

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/383218090>

MACROFAUNE DES LITIÈRES FORESTIÈRES DU PARC NATIONAL DES ÉCRINS: ENTRE BIODIVERSITÉ ACTUELLE ET HISTOIRE DES PAYSAGES. Rapport d'étude issu du protocole litière 2020 –2021 du Parc...

Technical Report · August 2024

CITATIONS

0

READS

330

4 authors, including:



[Damien Combrisson](#)

parc national des écrins

24 PUBLICATIONS 31 CITATIONS

SEE PROFILE

MACROFAUNE DES LITIÈRES FORESTIÈRES DU PARC NATIONAL DES ECRINS: ENTRE BIODIVERSITÉ ACTUELLE ET HISTOIRE DES PAYSAGES

*Rapport d'étude
issu du protocole litière 2020 - 2021 du Parc national des Ecrins*



MOINE Rémy, COMBRISSEON Damien, PAPAÏX Julien & BONET Richard
Août 2024

en collaboration avec:

Résumé

La macrofaune du sol forestier est cruciale pour réguler les cycles biogéochimiques en pleine crise de la biodiversité et changement climatique. Pour comprendre les impacts des activités humaines (exploitation forestière) sur la biodiversité de ce compartiment, la macrofaune des litières forestières a été échantillonnée à partir de 186 stations situées dans divers contextes environnementaux. Des modèles linéaires généralisés ont révélé que l'héritage historique (exploitation ancienne vs. plus récente) influence de manière significative le nombre d'individus collectés (plus élevé dans les forêts anciennes) ainsi que la diversité intra- et inter-sites. Le contexte environnemental affecte également le nombre d'individus lorsque l'épaisseur de litière augmente, tandis que l'isolement topographique entraîne une divergence dans les assemblages d'espèces. Cet isolement topographique explique non seulement la distribution géographique de la diversité inter-sites, mais souligne également la nécessité de considérer les trajectoires écologiques et l'héritage anthropique en lien avec les activités humaines.

Remerciements

Ce travail est le fruit de la collaboration de plusieurs organismes à l'interface de la gestion environnementale, de l'enseignement supérieur, de l'expertise naturaliste et de la recherche académique. Qu'ils soient ici remercié pour leur implication dans le processus qui a permis d'aboutir à ce document.

La campagne d'échantillonnage a été menée par les équipes du Parc national des Ecrins (chargés de mission, gardes, techniciens patrimoines, stagiaires et volontaires services civiques) au cours des années 2020 et 2021 sous l'impulsion et l'organisation de D. Combrisson (chargé de mission faune invertébrés).

La numérisation des forêts ancienne a été réalisé par Julien Guilloux (Chargé de mission Eau & Forêt) d'après la carte d'état major de 1850.

La caractérisation des séquences diachroniques d'occupation forestières sont issues du travail des étudiant du Master 2 Espace et milieux: Territoires Ecologiques de l'université Paris-Cité encadré par E. Gresillon, C. Bilodeau, F. Bouteau et P. Laurenti.

L'identification des individus collectés et leur évaluation patrimoniale a été réalisée par un collège d'experts naturalistes dont : A. Bounias Delacour (araignées), F. Noël (isopodes et diplopodes), E. Iorio (chilopodes), R. Blatrix (fourmis), C. Galkowski (fourmis), B. Dodelin (coléoptères), R. Saura (coléoptères) & D. Combrisson (mollusques).

L'analyse des données et leur valorisation ont été réalisées en partenariat avec l'INRAE (campus Avignon) unité BioSP et l'Ecole Pratique des Hautes Etudes PSL sous la supervision de J.Papaix et J.-Y. Barnagaud.

a.	b.	c.	d.	e.
f.	g.	h.	i.	j.
k.	l.	m.	n.	o.

Crédits photos page de garde (© Parc national des Ecrins sauf mention contraire) :

- a. M. Corail – *Carabus problematicus*, Pointe du Linguistier La Motte-en-Champsaur
- b. M. Coulon – groupe invertébrés, tri et preparation des échantillons du protocole litière.
- c. D. Combrisson – *Glomeris marginata*
- d. M.-G. Nicolas – Protocole recherche d'invertébrés dans la litière du sol. Frédéric Goulet, Florence Huchon (garde auxiliaire)
- e. B. Dodelin – *Oxymirus cursor*, écrins de nature 2022 à Crots
- f. C. Coursier – Une fois la litière forestière tamisé, récolte des individus
- g. D. Combrisson – *Ciliella ciliata*, Veloutée ciliée
- h. C. Coursier – groupe invertébrés, tri et preparation des échantillons du protocole litière
- i. C. Coursier – Epeire à quatre points vers la cabane d'Arsine
- j. V. Dominique – Protocole litière. A la pêche aux invertébrés ! Jérémie Pin, garde vacataire.
- k. B. Delenatte – Lithobie
- l. D. Combrisson – Mise en oeuvre du protocole d'étude des litières forestière dans la RI du Lauvitel
- m. D. Combrisson – Fourmis rousse
- n. C. Coursier – Sonde de mesure de la température et du pH utilisée lors du protocole litière forestière
- o. M. Corail – *Pellenes tripunctatus* Barbeyroux Saint-Bonnet

Rédaction : Rémy MOINE – DATALPI

Relecture & validation :

Damien COMBRISSEON – Parc national des Ecrins,

Julien PAPAÏX – INRAE, unité BioSP &

Richard BONET – Parc national des Ecrins

Version : 1.2.2

Date : Août 2024

Citation recommandée :

« Moine R., Combrisson D., Papaïx J. & Bonet R., 2024, Macrofaune des litières forestières du Parc national des Ecrins : entre biodiversité actuelle et histoire des paysages - rapport d'étude issu du protocole litière 2020 – 2021. »

Sommaire

I. Introduction.....	1
I.1. Les litières, interfaces entre la forêt et son sol.....	1
I.2. Les connaissances préexistantes sur la macrofaune des litières forestières.....	1
I.3. Le rôle des Espaces Naturels Protégés.....	2
I.4. L'impact de l'héritage d'usage.....	3
II. Matériel et méthodes.....	4
II.1. Contextualisation de l'étude.....	4
II.2. Protocole.....	5
II.3. Variables environnementales.....	7
II.4. Analyses statistiques.....	8
II.5. Modélisation.....	9
II.6. Analyse de la structure spatiale.....	9
III. Contexte biotaxonomique général.....	10
III.1. Nombre d'individus par phylums.....	10
III.2. Nombre d'espèces par phylums et patrimonialité.....	12
IV. Contexte diachronique.....	14
V. Contexte macroscopique comparé aux diversités alpha et bêta.....	16
VI. Contexte mésoscopique comparé aux diversités alpha et bêta.....	18
VII. Contexte microscopique comparé aux diversités alpha et bêta.....	20
VIII. Modélisation et mise en relief.....	22
VIII.1. Nombre d'individus (NoI).....	22
VIII.2. Diversité intra-sites (diversité alpha).....	22
VIII.3. Originalité des assemblages d'espèces.....	24
VIII.4. Structure spatiale des assemblages d'espèces.....	24
IX. Limites et perspectives.....	26
IX.1. Héritage de l'utilisation des terres et structuration des assemblages d'espèces.....	26
IX.2. Influence topographique et isolement taxonomique.....	27
IX.3. Vers la notion de trajectoire écologique.....	28
X. Références.....	30

Index des figures

Figure 1: Localisation de la zone d'étude.....	5
Figure 2: Classification des stations en fonction du temps de couvert forestier continu..	6
Figure 3: Analyse en composante principale et gradients environnementaux associés aux différents axes.....	7
Figure 4: Diagramme issu de la publication scientifique schématisant les modèles réalisés (GLM).....	8
Figure 5: Carte du nombre d'individu réalisées dans chaque vallée (nombre d'individus Nol) avec les proportions de chaque phylum.....	11
Figure 6: Carte du nombre d'espèces non-patrimoniales (a.) et patrimoniales (b.) observées dans chaque vallée (SR) avec les proportions de chaque phylum.....	13
Figure 7: Carte du nombre de stations échantillonné par vallées et répartition entre les trois classes d'âge de forêt.....	15
Figure 8: matrice de corrélation entre variables décrivant le contexte macroscopique et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.....	17
Figure 9: matrice de corrélation entre variables décrivant le recouvrement des strates végétales et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.....	18
Figure 10: matrice de corrélation entre variables décrivant le recouvrement au sol et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.....	19
Figure 11: Matrice de corrélation entre variables décrivant le contexte microscopique (les sols) et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.....	21
Figure 12: Forest plot des résultats obtenus pour les différents modèles (GLM).....	23
Figure 13: Bêtagramme entre distance d'Hellinger (en ordonnée) et distance entre les stations (en abscisse) avec la distance planimétrique en pointillé et la distance tenant compte du relief en tirets.....	25
Figure 14: Carte des résultats issue de MAPI.....	25

Index des tableaux

Tableau 1: Répartition du nombre d'individus par phylums et par vallée.....	10
Tableau 2: Répartition du nombre d'espèces par phylum et par vallée.....	12

Index des synthèses

Questions et prédictions.....	3
Synthèse de la méthodologie.....	9
Synthèse des contextes biotaxonomique et diachronique.....	14
Synthèse des comparaisons de contextes face aux indices de diversité alpha et bêta....	20
Conclusions.....	29

Index des questions

Il y en a deux de plus, on les compte quand même ?.....	6
NoI, SR, Si, Sh, HU... en langage clair , c'est quoi ?	8
Dans quel secteur chercher la prochaine fois pour être sûr d'en voir ?	10
Pourquoi protéger un vulgaire mille-pattes ?.....	12
Une forêt ancienne c'est une forêt non exploitée, non ?.....	14
Si c'est corrélé, c'est lié ?.....	16

I. Introduction

À l'interface entre la biosphère et la géosphère strictes, les sols forment des écosystèmes d'une grande complexité, établissant un lien fonctionnel entre les communautés de surface et le substrat géologique. Influencés par divers facteurs comme la nature des roches en sous-sol, le couvert végétal, les conditions climatiques locales et l'utilisation des surfaces (Amundson *et al.*, 2003), hébergent une grande diversité d'habitats et de communautés. Au-delà de leur intérêt patrimonial, les organismes constituant ces communautés jouent un rôle crucial dans l'intégration de matériaux de surface via un réseau trophique complexe (Bardgett, 2002; Calderón-Sanou *et al.*, 2024), permettant l'incorporation de composants atmosphériques (carbone, phosphore et azote, par exemple) dans les cycles géochimiques (Poulton *et al.*, 2003) et le maintien des capacités de rétention en eau (Swan and Kominoski, 2012).

I.1. Les litières, interfaces entre la forêt et son sol

Au sein de ces écosystèmes, les litières constituent une couche particulière des sols. À la jonction entre les écosystèmes de surface et le sol en lui-même, ce premier étage recueille la matière organique produite en surface. Grâce à l'action de diverses communautés d'organismes, cette matière est progressivement décomposée puis intégrée dans les couches plus profondes des sols. Elles agissent ainsi comme des puits en fixant différents composés atmosphériques notamment le carbone issu des végétaux en décomposition réintégré dans les tissus végétaux des arbres alentours en contexte forestier. Siège d'une activité biologique intense, les litières concentrent une part importante de la biodiversité des sols et tiennent à une échelle globale, un rôle particulièrement important dans les écosystèmes forestiers.

L'intérêt pour l'étude des sols ne cesse de croître, soutenu par une dynamique politique à différentes échelles, notamment par les instances internationales telles que l'ONU (Bodle, 2022) ou l'Union Européenne (PARLEMENT EUROPÉEN - 9ÈME LEGISLATURE, 2024; Panagos *et al.*, 2022), qui s'emparent du sujet sous l'angle des services rendus par les sols afin de soutenir les activités humaines (Lal *et al.*, 2021).

I.2. Les connaissances préexistantes sur la macrofaune des litières forestières

Malgré leur importance, les litières sont aujourd'hui menacées par les activités humaines (Rodrigo-Comino *et al.*, 2020). Malgré la volonté de les préserver, les sols et litières (hors agricoles) demeurent un objet abstrait et mal compris dans les politiques publiques. Il est donc

essentiel de renforcer la connaissance, en particulier dans le domaine de l'écologie (Decaëns *et al.*, 2006; Meulemans and Granjou, 2020).

Les organismes vivants dans les sols sont difficilement identifiables ou détectables en raison de leur taille, de leur stade de développement ou du manque de connaissances taxonomiques (Gongalsky, 2021), limitant ainsi leur étude. Dans ce contexte, une meilleure compréhension de la biocénose des sols (Filser *et al.*, 2016) et de l'influence des activités humaines sur leur évolution (van Gestel *et al.*, 2021) est stratégique. La connaissance du patrimoine existant et des facteurs environnementaux structurants constitue un premier pas crucial (Mathieu *et al.*, 2022) pour la préservation de ces communautés.

