

SYLECOL

IMPACT DE LA SYLVICULTURE SUR LA BIODIVERSITE ET LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES LOTIQUES

EFFECT OF FOREST MANAGEMENT ON THE BIODIVERSITY AND FUNCTIONING OF LOTIC ECOSYSTEMS

Antoine LECERF
EcoLab - Laboratoire d'écologie fonctionnelle et environnement
UMR 5245 (UPS-CNRS-INPT)
118 route de Narbonne
31062 TOULOUSE
antoine.lecerf@univ-tlse3.fr

Rapport final
10 mars 2014

Numéro de contrat MEDDE : 2100503027



Remerciements :

SYLECOL a été mené dans le cadre du programme *Biodiversité, Gestion Forestière et Politique Publique* piloté par le Ministère en charge du développement durable et animé par la GIP ECOFOR. Le présent rapport est une contribution collective des participants au projet : Julien Cucherousset et Charlotte Evangélista (EDB CNRS-Université Paul Sabatier de Toulouse) ; Anatole Boiché, Nabil Majdi, Franck Gilbert, Eric Chauvet, Sylvain Lamothe, Didier Lambrigt, Eve Monoury (ECOLAB CNRS-Université Paul Sabatier de Toulouse). Nous remercions le professeur Walter Traunspurger (Université de Bielefeld, Allemagne) pour son aide précieuse lors de l'identification des nématodes, et le professeur John Richardson (Université de Colombie-Britannique, Canada) pour ses conseils avisés concernant l'analyse des données et l'interprétation de certains résultats originaux.



Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

Résumé Court

La forêt influence un large éventail de propriétés écologiques fondamentales des écosystèmes lotiques (= eaux courantes), notamment via l'ombrage et la matière organique terrestre apportés par la canopée. Toute altération de la forêt rivulaire causée par la sylviculture est susceptible d'affecter l'état écologique des ruisseaux, posant des problèmes potentiels pour la gestion de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques. Le projet de recherche SYLECOL s'est attaché à évaluer comment la gestion sylvicole extensive influence l'habitat aquatique, les communautés animales (invertébrés et poissons), leurs ressources (litières terrestres, algues et proies), la structure des réseaux trophiques et le fonctionnement écologiques des cours d'eau. Des études empiriques *in situ* ont été menées dans les forêts de feuillus caducifoliés de la Montagne Noire dans les départements du Tarn et de l'Aude où les opérations sylvicoles induisent des changements dans la structure (ouverture) et la composition (diversité) de la canopée à proximité des cours d'eau. Nos résultats ont montré que des changements subtils d'ouverture de la canopée, en modifiant le régime thermique de l'eau et la disponibilité en nourriture pour la faune aquatique, avaient un impact mesurable sur la communauté de macroinvertébrés, sur la structure et la dynamique des réseaux trophiques, et sur le régime alimentaire des truites. Toutefois, dans notre étude, nous n'avons trouvé aucune indication pour des effets néfastes sur l'écosystème aquatique de l'ouverture de la canopée. Une synthèse quantitative de la littérature internationale a permis de dresser un état des lieux des connaissances sur l'impact de l'exploitation forestière sur les cours d'eau et d'aider à la sélection de bioindicateurs pour évaluer l'intégrité écologique de ces écosystèmes.

Mots clés : Bioindicateur, cours d'eau, exploitation forestière, invertébrés benthiques, poissons, isotopes stables, ripisylve.

Abstract

Forest affects several fundamental properties of stream ecosystems, including providing canopy-cover shade to maintain cool water and terrestrial organic matter (leaf litter and invertebrate prey) as trophic subsidies to aquatic detritivores and predators. As such, any change in streamside forest, such as caused by forestry, may impair stream ecosystem integrity with possible implications for water resource and aquatic ecosystem management. The research project SYLECOL aimed at understanding how moderate-intensity forest management affects aquatic habitats, biological communities (invertebrates and fish), their trophic resources (terrestrial plant litter, benthic algae, prey), food web structure and ecosystem functioning in streams. Empirical field studies were carried out in deciduous broadleaf forests in the Montagne Noire in the French department of Tarn and Aude, wherein forest management practices resulted in altered structure (cover) and composition (diversity) of the forest canopy surrounding the streams. We found that canopy opening, by affecting water temperature regime and food availability to stream consumers, had detectable impacts on macroinvertebrate community, food web structure and dynamics, and trout's diet. However, in our case study, we found no indication that canopy cover loss caused adverse effects on aquatic ecosystems. A quantitative analysis of research publications was conducted in order to assess current knowledge on forestry impacts on streams and to identify relevant bioindicators to assess stream ecosystem health in managed forest watershed.

Key words: Benthic invertebrates, bioindicator, fish, forest harvesting, stable isotopes, riparian forest, stream.

Résumé long

La forêt influence un large éventail de propriétés écologiques fondamentales des écosystèmes lotiques (= eaux courantes), notamment via l'ombrage des eaux par la canopée et les apports de matières organiques terrestres (litières végétales et invertébrés terrestres). A cet égard, toute altération de la forêt rivulaire causée par la sylviculture est susceptible d'affecter l'état écologique des cours d'eau, posant des problèmes majeurs pour la gestion de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques. Ce programme de recherche avait pour but d'apporter des bases scientifiques nouvelles pour une gestion forestière respectueuse des cours d'eau et pour le développement de bioindicateurs aquatiques. Notre objectif était de déterminer si et comment l'exploitation forestière, en ouvrant la canopée ou en modifiant la diversité des apports de litières aux cours d'eau, affectait les communautés aquatiques ainsi que leurs fonctions dans l'écosystème. Afin d'avoir une vision représentative de l'écosystème aquatique et d'évaluer la sensibilité d'un grand nombre de bioindicateurs potentiels, nous avons adopté une approche multi-taxonomique et utilisé des méthodes originales permettant de quantifier les interactions entre les organismes. Nos investigations ont porté sur des ruisseaux forestiers de la Montagne Noire dans les départements du Tarn et de l'Aude. Finalement, au travers d'une analyse quantitative de la littérature scientifique internationale, nous avons cherché des principes généraux concernant les impacts écologiques de l'exploitation forestière sur les cours d'eau.

La perte de canopée au dessus des cours d'eau a eu pour conséquences directes un réchauffement de l'eau et une diminution des chutes de litières. Ni la biomasse de détritivores ni la quantité de leur nourriture (stock de matière organique particulaire) n'ont été affectées par ces changements. Comme l'ouverture de la canopée a stimulé fortement le développement de la végétation basse le long des berges, les débris végétaux produits par les herbacés et les ronces ont potentiellement contribué à alimenter l'écosystème aquatique en matière organique. Nos données ont suggéré que la production, pas les stocks, d'algues benthiques (la nourriture préférentielle des herbivores) a augmenté avec la réduction de l'ombrage des cours d'eau par la canopée. La biomasse d'invertébrés herbivores dans les cours d'eau et la richesse taxonomique du macrobenthos ont répondu positivement à l'ouverture de la canopée. Néanmoins, certains taxa ont été négativement affectés. La densité totale des populations de truite commune (*Salmo trutta*) et la croissance des individus n'étaient pas déterminées par la forêt rivulaire. La structure des populations était modifiée sensiblement avec une plus faible présence de juvéniles dans les forêts à ouverture intermédiaire. L'utilisation des isotopes stables a permis de détecter des changements dans la configuration des réseaux trophiques, dans la diversité trophique au sein de la communauté de macroinvertébrés, et dans le régime alimentaire des truites en réponse aux changements de structure de la canopée. De manière générale, l'écosystème aquatique, ainsi que les communautés et populations animales, qu'il héberge semblaient être mesurés de s'adapter aux conséquences sur les ressources alimentaires induites par les modifications d'ouverture de la canopée.

La méta-analyse de la littérature scientifique internationale a permis de confirmer que les coupes rases de forêt stimulait la production d'algues dans les cours d'eau conduisant généralement à une augmentation de l'abondance des macroinvertébrés. Toutefois, une grande variabilité de réponse des indicateurs écologiques a été détectée. Plus généralement, notre revue de la littérature a mis en lumière un manque d'initiative scientifique pour évaluer les impacts de la sylviculture sur les cours d'eau dans des régions pourtant fortement concernées par l'exploitation du bois, comme les milieux tropicaux et les forêts de feuillus caducifoliés en Europe.

Il existe bien des liens intimes et extrêmement étroits entre la forêt et les écosystèmes aquatiques au sein des bassins versants forestiers. Nos résultats indiquent que les coupes forestières allant jusqu'aux berges des cours d'eau, qu'elles soient rases ou sélectives, induisent des modifications notables dans la structure et le fonctionnement d'écosystème aquatique. Toutefois, notre interprétation des résultats suggère que, au moins dans notre cas d'étude, l'écosystème aquatique était robuste face aux changements de canopée et était capable de s'adapter aux modifications de la diversité et de l'origine des sources de nourriture induites par la gestion forestière.

Mots clés : Bio-indicateurs, cours d'eau, exploitation forestière, invertébrés benthiques, poissons, isotopes stables, ripisylve.

Sommaire

Sommaire	4
I. Introduction générale.....	5
I.1. Problématique générale	5
I.2. Gestion forestière et protection de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques	5
I.3. Rôle de la canopée dans l'écologie des cours d'eau forestiers	7
I.3.1. Effets régulateurs	7
I.3.2. Apports de matières organiques allochtones	8
II. Présentation du projet	8
II.1. Objectifs, questions scientifiques et hypothèses.....	8
II.1.1. Améliorer les connaissances sur l'écologie des cours d'eau forestiers	9
II.1.2. Evaluer la pertinence du critère d'ouverture de la canopée	10
II.1.3. Développer de nouveaux bioindicateurs	10
II.2. Cas d'étude	11
II.3. Structure du projet et démarche.....	12
III. Etude écologique de la réponse des cours d'eau forestiers à l'ouverture de la canopée	13
III.1. Description des sites et de la végétation riveraine	13
III.1.1. Caractéristiques physiques et chimiques	13
III.1.2. Apports de litières terrestres aux cours d'eau	14
III.2. Invertébrés à l'interface terre-eau	17
III.2.1. Flux d'arthropodes terrestres vers les cours d'eau	17
III.2.2. Arthropodes des berges	17
III.2.3. Insectes aquatiques émergeant	19
III.3. Ressources trophiques et communautés animales.....	20
III.3.1. Les végétaux comme ressource de base.....	20
III.3.2. La méiofaune.....	22
III.3.3. Macroinvertébrés benthiques	24
III.3.4. Poissons	27
III.4. Structure des réseaux trophiques	28
III.4.1. Description des réseaux trophiques	28
III.4.2. Indices de diversité trophique.....	31
III.4.3. Niche trophique des populations de truite commune	32
IV. Etudes complémentaires	34
IV.1. Indicateurs fonctionnels	34
IV.1.1. Décomposition des litières	34
IV.1.2. Indicateurs fonctionnels alternatifs.....	35
IV.2. Effet de la diversité des litières	38
IV.2.1. Introduction	38
IV.2.2. Matériel et méthode	38
IV.2.3. Résultats et discussion	39
IV.3. Effet de l'exploitation forestière sur les écosystèmes lotiques : une méta-analyse	41
IV.3.1. Introduction	41
IV.3.2. Collecte et analyse des données	42
IV.3.3. Evaluation des données.....	43
IV.3.4. Décomposition des litières	43
IV.3.5. Algues benthiques	45
IV.3.6. Invertébrés	45
IV.3.7. Discussion.....	47
V. Bilan, conclusions et perspectives	49
Références bibliographiques.....	54

I. Introduction générale

I.1. Problématique générale

Le contrôle de la forêt sur les écosystèmes lotiques (eaux courantes) est reconnu de longue date (Thienemann, 1912). De nombreux travaux de recherche ont porté sur les conséquences écologiques de l'exploitation forestière sur les ruisseaux de tête de bassin et sur le développement de stratégies de conservation (Richardson et Thompson, 2009). On sait que l'impact global des pratiques sylvicoles intensives (p. ex. coupes à blanc et plantations) sur la biodiversité des ruisseaux peut être atténué en suivant des codes de bonnes pratiques de gestion forestière qui incluent notamment la modération des opérations forestières au sein de la forêt rivulaire (Broadmeadow et Nisbet, 2004). L'impact de la sylviculture sur les écosystèmes lotiques est causé par une grande variété de facteurs écologiques et une forte complexité des mécanismes sous jacents qu'il convient d'étudier en détail. L'approfondissement des connaissances est nécessaire afin d'établir des normes réalistes de gestion de la forêt rivulaire, notamment en termes de densité et de diversité des essences forestières. Des études pionnières suggèrent que des changements subtils d'ouverture de la canopée (England et Rosemond, 2004) et de diversité en essences forestières (Lecerf *et al.*, 2005) pourraient affecter profondément le fonctionnement des écosystèmes lotiques.

Ce programme de recherche porte sur les ruisseaux de tête de bassin en milieux forestiers, écosystèmes sensibles aux changements environnementaux et souvent derniers refuges pour de nombreuses espèces menacées (Meyer *et al.*, 2007). Des estimations de la biodiversité sur trois petits bassins versants en Caroline du Nord (Etats-Unis) font état de plus de 300 espèces aquatiques peuplant ces milieux (Meyer *et al.*, 2007). Plus de 70% du linéaire des réseaux hydrographiques est composé de petits ruisseaux d'ordre 1 à 3 (< 3m de large) dont la contribution à la productivité et à la qualité de l'eau des cours d'eau en aval est très importante (Vannote *et al.*, 1980 ; Wipfli *et al.*, 2007). Des chercheurs ont ainsi démontré qu'environ la moitié de l'eau et de l'azote disponible dans les grandes rivières et les fleuves aux Etats-Unis provient des plus petits ruisseaux de tête de bassin (Alexander *et al.*, 2007). D'autres études, également menées outre-Atlantique, ont révélé que les flux amont-aval d'invertébrés et de matières organiques depuis les ruisseaux forestiers vers les rivières hébergeant des salmonidés sont tels qu'ils peuvent subvenir aux besoins énergétiques de plusieurs centaines de juvéniles par kilomètre de linéaire de rivières (Wipfli et Gregovich, 2002). Ces deux illustrations suggèrent que l'impact de la sylviculture sur la biodiversité et le fonctionnement des ruisseaux forestiers pourrait avoir des implications importantes pour la gestion de l'eau et des milieux aquatiques continentaux dans leur ensemble.

Afin d'adapter les pratiques sylvicoles pour une meilleure gestion des écosystèmes lotiques, il est important que les gestionnaires disposent d'indicateurs de l'état écologique des ruisseaux forestiers. A l'heure actuelle, les indicateurs utilisés en routine pour le suivi des eaux courantes en France (IBGN : macroinvertébrés, IBD : diatomées, IBM : macrophytes, IBP : poissons) sont peu applicables en milieu forestier en raison du caractère unique des communautés aquatiques les peuplant et de la sensibilité limitée des indices biotiques actuels vis-à-vis des impacts de la sylviculture (Richardson et Thompson, 2009). Les cours d'eau forestiers sont souvent considérés comme des sites de référence pour la définition des objectifs de qualité dans le contexte de l'évolution des indicateurs pour une meilleure compatibilité avec la Directive Cadre sur l'Eau (Commission Européenne, 2000). Dans la mesure où l'ensemble des composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème aquatique est susceptible d'être modifié par la gestion forestière, il convient de développer des indicateurs les plus intégrateurs possibles (Richardson et Thompson, 2009). A ce titre, les méthodes permettant une description synthétique des réseaux trophiques (p. ex. analyses des isotopes stables) et une quantification des processus écosystémiques (p. ex. décomposition des litières) apparaissent comme des outils prometteurs pour l'évaluation de l'intégrité écologique.

I.2. Gestion forestière et protection de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques

L'impact de la gestion forestière sur les cours d'eau est causé par les travaux d'aménagement des bassins versants exploités (construction de chemin de débardage),

l'altération morphologique du lit des cours d'eau (construction de ponts, recalibrage et régulation des niveaux d'eau pour le transport par flottage des grumes), et les opérations d'entretien de la végétation (éclaircies, désherbage/débroussaillage, etc.), de récolte du bois (coupes), et les traitements post-coupe (scarification des sols, plantation, etc.). La pratique de transport des grumes par flottage sur les cours d'eau a fortement régressé à partir des années 1950-60 suite à la prise de conscience des impacts écologiques sur les poissons et la ressource en eau. Aussi, depuis les années 1980, l'impact de la sylviculture sur les milieux aquatiques est principalement déterminé par les prélèvements de bois et la phase de régénération et de croissance des forêts. Une manière courante d'atténuer les effets consiste à instaurer des bandes forestières non-exploitées, souvent de largeur fixe, sur les deux berges des cours d'eau (Broadmeadow et Nisbet, 2004). Cette pratique traditionnellement utilisée en Amérique du sud, et dans certaines parties de l'Europe depuis plusieurs siècles, s'est progressivement imposée à partir des années 1970-80 comme un standard de gestion durable des bassins versants forestiers en Amérique du nord (Richardson *et al.*, 2012). Etant non-exploitées, les bandes forestières riveraines garantissent le maintien de l'intégrité physique des berges et du lit des cours d'eau tout en jouant des fonctions d'habitat, de corridors de dispersion, de filtres des eaux de ruissellement, de protection contre l'érosion et de maintien de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème aquatique (Broadmeadow et Nisbet, 2004).

La largeur des bandes forestières est une considération importante pour déterminer leur efficacité de protection des milieux aquatiques. Malgré une importante littérature sur le sujet, il n'existe pas de consensus sur une valeur minimale unique qui permettrait de faire tendre vers leur optimum l'ensemble des fonctions remplies par ces bandes forestières (Broadmeadow et Nisbet, 2004). Au Canada et aux Etats-Unis, les autorités de régulation de l'exploitation forestière tendent à recommander le maintien de bandes de forêt de 15 à 30 m de large au minimum (Lee *et al.*, 2004) ; toutefois, des largeurs supérieures à 50 m sont communément appliquées. La synthèse bibliographique de Broadmeadow et Nisbet (2004) fait apparaître que des largeurs plus faibles (10-15 m) seraient pertinentes pour préserver l'intégrité physique et chimique des milieux aquatiques. Par contre, ces mêmes auteurs soulignent que le maintien de l'intégrité biologique des milieux aquatiques nécessiterait le maintien de bandes de forêts de plusieurs dizaines de mètres de large. Deux études ont démontré que des bandes riveraines de 10 à 90 m ne permettraient pas de maintenir le taux de décomposition des litières et les populations de détritivores à des niveaux similaires à ceux de ruisseaux dans des bassins versants forestiers non-exploités (Kreutzweiser *et al.*, 2008a ; Lecerf et Richardson, 2010). Il existe également de fortes incertitudes quant à la définition d'une largeur minimale pour protéger l'ensemble des populations animales inféodées au milieu riverain (Marczak *et al.*, 2010).

Le coût induit par la non-exploitation de bandes forestières riveraines de grandes dimensions, ainsi que l'incertitude concernant leur efficacité écologique, soulèvent la question du développement de stratégies alternatives d'exploitation des forêts le long des cours d'eau. S'inspirant de modes de gestion traditionnelle (p.ex. taillis sous futaie), l'exploitation partielle de la forêt sous la forme de coupes sélectives apparaît comme une alternative crédible pour produire plus tout en préservant mieux les écosystèmes et leur biodiversité. Ce mode de gestion peut être appliqué de manière uniforme sur l'ensemble de la parcelle ou en modulant l'intensité des prélèvements dans l'espace selon un schéma préétabli (p. ex. intensité de prélèvement augmente en s'éloignant du cours d'eau). A l'heure actuelle, il n'existe pas suffisamment de données précises pour déterminer quelle pourrait être l'intensité maximale des prélèvements, et donc la densité minimale d'arbres à conserver, pour aboutir à un compromis optimal entre bénéfices économiques et environnementaux. Broadmeadow et Nisbet (2004) ont proposé qu'une réduction jusqu'à 50% de la surface de la canopée n'altérerait pas de manière significative les fonctions clés de la canopée (modération de la production primaire et de la température, et apports de matières organiques allochtones). Cependant, l'étude de England et Rosemond (2004) appelle à plus de précaution dans l'application de cette valeur dans la mesure où ces auteurs ont montré que des modifications d'ouverture de canopée d'une quinzaine de pourcents (intervalle : 75-90 %) pouvaient grandement modifier l'écologie trophique des écrevisses et des poissons.

I.3. Rôle de la canopée dans l'écologie des cours d'eau forestiers

I.3.1. Effets régulateurs

La canopée réduit l'intensité lumineuse à la surface de l'eau parfois de plus de 90% comme au sein des forêts matures (Moore *et al.*, 2005). La lumière influence deux propriétés écologiques fondamentales, la température de l'eau et la production primaire, qui sont susceptibles d'entraîner des effets en cascade sur les autres composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes aquatiques.

