%20Nimis%201989.%20Lichenological%20Studies%20in%20ne-Italy.%20II.%20The%20distribution%20of%20Normandia%20Pulchella%20\(Borr.\)%20NYL..pdf](https://www.civicimuseiudine.it/images/MFSN/Gortania/Gortania%2010/Tretiach,%20Nimis%201989.%20Lichenological%20Studies%20in%20ne-Italy.%20II.%20The%20distribution%20of%20Normandia%20Pulchella%20(Borr.)%20NYL..pdf)
- UNESCO. (s. d.). *Białowieża Forest*. UNESCO - World Heritage Convention. Consulté 18 février 2025, à l'adresse <https://whc.unesco.org/en/list/33/>
- Vallauri, D., Collectif, Chauvin, C., Brun, J.-J., Fuhr, M., Sardat, N., André, J., Eynard-Machet, R., Rossi, M., & Palma, J.-P. D. (2016). *Naturalité des eaux et des forêts*. Tec & doc.
- Vanderhoeven, S., Branquart, E., Grégoire, J.-C., & Mahy, G. (2006). *Les espèces exotiques envahissantes*.
- Vitasse, Y., Wohlgemuth, T., & Rigling, A. (2023). Les forêts face aux sécheresses et canicules : Causes de dépérissements, facteurs aggravants et différences de sensibilité entre les espèces. *Revue forestière française*, 74, 121-132. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7586>
- von Hirschheydt, G., Kéry, M., Ekman, S., Stofer, S., Dietrich, M., Keller, C., & Scheidegger, C. (2024). Occupancy model reveals limited detectability of lichens in a standardised large-scale monitoring. *Journal of Vegetation Science*, 35(2), e13255. <https://doi.org/10.1111/jvs.13255>
- Wade, T. G., Riitters, K. H., Wickham, J. D., & Jones, K. B. (2003). Distribution and Causes of Global Forest Fragmentation. *Conservation Ecology*, 7(2). <https://www.jstor.org/stable/26271943>
- West, P. W. (2013). *Growing Plantation Forests*. Springer Science & Business Media.
- Wiłkomirski, B. (2013). HISTORY OF BIOINDICATION. *Monitoring Środowiska Przyrodniczego*, 14, 137-142.

Annexe

Annexe 1. Courbes d'accumulation moyennes par type de peuplement



Bioindication de la naturalité forestière par les lichens épiphytes en Wallonie

Fabien Dierckx

La forêt wallonne assure aujourd'hui de nombreuses fonctions pour l'humain, mais elle subit d'importantes pressions anthropiques. Pour assurer une protection efficace, il est essentiel d'identifier les forêts présentant un intérêt prioritaire, notamment à travers le concept de naturalité, qui décrit la proximité d'un écosystème à son état naturel potentiel. Cette naturalité peut être évaluée à l'aide de méthodes de bioindication basées sur les communautés de lichens épiphytes. Ce mémoire étudie l'influence des facteurs environnementaux et locaux sur la présence lichénique ainsi que l'hétérogénéité spatiale de cette présence, dans le but d'identifier les principaux éléments à considérer lors de l'élaboration d'un outil de bioindication de naturalité forestière. Cette étude repose sur les données issues de deux relevés lichéniques : le premier réalisé sur 36 sites représentatifs des forêts wallonnes à haute naturalité et le second sur quatre de ces sites. Les résultats montrent que tant le type de peuplement que les caractéristiques du support, notamment l'essence, influencent fortement la diversité et la composition lichénique. Les chênes et les chênaies se distinguent particulièrement par leur richesse spécifique, tandis que de nombreuses espèces présentent des affinités pour un peuplement ou une essence spécifique. Il en découle que l'outil de bioindication devra assurer une représentation équilibrée des types de peuplement et que le protocole de relevé devra privilégier une diversité en arbres échantillonnés. Par ailleurs, bien que l'hétérogénéité spatiale en matière de composition lichénique est faible, elle peut induire des résultats d'évaluation de naturalité différents. Enfin, un nombre élevé d'arbres est nécessaire pour capturer de manière représentative la diversité lichénique d'une forêt, mais ce nombre devra être ajusté en fonction des espèces indicatrices retenues.