I.3. Le rôle des Espaces Naturels Protégés

Les Espaces Naturels Protégés (ENPs) apparaissent comme des lieux de rencontre entre enjeux territoriaux, recherche académique, préservation patrimoniale, tant naturelle que culturelle (Mcneely, 2020), et sites de soutien pour les politiques publiques. La France s'inscrit dans cette dynamique avec divers dispositifs à l'interface entre recherche académique et gestion environnementale pour une meilleure connaissance et préservation des écosystèmes.

L'implémentation de ces dispositifs permet de préserver ou recréer des corridors écologiques (Gregory *et al.*, 2021) via des politiques telles que les trames vertes, bleues et brunes (T, n.d.), fournissant des outils de gestion territoriale intégrant la biodiversité dans les aménagements. De plus, les ENPs semblent avoir un effet significatif sur la structure et les fonctions de certains compartiments des communautés biologiques des sols (Duarte *et al.*, 2024).

Ces espaces constituent donc des réservoirs potentiels de biodiversité pour certains compartiments de la biocénose et une échelle de travail pertinente. En effet, les ENP ont principalement été créés pour préserver ou conserver des enjeux patrimoniaux liés à la faune, la flore ou la géologie (Guerra *et al.*, 2022). En revanche, les outils disponibles pour les gestionnaires sont souvent mal ou non orientés vers cet objectif (Guerra *et al.*, 2021).

Parmi les ENPs en France, les parcs nationaux jouent un rôle central en permettant un suivi à long terme des écosystèmes, en assurant leur protection tout en maintenant un lien étroit avec la recherche académique. Ces territoires offrent donc une échelle de travail appropriée pour faire le lien entre les connaissances acquises et leur mise en œuvre au bénéfice d'un patrimoine commun. La prise en compte des sols apparaît dans quelques stratégies scientifiques des Parcs nationaux dont celle du Parc national des Ecrins. Elle y est associée à des thématiques connexes tels que les services écosystémiques et différents groupes d'invertébrés.

De plus, certains ENPs français, comme les réserves naturelles nationales et les Parcs nationaux de la Vanoise et des Ecrins (réserve intégrale du Lauvitel), se sont déjà saisis du sujet en structurant un réseau d'observation centré sur les forêts (Observatoire des Forêts Sentinelles, 2022; Paillet *et al.*, 2020). En examinant l'effet des pratiques et des mesures de gestion des écosystèmes forestiers, ce réseau investit notamment le champ d'étude des sols avec l'ambition de comprendre l'impact des modes d'exploitation forestière sur cette biodiversité (Observatoire des Forêts Sentinelles, 2022).

I.4. L'impact de l'héritage d'usage

Il a été démontré que le changement d'usage et l'ancienneté des sols forestiers entraînent une diminution de la richesse spécifique (diversité alpha) et de l'abondance de certains groupes d'invertébrés (Goßner *et al.*, 2008). Ce changement d'usage modifie, du moins pour les plantes et les arthropodes, la composition des communautés et leur degré de patrimonialité (Cateau *et al.*, 2015). De plus, il faut souligner les limites de la typologie de forêts anciennes et récentes, qui induit une distinction trop binaire par rapport au continuum de situations existantes (Cateau *et al.*, 2015).

Questions et prédictions

Ces variations de richesse spécifique sont-elles uniquement dues au changement d'usage ou les conditions environnementales les influencent-elles aussi ? Au-delà des espèces indicatrices, la composition des assemblages d'espèces reflète-t-elle principalement un héritage d'usage ou une influence plus complexe du contexte environnemental ?

Nous prédisons que pour la macrofaune des sols, la diversité alpha et le nombre d'individus seront principalement influencés par l'héritage d'usage des sites (Cateau *et al.*, 2015; Goßner *et al.*, 2008). La composition des communautés devrait également être sous l'influence principale de l'ancienneté des forêts (Cateau *et al.*, 2015).

D'autre part, la nature des sols en montagne est étroitement liée aux contextes environnemental et climatique (Körner, 2021). Nous supposons donc que le contexte environnemental influence la richesse spécifique (diversité alpha), le nombre d'individus et la composition des communautés, en créant une diversité de milieux de vie pour les organismes de la macrofaune des sols. Nous prédisons en particulier que l'altitude joue un rôle structurant.

II. Matériel et méthodes

Afin de répondre à ces questions et compte tenu du rôle tenu par les PNx en France pour ce compartiment de la biodiversité, le Parc national des Ecrins a déployé entre 2020 et 2021 un protocole visant à caractériser la biodiversité de la macrofaune des sols sur son territoire.

II.1. Contextualisation de l'étude

Situé entre les départements des Hautes-Alpes et de l'Isère, le Parc national des Ecrins est un des 5 Parcs nationaux français de montagne. Composé d'une zone cœur et d'une aire d'adhésion couvrant respectivement 930 et 160 km² réparties entre les villes de Grenoble, Gap et Briançon, il assure la préservation de la biodiversité, des patrimoines géologiques et culturels depuis 1973. Localisé dans la partie médiane des Alpes françaises au carrefour de différentes influences climatique, qui sont représentées par la vallée de la Durance au Sud-Est sous influence principalement méditerranéenne, le territoire du Briançonnais qui caractérise les Alpes internes et les vallées iséroise plus exposées aux influences des alpes septentrionale.

Les forêts présentent dans le Parc témoignent de ces trois domaines biogéographiques (Delhay *et al.*, 2022). Ainsi la vallée de la Durance présente des conditions de sécheresse estivale propices au développement de Pinèdes (naturelles ou issues du reboisement RTM). Celles-ci laissent leur place dans la vallée de Briançon à de larges forêts de mélèze. Au delà de la zone déboisée du Lautaret et de la haute vallée de la Romanche, comme dans la vallée du Drac, se développent des forêts d'épicéa et sapin blanc en mélange et en densité variable avec des feuillus notamment dans l'implantation du Valbonnais qui accueille de nombreuses hêtraie. Au sein de ces vallées, se développent également aux abords des cours d'eau quelques ripisylves et continuum de forêts alluviales adaptées aux conditions de sécheresse et de débit.

Les forêts occupent 51 km² du Parc national des Ecrins (soit 19% de la surface totale). Seule une minorité de ces surfaces (10%) sont intégrées à la zone cœur. Ces forêts montagnardes constituent une diversité d'écosystèmes à enjeux. En effet, bien que situées dans le périmètre du parc, la majorité d'entre elles reste ouverte à l'exploitation forestière. Ces espaces sont donc à la jonction entre la conservation de la biodiversité et l'influence des activités anthropiques.

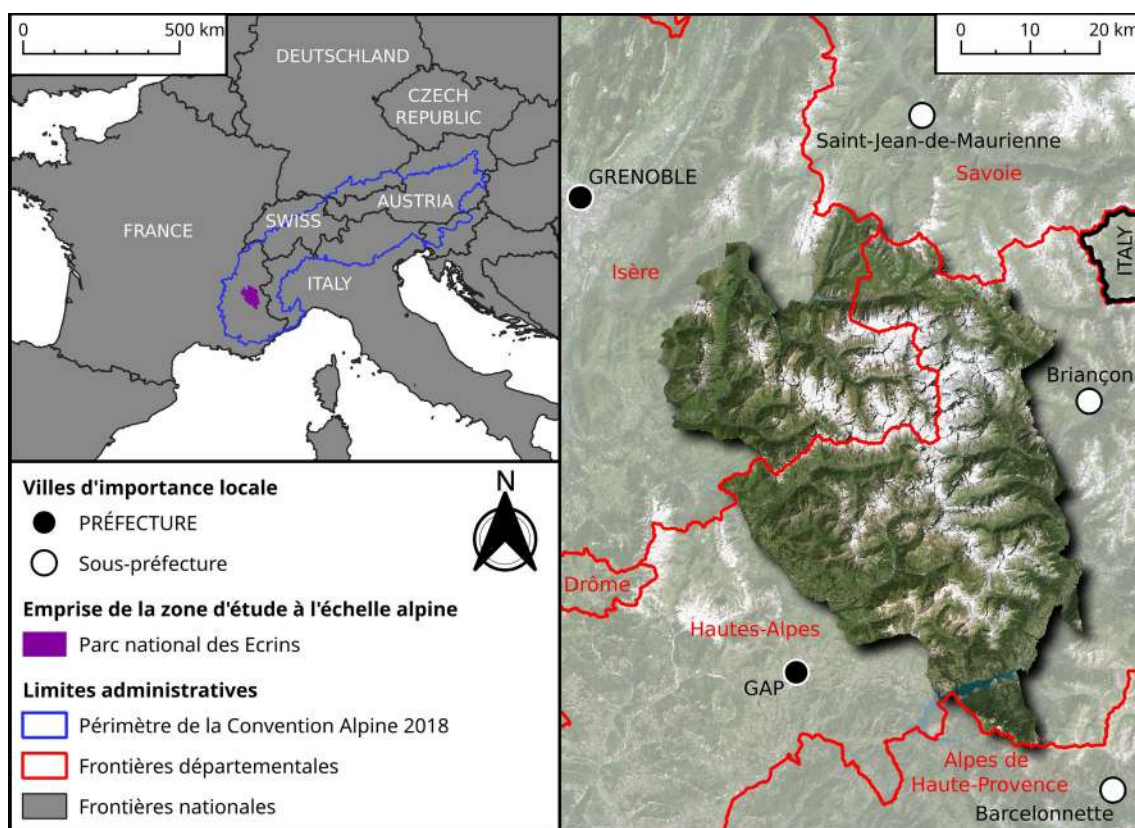


Figure 1: Localisation de la zone d'étude

II.2. Protocole

Pour comprendre la biodiversité des litières forestières en tenant compte de l'activité anthropique, un maillage de points d'intervalle 250 mètres sur l'ensemble du Parc a été superposé aux informations géoréférencées par Julien Guilloux (Chargé de mission Eau & Forêt, Parc national des Ecrins) sur les forêts anciennes d'après la carte d'état major de 1850. Sur la base de ces informations, seuls les points intégrés à une forêt à l'heure actuelle ont été retenus. Dans ce sous groupe, un tirage aléatoire a été réalisé pour chacune des vallées du parc.

Sur chacun des sites d'échantillonnage retenus, deux prélèvements de sol ont été réalisés dans au sein d'un cercle de 5 mètres de diamètre afin de capturer la diversité taxonomique présente dans la litière. La litière prélevée sur les premiers centimètres a été tamisée afin de retirer les éléments abiotiques grossiers (branches et feuilles en cours de décomposition triés sur tamis à maille 10 mm). Puis un second tamisage a permis de conserver les individus représentatifs de la macrofaune des différents sites (à partir du refus et du produit issu du tamisage réalisé à la maille de 5mm).

Un premier tri à vue a été effectué par les équipes du Parc afin de répartir les individus de chaque échantillon entre 5 grands groupes taxonomiques. Des spécialistes de chacun de ces groupes ont par la suite été sollicités pour compter et rattacher chaque individu à un taxon.

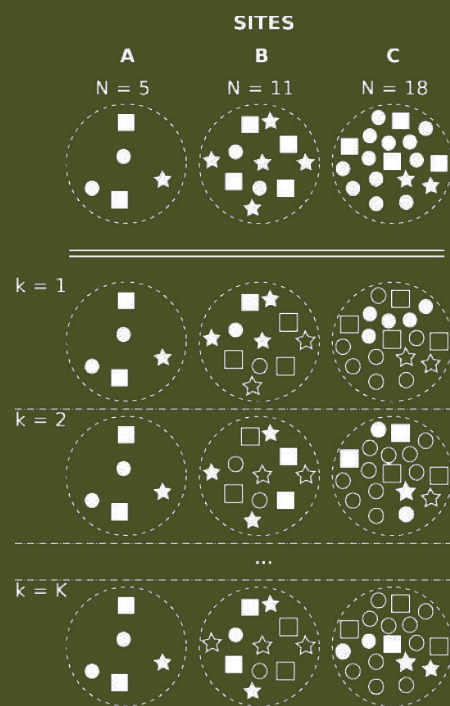
L'individu statistique considéré dans la suite de l'étude sera donc le site d'échantillonnage. Il a ainsi été obtenu pour chacun d'entre eux un dénombrement des différentes taxons récoltés et identifiables. Pour la suite de l'étude, seules les données acquises au niveau de l'espèce ont été conservées. Les données concernant le groupe des fourmis ont été écartées à ce stade puisque la fiabilité du dénombrement ne pouvait être garantie (seul phylum constitué d'espèces sociales).

« Il y en a 2 de plus, je les compte quand même ? »

Ou : à quoi sert la raréfaction ?

Un nombre plus ou moins important d'individus a été observé suivant les stations échantillonnées (par exemple 5, 11 et 18 dans les sites échantillonnés représentés ci-contre). Dès lors, comment comparer la diversité qui y est observée ?

Pour cela, un nombre d'individu fixe (N) a été déterminé pour conserver le maximum de stations. N individus sont tirés au hasard (cf. $k = 1$ ci-contre) sur chacune des stations et les indices de diversité ont été calculés. Puis l'opération a été répétée (ici K fois ici) : ce sont les réplicats. On obtient ainsi pour chaque station des d'indices de diversité moyen assortis d'un intervalle de confiance permettant de visualiser la précision de la mesure.