En agissant sur les radiations solaires, la vitesse du vent, et la température du sol à l'intérieur de la ripisylve, la canopée crée un microclimat dont dépend le régime thermique des milieux aquatiques (Moore *et al.*, 2005). La canopée a surtout pour fonction de tamponner les variations nyctémérales et saisonnières de la température des cours d'eau. Des études expérimentales ont trouvé qu'une forêt rivulaire mature pouvait induire une diminution de la température estivale maximale de plus de 10°C (Moore *et al.*, 2005). Dans la majorité des cas, les températures maximales estivales étaient réduites de 3 à 5°C, ce qui peut s'avérer largement suffisant pour assurer le maintien de conditions de vie favorables aux espèces sténothermes d'eau froide telles que les salmonidés (Broadmeadow et Nisbet, 2004).

En réduisant fortement l'intensité lumineuse, la présence d'une canopée dense limite le développement des producteurs primaires aquatiques, principalement les algues et les macrophytes (Bunn *et al.*, 1999 ; Fletcher *et al.*, 2000 ; Kiffney *et al.*, 2003). Plusieurs études suggèrent que la production primaire diminue de manière linéaire avec la fermeture de la canopée (Wootton et Power, 1993 ; Bunn *et al.*, 1999 ; Fletcher *et al.*, 2000 ; Kiffney *et al.*, 2003 ; Kiffney *et al.*, 2004). La canopée influence aussi qualitativement les communautés d'algues et de macrophytes, notamment en sélectionnant des espèces non proliférantes et palatables pour les herbivores aquatiques (Bunn *et al.*, 1999 ; Kiffney *et al.*, 2003 ; Kiffney *et al.*, 2004). Aussi, on constate souvent l'accumulation d'algues filamenteuses et de macrophytes résistants au broutage dans les milieux aquatiques ouverts, ce qui peut avoir des conséquences néfastes sur les habitats benthiques et la qualité de l'eau (Bunn *et al.*, 1999). Il faut cependant s'attendre à des réponses variables, souvent contexte-dépendantes, des communautés animales à des changements de production primaire sous-jacents à des modifications d'ouverture de la canopée (Wootton et Power, 1993 ; Thompson et Townsend, 2003).

La canopée modifie qualitativement la lumière via l'absorption et la réflexion différentielle des longueurs d'onde. En particulier, les ultraviolets (UVs) et les radiations photosynthétiquement actives sont filtrés de manière plus importante que les radiations à longueurs d'ondes plus élevées. A ce titre, la canopée contribue à protéger les organismes aquatiques des effets néfastes des UVs (Sweeney, 1993). Les organismes sont d'autant plus exposés aux UVs dans les ruisseaux de tête de bassin que leur profondeur d'eau et leur charge en substances organiques dissoutes sont faibles (Bothwell *et al.*, 1994 ; Kiffney *et al.*, 1997). Ainsi, Bothwell *et al.* (1994) ont démontré que la densité de Chironomidae était divisée par deux en présence d'UVA et par cinq en présence d'UVA+UVB dans des canaux expérimentaux dont la lame d'eau n'excédait pas quelques centimètres. Les travaux de Kiffney *et al.* (1997) généralisent ces résultats aux milieux naturels en montrant que les algues benthiques et de nombreux groupes d'invertébrés peuplant les cours d'eau sont affectés négativement par les UVs.

L'effet modérateur de la canopée dépend néanmoins des caractéristiques de la végétation rivulaire (Moore *et al.*, 2005). La phénologie est un aspect important à prendre en compte car elle détermine la fluctuation saisonnière de disponibilité de la lumière dans les ruisseaux dans les forêts décidues. Une étude a montré que la production primaire brute décline de 80% durant l'émergence des feuilles au printemps sans nécessairement être accompagnée d'une réduction de la biomasse des producteurs primaires (Hill *et al.*, 2001). Il existe au moins deux explications à ce phénomène ; d'une part, les producteurs primaires comme les algues sont capables d'augmenter leur potentiel photosynthétique lorsque la luminosité diminue et, d'autre part, les herbivores peuvent utiliser des sources de nourriture alternatives causant ainsi le relâchement de leur pression de broutage sur les producteurs primaires (Hill *et al.*, 2001).

I.3.2. Apports de matières organiques allochtones

La forêt fournit aux milieux aquatiques d'énormes quantités de matières organiques, animales et végétales, utilisées comme source de carbone, de nutriments et d'énergie par les organismes aquatiques à différents niveaux trophiques, allant des décomposeurs microbiens (bactéries et champignons) aux vertébrés (poissons). Cette matière organique allochtone est dominée par les litières composées de feuilles, de parties florales, de fragments d'écorces, de branches et de brindilles, de fruits, et autres parties végétales de petites dimensions. Sous nos latitudes, si l'on inclut les apports latéraux, les entrées de litières terrestres dans les ruisseaux forestiers sont de l'ordre de $600 \text{ g.an}^{-1}.\text{m}^{-2}$ en moyenne (Benfield, 1997). Les litières terrestres déterminent fortement la productivité secondaire des ruisseaux forestiers naturellement peu productifs. Les résultats obtenus par Wallace et ses collaborateurs (1997) sont à cet égard très parlant. L'exclusion des litières d'un ruisseau forestier durant trois années consécutives a conduit à une réduction de 50% de la production de macroinvertébrés benthiques. Ce résultat est dû au fait qu'il existe un lien positif fort entre la quantité de litières disponibles et la production secondaire dans les cours d'eau forestiers (Entekin *et al.*, 2007).

La diversité et la productivité des ruisseaux forestiers est potentiellement déterminée par la qualité et la diversité des litières et donc par la diversité des communautés forestières (Cummins *et al.*, 1989 ; Lecerf *et al.*, 2005). Cette hypothèse est basée sur l'idée que la divergence de traits fonctionnels des litières (teneur en nutriments, persistance, etc.) favorise la coexistence des consommateurs de litières dans les ruisseaux (Cummins *et al.*, 1989 ; Sanpera Calbet *et al.*, 2009). En retour, il est attendu qu'une grande diversité de décomposeurs microbiens et d'invertébrés détritivores permet une utilisation optimale de litières diversifiées et donc une productivité optimale au niveau de l'écosystème (Cummins *et al.*, 1989 ; Stout *et al.*, 1993). En lien avec ces hypothèses, une étude menée en France a mis en évidence une corrélation positive entre la diversité des champignons aquatiques décomposeurs des litières (hyphomycètes aquatiques) et la diversité en litières foliaires dans les ruisseaux (Laitung et Chauvet, 2005). Par ailleurs, une expérience menée en laboratoire a montré que le taux de consommation des litières par un invertébré détritivore augmentait avec la diversité des hyphomycètes aquatiques qui colonisent les litières (Lecerf *et al.*, 2005). Mis bout à bout, ces résultats suggèrent que la réduction de la diversité en essences forestières pourrait freiner l'exploitation des litières par les invertébrés et, peut-être, réduire la productivité des ruisseaux.

La forêt fournit également des proies terrestres aux poissons. Nakano et Murakami (2001) ont estimé que les arthropodes terrestres qui tombent de la canopée peuvent entrer dans le bilan énergétique annuel des salmonidés à hauteur de 50%. Plus récemment, l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) couplée à des modèles de mélange a permis de montrer que, dans des ruisseaux pyrénéens, les invertébrés terrestres pouvaient contribuer à hauteur de 60 à 89 % du régime alimentaire estival de la truite commune (*Salmo trutta*) (Cucherousset *et al.*, 2007). Des estimations font état d'apports d'arthropodes terrestres dans les cours d'eau allant de <1 à $450 \text{ mg.jour}^{-1}.\text{m}^{-2}$ (Baxter *et al.*, 2005). Une telle variabilité s'explique par des différences saisonnières fortes, avec des pics observés en saison chaude, mais aussi par des différences de densité et de recouvrement de la canopée parmi les ruisseaux étudiés. En absence de forêt rivulaire, les apports estivaux d'arthropodes terrestres peuvent être divisés par dix par rapport aux valeurs observées dans des cours d'eau bordés par une forêt rivulaire (Baxter *et al.*, 2005). Ainsi, la présence d'une canopée dense est susceptible de maintenir des densités, voire des croissances, plus élevées de salmonidés en été du fait d'une plus grande disponibilité de proies terrestres (Dineen *et al.*, 2007).

II. Présentation du projet

II.1. Objectifs, questions scientifiques et hypothèses

Le projet de recherche SYLECOL avait trois objectifs majeurs :

- avancer la connaissance sur l'influence de la forêt, et de sa gestion, sur l'écosystème aquatique en adoptant une démarche multi-taxonomique et fonctionnelle et en intégrant différents niveaux d'organisation biologique allant de l'individu à l'écosystème;
- évaluer si l'ouverture de la canopée forestière est un paramètre pertinent pour quantifier les liens écologiques entre forêt et ruisseau, et pour définir un compromis entre la production de bois et la préservation des écosystèmes aquatiques

- identifier et tester de nouveaux indicateurs rendant compte de l'intégrité écologique des cours d'eau forestiers.

Une hypothèse couramment admise est que l'impact de l'exploitation forestière sur les milieux aquatiques est largement déterminé par la modification de la physico-chimie de l'eau et l'altération des habitats benthiques. Toutefois, dans le cas de pratiques sylvicoles d'intensité modérée limitant les dégâts des opérations sur les sols, les berges et le lit des cours d'eau, il est attendu que les facteurs et interactions « trophiques » prennent le pas sur les facteurs physiques et chimiques. Aussi, dans le cadre de ce projet de recherche, les hypothèses suivantes ont été posées :

- Les communautés riveraines, végétales et animales, changent avec l'ouverture de la canopée, modifiant potentiellement les échanges de matières organiques entre la forêt et les cours d'eau.
- L'ouverture de la canopée stimule la chaîne trophique « verte » (algues-herbivores), compensant ainsi la réduction des apports de matières organiques terrestres (litières et proies) utilisés comme ressources par les invertébrés et les poissons.
- Puisque les consommateurs aquatiques exploitent un large éventail de ressources et sont doués d'une bonne plasticité trophique, l'effet de l'ouverture de la canopée sur l'abondance et la diversité de la faune aquatique est potentiellement non-linéaire.
- L'exploitation forestière modifie nous seulement la biodiversité mais aussi le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, mesurable à l'aide d'indicateurs fonctionnels.
- La diversité de la végétation forestière le long des berges est bénéfique pour les écosystèmes aquatiques en permettant aux détritivores d'accéder à un large spectre de ressources (litières) durant leur développement.

II.1.1. Améliorer les connaissances sur l'écologie des cours d'eau forestiers

Le lien forêt-ruisseau a souvent été analysé au travers d'études de cas extrêmes impliquant typiquement des suivis de sites avant et après coupe à blanc (p. ex. Stone et Wallace, 1998) ou des comparaisons de sites avec et sans forêt (p. ex. Sweeney *et al.*, 2004). Les études portant sur des modes de gestion forestière jugée moins impactant pour les milieux aquatiques sont rares dans la littérature. Par conséquent, on apprécie encore très mal le degré de sensibilité des cours d'eau en relation avec la nature et l'intensité des prélèvements de bois. Cette connaissance est indispensable afin de replacer la forêt dans la hiérarchie des facteurs de contrôle de l'intégrité écologique des écosystèmes aquatiques et ainsi d'affiner les modèles pression-impact sur lesquels se base leur évaluation. **La présente étude vise à estimer la réponse écologique des cours d'eau à des modifications subtiles de la forêt de sorte à apporter un éclairage nouveau sur le lien forêt-ruisseau.** Certains résultats indiquent que l'influence de la forêt sur les milieux aquatiques est vraisemblablement plus forte que ce que l'on imaginait auparavant (England et Rosemond, 2004 ; Lecerf *et al.*, 2005 ; Zhang *et al.*, 2009 ; Kominoski *et al.*, 2011).

Ce programme de recherche a été motivé par le manque d'études scientifiques menées en France sur l'impact de la sylviculture sur les milieux aquatiques et le peu de considération pour les cours d'eau forestiers dans les programmes de gestion de la forêt, de la ressource en eau et des bassins versants. Une revue de la littérature (cf. méta-analyse présentée dans ce rapport) révèle que la majorité des études publiées dans les journaux scientifiques à comité de lecture a été menée en Amérique du nord. Aux Etats-Unis et au Canada, l'intérêt pour cette thématique de recherche découle autant de l'importance économique de l'exploitation du bois que de la reconnaissance des services écologiques (fourniture d'eau potable, production piscicole, etc.) rendus par les cours d'eau forestiers de tête de bassin. En France, ces petits milieux aquatiques sont principalement connus pour être des zones refuges pour des espèces animales d'intérêt patrimonial ou halieutique comme la truite commune (*Salmo trutta*), les écrevisses natives (*Astacus astacus* et *Austropotamobius pallipes*) et certaines anodontes (p.ex. *Margaritifera margaritifera*).

II.1.2. Evaluer la pertinence du critère d'ouverture de la canopée

L'idée d'utiliser des descripteurs de la canopée forestière surplombant les cours d'eau pour évaluer le lien forêt-ruisseau n'est pas nouvelle. Par exemple, la structure et la densité de la canopée est un paramètre important pour modéliser le régime thermique des ruisseaux forestiers (Moore *et al.*, 2005). Il a aussi été montré que certaines propriétés écologiques des cours d'eau forestiers pouvaient être prédites à partir de la composition des forêts évaluée sur la base de la contribution relative des feuillus et des conifères à la canopée (Kominoski *et al.*, 2011). Dans une étude récente, nous avons proposé l'idée d'utiliser l'ouverture de la canopée estimée à partir de photographies hémisphériques pour évaluer quantitativement la réponse des milieux aquatiques à l'exploitation forestière (Lecerf *et al.*, 2012). **Ce programme de recherche est l'occasion d'approfondir les connaissances sur la nature de l'«effet canopée» et en préciser les mécanismes proximaux.**

L'ouverture de la canopée a été définie comme la fraction de ciel visible en observant la canopée depuis le lit du cours d'eau. Ce paramètre est dépendant de la densité d'arbres dans la forêt ; à cet égard, il est pertinent pour quantifier l'intensité des prélèvements de bois. L'ouverture de la canopée peut également renseigner indirectement sur les impacts de la récolte du bois sur les sols, les berges et le lit des cours d'eau, ainsi que sur la qualité de l'eau. La logique est que ces perturbations induites par les opérations de coupe et de débardage augmentent avec le volume de bois prélevé par unité de surface. La structure de la canopée change aussi naturellement en fonction de l'âge de la forêt et au cours de la succession écologique. Enfin, l'ouverture de la canopée pourrait permettre de mesurer l'impact sur les cours d'eau des perturbations d'origines naturelles, biologiques (pathogènes, ravageurs, etc.) ou météorologiques (tempêtes).

II.1.3. Développer de nouveaux bioindicateurs

Les indicateurs écologiques (ou bioindicateurs) sont utilisés en routine depuis plusieurs décennies pour évaluer l'intégrité écologique des eaux courantes. Le bon état écologique est traditionnellement mesuré à partir d'indices décrivant la composition et la diversité des communautés végétales ou animales. Ces indicateurs structuraux, seuls, ne remplissent pas l'ensemble des critères d'évaluation de l'intégrité écologique des écosystèmes, qu'ils soient issus des grands cadres conceptuels (Meyer, 1997 ; Karr, 1999 ; Norris et Thoms, 1999 ; Palmer et Febria, 2012) ou réglementaires (Commission Européenne, 2000). L'inclusion de la dimension fonctionnelle y est cruciale afin notamment de rendre compte de la capacité de l'écosystème à 1) prodiguer des biens et des services à l'homme et 2) entretenir sa vigueur et sa résilience en dépit des pressions anthropiques (Meyer, 1997 ; Rapport *et al.*, 1998 ; Karr, 1999). Si de nombreux indicateurs fonctionnels ont été proposés pour les ruisseaux, une minorité a effectivement fait l'objet de développement et de tests approfondis (Palmer et Febria, 2012). La décomposition des litières est un des candidats les plus sérieux pour évaluer l'intégrité des petits cours d'eau subissant des perturbations multiples (Gessner et Chauvet, 2002 ; Woodward *et al.*, 2012). **Ce programme de recherche a été l'occasion d'évaluer la pertinence de plusieurs processus écologiques en tant que bioindicateurs fonctionnels.**

L'exploitation forestière est susceptible de modifier les liens écologiques entre l'écosystème terrestre et aquatique. **Les flux de matières organiques entre écosystèmes et les communautés vivant à l'interface terre-eau devraient être révélateurs des impacts de la sylviculture sur les cours d'eau. Cette idée a été testée dans le cadre de ce projet en s'intéressant aux flux réciproques de proies entre la forêt et les cours d'eau et aux prédateurs terrestres (araignées riveraines) et aquatiques (truite) qui en dépendent.** Les cours d'eau forestiers de tête de bassin sont colonisés par une grande diversité d'insectes amphibiotiques qui, au stade adulte, émergent et utilisent le milieu riverain pour se disperser, se nourrir et/ou se reproduire (Nakano et Murakami, 2001 ; Baxter *et al.*, 2005). De nombreuses espèces d'oiseaux, de chauve-souris, de reptiles et d'invertébrés terrestres (araignées, carabes, etc.) dépendent de ces proies d'origine aquatique (Baxter *et al.*, 2005). En outre, certains insectes aquatiques adultes, comme les odonates, ne jouent pas simplement le rôle de proies et peuvent également influencer la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres, par exemple, via la prédation et la pollinisation (Knight *et al.*, 2004).

II.2. Cas d'étude

Le projet de recherche SYLECOL a porté sur des ruisseaux forestiers de la Montagne Noire (départements du Tarn et de l'Aude ; Figure 1). Cette région de moyenne montagne (altitude maximale de 1 210 m) forme la partie la plus méridionale du Massif Central. La ligne de crête de la Montagne Noire constitue la ligne de partage des eaux entre les bassins versants atlantiques et méditerranéens. Sur les hauteurs, le climat reste à tendance océanique avec des températures douces (moyenne annuelle autour de 10°C) et des précipitations abondantes (précipitation annuelle 900-1700 mm ; >150 jours de pluie par an). Le substrat géologique est constitué majoritairement de gneiss et de schistes et, ponctuellement, de granites et de roches calcaires. Les sols sont à dominante acide. Sur le secteur d'étude situé sur l'extrémité occidentale (à l'ouest de l'axe reliant Mazamet, Tarn, à Carcassonne, Aude), la Montagne Noire est caractérisée par une forte densité de ruisseaux bordés par une forêt de feuillus dominée par le hêtre (*Fagus sylvatica*), les chênes (*Quercus* spp.), ou le châtaignier (*Castanea sativa*). Si les plantations de conifères sont fréquentes, celles-ci empiètent rarement sur la forêt rivulaire. En l'absence d'activité humaine autre que l'exploitation forestière, les ruisseaux sont d'une extrême pureté et le refuge d'une faune et d'une flore remarquables. Les peuplements piscicoles dans les ruisseaux sont quasi-exclusivement composés de truite commune (*Salmo trutta*).

Sur le secteur étudié, les forêts sont généralement exploitées à l'échelle de petites parcelles et, par conséquent, les cours d'eau traversent des forêts d'âge et de composition variables le long de leur parcours. Compte tenu de l'importance de la connexion amont-aval pour l'écologie des écosystèmes lotiques (Vannote *et al.*, 1980), il convient donc de prendre des précautions afin d'étudier l'influence locale de la forêt sur une section de cours d'eau, et ce, indépendamment du type de forêt en amont. Nous avons ici identifié des tronçons homogènes de cours d'eau, tant en termes d'habitat aquatique que de caractéristiques de la forêt adjacente. La longueur de ces tronçons (environ 500 m), fixée en rapport avec la largeur du lit, est suffisamment importante pour que le tiers aval soit sous influence limitée de la végétation en amont du tronçon (Kiffney *et al.*, 2003 ; Lecerf *et al.*, 2012). La logique est que la dispersion par dérive des organismes aquatiques ne dépasse pas 50 m à des vitesses moyennes de courant. En outre, les petits cours d'eau forestiers sont caractérisés par une forte rétention de la matière organique et des nutriments dérivant sur des distances inférieures à 200-300 m (Kiffney *et al.*, 2003). Les poissons peuvent potentiellement se déplacer sur des distances supérieures à la longueur de nos tronçons, notamment en période de reproduction. Toutefois, l'espèce majoritaire (truite commune) se nourrit principalement d'insectes, ce qui laisse penser que le tronçon est une échelle spatiale réaliste pour étudier l'écologie trophique de ce poisson. En période de forts débits, la connectivité amont-aval est susceptible de dépasser les limites des tronçons. Néanmoins, ces épisodes se produisent généralement en dehors de la période végétative correspondant à une influence négligeable de la canopée sur l'écosystème aquatique.