La richesse spécifique ainsi que les indices de Shannon et Simpson de chacun des sites d'échantillonnage a été calculée sur la base des données brutes et sur la base de données raréfiées (sur la base de 20 observations et 1000 réplicats, nombre de stations utilisées: 47) permettant ainsi de normaliser l'effet du nombre d'individus présent sur chaque station. Afin de visualiser les différences d'assemblage d'espèces entre les sites d'échantillonnage, une matrice de distance d'Hellinger a été calculée pour les données brutes et pour chacun des réplicats de données raréfiées. L'ensemble de ces données constituent les variables réponses utilisées pour répondre aux questionnements énoncés en introduction.

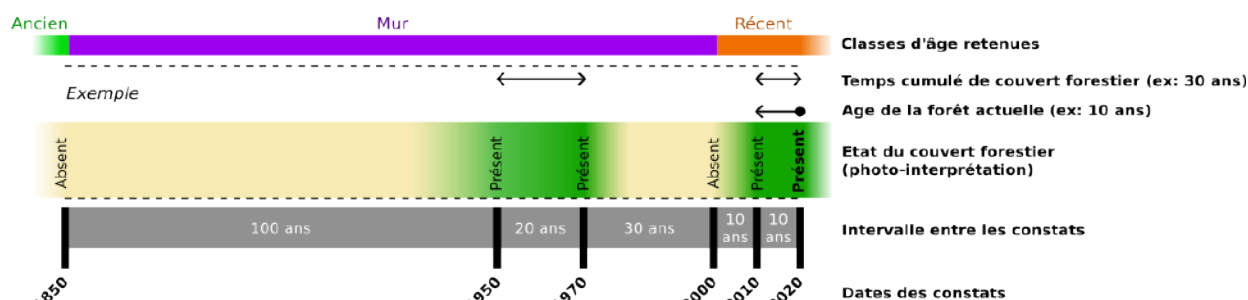


Figure 2: Classification des stations en fonction du temps de couvert forestier continu.

II.3. Variables environnementales

Dans le cadre du protocole de terrain déployé par le Parc national des Ecrins, plusieurs variables environnementales ont été relevées afin de caractériser les sites de prélèvement.

Au-delà de la position GPS, de la date et autres variables usuelles d'identification des sites, une chronologie de l'occupation forestière depuis 1850 a été établie. Sur la base de photographies aériennes, la présence ou l'absence de couvert forestier a été constatée en 1850, 1950, 1980, 2000, 2017 et 2020-2021. Celle-ci a permis d'établir un âge minimal du peuplement actuel. Afin d'en faciliter l'exploitation, les sites échantillonnés ont été classés suivant cette variable en trois catégories: forêt jeune si le couvert est présent depuis moins de 20 ans, mure si présent depuis plus de 20 et moins de 170 ans et ancien si présent depuis 170 ans ou plus (figure 2).

Chaque site échantillonné a ensuite été décrit à un niveau macroscopique en fonction du contexte du versant qu'il occupe au moyen des variables environnementales d'altitude, amplitude de pente, distance à l'eau, distance aux habitations, pente moyenne et rayonnement incident. Afin de livrer une interprétation biologiquement cohérente de cet ensemble complexe de descripteurs environnementaux, une ACP a été réalisée pour établir les gradients environnementaux structurant le jeu de données. La figure ci-dessus présente ces premières variables réponses rattachées respectivement aux axes 1 et 2 de l'ACP (variables portant la part la plus importante de la variabilité du jeu de données). La suite de l'étude se basera donc sur les coordonnées de ces deux axes pour décrire la position des sites d'échantillonnage suivant un gradient de pente et un gradient altitudinal.

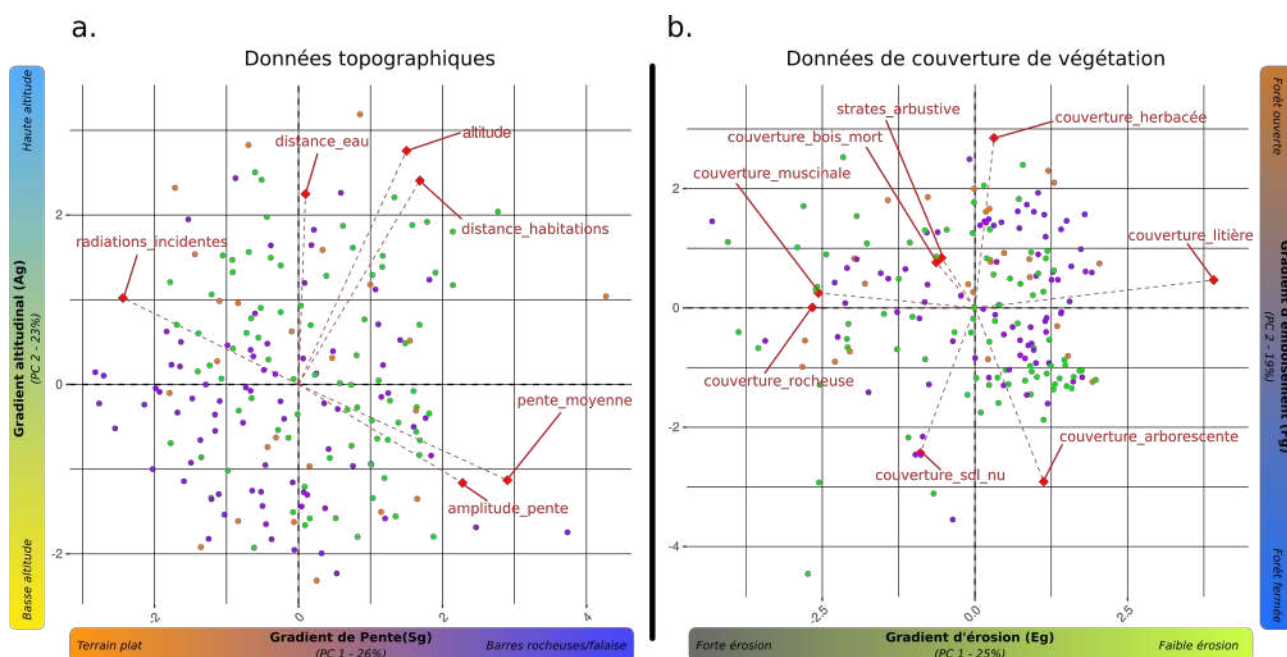


Figure 3: Analyse en composante principale et gradients environnementaux associés aux différents axes.

II.4. Analyses statistiques

Les abondances locales ont été calculées comme le nombre total d'individus capturés (Nol). Les assemblages d'espèces ont été caractérisés par la richesse spécifique (SR), les indices de Shannon (Sh) et de Simpson (Si) à chaque site d'échantillonnage. La structure spatiale des dissimilarités des assemblages d'espèces, mesurée par la distance de Hellinger (dH), a été étudiée localement à travers l'unicité des sites (HU) et à l'échelle du Parc en considérant la distance d'Hellinger (dH) séparant chaque paire de sites. SR, Sh, Si et dH ont été calculés en utilisant à la fois les données brutes et les données raréfiées (20 observations et 1000 réplicats de 47 stations) pour normaliser l'effet des nombres variables d'individus par station.

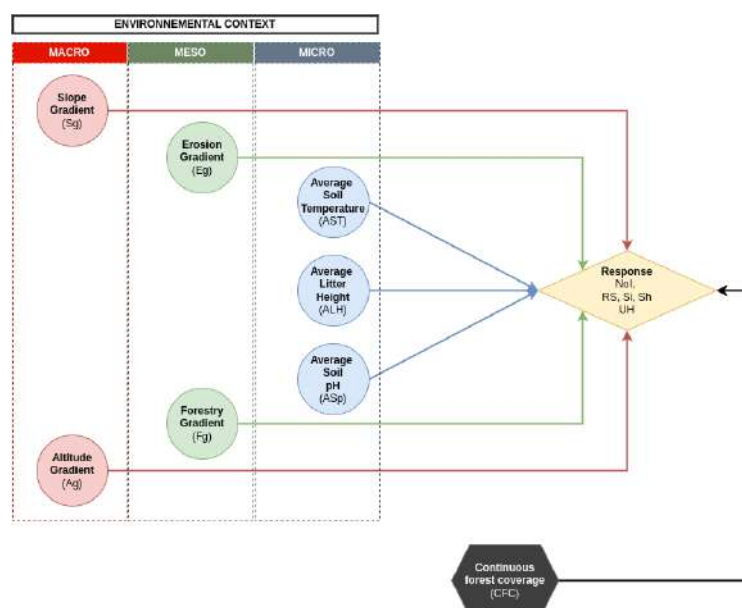


Figure 4: Diagramme issu de la publication scientifique schématisant les modèles réalisés (GLM).

« Nol, SR, Si, Sh, HU... en langage clair , c'est quoi ? »

Ou : que sont les diversités alpha et bêta ?

Au travers des différents indices utilisés, ce sont essentiellement deux notions qui sont décrites dans ce document.

La diversité alpha permet d'appréhender la diversité propre à un site échantillonné et de la comparer à un autre site (intra-site). La diversité bêta s'intéresse à la différence de composition entre chaque couple de site échantillonné et à comparer cette diversité inter-sites.

Différents indices peuvent être mobilisés. Pour la diversité alpha, ils donnent plus ou moins de poids aux espèces rarement observées (Simpson et Shannon). Pour la diversité bêta, il s'agit de calculer à quel point chaque couple de station est « distant » du point de vue de sa composition. Certaines mesures de distances sont plus adaptées que d'autres en fonction de la nature des données disponibles (ici Hellinger, mais dans d'autres cas Sorensen ou Jaccard). Pour faciliter la lecture de ces données, une transformation permet d'obtenir l'unicité, une mesure normalisée entre 0 et 1 traduisant à quel point l'assemblage d'un site est original ou non par rapports aux autres.

II.5. Modélisation

Les indices locaux (Nol, SR, Sh, Si, HU) ont été régressés contre des covariables environnementales (voir section 1.3) en utilisant des modèles linéaires généralisés (voir Fig. 3). Les variables explicatives ont été utilisées comme effets additifs simples sans interaction, en raison des limitations potentielles de la puissance statistique. Il a été supposé que Nol et SR suivent une distribution de Poisson, tandis que Si, Sh et HU suivent une distribution gaussienne.

II.6. Analyse de la structure spatiale

Nous étudions d'abord comment la topographie influence la différenciation entre les assemblages d'espèces en utilisant la distance de Hellinger comme mesure de différences dans les assemblages d'espèces (ici la distance de Hellinger) par rapport à une mesure de la distance géographique. Ici, nous avons utilisé la distance euclidienne et une distance pondérée par l'altitude (ou distance du chemin le plus court) calculée à l'aide d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT) avec une résolution de 5 mètres, en utilisant l'algorithme topoDistance (Wang, 2020) dans R 4.4.0 (R Core Team, 2024). Une carte des dissimilarités des assemblages d'espèces a été générée en utilisant le package MAPI (Piry *et al.*, 2016) avec des zones significativement plus homogènes ou hétérogènes que les attentes aléatoires. Cette approche permet également d'identifier les zones géographiques où les communautés sont plus homogènes ou hétérogènes que si l'assemblage se faisait de façon uniforme.

Synthèse de la méthodologie

Ce rapport est donc organisé pour donner d'une part une vision synthétique des données récoltées. D'autre part, il vise à exposer la méthodologie déployée dans un cadre scientifique pour répondre aux questions et vérifier les prédictions énoncées dans la section « Questions et prédictions ».

Pour ce faire, les parties III à VII sont consacrées à l'exposition des données taxonomiques et environnementales rassemblées. Les éléments de contexte environnemental y sont mis en lien avec les différents indices de caractérisation de la biodiversité (non raréfié). Elles visent à éclairer les questions immédiates liées au protocole (combien, où, quel niveau de rareté par exemple).

Les parties VIII et IX visent à répondre précisément aux questions et prédictions formulées dans le cadre de la démarche scientifique liée à ce protocole. En mobilisant à la fois les données brutes et raréfiées.

III. Contexte biotaxonomique général

III.1. Nombre d'individus par phylums

Tableau 1: Répartition du nombre d'individus par phylums et par vallée

Phylum	Briançonnais	Champsaur	Embrunais	Oisans	Valbonnais	Valgaudemar	Vallouise	TOTAL
Aranea	7	32	54	64	71	48	59	335
Chilopoda	15	67	79	76	140	85	44	506
Coleoptera	28	23	46	94	32	109	64	396
Diplopoda	9	11	48	35	37	55	28	223
Fourmis	7	14	70	37	25	35	57	245
Isopoda	5	14	34	30	20	30	21	154
Mollusque	68	259	206	372	153	165	155	1378
TOTAL	139	420	537	708	478	527	428	

Les mollusques représentent le phylum comptant le plus d'individus collectés dans toutes les implantations. Suivent les coléoptères ou les chilopodes. Le nombre d'individus collectés pour les autres phylums varie entre les vallées. Tous les phylums ont été observés dans toutes les vallées. Seule la proportion d'individus représentés varie. Rappelons que le nombre d'individus prélevé est biaisé par le caractère social des espèces rattachées à ce phylum.

« Dans quel secteur chercher la prochaine fois pour être sur d'en voir ? »

Ou : pourquoi connaître le plan d'échantillonnage et son objectif est important ?

Dans le parc, le nombre d'individus collecté par vallée est en moyenne de 462 individus. Toutefois de fortes disparités existent avec comme le montre la carte ci-contre seulement 139 individus collectés dans le Briançonnais (minimum) et plus de 700 individus dans l'Oisans (maximum).

MAIS : le protocole d'échantillonnage a été conçu pour capturer la diversité à l'échelle du Parc et non à l'échelle des secteurs. Ainsi, les sites ont été échantillonnées avant tout suivant l'ancienneté d'exploitation des forêts. Il n'y a pas le même nombre de site en mélèzin ou en pessière dans chacune des vallées par exemple, pas plus qu'en en adret ou en ubac.

De ce fait si des disparités existent entre les vallées elles ne sont qu'un état des lieux des connaissances acquises lors de cette phase d'échantillonnage et ne doivent pas être prises comme une indication de l'abondance relative des phylums entre les secteurs.

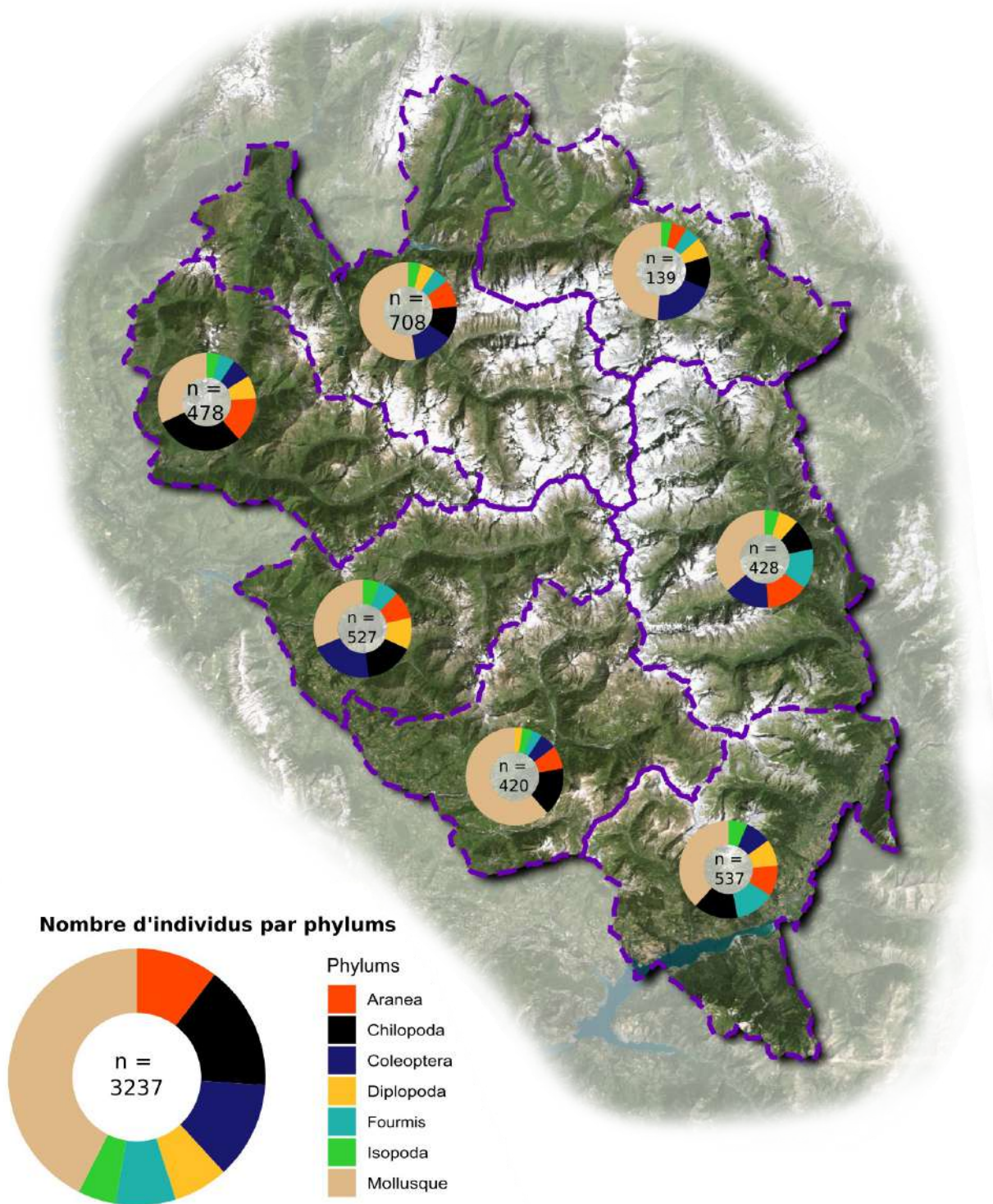


Figure 5: Carte du nombre d'individu réalisées dans chaque vallée (nombre d'individus Nol) avec les proportions de chaque phylum.

III.2. Nombre d'espèces par phylums et patrimonialité

Tableau 2: Répartition du nombre d'espèces par phylum et par vallée

Phylum	Briançonnais	Champsaur	Embrunais	Oisans	Valbonnais	Valgaudemar	Vallouise	TOTAL
Aranea	5	10	27	31	19	24	29	93
Chilopoda	4	11	14	12	13	15	10	18
Coleoptera	19	18	33	45	14	29	35	119
Diplopoda	3	4	6	9	6	7	5	12
Fourmis	2	7	21	9	5	10	22	33
Isopoda	1	2	6	5	5	5	2	9
Mollusque	7	20	25	33	20	22	21	49
TOTAL	41	72	132	144	82	112	124	

Les phylums observés durant ce protocole ne présentent pas la même diversité, ni le même degré de patrimonialité. Le nombre d'espèces patrimoniales varie sensiblement suivant les vallées.

La richesse spécifique est la plus importante en Oisans et la plus faible dans le Briançonnais. Cette implantation présente par ailleurs la plus faible proportion d'espèces qualifiées de patrimoniales. Au contraire c'est en Vallouise que le plus d'espèces patrimoniales ont été contactées.

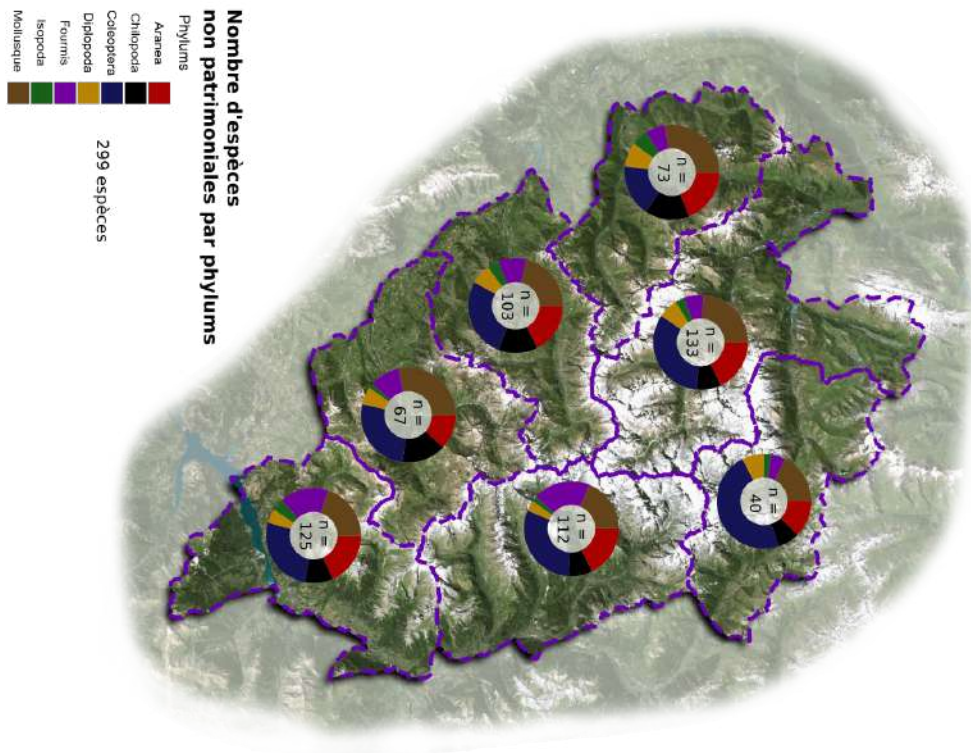
« Pourquoi chercher un vulgaire mille-pattes ? »

Ou : comment est établie la patrimonialité d'un taxon?

A la suite de leur identification par des spécialistes, les espèces échantillonnées ont été confrontées à une liste de critères tel que leur classement au regard de listes de vulnérabilité, aire de répartition ou niveau d'endémisme connu. Ces critères ont permis d'attribuer un score à chacune d'elles. Si la valeur de ce score dépasse 24 points, pour une espèce donnée, elle est considérée comme patrimoniale à l'échelle du Parc.

D'un point de vue plus général, le protocole a permis de collecter 333 espèces sur l'ensemble du Parc. Parmi elles, une part substantielle des Arachnides et des Coléoptères collectés revêtent un caractère patrimonial et ce à travers les 7 vallées.

a.



b.

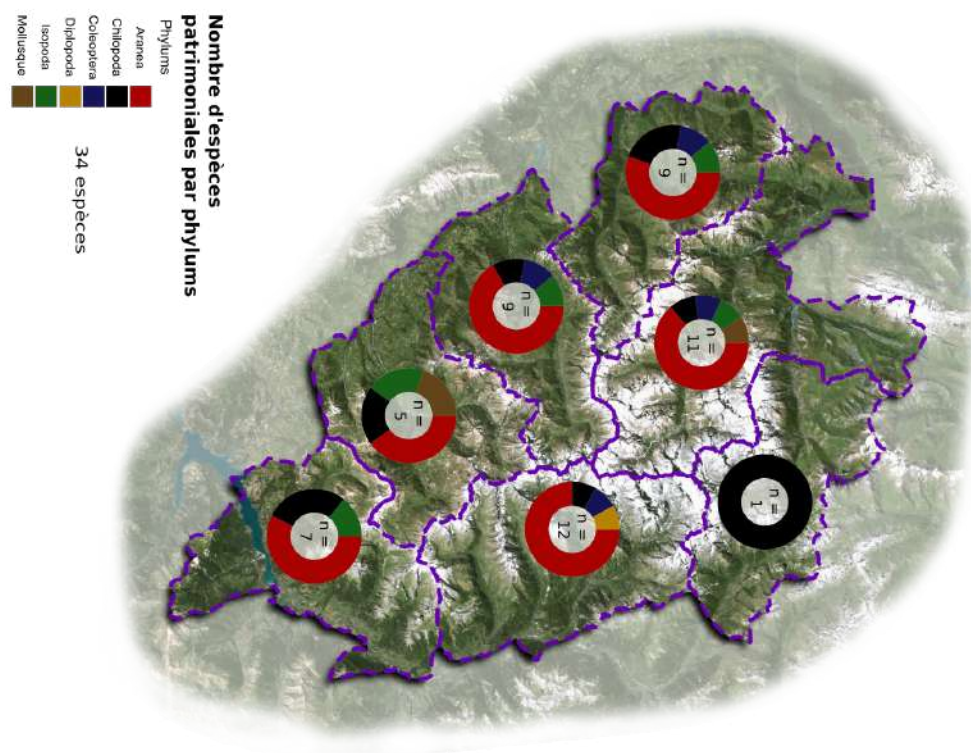


Figure 6: Carte du nombre d'espèces non-patrimoniales (a.) et patrimoniales (b.) observées dans chaque vallée (SR) avec les proportions de chaque phylum.

IV. Contexte diachronique

Les forêts sont classées dans de nombreuses études entre forêts de plus de 170 ans (forêts anciennes) et forêts de moins de 170 ans (forêts récentes). Pour les besoins de cette étude, une distinction a été opérée entre les forêts présentant les traces de coupes les plus récentes (forêts jeunes), les forêts exploitées il y a plus de 20 ans (forêts mures) et les forêts anciennes (plus de 170 ans sans exploitation).

« Une forêt ancienne, c'est une forêt non exploitée, non ? »

Ou : quelle différence entre une forêt ancienne et une forêt mature ?

Dans le cadre de cette étude, les forêts ont été étudiées sous l'angle de leur ancienneté et non de leur maturité. Une forêt ancienne est une forêt dont le couvert forestier est présent depuis 170 ans. L'usage du sol sur ce site est présumé être resté à vocation sylvicole durant cette période. Mais des exploitations au cas par cas ont pu avoir lieu. Une forêt mature désigne une forêt sans exploitation dans laquelle des dendro-micro habitats spécifiques se sont développés du fait de l'absence d'exploitation.

Sur le Parc national des Écrins les forêts anciennes représentent un peu moins de la moitié des 183 forêts échantillonnées et exploitables, suivi par les forêts mures et une minorité de forêts récentes. Cette répartition est globalement conservée sur les secteurs de l'Oisans-Valbonnais et Champsaur-Valgaudemar. Pour l'Embrunais et la Vallouise une prépondérance des sites à forêts mures peut être constatée. Le Briançonnais ne présente quant à lui aucune forêt jeune.