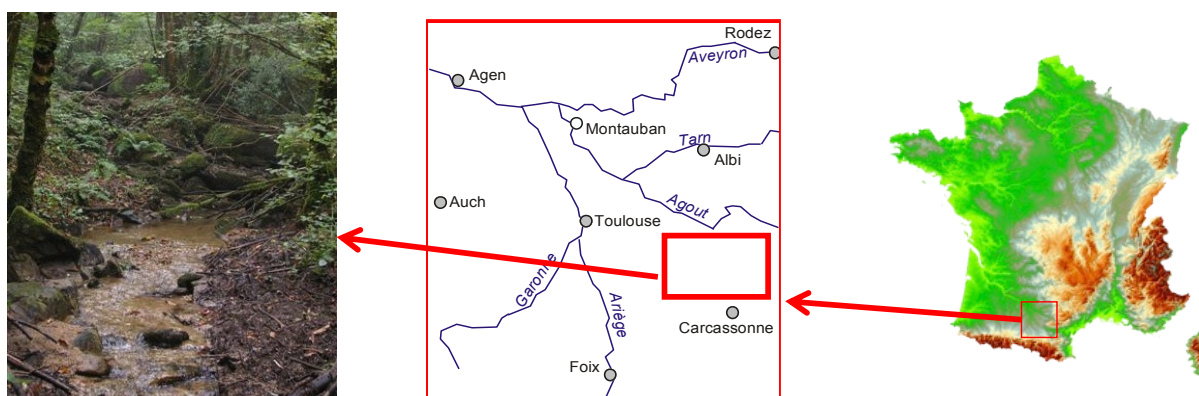


Figure 1 : Localisation de la zone d'étude et photographie d'un ruisseau forestier typique de la partie ouest de la Montagne Noire (France).

Dix-sept tronçons de cours d'eau ont été retenus pour les études empiriques menées dans le cadre de ce projet. L'échantillonnage et l'évaluation du lien forêt-cours d'eau ont porté sur une section mesurant entre 50 et 100 m de long, située sur le quart aval de chaque tronçon. Aussi, les sites correspondent le plus souvent à des cours d'eau distincts afin de garantir l'indépendance des observations. Trois cours d'eau traversant des forêts contrastées ont été étudiés en deux points (amont et aval). A chaque fois, le tronçon aval correspondait toujours au type de forêt le plus modifié par la gestion sylvicole et la distance entre les tronçons amont et aval étaient suffisamment grande (> 1 km) pour exclure la possibilité d'une forte influence mutuelle. Au final, seul un cours d'eau (Bergnassonne) a été étudié en deux points au sein d'une même étude (Tableau 1) ; les autres études ayant été menées sur des cours d'eau distincts. Les tronçons de cours d'eau sélectionnés étaient d'altitude moyenne (356-792 m), de faible largeur (lit mouillé à débit moyen < 4m) et avaient un pH compris entre 6,5 et 7,9. La principale différence entre les sites résidait dans la structure de la canopée et la composition de la forêt sur les berges en relation avec son âge et le mode d'exploitation (Tableau 1).

II.3. Structure du projet et démarche

Le projet est composé d'une étude principale portant sur des cours d'eau bordés par une forêt rivulaire dont l'ouverture de canopée variait. Afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le lien forêt-ruisseau, cette étude intègre un grand nombre de composantes de l'écosystème riverain et aquatique. Deux autres études ont été menées afin d'approfondir les points suivants :

- Evaluer le fonctionnement des cours d'eau en utilisant des indicateurs fonctionnels basés sur des processus trophiques et non-trophiques.
- Déterminer si les écosystèmes aquatiques répondent à des changements de diversité des apports de litières terrestres.

Tableau 1 : Principales caractéristiques des cours d'eau et des sites d'étude retenus dans le cadre de ce projet de recherche. Au total, trois études empiriques ont été menées : une étude principale portant sur l'effet d'un gradient d'ouverture de la canopée (1), une étude sur les indicateurs fonctionnels (2), et une étude portant sur l'influence de la diversité des litières (3).

Ruisseau / station	Code	Latitude N	Longitude E	Altitude (m)	Largeur (m)	pH	Dernière opération sylvicole connue	Etude
Bernazobre	BERN	43°29'07"	2°12'43"	356	3,9	7,8	coupe à blanc (<5 ans)	1,2
Bergnassonne amont	BRG1	43°24'29"	2°11'58"	744	1,6	6,5	coupe partielle (<5 ans)	1
Bergnassonne aval	BRG2	43°23'51"	2°12'01"	701	2,1	6,9	coupe à blanc (<7 ans)	1,2
Fraissègne	FRAI	43°25'15"	2°14'32"	758	2,3	7,1		1
Lampy	LAMP	43°25'12"	2°11'22"	715	2,1	6,8		1,2
Linon amont	LINO1	43°24'48"	2°15'23"	710	1,0	7,6		3
Linon aval	LINO2	43°24'20"	2°15'22"	702	2,3	7,9	coupe partielle (<5 ans)	1
Mouscaillou	MOUS	43°28'33"	2°14'08"	608	2,6	7,8		1
Orbiel	ORBI	43°26'15"	2°18'20"	792	2,5	6,5		1
Pesquié	PESQ	43°24'54"	2°13'04"	751	2,6	6,8		1
Peyrblanque	PEYR	43°25'43"	2°13'12"	741	3,1	6,8	éclaircies	1
Sant amont	SAN1	43°27'48"	2°12'06"	565	3,9	7,8		2
Sant aval	SANT	43°28'25"	2°11'57"	558	3,6	7,8	coupe à blanc (<7 ans)	1
Orival	ORI	43°26'18"	2°05'41"	475	3,5	7,6		2
Montaud	MON	43°29'52"	2°15'58"	330	2,9	7,2	coupe à blanc (<7 ans)	2
Prune	PRU	43°28'36"	2°14'35"	690	0,9	6,8		3
Garrigue	GAR	43°23'06"	2°12'48"	718	0,6	7,2		3

Enfin, une méta-analyse a été effectuée afin de replacer les résultats obtenus dans ce projet dans le contexte plus général des recherches internationales portant sur l'impact de la gestion forestière sur les cours d'eau. Cette étude bibliographique a permis de dresser un état des lieux des connaissances actuelles, de quantifier l'impact des modes d'exploitation forestière les plus répandus, et d'identifier des bioindicateurs et des modes de gestion forestière respectueuse de la biodiversité et du fonctionnement écologique des cours d'eau.

III. Etude écologique de la réponse des cours d'eau forestiers à l'ouverture de la canopée

III.1. Description des sites et de la végétation riveraine

III.1.1. Caractéristiques physiques et chimiques

Pour cette étude, 11 sites ont été choisis pour représenter un gradient d'ouverture de canopée aussi large et régulier que possible tout en minimisant les différences dans les caractéristiques naturelles (climat, morphologie, etc.) du milieu aquatique. Le gradient d'ouverture a été obtenu en exploitant l'hétérogénéité naturelle de la structure de la forêt rivulaire (âge) et des modifications engendrées par la sylviculture (éclaircies et coupes). L'ouverture de la canopée a été quantifiée à partir de photographies hémisphériques prises depuis le lit des ruisseaux avec un objectif œil-de-poisson plein cadre (4,5 mm F2,8 EX DC Circular Fisheye HSM ; Sigma). L'exposition a été définie de manière manuelle en suivant la procédure décrite par Jarčuška (2008) afin de maximiser les contrastes entre les surfaces occupées par la canopée et celles occupées par le ciel. Le long de chaque tronçon, 4 photographies ont été prises en 2011, en fin d'hiver, en début d'été et en automne. Les images ont été ensuite analysées grâce au programme Gap Light Analyzer v 2.0 (Simon Fraser University, Burnaby, BC, Canada). La surface occupée par le ciel a été estimée sur la zone centrale délimitée par un angle zénithal de 60° afin de ne pas prendre en compte les surfaces correspondantes aux éléments de relief, notamment les versants. En moyenne, sur l'ensemble des 11 sites, l'ouverture de la canopée était de 60 % en mars 2011, 19 % en juin 2011 et 56 % en novembre 2011. D'après le coefficient de variation, c'est en période de développement maximal de la canopée que la discrimination des sites était optimale (CV = 0,85 en été contre 0,26 et 0,28 en hiver et automne, respectivement). C'est donc logiquement sur la base des mesures d'ouverture de canopée réalisées en été que les sites ont été classés (Tableau 2). Le gradient obtenu variait de 0 à 50 % avec une progression assez régulière malgré la présence d'une discontinuité entre 8,6 et 18,6 %. **La réponse des variables mesurées à ce gradient d'ouverture de la canopée a été principalement évaluée par l'analyse de corrélation de Pearson et par régression linéaire ou polynomiale.**

Tableau 2 : Principales caractéristiques physico-chimiques de l'eau des 11 sites d'étude. Les valeurs sont des moyennes et, entre parenthèses, les erreurs standards (n = 6 dates d'échantillonnage). Les sites sont listés par ouverture de canopée croissante.

Site	Ouverture de canopée (%)	pH	Nitrates ($\mu\text{gN.L}^{-1}$)	Phosphates ($\mu\text{gP.L}^{-1}$)	Carbone organique dissous ($\mu\text{gC.L}^{-1}$)
MOUS	0,8	7,8 (0,1)	1 009 (46)	3,5 (2,2)	1 667 (254)
FRAI	2,1	7,1 (0,1)	817 (59)	1,3 (0,5)	2 794 (717)
PESQ	3,7	6,8 (0,1)	687 (39)	1,9 (0,5)	2 886 (388)
LAMP	6,1	6,8 (0,1)	2 207 (68)	3,3 (2,3)	3 062 (824)
PEYR	8,6	6,8 (0,2)	645 (43)	1,1 (0,8)	3 972 (804)
ORBI	18,6	6,5 (0,3)	380 (68)	1,6 (0,7)	6 017 (1 168)
BRG1	21,0	6,5 (0,1)	1 015 (56)	3,0 (1,8)	1 958 (383)
LINO	29,2	7,9 (0,1)	303 (69)	1,6 (0,6)	1 057 (220)
SANT	30,5	7,8 (0,1)	1 570 (80)	8,7 (3,1)	1 992 (644)
BRG2	40,9	6,9 (0,2)	820 (59)	2,1 (1,0)	3 479 (462)
BERN	46,2	7,8 (0,1)	1 237 (22)	8,4 (2,2)	1 216 (259)

En interceptant l'énergie lumineuse, la canopée régule le microclimat au fond des vallées et, indirectement, la température de l'eau. Entre mars 2011 et mars 2012, des enregistreurs autonomes de température (HOBO Pendant®) ont été déployés sur les 11 sites pour mesurer la température de l'eau toutes les demi-heures. La température moyenne annuelle oscillait entre 9,7 et 12,7°C. Un lien positif fort entre cette variable et l'ouverture de la canopée a été mis évidence (coefficient de corrélation : $r = 0,75$; $p = 0,0076$), avec une différence d'environ 2°C en moyenne sur l'année entre les cours d'eau les plus fermés et les cours d'eau les plus ouverts (Figure 2). Cet effet de modération de la température de l'eau par la canopée devrait être particulièrement prononcé durant les mois les plus chauds (juillet et août), correspondant aussi aux débits d'étiage et à une canopée bien développée. Toutefois, aucune corrélation significative avec l'ouverture de la canopée n'a été décelée pour la température estivale minimale ($r = 0,51$; $p = 0,103$), maximale ($r = 0,55$; $p = 0,076$) et l'amplitude journalière maximale ($r = 0,56$; $p = 0,074$) bien que des tendances positives aient été observées dans ces trois cas. Dans l'ensemble, ces données confirment le rôle clé de la forêt dans la régulation de la température des cours d'eau même si d'autres facteurs environnementaux (p. ex., altitude, exposition, hydrologie, etc.) sont à prendre en compte pour expliquer la variabilité de régime thermique (Moore *et al.*, 2005). Par exemple, l'amplitude journalière a atteint en été un pic de 8,1 °C sur le site ouvert BRG2 coulant sur un axe ouest-est et bénéficiant d'une exposition sud.

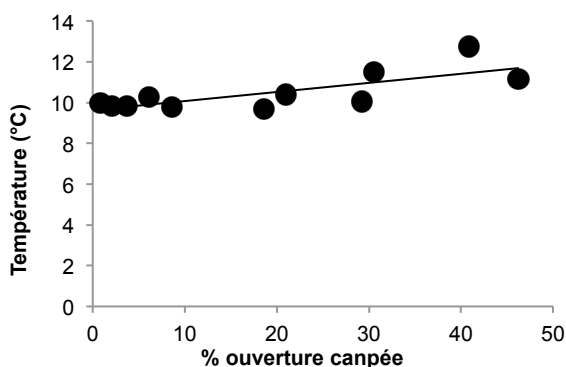


Figure 2 : Relation entre la température annuelle moyenne de l'eau et l'ouverture de canopée.

La forêt peut également influencer la physico-chimie de l'eau en réduisant les processus d'érosion des sols et de lessivage des minéraux, et en immobilisant les nutriments. Le pH et les teneurs en nitrates, phosphates et carbone organique dissous ont été mesurés à six occasions entre mars 2011 et mars 2012. La variation de ces paramètres était indépendante du gradient d'ouverture de canopée ($-0,5 < r < 0,5$; $p > 0,10$) même si le phosphore dissous atteignait des valeurs maximales sur deux des sites les plus ouverts (SANT, BERN ; Tableau 2). Nos résultats et ceux obtenus dans le cadre d'études précédentes menées sur les cours d'eau de la Montagne Noire montrent que, dans cette région, la sylviculture traditionnelle a une incidence très limitée sur les caractéristiques chimiques de l'eau (Lagrué *et al.*, 2011 ; Lecerf *et al.*, 2005, 2012).

III.1.2. Apports de litières terrestres aux cours d'eau

Une hypothèse majeure de ce travail était que les apports verticaux de litières terrestres dans les cours d'eau étaient directement déterminés par la densité de la canopée de la forêt. Typiquement, les cours d'eau devaient recevoir d'autant plus de litières que la forêt rivulaire était dense. Pour vérifier cette hypothèse, une quantification des apports de litières a été effectuée sur les 11 sites en utilisant la méthode des paniers. Quatre cagettes en plastique (surface unitaire : 0,144 m²), équipées d'une grille fine au fond (mailles de 1 mm²), ont été déployées périodiquement sur les berges et dans le lit le long de chaque site. Elles ont été laissées un mois afin de collecter les chutes de litières durant cinq périodes (mars-avril 2011, juillet-août 2011, octobre 2011, novembre 2011, décembre 2011-janvier 2012) choisies afin de bien caractériser la dynamique saisonnière. Ces échantillons ont permis de déterminer les apports annuels de litières (en masse sèche) en procédant à des interpolations linéaires suggérées par des études ayant décrit finement la variabilité mensuelle des chutes de litières dans des forêts caducifoliées comparables aux nôtres (Iversen *et al.*, 1982 ; Abelho et Graça, 1998). Les litières collectées ont été séparées par type (brindilles, écorces, feuilles de ligneux,

aiguilles de conifères, débris d'herbacés, fruits, bourgeons, et mousses/lichens). En automne, les feuilles et les aiguilles ont été identifiées au niveau du genre ou de l'espèce afin d'évaluer la diversité des chutes de litières (Lecerf *et al.*, 2005). La masse sèche de chaque type ou taxon de litières a été déterminée après séchage à l'étuve (70°C pendant 4 jours).

Les apports annuels de litières aux cours d'eau variaient entre 267 et 635 g.an⁻¹.m⁻², ce qui était dans la moyenne des valeurs rapportées dans la littérature (Benfield, 1997). Les apports diminuaient significativement le long du gradient d'ouverture de la canopée ($r = -0,68$; $p = 0,0206$; Figure 3). Les litières étaient composées à 79 % de feuilles de ligneux, à 9 % de brindilles et à 5,3 % d'aiguilles de conifères. Les autres types (écorces, fruits, bourgeons, débris d'herbacés et mousses/lichens) représentaient chacun moins de 5 % des chutes de litières. La composition en type de litières différait parfois de manière substantielle entre les cours d'eau. La proportion de brindilles était généralement plus forte dans les sites très fermés que dans les sites ouverts. La contribution des herbacées était négligeable sur les 7 sites les plus fermés alors ces quantités devenaient mesurable (>0,05 %) dans les 4 sites les plus ouverts (LINO, SANT, BERG2, BERN). Toutefois, dans l'ensemble, aucune tendance linéaire n'a été observée pour la composition des apports de litières en fonction de l'ouverture de canopée (Figure 4).

La méthode utilisée ici pour quantifier les apports de litières dans les cours d'eau n'intégrait cependant pas les apports latéraux de litières par les sols et la végétation basse colonisant les berges. Par conséquent, l'importance des herbacées a pu être sous-estimée, notamment dans les sites les plus ouverts. L'influence potentielle de la canopée sur le développement de la végétation basse de sous-bois a donc été évaluée, en mesurant sa hauteur moyenne (une mesure sur chaque berge tous les mètres le long de chaque site) et la biomasse végétale aérienne (prélèvement de la végétation sur 4 placettes de 0,5 x 1 m sur chacune des deux berges et quantification de la masse sèche par pesée) en juin 2012. Les résultats indiquent une augmentation très nette et significative de la hauteur ($r = 0,86$; $p < 0,001$) et de la biomasse aérienne ($r = 0,90$; $p < 0,001$) de la végétation de sous-bois le long du gradient d'ouverture de la canopée (Figure 5a et 5b). L'apport latéral de débris herbacés et de litières de ronce pourrait donc compenser, au moins partiellement, la diminution des apports verticaux de litières issues des arbres et des arbustes, avec l'ouverture de la canopée.

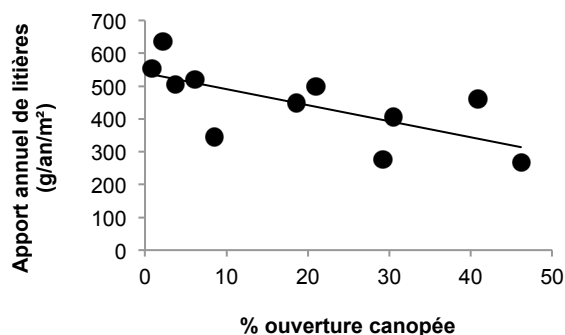


Figure 3 : Relation entre les apports verticaux annuels de litières dans les cours d'eau et l'ouverture de la canopée.

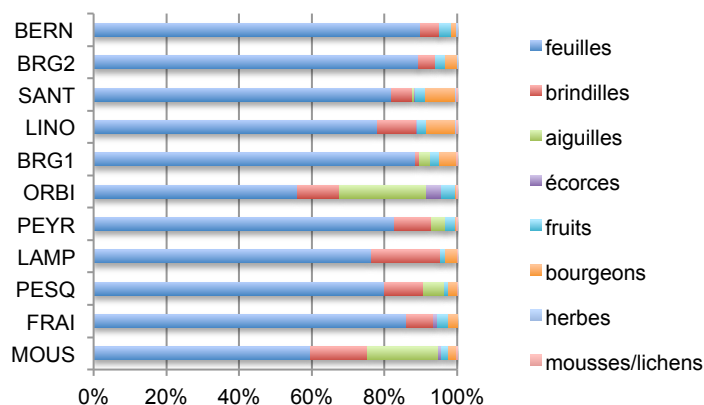


Figure 4 : Composition (% de masse sèche) des chutes de litières sur les 11 sites classés par ordre décroissant d'ouverture de la canopée (de haut en bas).

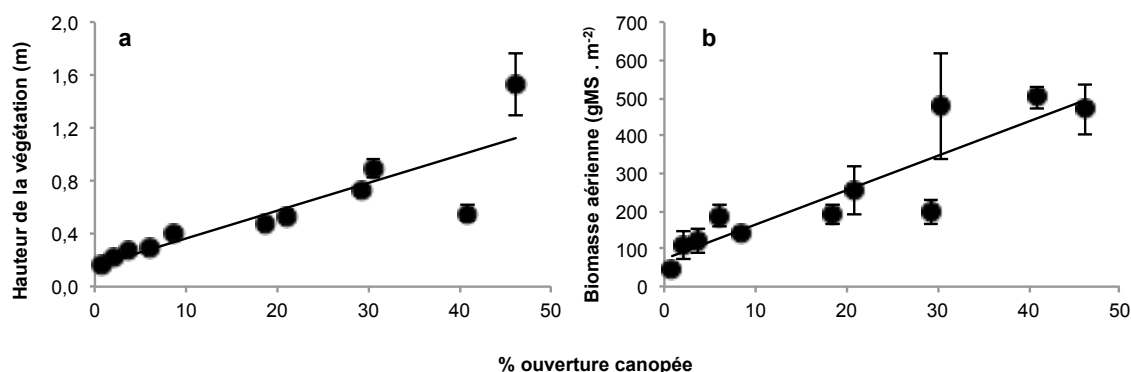


Figure 5 : Hauteur (a) et biomasse aérienne (b) de végétation basse de sous-bois le long du gradient d'ouverture de canopée.

L'étude taxonomique des litières foliaires collectées lors de la chute automnale a révélé des différences de diversité et de composition entre les sites (Tableau 3). Les espèces dominantes étaient différentes même si les feuilles de hêtre (*F. sylvatica*) restaient abondantes dans la plupart des échantillons. De 5 à 14 espèces d'arbre et d'arbuste contribuaient aux chutes de feuilles. Ni la richesse taxonomique (S' : $r = 0,13$; $p = 0,69$) ni l'indice de Shannon^a (H' : $r = -0,09$; $p = 0,78$) ne variait de manière prédictible avec l'ouverture de la canopée. Les espèces de litières foliaires ont été classées selon leur dégradabilité afin d'évaluer la diversité fonctionnelle (Lecerf *et al.*, 2005 ; 2011 ; Tableau 3). Ici, le pourcentage d'espèces faiblement (FD), moyennement (MD) et rapidement dégradables (RD) variaient de manière indépendante de l'ouverture de la canopée ($-0,26 < r < 0,08$; $p > 0,43$). Dans l'ensemble, les résultats relatifs à la végétation rivulaire démontrent des changements quantitatifs plutôt que qualitatifs au niveau des apports de litières en fonction de l'ouverture de la canopée.