Cette vallée est celle qui compte le moins de sites échantillonnés (n=9) là où les autres vallées comptent au minimum une vingtaine de sites. Notons qu'une disparité dans le nombre d'échantillons est également constatée ici.

Synthèse des contextes biotaxonomiques et diachroniques

Les éléments collectés permettent de montrer qu'à l'échelle du Parc des disparités existent entre les vallées. Le nombre d'individus, d'espèces et de taxons patrimoniaux sont inégalement répartis entre les vallées de même que les proportions des différentes classes d'ancienneté de forêts.

Il apparaît dans son ensemble que les vallées de l'Oisans présentent pour ces différents indicateurs les valeurs les plus importantes tandis que le Briançonnais présente les valeurs les plus faibles. Mais une fois ce constat fait, il faut garder à l'esprit la conception et la visée du plan d'échantillonnage (voir « Dans quel secteur chercher la prochaine fois pour être sûr d'en voir ? »).

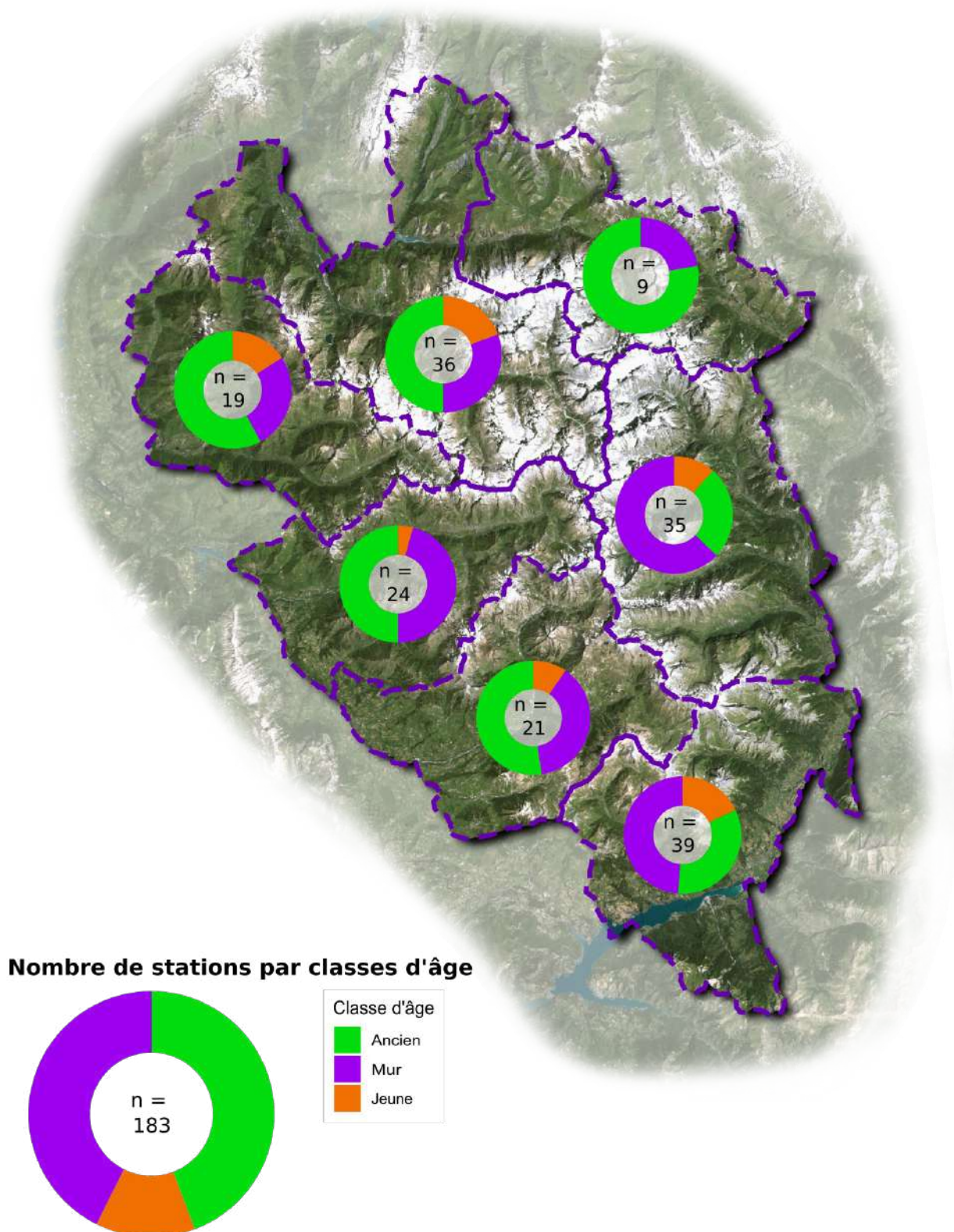


Figure 7: Carte du nombre de stations échantillonné par vallées et répartition entre les trois classes d'âge de forêt.

V. Contexte macroscopique comparé aux diversités alpha et bêta

Le contexte macroscopique reprend les variables décrivant les conditions observées à l'échelle du versant : altitude, distance à l'eau et aux habitations, amplitude de pente et pente moyenne ainsi que le rayonnement incident (figure 8).

Ces variables ont été collectées directement sur le terrain (altitude et pente) ou calculées à partir d'un Modèle Numérique de terrain sous SIG. Chaque variable permet de caractériser les stations. Dans la figure 8 sont représentés les liens de corrélation établis entre ces variables et les indices de diversité caractérisant chaque station.

« Si c'est corrélé, c'est lié ? »

Ou : quelle différence entre lien de corrélation et lien de causalité ?

Une corrélation permet de mettre en évidence un lien statistique entre deux variables. Il ne s'agit que d'un constat et il n'est pas possible sur cette seule base d'établir le mécanisme qui régit la relation entre ces deux variables. Il peut s'agir à ce stade d'une simple coïncidence. Autrement dit : corrélation n'est pas raison.

La figure 8 montre qu'aucune corrélation n'existe entre les indices de diversité et la distance à l'eau ainsi que pour l'amplitude de pente. Pour les autres variables, c'est le rayonnement incident (la quantité d'énergie solaire reçue) qui présente la plus forte intensité de corrélation pour tous les indices de diversité. Il y a ainsi d'autant plus d'individus avec une richesse spécifique plus importante que le rayonnement incident est faible. Mais les sites présentant la plus forte exposition au rayonnement incident (valeurs élevées) présentent une unicité plus importante (des communautés d'espèces plus « originales » que dans les stations à faible exposition). La pente moyenne induit les relations inverses (avec une intensité et un niveau de significativité plus faible pour le nombre d'individu et les indices de diversité alpha).

La distance aux habitations est elle aussi impliquée dans des relations de corrélation avec les indices de diversité alpha et le nombre d'individus. Ainsi plus cette distance augmente, plus ces indices de diversité affichent de valeurs importantes.

Enfin, notons que l'altitude est anticorrélée de manière plus marginale avec la richesse spécifique, l'indice de Shannon et faiblement corrélée avec l'unicité issue de la distance d'Hellinger (plus l'altitude est élevée plus les communautés présentes sont originales les unes par rapport aux autres).



Figure 8: matrice de corrélation entre variables décrivant le contexte macroscopique et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.

VI. Contexte mésoscopique comparé aux diversité alpha et bêta

Le contexte mésoscopique traduit les conditions environnementales relevées sur le site d'échantillonnage. Il comprend le relevé des différentes strates de végétation (Figure 9) ainsi que le recouvrement du sol en lui-même par le bois mort, la litière, le sol nu et de la roche nue (Figure 10).

Ici, c'est avant tout la strate herbacée qui est corrélée aux indices , négativement avec le nombre d'individus et les mesures de la diversité alpha, positivement avec l'unicité. Plus la strate herbacée recouvre une grande surface plus la diversité de la station est faible (ou autre indicateurs alpha) est importante. Mais au plus cette strate est développée, au plus les

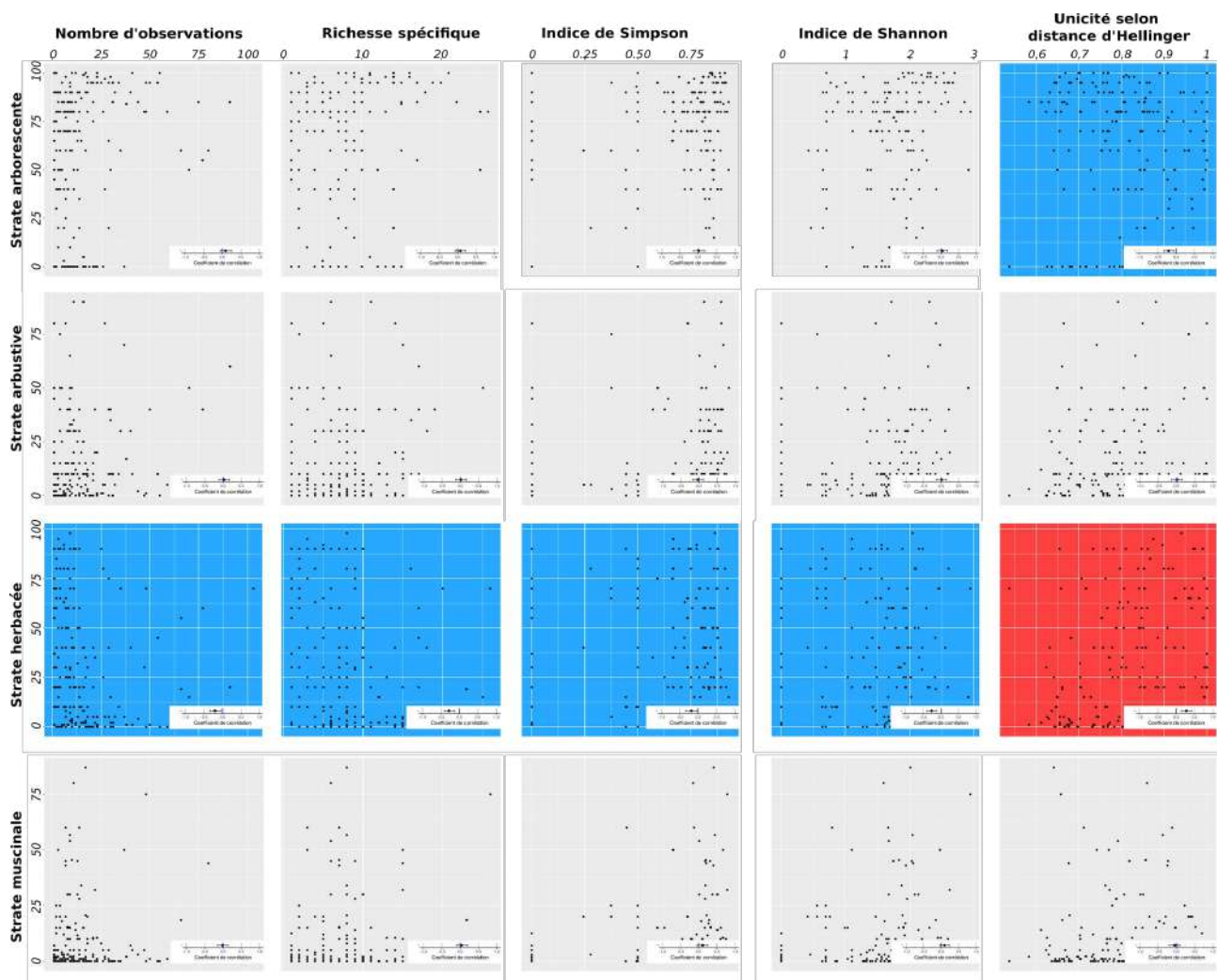


Figure 9: matrice de corrélation entre variables décrivant le recouvrement des strates végétales et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.

assemblage d'espèces abrités seront originaux. Il faut noter que la strate arborescente est anticorrélée à cette variable : la couverture arborescente induit une homogénéisation d'assemblage d'espèces.

La couverture du sol en lui même présente bien moins de situation de corrélations. Notons que le recouvrement de roche nue induit la même réponse sur la diversité alpha que la couverture herbacée à une intensité réduite.

Le recouvrement en bois mort est lui anti-corrélé aux indices de diversité alpha (Shannon et Simpson). Un recouvrement important de bois mort induit un nombre moins important d'espèces observées.