Tableau 3 : Diversité et composition des litières foliaires apportées aux cours d'eau en automne. S' = richesse taxonomique, H' = indice de diversité de Shannon calculé sur la masse relative de chaque taxon. Les litières faiblement (FD), moyennement (MD) et rapidement (RD) dégradables ont été identifiées sur la base des connaissances du taux de décomposition de chaque espèce de feuilles dans les cours d'eau (Webster et Benfield, 1986 ; Lecerf *et al.*, 2005). Les sites sont classés par ordre croissant d'ouverture de la canopée.

Site	S'	H'	FD (%)	MD (%)	RD (%)	Espèces dominantes
MOUS	10	1,45	39,9	26,1	33,0	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Picea abies</i>
FRAI	9	1,46	68,2	17,7	14,05	<i>Quercus</i> sp., <i>F. sylvatica</i> , <i>C. avellana</i> , <i>F. excelsior</i>
PESQ	9	0,89	92,8	7,1	0,1	<i>Quercus</i> sp., <i>F. sylvatica</i>
LAMP	7	1,50	44,1	38,6	17,1	<i>Quercus</i> sp., <i>C. avellana</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>F. excelsior</i>
PEYR	9	1,49	28,4	20,0	51,6	<i>F. excelsior</i> , <i>Quercus</i> sp.
ORBI	9	1,37	18,0	16,9	64,6	<i>Salix</i> sp., <i>Quercus</i> sp., <i>Pinus</i> sp.
BRG1	6	1,29	44,2	55,6	0,1	<i>F. sylvatica</i> , <i>B. pendula</i> , <i>C. avellana</i>
LINO	8	1,07	66,8	13,9	19,0	<i>F. sylvatica</i> , <i>F. excelsior</i>
SANT	10	1,34	64,6	20,8	14,5	<i>F. sylvatica</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>C. avellana</i>
BRG2	5	0,88	95,1	4,9	0,00	<i>Quercus</i> sp., <i>F. sylvatica</i>
BERN	14	1,70	30,3	12,8	56,8	<i>F. excelsior</i> , <i>F. sylvatica</i>

^a L'indice de Shannon a été calculé sur la base des proportions de litières de chaque espèce afin de mesurer la diversité des chutes de litières en prenant en compte la notion d'équité (Lecerf *et al.*, 2005).

III.2. Invertébrés à l'interface terre-eau

Les invertébrés terrestres vivant au bord des cours d'eau sont susceptibles de constituer des proies pour les prédateurs aquatiques (p. ex. poissons, Gerridae, etc.) lorsqu'ils tombent accidentellement dans l'eau. A l'opposé, certains invertébrés terrestres se nourrissent de proies d'origine aquatique comme les insectes adultes (Baxter *et al.*, 2005). L'étude de ces invertébrés vivant à l'interface terre-eau est potentiellement pertinente pour évaluer l'impact de la gestion forestière sur les cours d'eau. Les travaux rapportés ici concernent 1) les flux d'arthropodes terrestres tombant accidentellement dans les cours d'eau, 2) les communautés d'arthropodes vivant dans la végétation basse des berges et 3) les insectes aquatiques émergeant des cours d'eau.

III.2.1. Flux d'arthropodes terrestres vers les cours d'eau

Le flux d'arthropodes terrestres tombant dans l'eau a été évalué en début du mois d'août 2011 en installant 3 cuvettes rectangulaires (55 x 37cm) réparties le long de chaque site et positionnées dans le lit du cours d'eau pendant 2 jours (Nakano et Murakami, 2001). Les cuvettes contenaient de l'eau et un composé tensioactif (quelques gouttes de détergent ménager biodégradable) afin de piéger les arthropodes après leur chute. Les arthropodes ainsi collectés ont été rassemblés par site et préservés dans de l'alcool à 70°. Au laboratoire, les individus ont été identifiés au niveau de la famille ou de la super-famille. Ce niveau d'identification a permis de distinguer les arthropodes terrestres vivant dans la canopée et les insectes adultes aquatiques retrouvés piégés. La biomasse des arthropodes terrestres a été estimée pour chaque site à partir de la masse individuelle moyenne de chaque taxon puis un flux journalier a été calculé (en $g.j^{-1}.m^{-2}$). Chaque piège a permis de capturer une moyenne de 54 individus identifiés comme arthropodes terrestres. De 21 à 30 taxa ont été capturés par site. Les diptères Cecidomyiidae et les collemboles dominaient le flux d'arthropodes terrestres vers les cours d'eau. L'intensité de ce flux variait d'un facteur 7 entre les sites sans qu'aucune tendance linéaire ne puisse être détectée le long du gradient d'ouverture de la canopée ($r = 0,09$; $p = 0,78$; Figure 6). Toutefois, les valeurs maximales ont été rencontrées aux deux extrémités du gradient et les valeurs les plus basses à des niveaux intermédiaires d'ouverture de canopée (Figure 6). Cette tendance non-monotone a été corroborée par l'ajustement d'un modèle polynomial d'ordre 2 aux données (coefficient de détermination : $R^2 = 0,59$; $F_{2,7} = 5,0$; $p = 0,044$). L'abondance des collemboles augmentait d'un facteur 3 le long du gradient d'ouverture de canopée ($r = 0,63$; $p = 0,035$). Ces changements quantitatifs et qualitatifs de proies terrestres ont été interprétés comme une perte de l'habitat pour les arthropodes inféodés à la canopée et, à l'opposé, le développement des communautés d'invertébrés associées à la végétation basse des berges dont l'importance augmentait avec l'ouverture de la canopée (cf. Figure 5).

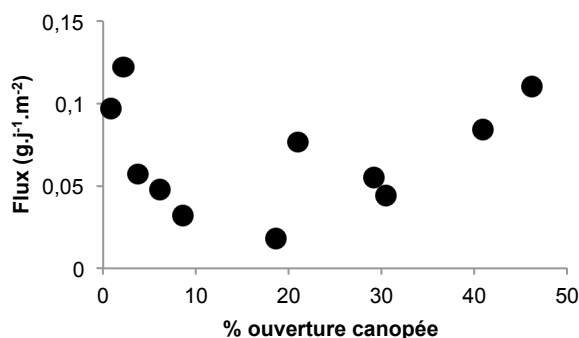


Figure 6 : Relation entre le flux d'arthropodes terrestres vers les cours d'eau et l'ouverture de la canopée de la forêt riveraine.

III.2.2. Arthropodes des berges

Les arthropodes terrestres ont été prélevés sur la partie abrupte des berges à l'aide filet fauchoir en 4 points le long de chaque site. Chaque point d'échantillonnage correspondait à un linéaire de 5 m parcouru 2 fois (double passage). L'opération a été effectuée deux fois, en début et fin d'été (juin et septembre 2012). Chaque échantillon a été fixé dans de l'alcool à

70%. Au laboratoire, les arthropodes ont été identifiés à la famille ou, lorsque cela s'avérait difficile, à des niveaux plus grossiers. Les taxa dominants (abondance moyenne par échantillon >1 individus) étaient, en juin, les Aphidoidea (Hémiptères), les Nematocères (Diptères), les Acariens, les collemboles et les Brachycères (Diptères) et, en septembre, les Brachycères, les Nématocères, les Ichneumonoidea (Hyménoptères) et les Linyphiidae (Arachnides). Cinq familles d'araignées prédatrices d'insectes aquatiques ont été identifiées : Linyphiidae, Araneidae, Tetragnathidae, Thomisidae et Sparassidae. En moyenne, les échantillons collectés en juin et en septembre contenaient le même nombre d'individus et d'espèces (Tableau 4). En dépit de différences assez nettes entre les sites, aucun effet de l'ouverture de la canopée n'a été détecté sur l'abondance et la richesse taxonomique même si des tendances systématiques à l'augmentation étaient observées ($0,35 < r < 0,44$; $p > 0,173$). Les araignées étaient en moyenne 7 fois plus nombreuses dans les échantillons de septembre par rapport à juin. La proportion de Tetragnathidae, une famille de tisseuse de toile spécialisée dans la consommation d'insectes aquatiques émergeant, augmentait significativement avec l'ouverture de la canopée ($r = 0,67$; $p = 0,023$; Figure 7). Ce résultat peut s'expliquer par une plus grande disponibilité en habitat formé par la végétation de sous-bois dans les forêts ouvertes (cf. Figure 5). Il est aussi possible que l'abondance des Tetragnathidae était limitée par la disponibilité en proies d'origine aquatique dans les forêts fermées (Marczak et Richardson, 2008).

Tableau 4 : Abondance (N) et richesse taxonomique (S') des arthropodes terrestres dans les échantillons collectés en juin et septembre 2012 à l'aide d'un filet fauchoir. La valeur moyenne accompagnée de l'erreur standard (entre parenthèses) est donnée pour chaque site et chaque date. Les sites sont classés par ordre croissant d'ouverture de canopée.

site	juin 2012				septembre 2012			
	N		S'		N		S'	
MOUS	28	(9)	7	(3,3)	17	(4)	8	(0,9)
FRAI	5	(2)	4	(0,5)	7	(1)	4	(1,2)
PESQ	5	(3)	2	(0,1)	15	(5)	6	(1,6)
LAMP	19	(10)	6	(0,3)	17	(5)	6	(1,2)
PEYR	55	(10)	10	(0,3)	27	(6)	7	(1,2)
ORBI	31	(6)	8	(0,3)	8	(3)	4	(1,7)
BRG1	30	(9)	6	(0,5)	28	(12)	7	(1,5)
LINO	13	(2)	5	(0,5)	23	(15)	7	(1,4)
SANT	28	(10)	9	(0,5)	34	(7)	12	(1,5)
BRG2	16	(4)	6	(0,0)	10	(4)	5	(1,5)
BERN	61	(19)	10	(0,3)	30	(12)	11	(1,1)

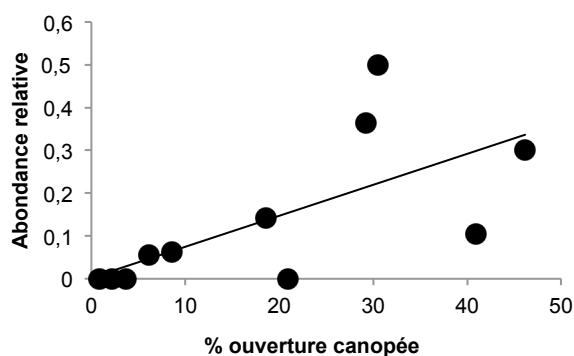


Figure 7 : Relation entre l'ouverture de la canopée et l'abondance relative des Tetragnathidae parmi les Arachnides peuplant la végétation basse des berges.

III.2.3. Insectes aquatiques émergeant

Les insectes aquatiques émergeant contribuent à disperser les nutriments et les polluants vers les milieux terrestres sur des distances parfois considérables (>0,5 km ; Walter *et al.*, 2008 ; Gratton et Vander Zanden, 2009 ; Muehlbauer *et al.*, 2014). Ils sont également une composante essentielle du régime alimentaire de nombreuses espèces d'insectivores terrestres (Nakano et Murakami, 2001). Les flux de proies aquatiques sont contrôlés par la productivité de l'écosystème donneur (cours d'eau), étant lui-même sous l'influence de la végétation terrestre. Les flux d'insectes aquatiques émergeant ont été évalués sur les 11 sites à 5 occasions, entre juillet 2012 et avril 2013, à l'aide de pièges à émergence (voir Malison *et al.*, 2010 pour les détails techniques relatifs aux pièges). Les périodes d'échantillonnage correspondaient à des pics d'émergence (été, début de l'automne et printemps) et les pièges ont été déployés lorsque les conditions météorologiques étaient stables, en dehors d'épisodes pluvieux. Sur chaque site, 4 pièges à émergence (surface piègeante unitaire de 0,25 m²) ont été installés pendant deux jours. Quatre faciès ont été systématiquement échantillonnés : un secteur courant (radier), un secteur lent (mouille), l'interface eau-terre (piège à cheval entre l'eau et la berge), et un secteur d'atterrissement dans le lit du cours d'eau (cailloux ou blocs partiellement émergés). Les insectes ainsi piégés ont été collectés à l'aide d'un aspirateur, puis congelés avant détermination de la masse après séchage à l'étuve (70°C pendant 48h). Les flux d'insectes par site et par faciès ont été exprimés en mg.j⁻¹.m⁻².

Les flux d'insectes émergeant atteignaient un pic en été (juillet et août ; moyenne : 16,1 mg.j⁻¹.m⁻² ; écart-type : 5,2). En début d'automne et de printemps, ces flux étaient 30 fois inférieurs (moyenne : 0,50 mg.j⁻¹.m⁻² ; écart-type : 0,3). Globalement, les surfaces exondées en contact direct avec la ligne d'eau (atterrissements et berges) se sont révélées être des zones privilégiées d'émergence des insectes adultes (contribution cumulée > 50% ; Figure 8). L'importance relative des mouilles et des radiers était fortement dépendante de la date d'échantillonnage sans lien apparent avec une dynamique saisonnière (Figure 8). L'influence de l'ouverture de la canopée sur le flux d'insectes aquatiques évaluée par corrélation de Pearson différait entre les faciès et les dates d'échantillonnage (Figure 9). Les atterrissements montraient des corrélations positives, assez stables dans le temps en comparaison des autres faciès (Figure 9). Toutefois, aucune de ces corrélations ne s'est avérée significative ($p > 0,05$). Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que l'hétérogénéité micro-topographique du lit des cours d'eau pourrait faciliter le transfert des proies d'origine aquatique vers la forêt. Aussi, en homogénéisant la morphologie des habitats aquatiques (Sweeney *et al.*, 2004 ; Lecerf *et al.*, 2012), la déforestation et les coupes à blanc sont susceptibles de réduire les flux d'insectes aquatiques émergeant. En outre, nos résultats suggèrent que les faciès d'atterrissement devraient être échantillonnés de manière préférentielle.

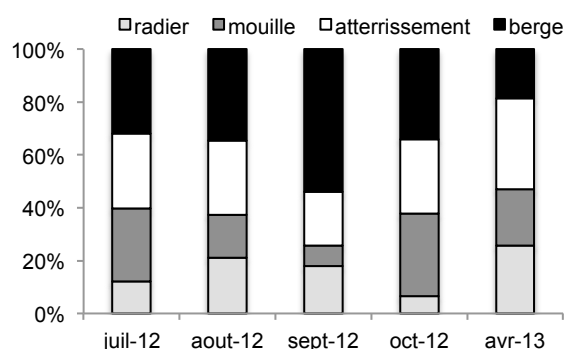


Figure 8 : Contribution (en pourcentage de biomasse) des différents faciès aux flux d'insectes aquatiques émergeant en fonction des dates d'échantillonnage.

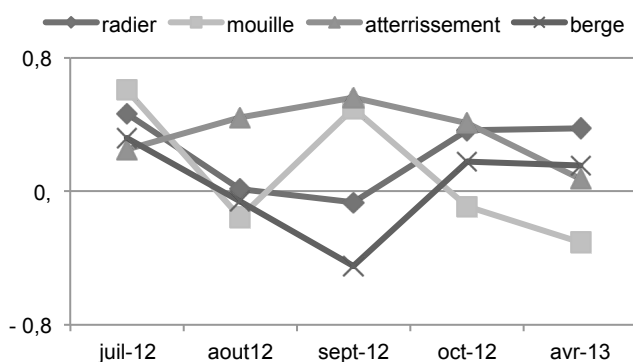


Figure 9 : Coefficient de corrélation de Pearson calculé entre l'ouverture de la canopée et le flux d'insectes aquatiques émergeant pour chaque faciès et occasion d'échantillonnage.

III.3. Ressources trophiques et communautés animales

III.3.1. Les végétaux comme ressources de base

La canopée forestière influence quantitativement (stocks) et qualitativement (production primaire autochtone versus litières terrestres) les ressources disponibles à la base des réseaux trophiques aquatiques. Nous avons estimé les stocks de litières au printemps (mars), été (juin) et automne (novembre) 2011 en prélevant le sédiment dans 4 zones de courant (radiers) et 4 zones de dépôt sur une surface de 0,05 m² et une profondeur de 5 cm. Les quatre échantillons de chaque faciès ont été mis en commun avant de quantifier la masse de la fraction organique par site. Les données pour les deux faciès ont ensuite été agrégées en faisant une moyenne pondérée par la proportion relative de zones d'érosion et de dépôt dans chaque site (Tableau 5). Les stocks ont été exprimés en g de matière sèche par mètre carré de cours d'eau. Les stocks étaient très faibles au printemps à la suite des crues hivernales (14 g.m⁻²) et très élevés (>4 kg.m⁻²) en automne durant la chute des feuilles qui coïncidait également avec des débits relativement faibles. En été, les stocks étaient au moins dix fois plus élevés qu'au printemps (245 g.m⁻²), indiquant un apport de litières en provenance des secteurs amont et/ou des berges. La disponibilité de la matière organique terrestre tendait à augmenter avec l'ouverture de la canopée ($r > 0,31$; Tableau 5). Cette tendance était significative en été ($r = 0,88$, $p < 0,001$). Ce résultat entre en contradiction avec l'évolution inverse des apports verticaux de litières aux cours d'eau le long du gradient d'ouverture de la canopée (cf. Figure 3). Plusieurs explications sont concevables : 1) les sites ouverts retiennent plus de litières et/ou celles-ci se dégradent moins vite que dans les sites fermés ; 2) les stocks estivaux de litières dépendent moins des apports verticaux que des apports longitudinaux (advection amont-aval) et/ou latéraux (litières des berges et des versants).

Tableau 5 : Habitats benthiques et stocks de litières sur les 11 sites classés par ordre croissant d'ouverture de la canopée.

site	Surface d'habitat		Stock de litières (g.m ⁻²)		
	%zone d'érosion	%zone de dépôt	printemps	été	automne
MOUS	89	11	7	46	3812
FRAI	90	10	6	111	2767
PESQ	93	8	8	122	5528
LAMP	64	36	7	188	1473
PEYR	88	12	6	142	2206
ORBI	54	46	14	189	1317
BRG1	93	7	18	254	2549
LINO	94	6	29	197	4033
SANT	88	12	20	478	13133
BRG2	74	26	6	501	3058
BERN	75	25	36	469	10606

Dans les cours d'eau de tête de bassin, les plantes aquatiques sont rares et les algues attachées à la surface du sédiment grossier contribuent de manière substantielle à la production primaire autochtone. Cette production primaire est limitée par la disponibilité de la lumière (Wotton et Power, 1993 ; Kiffney *et al.*, 2004) et, par conséquent, la suppression de la canopée, totale ou partielle, devrait engendrer une augmentation de la biomasse d'algues benthiques (p.ex. Kiffney *et al.*, 2003). Nous avons évalué la biomasse des algues en déterminant la teneur en chlorophylle-a du biofilm se développant sur la surface de galets au printemps, en été, et en automne 2011. Un prélèvement stratifié (3 galets collectés sur 4 zones le long de chaque site) a permis d'obtenir un échantillon représentatif par site et par saison. Le biofilm a été extrait des galets en brossant la surface supérieure dont l'aire a été déterminée par analyse d'image. La suspension organique a été passée sur un filtre en fibre de verre (Whatman GF/F). Les filtres ont été conservés au congélateur (-80°C) avant de procéder à l'extraction de la chlorophylle a à l'acétone et à sa quantification par spectrophotométrie (Steinmann *et al.*, 2007). La biomasse d'algues a été exprimée en µg de chlorophylle a par mètre carré de substrat.

Les résultats issus de ces analyses ont mis en évidence une variation saisonnière forte de la biomasse d'algues dans les cours d'eau, avec un pic de chlorophylle en été (5400 µg.m⁻² en moyenne) et des valeurs minimales en automne (27 µg.m⁻² en moyenne). Aucun effet de l'ouverture de la canopée a été détecté quelle que soit la saison (-0,46 < r < -0,26 ; p > 0,17 ; Figure 10). Les biomasses d'algues semblaient donc être déterminées par d'autres facteurs que la lumière. En fait, la température pourrait expliquer les tendances saisonnières avec une forte biomasse estivale des algues malgré un ombrage maximal par la canopée. L'absence d'effet « canopée » pourrait aussi s'expliquer par une adaptation des communautés algales aux conditions de luminosité ambiante. Au niveau des communautés, des remplacements de taxa ont été rapportés en relation avec l'augmentation de la disponibilité en lumière (Kiffney *et al.*, 2003). Afin de vérifier cette hypothèse, une étude chimio-taxonomique des pigments photosynthétiques a été menée sur des échantillons de biofilm prélevés en septembre 2012. Afin de comparer les sites sur la base de communautés algales de même maturité, le biofilm a été prélevé sur des substrats artificiels (carrelages en gré, 4 par sites) incubés préalablement pendant 1 mois dans les cours d'eau. Dix pigments (Chlorophylle C2+C3, Phéophorbide a, Fucoxanthine, Violaxanthine, Diadinoxanthine, Zeaxanthine, Lutéine, Chlorophylle b, Chlorophylle a et Phéophytine a) ont été quantifiés par HPLC après extraction au méthanol (Majdi *et al.*, 2011). Le logiciel CHEMTAX (version 1.95 ; Mackey *et al.*, 1996) a été utilisé pour estimer la biomasse relative de trois groupes dominants d'algues, les diatomées (algues brunes), les chlorophycées (algues vertes), et les cyanophycées (algues bleues) à partir des concentrations en pigments (Majdi *et al.*, 2011). Les résultats ont révélé une prédominance (60-98 %) des diatomées dans les échantillons. Les chlorophycées contribuaient de manière très variables (<1-39 %) à la communauté algale. Les cyanophycées ne représentaient qu'une fraction infime de la biomasse d'algues (<1 %). Pour ces trois groupes, les variations entre sites étaient indépendantes de l'ouverture de la canopée (-0,49 < r < 0,50 ; p > 0,11). Pourtant, des corrélations de force équivalente, mais de signes opposés, étaient observées pour les diatomées (r = 0,50) et les chlorophycées (r = -0,49), suggérant potentiellement un effet de la canopée sur la structure et la composition taxonomique des communautés d'algues (Figure 11). Par exemple, sur les 5 premiers sites du gradient d'ouverture de la canopée (MOUS, FRAI, PESQ, LAMP), il existait une tendance nette au remplacement des chlorophycées par les diatomées (Figure 11).

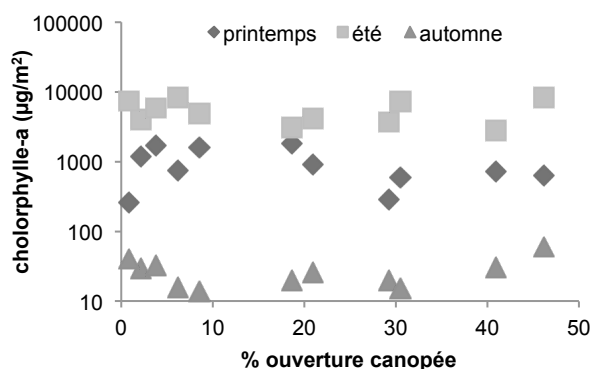


Figure 10 : Relation entre la biomasse d'algues sur les galets, déterminée par la teneur en chlorophylle a, et l'ouverture de la canopée. Chaque symbole correspond à une saison.

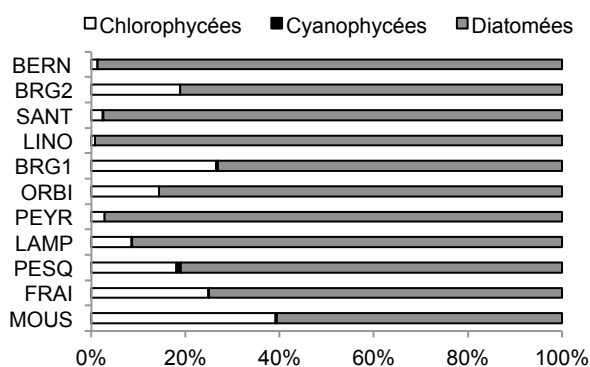


Figure 11 : Structure des communautés d'algues, déterminée à partir de l'importance relative (en pourcentage de chlorophylle-a) des trois principaux groupes taxonomiques. Les sites sont classés par ordre décroissant d'ouverture de canopée (de haut en bas).

III.3.2. La méiofaune

La méiofaune est constituée de micro-invertébrés benthiques dont la taille est comprise entre 0,05 et 0,5 mm. Ces organismes vivent dans les interstices des sédiments fins et du biofilm, se nourrissant de matières organiques particulaires fines, d'algues, de bactéries, de champignons, ou de petites proies animales. Si la biologie et l'écologie de la méiofaune sont bien documentées, ce groupe est rarement inclus dans les études évaluant l'impact des perturbations anthropiques sur les écosystèmes aquatiques. L'exploitation forestière peut influencer la méiofaune via des changements d'habitat (p.ex. sédiments fins) et de ressources (p.ex. algues). Dans les cours d'eau forestiers, le bois mort est un substrat abondant et potentiellement attractif pour les invertébrés (Eggert et Wallace, 2007). Afin d'étudier la méiofaune associée au bois mort et sa réponse au gradient d'ouverture de canopée, 8 bâtons en bois non-traité (dimensions 2 x 15 x 0,1 cm) ont été placés le long de chaque site en septembre 2012 et ont été récupérés 117 jours plus tard. Au laboratoire, la surface de chacun des bâtons a été brossée et grattée, et les sédiments et les invertébrés ont été passés sur une colonne de tamis de 500 et 50 µm. La fraction retenue sur le tamis de 50 µm a été traitée par centrifugation en gradient de densité afin d'éliminer les particules inorganiques et ne conserver que la méiofaune (Pfannkuche et Thiel, 1988). Après fixation (formol à 4 %) et coloration (rose de Bengal à 1 %) des organismes, 150 individus ont été sélectionnés au hasard et identifiés au niveau du groupe (nématodes, rotifères, harpacticoidae, tardigrades, gastrotriches, insectes et oligochètes). De 20 à 30 nématodes ont été aléatoirement retenus afin de procéder à une identification taxonomique poussée (travail effectué en collaboration avec Pr. W. Traunspurger de l'université de Bielefeld, Allemagne). Les densités ont été exprimées par unité de masse de bâton.

La densité totale de la méiofaune sur les bâtons variait entre les sites de 73 à 885 individus par gramme de bois. Cette forte variabilité n'est pas expliquée par l'ouverture de la canopée de la forêt ($r = 0,02$; $p = 0,96$). Les nématodes (38-62 % de l'abondance totale), les tardigrades (10-34 %) et les rotifères (10-28 %) étaient les trois groupes les plus représentés dans nos échantillons (Figure 12). L'abondance relative des différents groupes variait sensiblement entre les sites ; néanmoins, aucun lien évident avec l'ouverture de la canopée n'a été constaté (Figure 12). Concernant les nématodes, 49 taxa, principalement des espèces, ont été identifiées sur l'ensemble des échantillons. De 11 à 19 taxa ont été trouvées par site (Tableau 6). Les mangeurs de dépôt, se nourrissant principalement de bactéries, étaient majoritaires (69-97 % d'abondance) dans les échantillons. Les masticateurs (omnivores et prédateurs), les suceurs de cellules, et les mangeurs d'algues étaient représentés par de faibles effectifs. Comme pour la méiofaune totale, aucun lien n'a été constaté entre l'ouverture de la canopée et la structure des communautés de nématodes. Dans l'ensemble, nos résultats ne suggèrent pas d'influence de la forêt sur la méiofaune associée au bois mort.

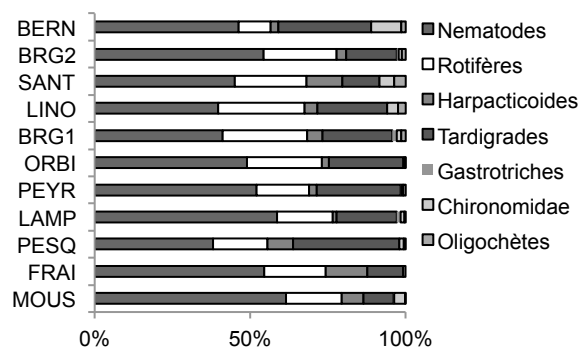


Figure 12 : Structure des assemblages de la méiofaune (abondance relative) à la surface de bâtons incubés 117 jours dans les cours d'eau. Les sites sont classés par ordre décroissant d'ouverture de canopée (de haut en bas).

Tableau 6 : Communauté de nématodes colonisant la surface des bâtons en bois incubés dans 11 cours d'eau (classés par ordre croissant d'ouverture de canopée). Les densités sont exprimées en nombre d'individus par gramme de bois. DF (Deposit Feeder) = mangeur de dépôts, C (Chewer) = masticateurs, S (Suction feeder) = suceur de cellules, EP (Epistatic feeder) = mangeur d'algues.

Taxon	MOUS	FRAI	PESQ	LAMP	PEYR	ORBI	BRG1	LINO	SANT	BRG2	BERN
DF B <i>Alaimus parvus</i>				4,8							
DF B <i>Alaimus primitivus</i>			1,3								
DF B <i>Anaplectus granulatus</i>	0,6										
DF B <i>Aphanolaimus aquaticus</i>	1,0										
DF B <i>Aphanolaimus</i> sp.					2,0						
DF B <i>Eumonhystera cf pseudobulbosa</i>	49,8	18,4	58,5	104,6	22,9	50,6	132,8	69,6	10,4	144,5	8,8
DF B <i>Eumonhystera dispar</i>	10,1	3,9	10,1	50,3	12,6	4,0		9,5	8,9	10,1	7,6
DF B <i>Eumonhystera longicaudata</i>	4,4	1,0	3,5	4,8	3,4	7,5	6,4	1,8	0,1	7,1	3,6
DF B <i>Eumonhystera simplex</i>	0,6		1,8	14,3		2,4		2,7		2,5	
DF B <i>Eumonhystera vulgaris</i>	103,3	15,8	42,2	110,0	59,1	56,3	40,7	56,0	7,2	127,0	30,7
DF B <i>Metateratocephalus crassidens</i>			4,8	8,0	6,0	2,6	4,7	4,3		5,1	
DF B <i>Monhystera lemani</i>							1,8				
DF B <i>Plectus acuminatus</i>	6,5			1,4	2,0	1,2	11,0		0,6	16,3	
DF B <i>Plectus aquatilis</i>	15,6		3,8	13,1	5,1	4,1		2,1	0,4	5,1	0,8
DF B <i>Plectus cirratus</i>	0,6		3,0	2,9			5,2	4,3	0,7		0,6
DF B <i>Plectus opisthocirculus</i>	8,7	1,0		13,3	5,4	14,5		1,8	2,5		5,0
DF B <i>Plectus</i> sp.										3,6	
DF B Rhabditidae										2,5	
DF B <i>Rhabdolaimus aquaticus</i>						2,1					
DF B <i>Rhabdolaimus terrestris</i>					1,1						
DF B <i>Teratocephalus terrestris</i>					2,0	1,9					
DF B <i>Theristus cf agilis</i>						2,6					
DF B <i>Theristus</i> sp.									1,0	2,5	
C O <i>Fictor fictor</i>	9,7	2,6	3,8	8,0	8,3	54,1	9,7	0,9	0,1		
C O <i>Tobrilus gracilis</i>	4,4						4,7				1,2
C O <i>Tobrilus pellucidus</i>			1,8	6,6		3,6	1,6	0,9		5,1	
C O <i>Tobrilus</i> sp.							1,7				
C O <i>Tobrilus stefanskii</i>							1,6				
C O <i>Tripyla glomerans</i>						1,2					
C P <i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>		2,6		0,9			1,8				

Suite du Tableau 6

Taxon	MOUS	FRAI	PESQ	LAMP	PEYR	ORBI	BRG1	LINO	SANT	BRG2	BERN
C P <i>Ironus</i> sp.				4,8							
C P <i>Mononchus cf aquaticus</i>									0,3		
C P <i>Mononchus truncatus</i>							1,6				
C P <i>Paractinolaimus macrolaimus</i>			1,8	14,0					0,4		
S F <i>Aphelenchoides parietinus</i>							1,7			10,1	
S F <i>Ditylenchus acutus</i>								0,9			
S F <i>Filenchus vulgaris</i>			1,6	0,9	1,1	1,9					
S F <i>Tylenchus</i> sp.			1,3								0,6
S O <i>Epidorylaimus consobrinus</i>		1,3									
S O <i>Eudorylaimus agilis</i>		1,3			1,1					8,7	
S P <i>Cephalenchus cf hexalineatus</i>							1,2				
S O <i>Mesodorylaimus</i> sp.	4,4										
S P Pratylenchidae/Belonolaimidae											2,4
EF A <i>Achromadora micoletzkyi</i>							1,8				
EF A <i>Achromadora ruricola</i>									0,1		0,6
EF A <i>Ethmolaimus pratensis</i>	0,6	1,0		9,7	4,3	1,9		2,1			
EF A <i>Prismatolaimus intermedius</i>	1,5					3,1	1,6			10,3	1,2
EF A <i>Prodesmodora circulata</i>							1,8				
espèce non-identifiée		1,0					4,7				1,2
richesse spécifique	16	11	14	18	15	19	19	13	13	15	13

III.3.3. Macroinvertébrés benthiques

Les macroinvertébrés benthiques (>0,5 mm) sont traditionnellement utilisés comme bioindicateur de l'intégrité écologique des cours d'eau. De nombreuses études ont souligné la sensibilité de cette communauté à un large éventail de perturbations d'origine anthropique. Néanmoins, les indices biotiques (p.ex. IBGN) ont été élaborés et calibrés pour l'évaluation des cours d'eau soumis à de fortes pressions anthropiques causant des dégradations notables de la qualité de l'eau. L'impact de l'exploitation forestière sur les cours d'eau se traduit principalement par des changements dans la disponibilité en ressources de base (litières terrestres et producteurs primaires aquatiques) et des modifications de l'habitat physique (hydrologie, morphologie du lit, granulométrie du sédiment). Dans quelle mesure et comment les invertébrés benthiques répondent à ces changements trophiques et physiques dans les cours d'eau de tête de bassin restent à déterminer. Pour cette étude, nous avons échantillonné la communauté de macroinvertébrés benthiques sur les 11 sites au printemps (mars), été (juin) et automne (novembre) 2011 en utilisant un filet Surber de 0,05 m² (mailles de 500 µm). Les prélèvements ont porté sur 4 zones à courant fort (radier) et 4 zones de dépôt (courant lent et substrat fin) par site afin d'obtenir une vision représentative de la communauté. Les quatre échantillons de chaque faciès ont été mis en commun puis congelés (-20°C). Les invertébrés ont ensuite été dénombrés et identifiés, dans la mesure du possible au niveau du genre (Tachet *et al.*, 2000), à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement allant de x8 à x80). La densité moyenne par site a été estimée par pondération des densités par habitat par leur surface relative (cf. Tableau 5).

Au total, 100 taxa ont été identifiés sur les 66 échantillons de macrofaune analysés (3 campagnes x 2 habitats x 11 sites). L'abondance et la diversité étaient maximales en été et similaires entre le printemps et l'automne. Des variations notables de richesse taxonomique ont été observées entre les sites (55-72 taxa), en relation avec une augmentation significative le long du gradient d'ouverture de canopée ($r = 0,60$; $p = 0,050$; Figure 13). Les larves d'éphémères du genre *Baetis*, les diptères Orthocladinae (Chironomidae), et l'amphipode *Gammarus* (crustacés) étaient les invertébrés les plus fréquemment rencontrés. Une analyse de similarité (SIMPER^a; dissimilarité de Bray-Curtis moyenne = 57 %) entre les 4 sites les plus

^a SIMPER (Clarke, 1993) est une méthode permettant d'évaluer la contribution de chaque taxon à la dissimilarité globale entre deux groupes d'échantillon.

fermés (ouverture < 7 %) et les 4 sites les plus ouverts (> 25 %) a permis d'identifier 4 taxa indicateur du type de forêt. Les éphémères *Baetis*, les coléoptères *Dupophilus* (Elmidae) et les plécoptères *Leuctra* (Leuctridae) étaient inféodés aux canopées ouvertes et l'amphipode *Gammarus* était caractéristique des forêts à canopée fermée. La structure et la composition des communautés différaient entre les saisons, et ce notamment en relation avec la phénologie des insectes. Des analyses multivariées (nMDS – distance de Bray-Curtis) ont été utilisées pour visualiser le degré de similarité des communautés entre sites (Figure 14). Au printemps, et contrairement aux autres saisons, la dissimilarité entre sites n'était pas déterminée par les différences d'ouverture de la canopée (Figure 14). Par contre, en été et surtout en automne, les trois sites les plus fermés (MOUS, FRAI, PESQ) se distinguaient assez nettement des 4 sites les plus ouverts (SANT, LINO, BERN, BERG2). Un troisième groupe était constitué de sites d'ouverture intermédiaire (notamment LAMP, BRG1, ORBI).

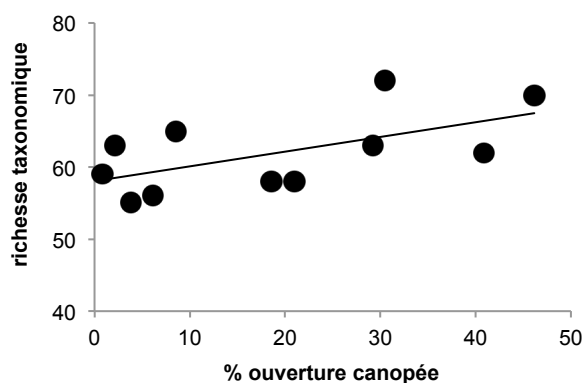


Figure 13 : Relation entre la richesse taxonomique des macroinvertébrés benthiques et l'ouverture de la canopée.

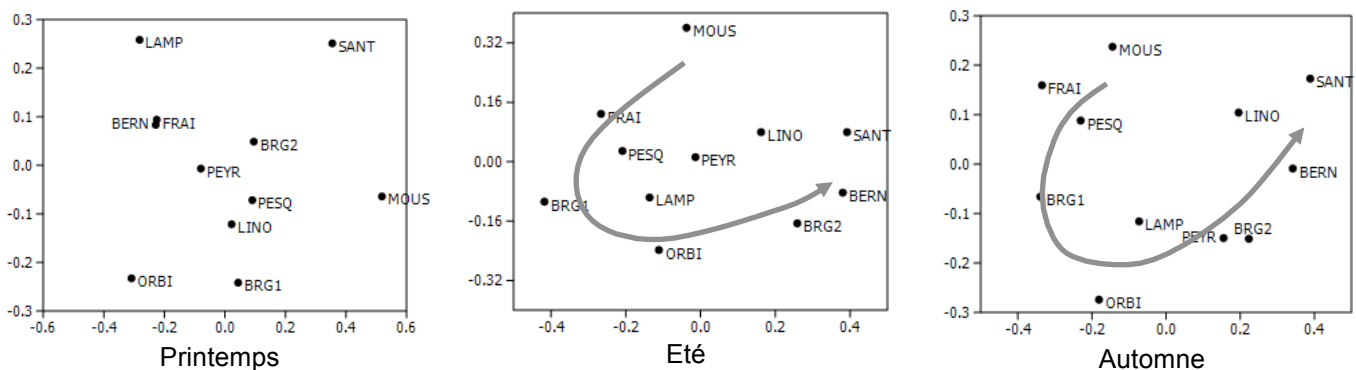


Figure 14 : Ordination non-métrique (NMDS – distance de Bray-Curtis) des communautés de macroinvertébrés benthiques à chaque période d'échantillonnage. La distance entre les points sur les plans est représentative de la dissimilarité des communautés comparées. Le gradient d'ouverture de canopée, lorsqu'il est apparent, est représenté par une flèche.

L'effet de l'ouverture de la canopée sur la diversité et la structure des communautés de macroinvertébrés benthiques est potentiellement déterminé par voie trophique via des changements qualitatifs et quantitatifs des sources de nourriture. Le long du gradient d'ouverture de la canopée, la biomasse relative d'invertébrés détritivore devrait donc décliner, et celle des herbivores devrait augmenter. Pour tester ces hypothèses, chaque taxon a été classifié comme herbivore, détritivore ou prédateur sur la base de leurs traits bio-écologiques (Tachet *et al.*, 2000). La biomasse de chaque groupe trophique a été estimée de manière indirecte sur la base de la masse individuelle moyenne par taxon ou à partir de relations taille-masse disponibles dans la littérature. Les résultats n'ont pas démontré de réponse linéaire marquée des détritivores à l'ouverture de la canopée ($-0,15 < r < 0,19$; $p > 0,58$; Figure 15a). Par contre, comme attendu, la biomasse d'herbivores augmentait avec l'ouverture de la canopée en juin ($r = 0,84$; $p = 0,001$) et en novembre ($r = 0,69$; $p = 0,019$). L'absence de

corrélation significative en mars indique que d'autres facteurs comme la météorologie et l'hydrologie hivernale ont certainement déterminés la biomasse d'herbivores dans les cours d'eau (Figure 15b). Enfin, aucun effet de la canopée n'a été trouvé pour les invertébrés prédateurs ($0,3 < r < 0,5$; $p > 0,139$; Figure 15c).