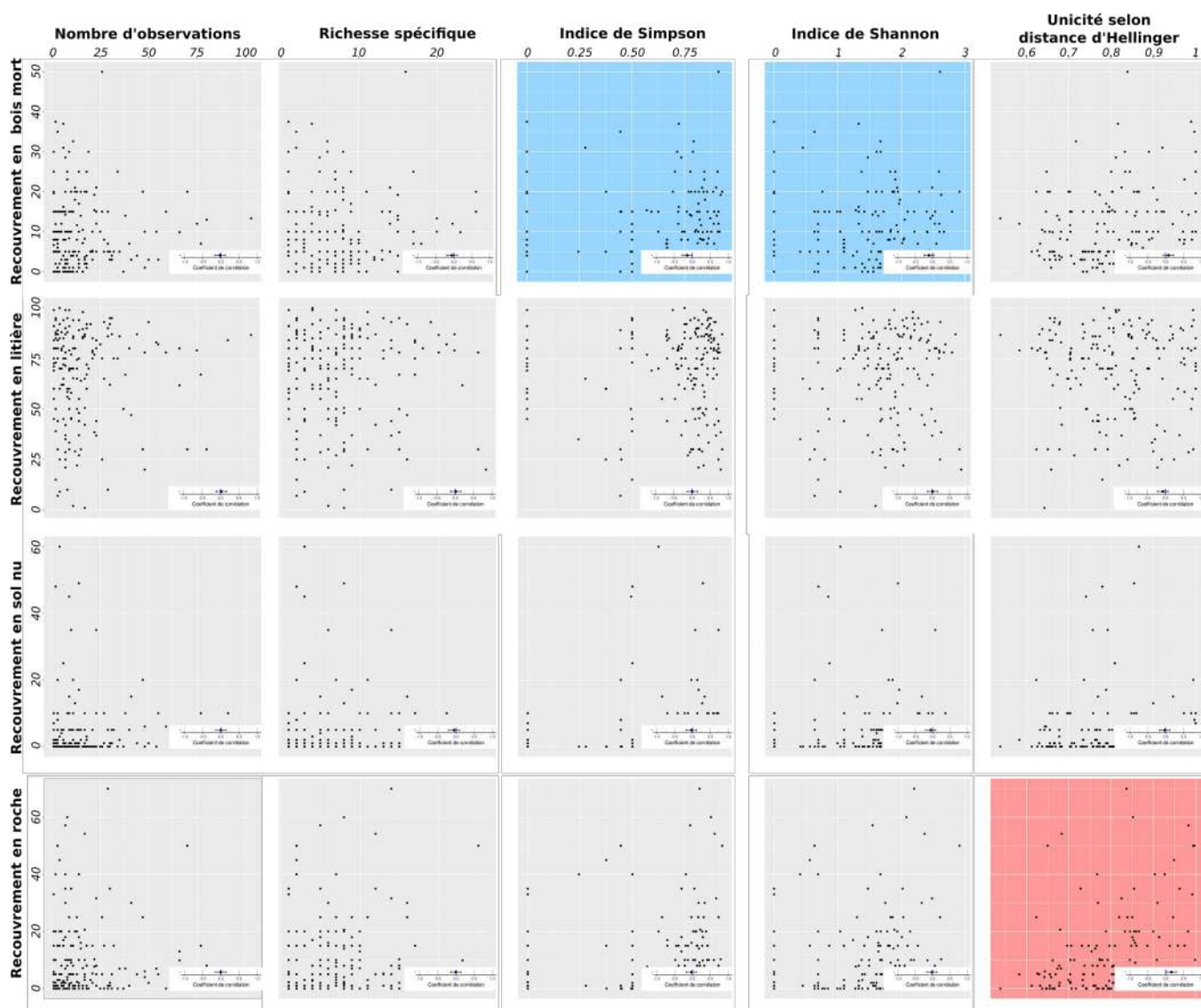


Figure 10: matrice de corrélation entre variables décrivant le recouvrement au sol et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.

VII. Contexte microscopique comparé aux diversités alpha et bêta

Comme le montre la figure 11, le contexte microscopique (correspondant au contexte de l'échantillon) présente de nombreuses situations de corrélations avec les 5 indices de diversité utilisés. Ainsi les plus fortes intensité de corrélation sont liées à la température moyenne de la litière. Plus celle-ci est élevée, plus le nombre d'individus et la diversité alpha seront faibles. En revanche, les assemblages d'espèces seront d'autant plus originaux que cette variable atteint des valeurs importantes (diversité bêta, unicité).

Vient ensuite la hauteur de litière. Celle-ci est avant tout corrélé à des variables décrivant la diversité alpha, exception faite de l'indice de Simpson et d'une faible corrélation avec le nombre d'individus. Au plus la hauteur de litière est importante au plus le nombre d'individus et d'espèces trouvés sont importants. Par ailleurs, une hauteur importante de litière conduit à des assemblages d'espèces ressemblants.

Le pH moyen de la litière est faiblement corrélé au nombre d'individu et d'espèces. Au moins un pH est acide (faible) au plus ces deux variables atteignent des valeurs importantes.

Synthèse des comparaisons de contextes face aux indices de diversité alpha et bêta

Au travers des différents niveaux de contexte exploré, il apparaît que plusieurs variables collectées ne peuvent pas être corrélés aux indices de diversité alpha et bêta. Le tri permis par l'ACP présenté section II.3 (p. 7) permet d'effectuer rapidement une synthèse de ces situation de corrélation tout en agrégeant les variables environnementales sous formes de gradients écologiques.

Toutefois, ces matrices de corrélations permettent de visualiser la structure relative liée aux différents niveaux de contextes. Ainsi nombre de corrélations peuvent être établies entre les indices usuels de diversité et l'échelle microscopique (sol) ou dans une moindre mesure macroscopique (versant). En revanche, l'échelle mésoscopique ou de recouvrement du sol semble être corrélé de façon très marginale avec ces mêmes indices.

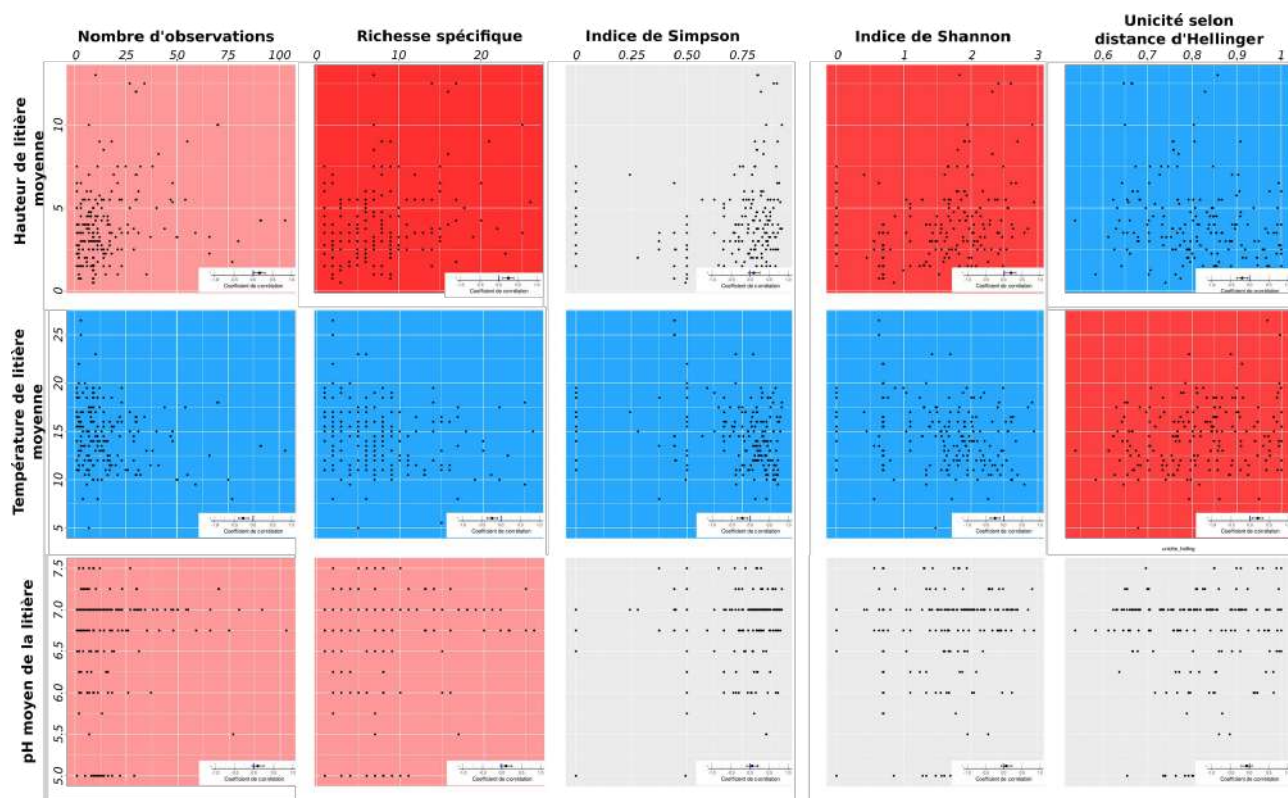


Figure 11: Matrice de corrélation entre variables décrivant le contexte microscopique (les sols) et indices de diversité alpha et bêta. Une teinte bleue indique une anticorrélation tandis qu'une teinte rouge signale une corrélation (significatives). Plus une teinte est foncée plus la "force" du lien de corrélation est important.

VIII. Modélisation et mise en relief

VIII.1. Nombre d'individus (Nol)

Toutes les variables environnementales impactent significativement le nombre d'individus observés (Nol) (figure 12 a,f). Plus la forêt était ancienne, plus l'abondance totale observée est grande. La température du sol a l'effet le plus important en magnitude et impacte négativement le Nol. L'altitude a également un impact négatif sur le Nol, tout comme le gradient de reboisement mais dans une moindre mesure. Toutes les autres variables environnementales ont un impact positif sur le nombre d'individus observés.

VIII.2. Diversité intra-sites (diversité alpha)

Les effets des variables environnementales sur la diversité intra-site (RS, Sh et Si) sont montrés dans la figure 12 b,c,d,g,h et i. La variable de couverture forestière continue (CFC) montre un schéma cohérent à travers ces métriques. Les forêts anciennes présentent la plus grande diversité, similaire au schéma observé dans le nombre d'individus. Cependant, la diversité dans les forêts jeunes et matures varie en fonction de la raréfaction. Les magnitudes observées dans les données raréfiées s'alignent avec ce gradient, mais les intervalles de confiance se chevauchent entre les trois catégories, particulièrement pour CFC jeunes. Une gradation entre la différence normalisée CFC-ancien et CFC-jeune peut être observée pour les indices RS, Sh et Si (environ 11,6 % pour RS, 7,7 % pour Sh et 0,6 % pour Si). **Cela décrit une place croissante des espèces rares dans les forêts anciennes par rapport aux forêts récentes.**

Les estimateurs montrent une ordination comparable pour la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'indice de Simpson. En ce qui concerne le contexte environnemental, la plupart des estimateurs affichent des divergences entre les données brutes et raréfiées, avec des magnitudes proches de zéro. Notamment, le pH moyen du sol (ASp) influence positivement la diversité locale de manière notable à travers les données brutes et raréfiées, tandis que le gradient d'altitude (Ag) affecte négativement la diversité locale dans les deux types de données.

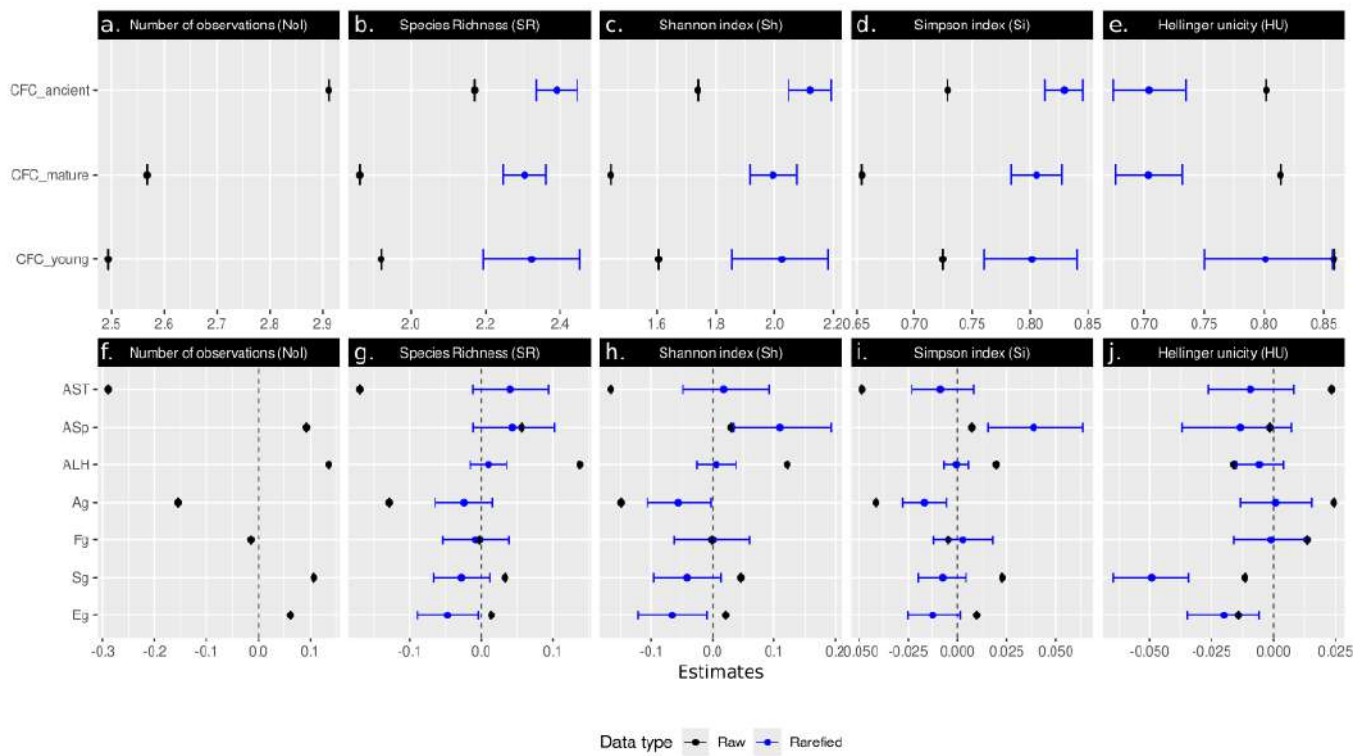


Figure 12: Forest plot des résultats obtenus pour les différents modèles (GLM).