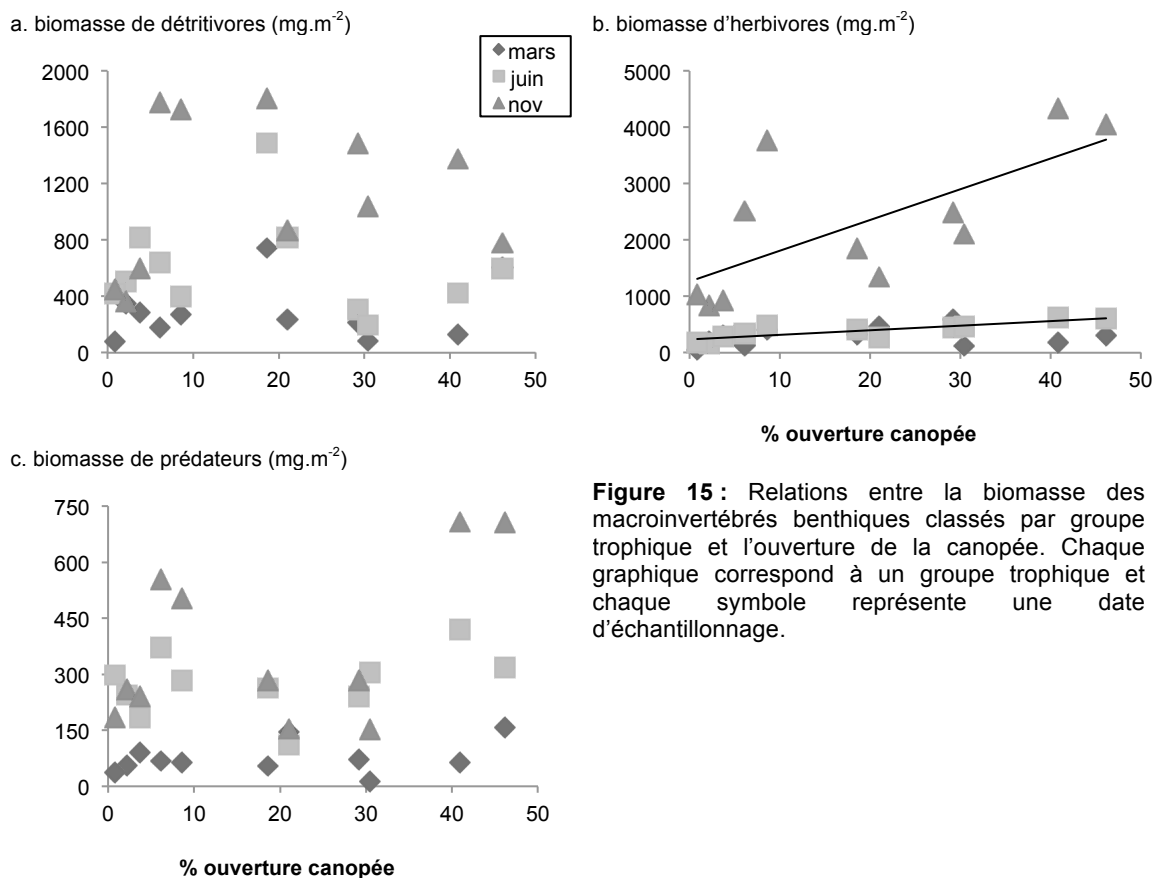


Figure 15 : Relations entre la biomasse des macroinvertébrés benthiques classés par groupe trophique et l'ouverture de la canopée. Chaque graphique correspond à un groupe trophique et chaque symbole représente une date d'échantillonnage.

De par leur position apicale dans la chaîne alimentaire et la fragilité relative de leurs populations (Dobson *et al.*, 2006 ; Estes *et al.*, 2011), les prédateurs sont susceptibles de révéler l'existence de perturbations complexes de leur habitat et des communautés de proies. Si leur biomasse n'indique pas d'effet clair de l'exploitation forestière, ce résultat n'exclut pas la possibilité de changements dans la structure et la composition des assemblages de prédateurs. Afin de tester cette hypothèse, nous avons analysé les assemblages de prédateurs en période d'abondance maximale (juin et novembre) à l'aide d'une analyse en composante principale (ACP) après transformation de Hellinger (Legendre et Gallagher, 2001). Cette méthode permet de détecter des réponses unimodales d'espèces le long de gradients environnementaux et de condenser l'information taxonomique dans des axes synthétiques. Les scores des quatre premiers axes synthétisant chacun plus de 10% de l'information ont été ensuite corrélés à l'ouverture de la canopée (Figure 16). Les résultats ont mis en évidence une corrélation négative entre l'axe 1 (31% d'inertie) et l'ouverture de la canopée en juin ($r = -0,71$; $p = 0,014$) et en novembre ($r = -0,60$; $p = 0,050$). Cette relation a révélé une régression de *Siphonoperla* et *Odontocerum*, au profit de Rhyacophilidae et des Hydracariens, le long du gradient d'ouverture de canopée. En outre, une corrélation positive entre l'axe 3 et l'ouverture de la canopée en juin ($r = 0,78$; $p = 0,004$) a révélé un régression du vers plat *Polycelis* et, au contraire, une augmentation des Hydracariens (Figure 16b). Ces résultats confirment l'idée selon laquelle les assemblages de prédateurs peuvent être de bons indicateurs de l'impact de l'exploitation forestière sur les cours d'eau (Zhang *et al.*, 2009 ; Lecerf *et al.*, 2012).

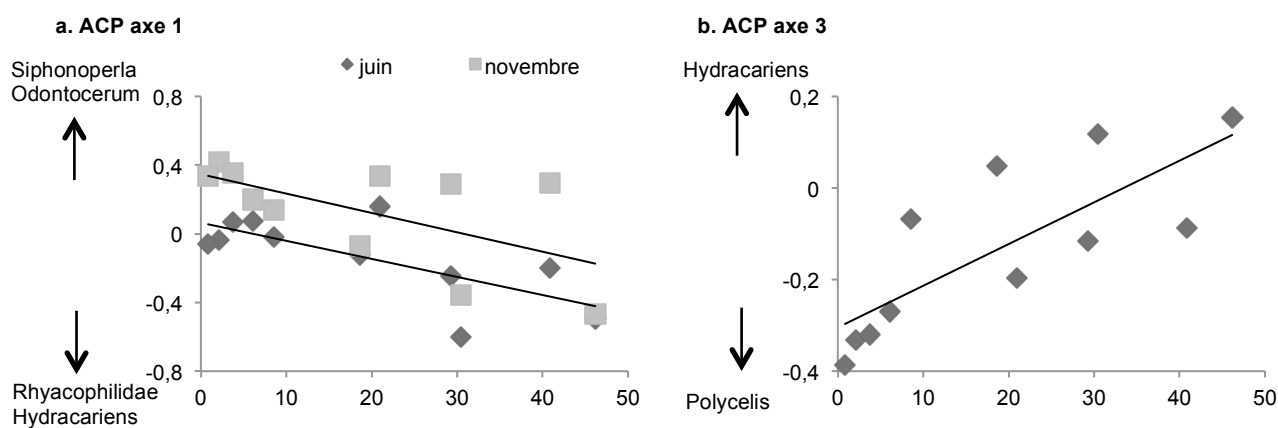


Figure 16 : Relations entre les axes 1 (a) ou 3 (b) de l'ACP sur les assemblages de prédateurs et l'ouverture de la canopée. Les taxa qui contribuent le plus à la définition des axes sont mentionnés.

III.3.4. Poissons

Les communautés piscicoles ont été échantillonnées au printemps (avril 2011) et à la fin de l'été (septembre 2011) par pêche électrique (appareil EFKO FEG 1500) par épuisement des stocks (2 passages successifs). Les limites amont et aval de chaque site ont été barrées par des filets afin d'éviter la fuite des poissons lors des pêches. Tous les sites ne contenaient que des truites communes (*Salmo trutta*) à l'exception du ruisseau le Sant dont la communauté piscicole était majoritairement constituée de petits Cyprinidae d'eau vive et de truites adultes issues d'élevage et introduites pour la pêche. Aussi, cette étude a focalisé sur les populations « sauvages » en excluant le site SANT. Lors de l'échantillonnage, les truites ont été anesthésiées, mesurées au millimètre près, et pesées au dixième de gramme près. Des écailles ont été prélevées afin de déterminer l'âge des individus. Lors de la première pêche (avril 2011), les truites ont été marquées individuellement à l'aide d'élastomères fluorescents en utilisant un code composé d'une combinaison définie par le nombre de marques (1 ou 2), leur couleur (2) et leur localisation sur le corps des poissons (7). Ce marquage a été effectué afin d'évaluer le degré de sédentarité des poissons sur les sites pêchés et de déterminer leur taux de croissance estivale. Au total, 249 truites ont été capturées en avril et 446 en septembre. Le taux de recapture des poissons individuellement marqués s'élevait à 47,7 %, ce qui est assez fort pour une espèce de salmonidés pourtant connues pour être assez mobile dans les réseaux hydrographiques.

L'étude des populations de truites a été basée sur les données collectées en septembre (c.à.d. l'échantillon le plus complet). Les densités étaient globalement assez faibles (< 1 poisson par mètre carré), indiquant une faible productivité piscicole couramment observé dans ces ruisseaux forestiers (Lecerf *et al.*, 2012). La densité totale a été recalculée sans les alevins de l'année (0+) qui, globalement, ont été sous-échantillonnés en raison de leurs très petites tailles. Les résultats montrent une variabilité entre sites assez importante (d'un facteur 5). Les sites différaient également en terme de structure en classes d'âge avec notamment une dominance de juvéniles (1 an) sur tous les sites sauf trois (LAMP, PERY, ORBI). La masse moyenne des individus variait d'un facteur 3 à 4 et la croissance moyenne déterminée par capture-marquage-recapture, d'un facteur 4. Sur l'ensemble de ces descripteurs populationnels, seule la densité de juvéniles changeait de manière linéaire avec l'ouverture de la canopée ($r = 0,63$; $p = 0,050$). Ce résultat est largement déterminé par deux sites très ouverts (LINO, BERN) où les juvéniles étaient très abondants. Au delà de l'influence de ces deux sites, il semble que la densité de juvéniles ait été affectée de manière non-linéaire par l'ouverture de la canopée (Evangelista *et al.*, 2014). Les quatre sites intermédiaires (LAMP, PEYR, ORBI, BRG1) avait les plus faibles densités de juvéniles (Tableau 7). Quoique difficilement perceptible ici, cette tendance est corroborée par les résultats d'une étude précédente portant sur un échantillon différent de cours d'eau de la Montagne Noire (Lecerf *et al.*, 2012).

Tableau 7 : Etude des populations de truite commune (*Salmo trutta*) sur 10 sites (listés du plus fermé au plus ouvert). Les valeurs de densité et de masse individuelle sont données pour les échantillons collectés en septembre. La moyenne et l'erreur standard (entre parenthèses, notée ES) sont données pour la masse et le taux de croissance. Ce dernier a été estimé à partir des individus recapturés dont le nombre est indiqué entre parenthèses.

Sites	Totale avec 0+	Densités (100 m ⁻²)			Masse individuelle fraîche (g)	Taux de croissance estivale individuel (%g.mois ⁻¹)
		Totale sans 0+	Juveniles (1 an)	Adultes (>1 an)		
MOUS	23,6	23,6	10,8	8,9	23,7 (3,4)	3,6 (n = 9 ; ES= 1,7)
FRAI	35,9	24,2	14,0	10,1	12,5 (2,2)	10,0 (n = 15 ; ES = 1,6)
PESQ	22,6	12,3	9,8	2,5	7,6 (1,0)	12,3 (n = 23 ; ES = 6)
LAMP	18,3	12,8	4,4	8,3	24,8 (3,8)	5,4 (n = 9 ; ES = 0,9)
PEYR	52,5	7,3	1,1	5,5	10,0 (2,1)	8,9 (n = 3 ; ES = 0,6)
ORBI	31,7	17,7	5,4	10,8	15,1 (2,8)	5,9 (n = 4 ; ES = 2,3)
BRG1	7,9	7,9	6,6	1,3	23,3 (1,2)	10,8 (n = 4 ; ES = 2,2)
LINO	37,5	37,5	21,7	15,2	19,1 (1,4)	8,9 (n =25 ; ES = 1,2)
BRG2	26,4	19,1	13,8	5,3	18,3 (4,9)	15,5 (n = 9 ; ES = 1,8)
BERN	43,6	30,4	24,7	5,4	14,6 (1,0)	6,2 (n = 9) ; ES = 0,9)

III.4. Structure des réseaux trophiques

III.4.1. Description des réseaux trophiques

L'analyse des isotopes stables est une méthodologie novatrice qui a connu un fort développement au cours de la dernière décennie en tant qu'outil en écologie pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes et quantifier la structure des réseaux trophiques et les interactions biotiques (Fry, 2006; Layman *et al.*, 2012). De par sa capacité à intégrer les processus écologiques sur une durée relativement longue, l'analyse des isotopes stables fournit une mesure représentative de l'énergie réellement assimilée par un organisme, de son niveau trophique ($\delta^{15}\text{N}$) et de l'origine de sa nourriture ($\delta^{13}\text{C}$) (Layman *et al.*, 2012). L'analyse des isotopes stables permet une quantification intégrative des flux d'énergie au sein et entre écosystèmes (Bartels *et al.*, 2012; Layman *et al.*, 2012). Les besoins en interprétation des données issues de l'analyse des isotopes stables ont donné lieu à un développement récent d'outils statistiques et de modèles mathématiques qui permettent une quantification rigoureuse et fine de la structure des réseaux trophiques et de l'intensité des flux d'énergie entre écosystèmes (Layman *et al.*, 2007; Parnell *et al.*, 2010; Jackson *et al.*, 2011). Puisque l'exploitation forestière peut potentiellement modifier la qualité et la disponibilité des ressources de base (litières, algues et proies) et, indirectement, les interactions trophiques entre organismes, l'analyse des isotopes stables apparaît donc comme un outil pertinent dans le cadre de nos recherches.

Lors des suivis des populations de truites (avril et septembre 2011), des prélèvements ont été spécifiquement réalisés en vue de l'analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$). Concernant les poissons, un échantillon non-létal de fragments de nageoires pelviennes a été prélevé sur chaque individu (Cucherousset *et al.*, 2007). Concernant les invertébrés, des spécimens (nombre variable entre taxa en fonction de leur taille pour obtenir une masse sèche suffisante pour les analyses, Jardine *et al.*, 2005) ont été collectés à l'aide d'un filet Surber (aquatiques) et un filet fauchoir (terrestres). Les analyses ont porté sur les taxa dominants et fonctionnellement importants (détritivores, herbivores et prédateurs pour les invertébrés aquatiques et prédateurs et herbivores pour les invertébrés terrestres ; Figure 17). Enfin, des échantillons de producteurs primaires aquatiques (bryophytes) et terrestres (feuilles d'arbre, végétation herbacée) ont été collectés. Après séchage, broyage et conditionnement du matériel biologique, les échantillons ont été analysés dans un laboratoire spécialisé (COIL, Cornell University Stable Isotope Laboratory USA).

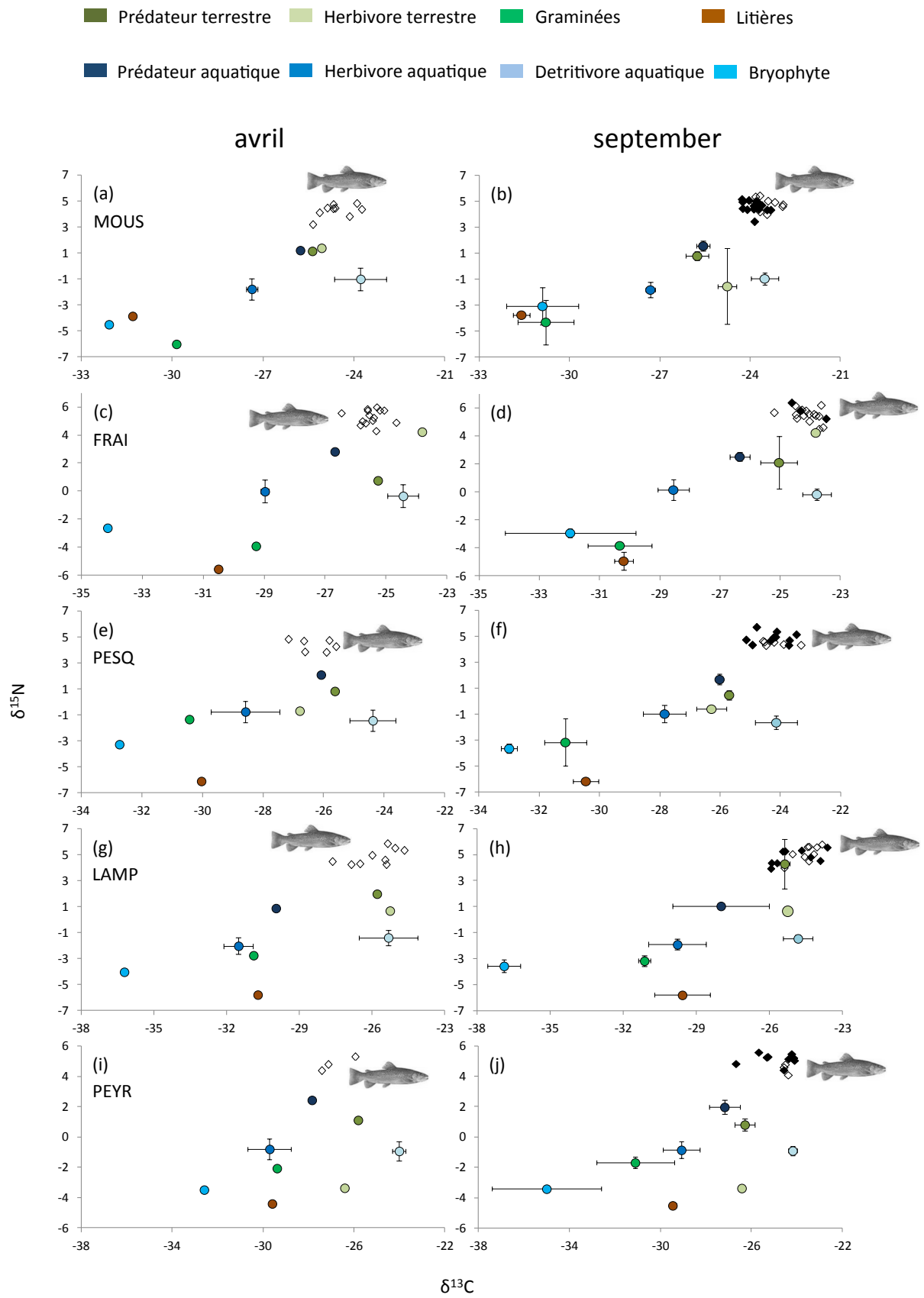


Figure 17 : Structure du réseau trophique de chaque site évaluée à l'aide des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$), au printemps (avril) et en fin d'été (septembre).

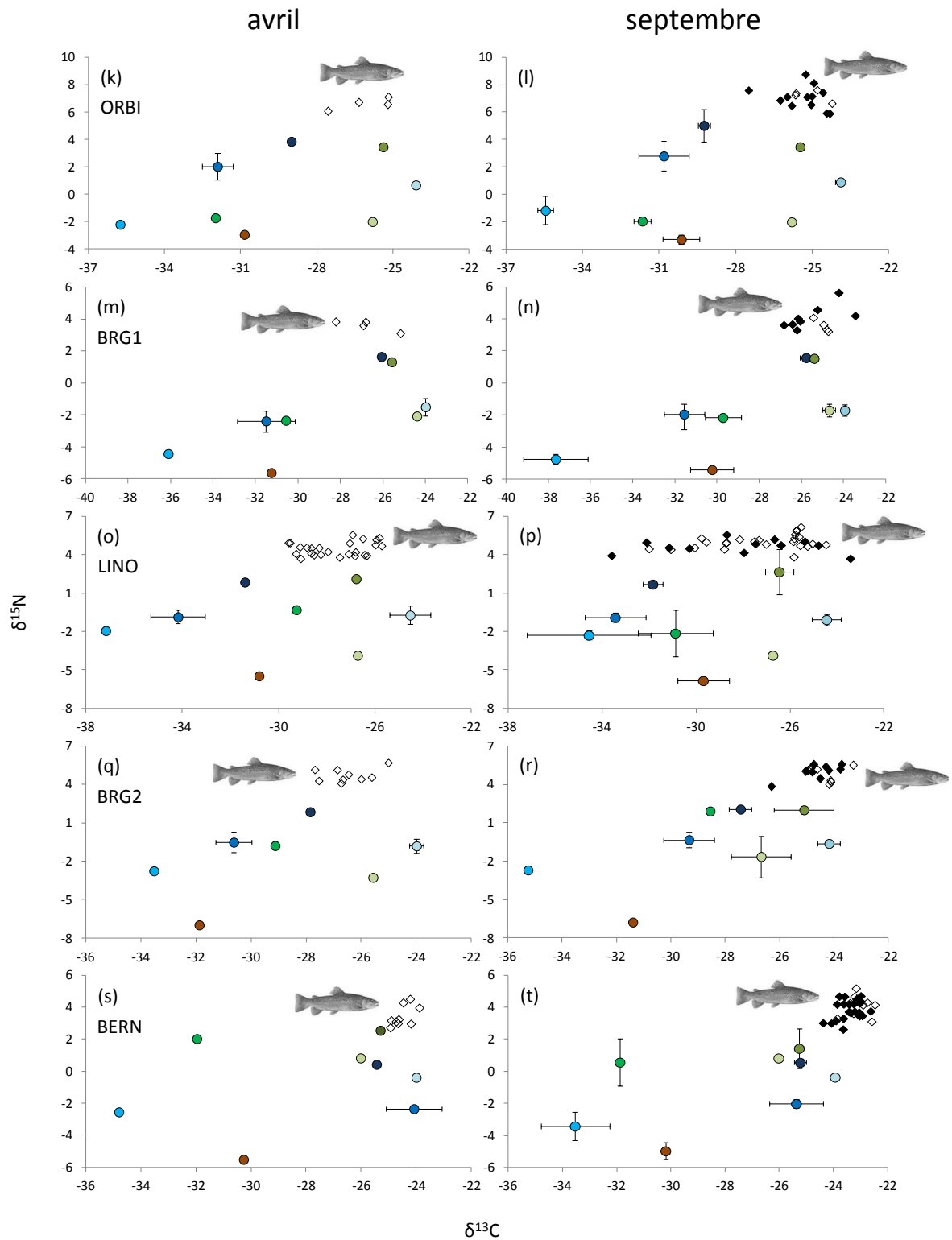


Figure 17 : suite

La représentation graphique des composantes du réseau trophique en fonction des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) a permis de mettre en évidence la cohérence isotopique des réseaux trophiques (Figure 17). Les poissons (*Salmo trutta*) possédaient bien la position trophique la plus haute dans tous les sites avec une valeur isotopique en $\delta^{15}\text{N}$ enrichie par rapport aux proies potentielles (invertébrés terrestres et aquatiques). Concernant les invertébrés, ceux-ci présentaient une variabilité inter-taxon

relativement élevée, reflétant leurs différences fonctionnelles. Par exemple, les prédateurs aquatiques présentaient un niveau trophique ($\delta^{15}\text{N}$) plus important que les herbivores et détritivores aquatiques et une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaire par rapport à ces deux groupes. Enfin, il existait des différences marquées entre producteurs primaires aquatiques (bryophytes) et terrestres (litières et herbacées) et les bryophytes possédaient une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ plus appauvrie que les producteurs primaires terrestres. Il est important de noter ici que les données isotopiques d'échantillons d'algues benthiques (analyses en cours), une source potentiellement importante de nourriture, ne sont pas encore disponibles pour déterminer précisément les sources de carbone utilisées par les invertébrés. La comparaison entre le printemps et la fin de l'été a mis en évidence une bonne stabilité temporelle de la structure des réseaux trophiques (Figure 17). En effet, au sein d'un site, les valeurs isotopiques moyennes de chaque groupe fonctionnel étaient très proches entre les deux périodes. A l'opposé, les résultats ont permis de mettre en évidence l'existence de différences de la structure des réseaux trophiques entre les sites.

III.4.2. Indices de diversité trophique

Compte tenu de la faible variabilité temporelle et la variabilité spatiale substantielle, les valeurs isotopiques des deux saisons ont été moyennées par groupe fonctionnel. Les données ont ensuite été traitées à l'aide d'outils statistiques spécifiques tels que des modèles de mélanges (Parnell *et al.*, 2010) et des métriques de structure des réseaux trophiques (Layman *et al.*, 2007 ; Jackson *et al.*, 2011). L'indice SEAc (surface de l'ellipse standard) dépeint l'étendue de la dispersion de l'ensemble des composantes des réseaux trophiques sur le plan isotopique et, à ce titre, peut être interprété comme une mesure de diversité trophique. L'ouverture de canopée affectait significativement et de manière non-linéaire la structure de l'ensemble du réseau trophique (Figure 18 ; régression polynomiale : $R^2 = 0,77$; $p = 0,006$). Entre 0 et 25% d'ouverture, l'indice SEAc doublait et ensuite diminuait sensiblement au niveau des deux sites les plus ouverts (BERG2, BERN) (Figure 18). Cet effet de l'ouverture de canopée sur la taille du réseau trophique n'était pas causé par une augmentation de longueur de la chaîne trophique puisque nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la canopée sur l'intervalle de variation de l'azote ($\delta^{15}\text{N}_{\text{poisson}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{producteur}}$; $r = 0,1$; $p = 0,805$; Figure 19). Par contre, la canopée influençait la diversité des sources de carbone mesurée par l'intervalle de variation des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ (max-min). En effet, cet indicateur avait tendance à augmenter entre 0 et 25% d'ouverture de canopée puis, au delà, à se stabiliser voire à décliner légèrement (Figure 20 ; régression polynomiale : $R^2 = 0,57$; $p = 0,052$). A l'échelle de la communauté de macroinvertébrés, l'ouverture de canopée affectait significativement et de manière non-linéaire la diversité trophique mesurée par l'indice SEAc sur la base des moyennes par groupe trophique (Figure 21 ; régression polynomiale : $R^2 = 0,86$; $p = 0,001$). Une courbe en cloche très marquée indiquait un maximum de diversité trophique à un niveau d'ouverture intermédiaire correspondant aussi à une diversité maximale des sources de carbone disponibles dans les cours d'eau (*cf.* Figure 20). L'indice SEAc était minimal aux deux extrémité du gradient, vraisemblablement en raison de l'exploitation préférentielle d'un type de ressources par les macroinvertébrés : les litières dans les ruisseaux fermés et les producteurs primaires dans les ruisseaux ouverts.

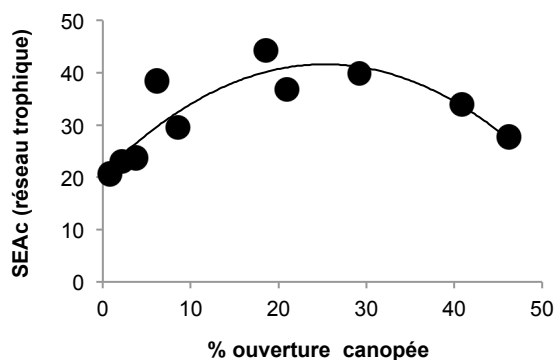


Figure 18 : Relation entre la taille du réseau trophique (indice SEAc – Aire de l'Ellipse Standard) et l'ouverture de la canopée.

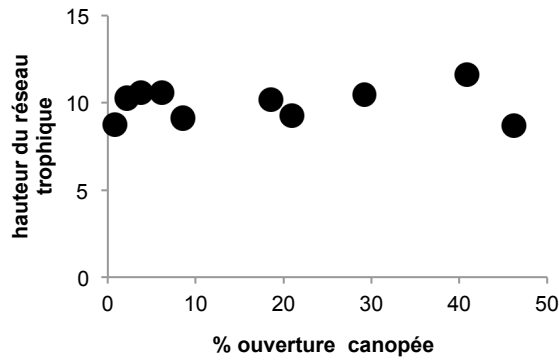


Figure 19: Relation entre la hauteur du réseau trophique ($\delta^{15}\text{N}_{\text{poisson}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{producteur}}$) et l'ouverture de la canopée.

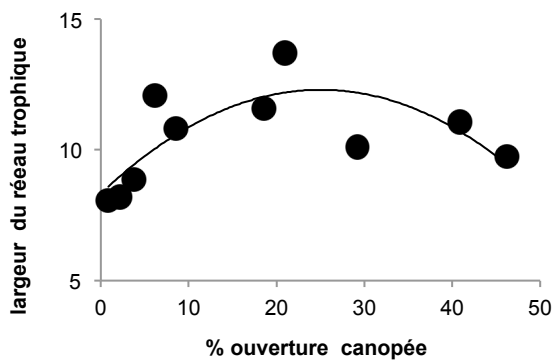


Figure 20: Relation entre la largeur du réseau trophique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{max}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{min}}$) et l'ouverture de la canopée.

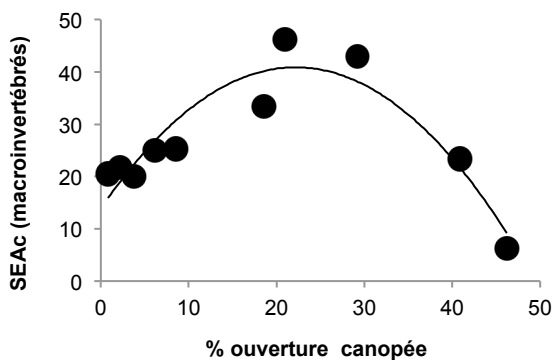


Figure 21: Relation entre la diversité trophique des macroinvertébrés aquatiques (indice SEAc – Aire de l'Ellipse Standard) et l'ouverture de la canopée.

III.4.3. Niche trophique des populations de truite commune

Pour les poissons (*Salmo trutta*), les données isotopiques ont été collectées pour chaque individu d'un an ou plus (petits losanges blancs et noirs sur la Figure 17) afin d'évaluer si la canopée influençait l'utilisation des ressources par ce prédateur de sommet de la chaîne trophique. Seuls les individus sédentaires (marqué en avril et recapturés sur le même site en septembre) ont été retenus pour cette étude populationnelle. Un résultat intéressant était que la taille de la niche trophique (indice SEAb mesurant la variabilité entre les poissons au sein de chaque population) variait avec l'ouverture de la canopée de manière similaire (courbe en cloche ; Figure 22 ; régression polynomiale : $R^2 = 0.70$, $p = 0.015$) que l'indice de diversité trophique des macroinvertébrés (cf. Figure 21) et que la taille du réseau trophique (cf. Figure 18). L'utilisation de modèles de mélange a permis de déterminer la composition du régime alimentaire de chaque population sur la base de 5 catégories de proies. Les prédateurs aquatiques (40% en moyenne) et terrestres (28% en moyenne) contribuaient largement au régime alimentaire des poissons dans des proportions cependant variables entre les sites. La

proportion de prédateurs terrestres tendait à augmenter avec l'ouverture de la canopée, notamment entre 0 et 20% (ORBI) (Figure 23). La proportion d'herbivores était faible (5%) et, contrairement à leur biomasse, n'augmentait pas avec l'ouverture de la canopée (Figure 23). Finalement, l'analyse conjointe des isotopes stables et des contenus stomacaux des poissons (Araújo et al. 2007) a suggéré que les populations de truite commune sur les sites ouverts tendait à être moins généralistes (et donc plus spécialisées sur certaines proies) dans des sites fermés ($r = 0,60$; $p = 0,067$; Figure 24). Dans l'ensemble, ces résultats confirment la capacité des poissons à modifier leur régime alimentaire pour s'adapter aux conséquences de l'exploitation forestière sur les cours d'eau.

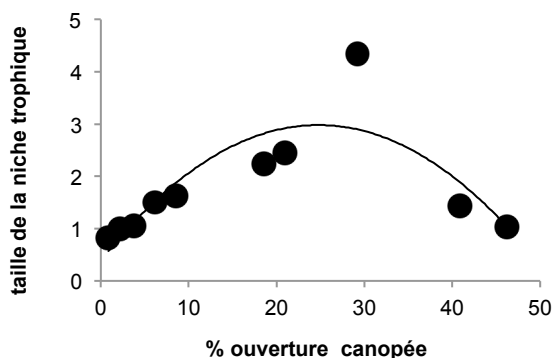


Figure 22 : Relation entre la taille de la niche trophique des populations de truites (indice SEAb – Aire de l'Ellipse Standard Bayésienne) et l'ouverture de la canopée.

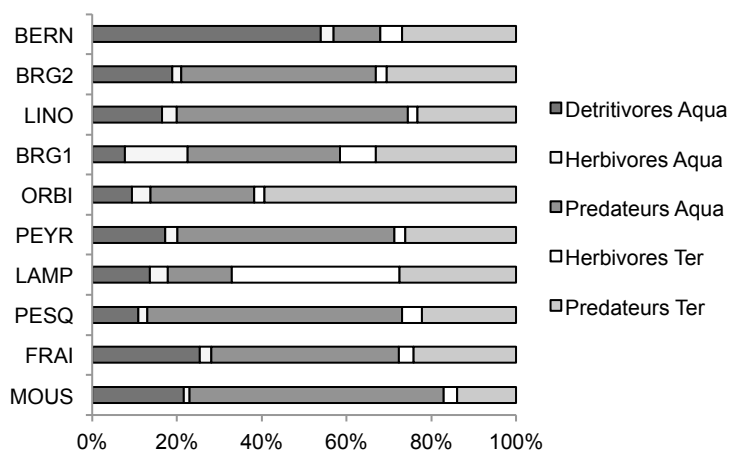


Figure 23 : Contribution de 5 catégories de proies (3 aquatiques et 2 terrestres) au régime alimentaire des truites communes dans 10 sites. Les sites sont classés par ordre décroissant d'ouverture de canopée (de haut en bas).

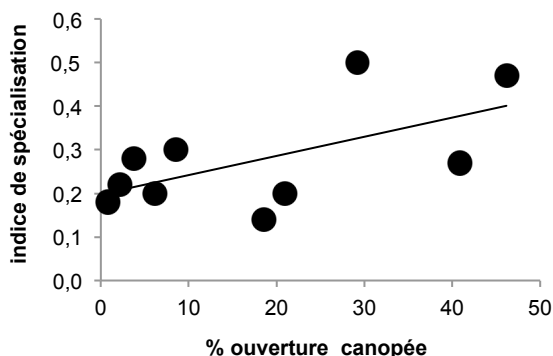


Figure 24 : Relation entre le degré de spécialisation alimentaire des populations de truite commune et l'ouverture de la canopée.

IV. Etudes complémentaires

IV.1. Indicateurs fonctionnels

IV.1.1. Décomposition des litières

La décomposition des litières est un processus clé dans les cours d'eau forestiers dont la productivité est largement soutenue par les apports de débris végétaux terrestres (Wallace *et al.*, 1997). L'utilisation de ce processus pour l'évaluation de l'intégrité écologique des écosystèmes a été proposée par Gessner et Chauvet (2002) qui ont souligné la sensibilité du taux de décomposition à un large éventail de perturbations anthropiques. La gestion forestière intensive fait partie de ces perturbations susceptibles d'altérer le processus de décomposition (Gessner et Chauvet, 2002). Des études récentes ont révélé que des changements subtils de la végétation forestière sur les berges et les versants pouvaient induire des variations non-négligeables du taux de décomposition (Lecerf *et al.*, 2005 ; Kreutzweiser *et al.*, 2008a ; Lecerf et Richardson, 2010 ; Lecerf *et al.*, 2012). Ici, nous avons évalué si le taux de décomposition des litières pouvait changer avec l'ouverture de la canopée. Pour cela, des poches rectangulaires (20 x 15 cm) façonnées avec du grillage plastique de mailles de 5 x 5 mm ont été garnies d'un mélange de feuilles de hêtre collectées à l'abscission et de bâtonnets fins de bois de hêtre (11 x 0,5 x 0,01 cm). Dans chacun de ces sacs, la même masse sèche de feuilles (1 g) et le même nombre de bâtonnets (10 unités = 3,3 g) ont été introduits. Le mélange de feuilles et de bois de l'espèce dominante (hêtre) avait pour objectif de mimer l'hétérogénéité des accumulations de litières dans les cours d'eau. Quatre sacs ont été introduits le long de chaque site en septembre 2012 et retirés 117 jours plus tard afin de déterminer les taux de décomposition. Pour chaque sac et type de matière organique (feuilles et bois), le rapport (R) de la masse finale sur la masse initiale (déterminées après séchage à l'étuve à 70°C pendant 72 h) a été calculé puis converti en taux journalier relatif ($k = -\ln(R)/t$, avec t le nombre de jours d'incubation).

Dans une étude précédente, le taux de décomposition des feuilles de hêtre était influencé par la lumière à une échelle très locale (Lagrué *et al.*, 2011), suggérant que les variations intra-site d'ouverture de canopée pourraient induire des variations du taux de décomposition dans cette étude. Afin de tester l'influence de la canopée aux échelles du sac et du site, un modèle linéaire mixte (Imm) a été construit. Les taux de décomposition variaient entre les sites d'un facteur 8 pour les feuilles de hêtre et d'un facteur 6 pour les bâtonnets. La canopée caractérisée au niveau du site avait un effet positif significatif sur la décomposition des feuilles (Imm : $t = 2,3$; $p = 0,0428$) mais pas sur la décomposition du bois (Imm : $t = 1,4$; $p = 0,179$). Toutefois, la tendance à une décomposition plus rapide dans les sites ouverts était uniquement déterminée par deux sites (SANT et BERN ; Figure 25). La canopée déterminée au niveau de chaque sac n'avait aucun effet significatif sur la décomposition (Imm ; feuilles : $t = -1,3$; $p = 0,215$; bois : $t = 0,5$; $p = 0,593$), confirmant l'idée que les acteurs et les forces agissant sur ce processus sont régulés à l'échelle du tronçon de cours d'eau. Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que l'absence de ralentissement du processus de décomposition avec l'ouverture de la canopée ne permet pas d'expliquer l'augmentation des stocks de matières organiques (cf. Tableau 5).

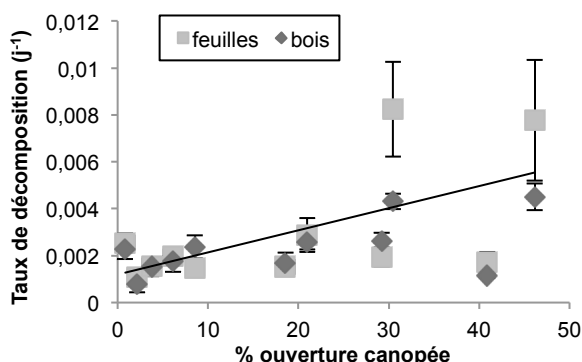


Figure 25 : Relation entre le taux de décomposition des feuilles mortes ou du bois de hêtre et l'ouverture de la canopée. La barre d'erreur représente l'erreur standard de la moyenne par site.

La contribution des microorganismes décomposeurs aux variations des taux de décomposition a été évaluée en corrélant les taux avec la biomasse fongique sur la matière organique. Les champignons aquatiques sont les principaux décomposeurs dans les cours d'eau forestiers et leur biomasse est quantifiable à partir de l'ergostérol comme biomarqueur (Gessner, 2005). Les quantités d'ergostérol variaient de 61 à 1 663 µg.g⁻¹ et étaient corrélées positivement avec le taux de décomposition des feuilles ($r = 0,79$; $p < 0,001$) et du bois ($r = 0,87$; $p < 0,001$). La décomposition du bois étant principalement déterminée par les champignons aquatiques, nos résultats suggèrent donc un fort contrôle des microorganismes sur la décomposition des feuilles et du bois de hêtre dans les cours d'eau étudiés ici.

IV.1.2. Indicateurs fonctionnels alternatifs

Le fonctionnement des écosystèmes est une notion à facettes multiples qu'il convient d'évaluer à l'aide de plusieurs indicateurs complémentaires (Palmer et Febria, 2012). Contrairement aux indices biotiques basés sur l'étude des communautés, les indicateurs fonctionnels mesurent l'importance des stocks de matière et d'énergie et des paramètres dynamiques comme des taux de transformation et de transfert des éléments entre compartiments, et la stabilité de ces taux dans le temps. Ici, nous proposons un cadre général à l'évaluation du fonctionnement des cours d'eau forestiers basés sur la quantification des interactions consommateurs-ressources et animaux-sédiments (Figure 26). Présenté comme un processus complémentaire de la décomposition de la matière organique détritique, la production primaire peut être évaluée simplement dans les cours d'eau en mesurant le taux d'accrétion de la biomasse algale sur un substrat artificiel (Kiffney *et al.*, 2003), en excluant les gros consommateurs (Lamberti *et al.*, 2007). La force des interactions trophiques est aussi susceptible d'informer sur le fonctionnement des écosystèmes puisque les animaux régulent les stocks de ressources de base (litières et algues) via la consommation. L'herbivorie (consommation d'algues) et la détritivorie (consommation de litières) par les macroinvertébrés sont mesurables *in situ* à l'aide de dispositifs d'enclos/exclos. L'inclusion de prédateurs dans des enclos permet aussi de mesurer la force de la cascade trophique, c'est à dire l'effet indirect des prédateurs sur les stocks de litières (cascade « brune ») ou d'algues (cascade « verte »). Le fonctionnement de l'écosystème est aussi basé sur des processus non-trophique. Ici nous avons utilisé une nouvelle méthode permettant de quantifier l'intensité de la bioturbation par les macroinvertébrés dans les zones de dépôt de sédiments fins (De Nadaï-Monoury *et al.*, 2013).

Dans cette étude, 7 indicateurs fonctionnels ont été testés dans un contexte d'exploitation forestière en comparant 3 cours d'eau dans des forêts âgées à canopée fermée (SAN1, LAMP, ORI) et 3 cours d'eau dans des forêts jeunes au niveau de coupes à blanc récentes (BERN, BRG2, MON ; Tableau 1). Les sites ont été appariés sur des critères de similarité morphologique et de proximité géographique.

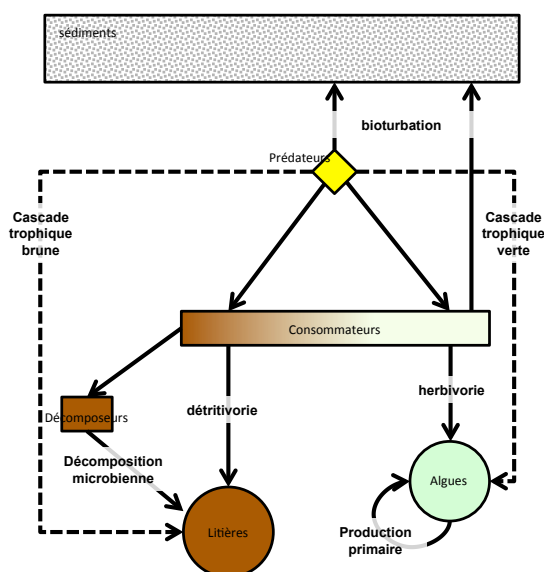


Figure 26 : Représentation simplifiée de l'écosystème lotique faisant apparaître les interactions directes (flèches continues) et indirectes (flèches interrompues) d'intérêt pour évaluer l'intégrité écologique.