VIII.3. Originalité des assemblages d'espèces

La figure 12a et f se concentre sur l'unicité des stations basée sur la matrice de distance de Hellinger. Les magnitudes des trois variables CFC montrent un gradient clair pour cette variable de réponse dans les données brutes, qui est moins prononcé dans les données raréfiées. L'unicité des stations, soit **l'originalité des assemblages d'espèces, est plus importante dans les jeunes forêts** (CFC jeunes), suivie par les forêts matures (CFC matures) et les forêts anciennes (CFC anciennes). Les données raréfiées confirment que CFC jeunes dépasse significativement les autres catégories, qui sont statistiquement indiscernables les unes des autres.

En ce qui concerne le contexte environnemental, la plupart des effets affichent des valeurs divergentes entre les données brutes et raréfiées. Seuls le gradient de pente (Sg) et le gradient d'érosion (Eg) semblent influencer de manière significative et croissante l'unicité des stations dans les deux types de données.

VIII.4. Structure spatiale des assemblages d'espèces

La figure 13 illustre que, à mesure que la distance géographique entre les sites échantillonnés augmente, l'unicité des stations augmente également (courbe en pointillés). Cependant, en tenant compte des différences d'altitude entre les sites, cette tendance se stabilise (courbe en tirets, poids d'altitude de 15). Les structures spatiales des dissimilarités des assemblages d'espèces sont explorées plus en détail en utilisant le package MAPI (figure 14). Un gradient Sud-Est (faible différenciation) vers Nord-Ouest (forte différenciation) apparaît. Ce gradient est souligné par des pôles significatifs et distincts à chaque extrémité. Cependant, cette structure spatiale marquée n'est pas confirmée par les données raréfiées.

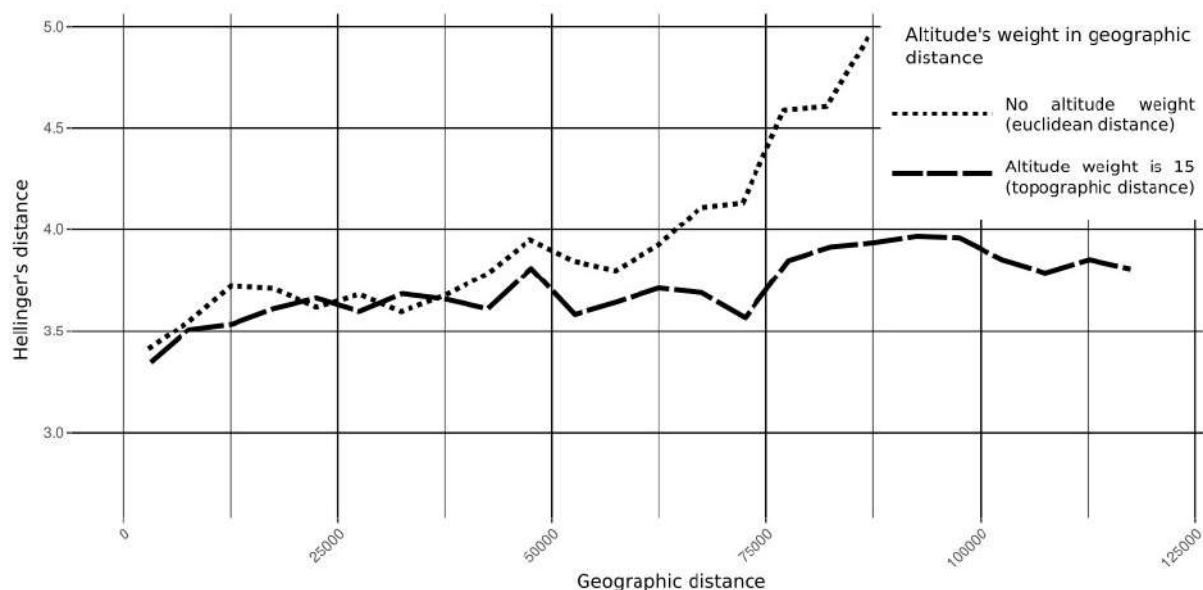


Figure 13: Bêtagramme entre distance d'Hellinger (en ordonnée) et distance entre les stations (en abscisse) avec la distance planimétrique en pointillé et la distance tenant compte du relief en tirets.

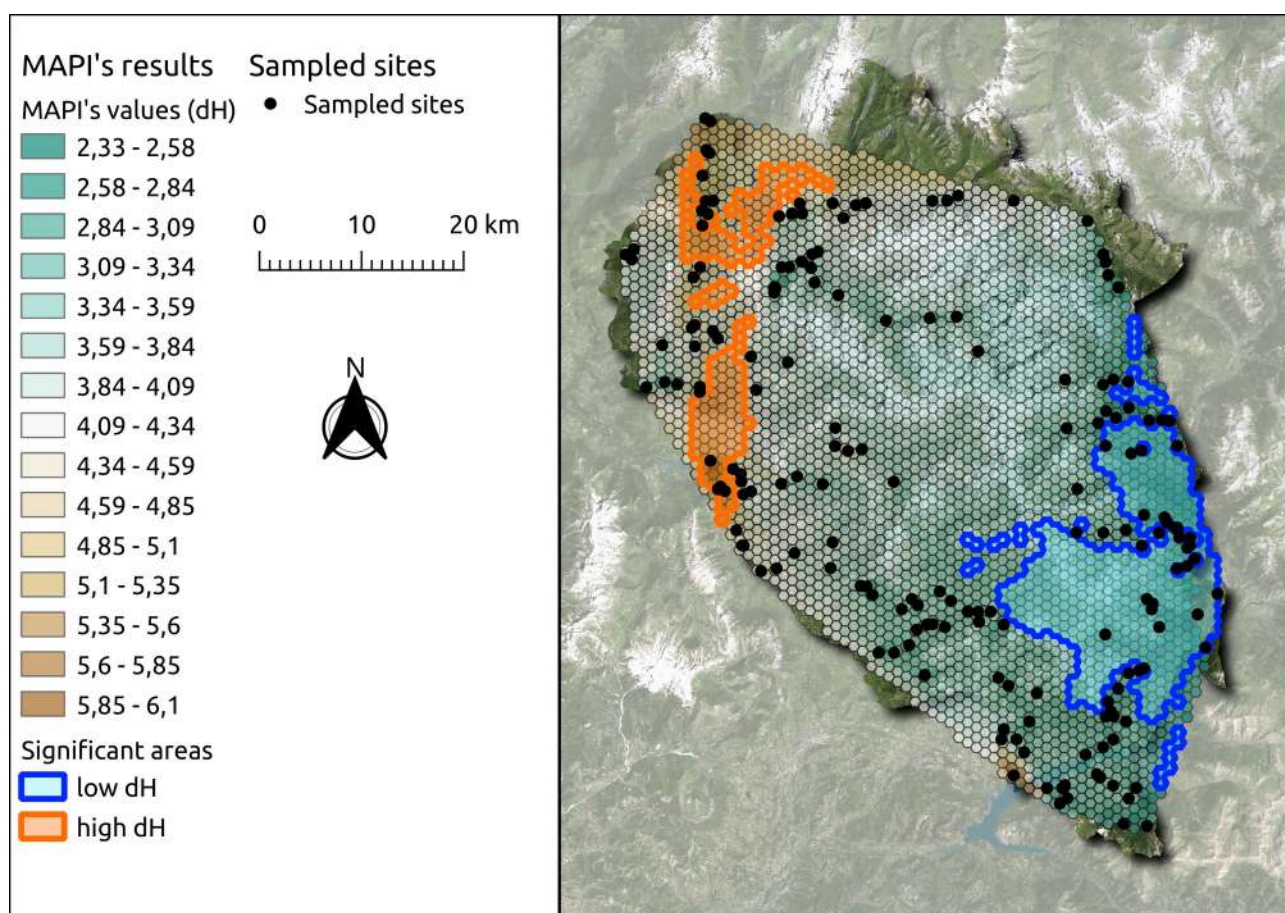


Figure 14: Carte des résultats issue de MAPI.

IX. Limites et perspectives

IX.1. Héritage de l'utilisation des terres et structuration des assemblages d'espèces

Dans cette étude, l'âge de la forêt est un indicateur du nombre d'individus dans un échantillon de litière. Plus un site a conservé durablement un usage forestier, plus un échantillon contiendra d'individus. Il serait intéressant de lier cela à la biomasse soutenue par les sols, car les observations suggèrent que les forêts anciennes hébergent une plus grande biomasse du sol.

Cet héritage de l'utilisation des terres influence également de manière significative la diversité intra-site. Les indices RS, Sh et Si indiquent qu'une forêt plus ancienne est, en moyenne, plus riche qu'une forêt mature ou jeune. Le nombre d'individus échantillonnés a joué un rôle crucial ici. Les trois classes d'âge comprenaient 24 stations pour les forêts jeunes et 79 et 83 stations pour les forêts matures et anciennes, respectivement. Pour améliorer la robustesse statistique des résultats, différents modèles ont été utilisés avec un nombre constant d'individus (processus de raréfaction). Cela avait été initialement exclu du protocole pour éviter les biais de l'échantillonnage taxonomique, où les espèces les plus mobiles sont échantillonnées en premier, suivies des plus visibles, puis des plus discrètes.

En pratique, ce processus de raréfaction a conduit à des intervalles de confiance larges pour la plupart des modalités d'âge forestier. Bien que les positions moyennes pour les modalités d'âge forestier puissent être interprétées, séparer leurs effets reste un défi.

Les forêts anciennes présentent des valeurs d'unicité plus faibles. Cette relation a été explorée en termes de diversité des communautés de plantes vasculaires en fonction de l'âge de la forêt (Vellend *et al.*, 2007). L'homogénéisation est observée dans les vieilles forêts par rapport aux plus jeunes. La forte hétérogénéité dans les forêts jeunes est principalement liée à la biodiversité intra-site alimentée par un pool d'espèce relativement communes (figure 12 et b-d, et section VIII.2), tandis que les forêts anciennes ont des assemblages d'espèces plus homogènes composés d'espèces plus rares à l'échelle de l'ensemble des stations (Vellend *et al.*, 2007). Nous suggérons que la forte hétérogénéité dans les forêts jeunes résulte de la dérive écologique à partir d'un pool commun d'espèces sélectionnées par des perturbations (par exemple, l'exploitation forestière humaine). Ces pools d'espèces se spécialisent ensuite et s'homogénéisent avec le temps, formant les assemblages d'espèces trouvés dans les forêts anciennes. Certains groupes taxonomiques subissent effectivement des changements de représentation entre les forêts récentes et anciennes (Saber-Pirooz *et al.*, 2024). Ces résultats

soutiennent les observations de cette étude, soulignant l'importance de considérer les différents phylums. Cette étude ne prend pas en compte les groupes taxonomiques pour éviter la perte de puissance statistique, mais les réponses des groupes peuvent varier et indiquer des processus sous-jacents (Malica *et al.*, 2022).

Les pratiques de gestion n'influencent pas directement la macrofaune mais plutôt la microfaune, qui facilite le transfert de nutriments dans les niveaux trophiques supérieurs des réseaux du sol. Dans la macrofaune, les groupes taxonomiques impliqués dans la décomposition des litières sont influencés par le contexte environnemental, en particulier le micro-environnement du sol échantillonné (Pollierer *et al.*, 2021).

Les litières fonctionnent principalement comme des interfaces intégratives (via un réseau trophique complexe) pour les éléments de la surface au sol. Dans cette étude, la composition et la diversité des réseaux trophiques à l'échelle du Parc des Écrins n'ont pas pu être abordées en raison des contraintes de temps et de données (les groupes trophiques pertinents et les préférences des espèces étant peu ou mal connus).

IX.2. Influence topographique et isolement taxonomique

Au-delà des influences historiques, la diversité inter-sites est affectée par les gradients d'érosion et de pente, influençant le nombre d'individus collectés. Le GLM pour le nombre d'individus soutient l'idée que les zones avec de nombreux individus sont celles favorables à l'accumulation (litière épaisse et humide sur des pentes raides) et/ou à une meilleure préservation (litière basique plutôt qu'acide). Cela correspond aux observations naturelles sur le terrain, axées sur les zones d'accumulation de litière.

Le concept de relief est caractéristique de la zone d'étude. L'intégration de ce concept à travers le betagramme entre la diversité inter-sites et le gradient de relief révèle un isolement topographique. Deux sites proches en distance à vol d'oiseau mais séparés par un relief montrent des différences plus significatives dans les assemblages d'espèces que ceux situés sur la même pente mais plus éloignés. Bien que cela ne soit pas montré dans la macrofaune du sol, cet isolement est documenté dans la flore vasculaire (He *et al.*, 2023; Steinbauer *et al.*, 2016).

Plusieurs processus biologiques expliquent ce phénomène. La capacité de dispersion de la macrofaune du sol varie selon le groupe taxonomique et le stade phénologique. Les conditions pédoclimatiques favorisent ou entravent la pertinence des habitats pour différents phylums, exacerbée par les reliefs montagneux et les pentes, créant des mosaïques d'habitat végétal

(Körner, 2021). Les discontinuités, en particulier dans les zones forestières, isolent davantage les assemblages d'espèces sur la même pente. Même les assemblages d'espèces géographiquement proches font face à des distances de contact considérables pour partager des espèces.

L'isolement topographique et écologique est intensifié par la position géographique de la zone d'étude, à la jonction des influences climatiques méditerranéennes et médio-européennes. Ces influences créent des occupations forestières différenciées et trois sylvo-éco-régions (Delhay *et al.*, 2022). Ces conditions, couplées à l'occupation forestière, influencent la formation du sol et ses caractéristiques physico-chimiques. Des études antérieures montrent que ces caractéristiques du sol sont des facteurs primaires de la distribution de la macrofaune du sol (Vasconcellos *et al.*, 2013; Gholami *et al.*, 2016).

IX.3. Vers la notion de trajectoire écologique

Les facteurs mentionnés contribuent au gradient de la figure 14. Ce gradient reflète la transition du climat médio-européen au climat méditerranéen, influencée par les effets de pente et l'isolement topographique. Fait intéressant, les zones significatives sont situées aux extrémités du gradient bien que les reliefs, effets de pente et potentiel isolement topographique y soient relativement similaires.

Une autre hypothèse suggère un héritage différent de l'utilisation des terres. La zone la plus homogène entre les stations se trouve sur les pentes de la vallée de la Durance, tandis que les stations les plus différenciées sont dans l'Oisans. L'histoire de la vallée de la Durance a été marquée au cours des siècles par des phases de déboisements puis de reboisements étroitement liés aux activités humaines (Py-Saragaglia and Durand, 2010; Talon *et al.*, 2002). En revanche, certaines zones dans les vallées occidentales (Oisans) ont pu rester des forêts anciennes en raison de leur accès difficile, servant peut-être de refuges pour la macrofaune du sol.

Conclusions

L'étude met en évidence l'impact significatif du contexte historique sur les diverses variables de réponse. Les forêts anciennes accueillent plus d'individus et une plus grande biodiversité que les forêts jeunes.

Le contexte environnemental joue un rôle mineur, affectant principalement la différenciation des communautés. Les forêts plus anciennes montrent une convergence des communautés. Le contexte environnemental modifie donc principalement la diversité inter-sites, et non la richesse spécifique des sites (RS, Si et Sh).

L'existence d'un gradient géographique sur des territoires présentant des reliefs comparables plaident pour une meilleure prise en compte de l'héritage d'usage dans les modélisations et la définition de trajectoires écologiques pour ces communautés en fonction des activités anthropiques à travers le temps.

X. Références

- Amundson R., Guo Y., Gong P., 2003.– “Soil Diversity and Land Use in the United States.” in *Ecosystems*, 6(5), pp.470–482,
- Bardgett R.D., 2002.– “Causes and consequences of biological diversity in soil1.” in *Zoology*, 105(4), pp.367–375,
- Bodle R., 2022.– “International soil governance.” in *Soil Security*, 6, p.100037,
- Calderón-Sanou I., Ohlmann M., Münkemüller T., Zinger L., Hedde M., Lionnet C., Martinez-Almoyna C., Saillard A., Renaud J., Le Guillarme N., et al., 2024.– “Mountain soil multitrophic networks shaped by the interplay between habitat and pedoclimatic conditions.” in *Soil Biology and Biochemistry*, 190, p.109282,
- Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.-M., Touroult J., Brustel H., 2015.– “Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d’un écosystème forestier.” in *Comptes Rendus Biologies*, 338(1), pp.58–73,
- Decaëns T., Jiménez J.J., Gioia C., Measey G.J., Lavelle P., 2006.– “The values of soil animals for conservation biology.” in *European Journal of Soil Biology*, 42, pp.S23–S38,
- Delhayé S., Brusten T., Cadet S., Frachon C., Gattus J.-C., Gaudillat V., Offerhaus B., Rauber Q., Salmon-Legagneur I., Guitet S., 2022.– *Les habitats forestiers des Alpes du Sud* (éd. IGN, 2021),
- Duarte A.C., Guerra C.A., Cano-Díaz C., Zeiss R., Carvalho-Santos C., Carvalho R.P., Costa S.R., 2024.– “Effects of protected areas on soil nematode communities in forests of the North of Portugal.” in *Biodiversity and Conservation*, 33(1), pp.73–89,
- Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussaard L., Frouz J., De Deyn G., Uvarov A.V., Berg M.P., Lavelle P., Loreau M., et al., 2016.– “Soil fauna: key to new carbon models.” in *SOIL*, 2(4), pp.565–582,
- van Gestel C.A., Mommer L., Montanarella L., Pieper S., Coulson M., Toschki A., Rutgers M., Focks A., Römbke J., 2021.– “Soil Biodiversity: State-of-the-Art and Possible Implementation in Chemical Risk Assessment.” in *Integrated Environmental Assessment and Management*, 17(3), pp.541–551,
- Gholami S., Sayad E., Gebbers R., Schirrmann M., Joschko M., Timmer J., 2016.– “Spatial analysis of riparian forest soil macrofauna and its relation to abiotic soil properties.” in *Pedobiologia*, 59(1), pp.27–36,
- Gongalsky K.B., 2021.– “Soil macrofauna: Study problems and perspectives.” in *Soil Biology and Biochemistry*, 159, p.108281,
- Goßner M., Engel K., Jessel B., 2008.– “Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history?” in *Biodiversity and Conservation*, 17(13), pp.3165–3180,
- Gregory A., Spence E., Beier P., Garding E., 2021.– “Toward Best Management Practices for Ecological Corridors.” in *Land*, 10(2), p.140,
- Guerra C.A., Berdugo M., Eldridge D.J., Eisenhauer N., Singh B.K., Cui H., Abades S., Alfaro F.D., Bamigboye A.R., Bastida F., et al., 2022.– “Global hotspots for soil nature conservation.” in *Nature*, 610(7933), pp.693–698,
- Guerra C.A., Bardgett R.D., Caon L., Crowther T.W., Delgado-Baquerizo M., Montanarella L., Navarro L.M., Orgiazzi A., Singh B.K., Tedersoo L., et al., 2021.– “Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity.” in *Science*, 371(6526), pp.239–241,

- He X., Arif M., Zheng J., Ni X., Yuan Z., Zhu Q., Wang J., Ding D., Li C., 2023.– “Plant diversity patterns along an elevation gradient: the relative impact of environmental and spatial variation on plant diversity and assembly in arid and semi-arid regions.” in *Frontiers in Environmental Science*, 11 visited June 13th 2024, <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2023.1021157>.
- Körner C., 2021.– “Alpine soils.” in Körner C. (ed.), *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp. 119–140.
- Lal R., Bouma J., Brevik E., Dawson L., Field D.J., Glaser B., Hatano R., Hartemink A.E., Kosaki T., Lascelles B., et al., 2021.– “Soils and sustainable development goals of the United Nations: An International Union of Soil Sciences perspective.” in *Geoderma Regional*, 25, p.e00398,
- Malica J., Urbanowski C.K., Rączka G., Skorupski M., Pers-Kamczyc E., Kamczyc J., 2022.– “Soil Environment and Fauna Communities in Europe after Afforestation of Post-Agricultural Lands—A Review.” in *Forests*, 13(10), p.1713,
- Mathieu J., Antunes A.C., Barot S., Asato A.E.B., Bartz M.L.C., Brown G.G., Calderon-Sanou I., Decaëns T., Fonte S.J., Ganault P., et al., 2022.– “sOilFauna - a global synthesis effort on the drivers of soil macrofauna communities and functioning: WORKSHOP REPORT.” in *SOIL ORGANISMS*, 94(2), pp.111–126,
- Mcneely J.A., 2020.– “Today’s protected areas: supporting a more sustainable future for humanity.” in *Integrative Zoology*, 15(6), pp.603–616,
- Meulemans G., Granjou C., 2020.– “Soils: A new frontier for environmental knowledge and policies.” in *Revue d’anthropologie des connaissances*, 14(4) visited April 17th 2024, <https://journals.openedition.org/rac/14082>.
- Observatoire des Forêts Sentinelles, 2022.– “Stratégie scientifique de l’Observatoire des Forêts Sentinelles.”
- Paillet Y., Debaive N., Cateau E., Augé V., Girard V.G., Goux N., Maciejewski L., Morin X., Therville C., Tillon L., 2020.– “L’observatoire des forêts sentinelles: un réseau d’analyse des interactions entre climat, humains et écosystèmes forestiers.” *Journées ZAA-SDA 2020*. November 2020 Grenoble, France.
- Panagos P., Montanarella L., Barbero M., Schneegans A., Aguglia L., Jones A., 2022.– “Soil priorities in the European Union.” in *Geoderma Regional*, 29, p.e00510,
- PARLEMENT EUROPÉEN - 9ÈME LEGISLATURE, 2024.– *Résolution législative du Parlement européen du 10 avril 2024 sur la proposition de directive du Parlement européen et du Conseil relative à la surveillance et à la résilience des sols (directive sur la surveillance des sols) (COM(2023)0416 – C9-0234/2023 – 2023/0232(COD))*,
- Piry S., Chapuis M.-P., Gauffre B., Papaix J., Cruaud A., Berthier K., 2016.– “Mapping Averaged Pairwise Information (MAPI): a new exploratory tool to uncover spatial structure.” in *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), pp.1463–1475,
- Pollierer M.M., Klarner B., Ott D., Digel C., Ehnes R.B., Eitzinger B., Erdmann G., Brose U., Maraun M., Scheu S., 2021.– “Diversity and functional structure of soil animal communities suggest soil animal food webs to be buffered against changes in forest land use.” in *Oecologia*, 196(1), pp.195–209,
- Poultou P.R., Pye E., Hargreaves P.R., Jenkinson D.S., 2003.– “Accumulation of carbon and nitrogen by old arable land reverting to woodland.” in *Global Change Biology*, 9(6), pp.942–955,
- Py-Saragaglia V., Durand A., 2010.– “Évolution des écosystèmes et des pratiques agrosylvopastorale et minière pour la production de bois de feu dans le haut Champsaur et la haute Durance (France) de l’âge du Bronze ancien au XVIe siècle.” 1 January 2010
- R Core Team, 2024.– *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rodrigo-Comino J., López-Vicente M., Kumar V., Rodríguez-Seijo A., Valkó O., Rojas C., Pourghasemi H.R., Salvati L., Bakr N., Vaudour E., et al., 2020.– “Soil Science Challenges in a New Era: A Transdisciplinary Overview of Relevant Topics.” in *Air, Soil and Water Research*, 13, p.1178622120977491,

Saberi-Pirooz R., Ahmadzadeh F., Javidkar M., 2024.– “Nightmare of forests: Secondary forestation silently alters soil macroinvertebrate communities.” in *Applied Soil Ecology*, p.105279,

Steinbauer M., Field R., Grytnes J.A., Trigas P., Ah-Peng C., Attorre F., Birks H., Borges P., Cardoso P., Chou C.-H., et al., 2016.– “Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation.” in *Global Ecology and Biogeography*, 25

Swan C., Kominoski J., 2012.– “Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition.”

T A., “R72: Trame verte, trame bleue et autres trames, par Romain Sordello” [Online]. visited April 18th 2024, <https://sfecologie.org/regard/r72-mai-2017-r-sordello-corridors-ecologiques/>.

Talon B., Carcaillet C., Thion M., 2002.– “Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises.” in *Géographie physique et Quaternaire*, 52(2), pp.195–208,

Vasconcellos R.L.F., Segat J.C., Bonfim J.A., Baretta D., Cardoso E.J.B.N., 2013.– “Soil macrofauna as an indicator of soil quality in an undisturbed riparian forest and recovering sites of different ages.” in *European Journal of Soil Biology*, 58, pp.105–112,

Vellend M., Verheyen K., Flinn K.M., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G., Graae B.J., Bellemare J., Honnay O., et al., 2007.– “Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use.” in *Journal of Ecology*, 95(3), pp.565–573,

Wang I.J., 2020.– “Topographic path analysis for modelling dispersal and functional connectivity: Calculating topographic distances using the topoDistance R package.” in *Methods in Ecology and Evolution*, 11(2), pp.265–272,