Afin de mesurer la production primaire, l'herbivorie et la force de la cascade trophique verte, nous avons utilisé un morceau ($37,5 \text{ cm}^2$) de carrelage rugueux (non-émaillé) comme substrat artificiel pour la colonisation des algues benthiques (Lamberti *et al.*, 2007). Afin de mesurer la décomposition microbienne, la détritivorie et la cascade trophique brune, nous avons utilisé des lots (1 g) de feuilles d'aulne (*Alnus glutinosa*) comme litière. Les substrats minéraux ou organiques ont été introduits dans des cages (dimensions : 16 x 10 x 3,5 cm) dont le fond était garni de graviers. Des cages à fines (0,5 mm) et grosses mailles (5 mm) ont été utilisées pour exclure, respectivement, tous les macroinvertébrés et spécifiquement les gros prédateurs. Afin d'évaluer l'impact indirect de la prédation sur les ressources, une larve de *Cordulegaster boltonii* (env. 3 cm de long) a été introduit dans certaines cages à grosses mailles. Au final, un dispositif expérimental complet était constitué de 6 cages, 3 contenant un substrat minéral (carrelage) utilisé pour quantifier la production primaire, l'herbivorie et la force de la cascade trophique verte, et 3 contenant des feuilles pour évaluer la décomposition microbienne, la détritivorie et la force de la cascade trophique brune. Une cage à fines mailles, une cage à grosses mailles, et une cage à grosses mailles avec prédateur ont été utilisées pour chaque type de substrat (Figure 27). Cinq dispositifs complets ont été installés le long de chacun des 6 sites (total de 180 cages) en septembre 2011 et ont été récupéré 3 semaines plus tard. La biomasse d'algues sur le substrat minéral a été mesurée après grattage du biofilm et extraction et quantification de la chlorophylle a (Steinman *et al.*, 2007). Ces valeurs ont été transformées en logarithme afin de s'approcher d'une distribution normale des données. La production primaire a été estimée comme la biomasse d'algues dans la cage fines mailles (Figure 27 : cage a). L'herbivorie a été estimée comme la différence de biomasse d'algues entre la cage à grosses mailles et la cage à fines mailles (Figure 27: b – a). La force de la cascade trophique verte a été estimée comme la différence de biomasses d'algues entre la cage à grosses mailles avec prédateur et la cage à grosses mailles sans prédateur (Figure 27 : c – b). La masse restante des feuilles a été exprimée comme le rapport entre la masse finale et initiale déterminée après séchage à l'étuve à 70°C pendant 72h. La décomposition microbienne a été évaluée comme la proportion de masse perdue des feuilles dans la cage à fines mailles (Figure 27 : a – 1). La détritivorie a été estimée comme la différence de masses restantes de feuilles entre la cage à grosses mailles et la cage à fines mailles (Figure 27 : b – a). La force de la cascade trophique brune a été estimée comme la différence de masses restantes de feuilles entre la cage à grosses mailles avec prédateur et la cage à grosses mailles sans prédateur (Figure 27 : c – b).

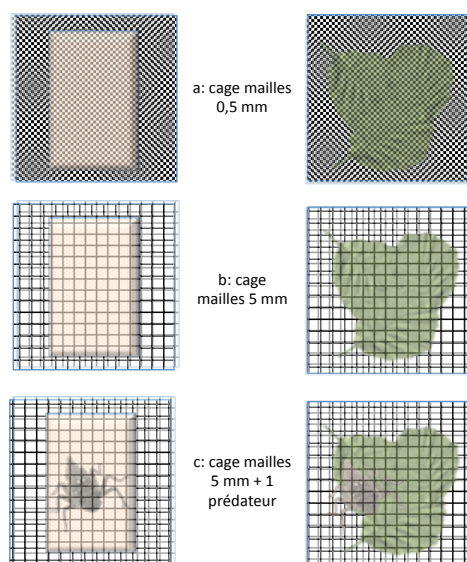


Figure 27 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé dans cette étude. A gauche, les cages contiennent un morceau de carrelage servant de substrat pour la colonisation des algues. A droite, les cages contiennent des feuilles mortes d'aulne. Le prédateur introduit dans les cages (c) est la larve d'odonate *Cordulegaster boltonii*.

La bioturbation a été estimée à l'étiage, en juillet 2011, en évaluant le taux de remaniement de surface des sédiments fins dans 5 zones de dépôt le long de chaque site. Le taux de remaniement sédimentaire a été déterminé en mesurant la dynamique de disparition de luminophores déposés sur le fond des cours d'eau. Les luminophores sont des particules

minérales inertes recouvertes de peinture fluorescente à la lumière UV et dont le grain moyen correspond à celui du sédiment naturel. Les observations ont spécifiquement porté sur des petites surfaces de cours d'eau (283 cm²) délimitées chacune par un tube PVC (20 cm de diamètre) positionné verticalement. Cette méthode permet de quantifier l'activité de remaniement sédimentaire des macroinvertébrés présents sur la placette au moment de l'installation de l'enceinte tout en limitant les autres sources de perturbation (courant, piétinement du gibier, etc.). Après dépôt d'une couche fine de luminophores dans les tubes, la surface a été photographiée sous une lumière UV immédiatement puis après 4, 8, 11 et 15 jours (De Nadaï-Monoury *et al.*, 2013 ; 2014). Ces clichés ont permis de quantifier par analyse d'image la diminution des surfaces couvertes par les luminophores. Pour chaque enceinte, le taux de remaniement sédimentaire a été estimé comme la pente (valeur absolue) de la relation entre le logarithme de la proportion de surface couverte par les luminophores et le temps (en jours).

Pour chacun des 7 indicateurs, nous avons calculé la moyenne et l'écart-type par site. L'effet de l'exploitation forestière a été évalué pour chaque paire de sites (forêt ouverte vs. fermée) en calculant l'indice *d* de Hedges en considérant le site fermé comme 'contrôle'. La moyenne pondérée et l'intervalle de confiance à 95% ont été calculés pour chaque indicateur à l'aide du logiciel MetaWin (version 2.0 ; Rosenberg *et al.*, 2000). D'après ces résultats (Figure 28), l'herbivorie, la bioturbation et la production primaire apparaissent comme les indicateurs les plus à même de détecter un effet de l'exploitation forestière. Les autres indicateurs avaient des indices d'effet (Hedges'*d*) non-différents de zéro. L'herbivorie (valeurs négatives et Hedges'*d* < 0), la bioturbation (valeurs positives et Hedges'*d* > 0) et la production primaire (valeurs positives et Hedges'*d* > 0) étaient plus intenses dans les forêts récemment exploitées que dans les forêts matures. L'effet de la forêt sur la bioturbation a été attribué à une température plus importante (+ 1,5°C en moyenne) des cours d'eau dans les forêts ouvertes (Nadaï-Monoury *et al.*, 2014). Pour la production primaire, la lumière était certainement le facteur prépondérant dans la réponse observée (Kiffney *et al.*, 2003 ; 2004). Pour l'herbivorie, la température et la disponibilité en nourriture sont souvent citées comme les deux principaux facteurs de régulation. L'absence de réponse significative des indicateurs mesurant la contribution des décomposeurs et des détritivores à la décomposition peut s'expliquer par 1) la moindre sensibilité des réseaux trophiques détritiques à l'exploitation forestière ou 2) une variabilité des effets en fonction du contexte environnementale.

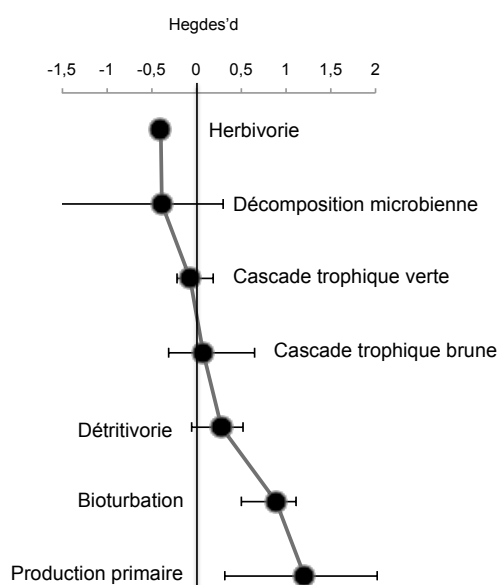


Figure 28 : Réponse de 7 indicateurs fonctionnels à l'exploitation forestière évaluée par l'indice *d* de Hedges. Moyenne et l'intervalle de confiance à 95% estimé par ré-échantillonnage.

Les résultats de cette étude confortent certaines observations et hypothèses faites dans l'étude principale portant sur le gradient d'ouverture de la canopée. En particulier, le contrôle de la biomasse d'algues par les herbivores émerge comme un mécanisme de stabilisation des stocks de producteurs primaires le long du gradient d'ouverture de la canopée (cf. Figure 10). La forte herbivorie dans les milieux ouverts est logique compte tenu de la réponse positive des herbivores à l'ouverture de la canopée rapportée précédemment (cf. Figure 15b).

IV.2. Effet de la diversité des litières

IV.2.1. Introduction

La perte de surface de canopée n'est pas la seule conséquence possible de l'exploitation forestière. De nombreuses pratiques de gestion modifient la diversité, la structure et la composition taxonomique et fonctionnelle des forêts, directement (coupes sélectives ou plantations) ou indirectement (réinitialisation de la succession écologique). Les conséquences de ces changements sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers restent mal connues même si des études de cas sur la régression d'espèces « clés » (Ellison *et al.*, 2005) et l'abondante littérature sur la relation diversité-fonction (Naeem *et al.*, 2010) apportent des indications sur l'ampleur potentielle des effets et la complexité des mécanismes sous-jacents. Puisque la majorité de la production primaire n'est pas consommée par les herbivores et retourne à l'écosystème sous forme de détritiques, les réseaux trophiques détritiques sont en première ligne face aux changements de végétation. Des expériences ayant manipulé la diversité des litières dans des sacs ont démontré des effets sur la structure des communautés et l'efficacité de recyclage de la matière organique (Gessner *et al.*, 2010). Toutefois, ces effets de diversité des litières sont très variables d'une étude à l'autre et aucun principe général n'a encore été démontré pour les écosystèmes forestiers. Des études empiriques comparant des types de végétation tendent également à confirmer l'importance de l'identité et la diversité des litières pour la structure des réseaux trophiques détritiques, sans toutefois établir de lien de causalité indiscutable. L'hypothèse de congruence suggère que la diversité végétale doit promouvoir la diversité aux niveaux trophiques supérieurs. La diversité fonctionnelle des litières est supposée promouvoir la complémentarité d'utilisation de l'habitat et des ressources par les décomposeurs et les détritivores (Hattenschwiler *et al.*, 2005). Par exemple, la présence d'espèces de litières riches en nutriments peut stimuler la décomposition d'espèces réfractaires *via* la translocation de nutriments. A l'inverse, la décomposition d'espèces labiles est susceptible d'être ralentie par la présence d'espèces réfractaires *via* un effet de dilution et de protection face à la fragmentation.

La perte de diversité des litières est une conséquence directe de l'établissement de peuplements mono-spécifiques par coupe sélective ou par plantation. Comme de nombreuses espèces commerciales produisent des litières faiblement dégradables, la qualité des apports de litières est aussi souvent fortement limitée dans les peuplements mono-spécifiques. Les espèces natives de feuillus caducifoliés à bois dur (chênes et hêtre) produisent les litières les moins riches en nutriments et les plus riches en fibres parmi le spectre formé par les espèces de ligneux peuplant les forêts en France. De nombreuses essences incluent également des composés secondaires (phénols, terpènes, etc.) qui interfèrent avec l'activité des détritivores et des décomposeurs microbiens. Dans cette étude, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle une végétation ligneuse diversifiée, composée d'espèces produisant des litières formant un large spectre de qualité et de dégradabilité, favorise la diversité et la dynamique trophique dans les cours d'eau. Nous avons mené une expérience d'ajout de litières diversifiées et fortement dégradables dans des tronçons de 3 ruisseaux coulant au sein de futaie mature de hêtre et ainsi alimentés principalement par des litières faiblement dégradables. Nous avons déterminé les changements de taux de décomposition des litières et d'assemblages de décomposeurs en réponse à l'addition de litières par rapport à des tronçons non-manipulés.

IV.2.2. Matériel et méthode

Nous avons sélectionné 3 petits ruisseaux (de 0,5 et 1 m de large) traversant intégralement des futaies matures de hêtre dans le massif de la Montagne Noire (Tableau 1). La litière (feuilles mortes, fruits et brindilles) de hêtre représentait plus de 80% des stocks de matière organique et les apports de litière d'autres espèces (principalement *Rubus* spp., *Picea abies* et *Ilex aquifolium*) restaient très limités. Sur chacun de ces ruisseaux nous avons établi deux tronçons de 10 à 20 m de long distant de 50 m. L'ajout de litières a été effectué sur le tronçon aval et le tronçon amont a été utilisé comme un contrôle non manipulé. Fin octobre 2012, nous avons déployé 3 filets (mailles 15 x 15 mm ; dimension 2 x 5 m) horizontaux au dessus du sol au sein d'une forêt diversifiée adjacente pour intercepter les chutes de feuilles (dominées par les feuilles de noisetier et de frêne). Chaque filet représentant une surface au sol équivalente à celle des sites (10 m²), le contenu de chaque filet a été transféré toutes les 3 semaines dans le tronçon aval de chaque cours d'eau. En parallèle, les litières de hêtre

fraichement tombées sur les berges des tronçons amont y ont été précipitées afin de simuler le même niveau d'apport supplémentaire de litières qu'au niveau des tronçons aval. Les opérations de manipulation des apports de litières ont duré jusqu'à mi-Décembre 2012.

Six sacs de litières (mailles de 10 mm) contenant des feuilles de chêne pédonculé (5 g) ont été introduits dans chacun des 6 tronçons d'étude afin de mesurer leur taux de décomposition et d'étudier la colonisation par les détritivores et les décomposeurs fongiques. Les sacs ont été prélevés 11 semaines plus tard afin de déterminer 1) la masse de feuilles restantes, 2) la diversité et l'abondance des invertébrés, et 3) l'activité de sporulation des hyphomycètes aquatiques en suivant les protocoles de référence (Graça *et al.*, 2005). L'analyse des données est basée sur un modèle linéaire mixte comparant le tronçon amont avec le tronçon aval (effet fixe) au sein de chaque ruisseau (effet aléatoire).

IV.2.3. Résultats et discussion

L'ajout de litières fortement dégradables et diversifiées dans les cours d'eau a accéléré la décomposition des litières de chêne ($F_{1,32} = 7$; $p = 0,0126$). Cette tendance a été observée sur les trois ruisseaux même si l'amplitude de ces changements variait de manière notable (Figure 29a). La manipulation des litières dans les cours d'eau a également stimulé l'activité de reproduction des décomposeurs fongiques ($F_{1,30} = 4,9$; $p = 0,0349$; Figure 29b) et a augmenté leur diversité ($F_{1,30} = 24$; $p < 0,0001$; Figure 29c). Par contre, aucun effet significatif n'a été détecté concernant la densité ($F_{1,26} = 3$; $p = 0,094$) et la richesse ($F_{1,26} = 1,8$, $p = 0,19$) des invertébrés détritivores (Figure 29d,e). Toutefois, une tendance à l'augmentation de la densité a été observée dans deux des trois ruisseaux étudiés (Figure 29d).

L'ajout de litières fortement dégradables et diversifiées dans des cours d'eau alimentés par des litières dominées par des espèces très peu dégradables a conduit à augmenter la diversité et la qualité des ressources pour les consommateurs aquatiques. Dans la mesure où de la litière de hêtre a été ajoutée dans la section amont du cours d'eau, les apports de litières aux cours d'eau restaient quantitativement les mêmes sur les deux sections. Ce scénario de changement qualitatif de la production de litières permet d'évaluer l'importance de la diversité forestière pour les écosystèmes aquatiques et ainsi d'améliorer notre capacité à prévoir et atténuer les impacts de la gestion sylvicole. La conversion de forêt diversifiée gérée de manière raisonnée en monocultures d'essence à forte valeur commerciale est une pratique très répandue. Dans la plupart des cas, l'essence d'intérêt (chênes, conifères, eucalyptus, peupliers, etc.) produit des litières de faible qualité pour l'écosystème aquatique en comparaison des espèces se développant spontanément.

Nos résultats ont montré que des apports diversifiés de litières aux cours d'eau, incluant des espèces labiles, stimulaient la décomposition de la litière réfractaire présente dans les sacs (feuilles de chêne). Cet effet semblait plutôt déterminé par une voie microbienne que par les détritivores seuls. Les décomposeurs microbiens présents dans les hêtraies pures sont potentiellement limités par la faible quantité de nutriments et la qualité des sources de carbone. La faible dégradabilité et la persistance des feuilles de hêtre dans l'écosystème ont potentiellement conduit à une forte immobilisation des nutriments présents dans les cours d'eau sous forme de biomasse microbienne. Les litières fortement dégradables ajoutées au cours d'eau (principalement noisetier et frêne) étaient riches en nutriments et, par conséquent, les décomposeurs fongiques sur les feuilles de chêne ont pu mieux se développer en exploitant les produits de dégradation transportés par l'eau. Ce phénomène de translocation de nutriments entre espèces de litières est un mécanisme fréquemment évoqué pour expliquer des effets de diversité des litières sur la décomposition. En outre, les litières diversifiées et riches en espèces dégradables ont souvent été associées à une plus grande diversité et/ou activité de reproduction des champignons aquatiques (Laitung et Chauvet, 2005 ; Bärlocher et Graça, 2002).

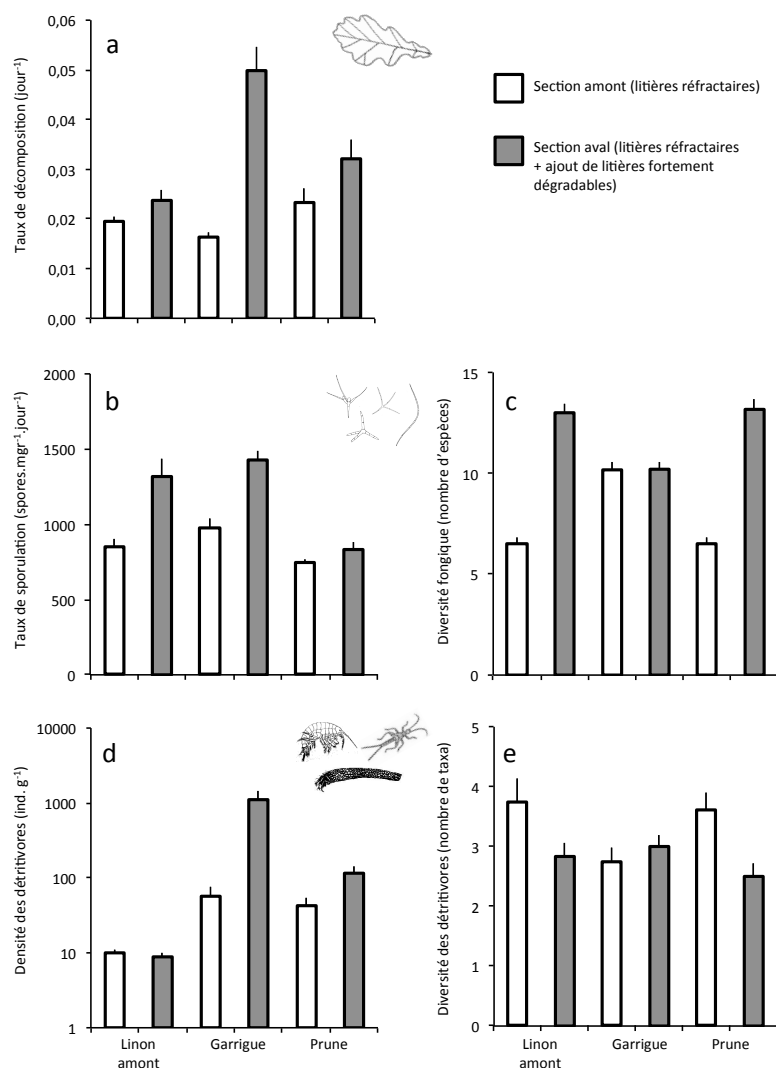


Figure 29 : Effets de la diversité des litières (deux modalités : dominance de litières réfractaires versus mélanges de litières réfractaires et labiles) sur la décomposition des litières (a), l'activité de sporulation des champignons aquatiques (b), leur richesse taxonomique (c), et la densité (d) et la richesse (e) taxonomique des détritivores.

Dans la mesure où les litières constituent la principale source de carbone dans les cours d'eau forestiers (Wallace *et al.*, 1997), une accélération de leur décomposition peut indiquer une meilleure efficacité de transfert du carbone détritique dans les réseaux trophiques et, par conséquent, une plus forte production secondaire. Cette hypothèse n'a pas été vérifiée ici puisque la densité de détritivores n'a pas augmenté en réponse à l'addition de litières dégradables. Il est concevable que notre expérience n'ait pas été suffisamment longue pour pouvoir détecter un effet du traitement sur les populations et les communautés animales. En effet, des chercheurs ont montré que plusieurs années de recul étaient parfois nécessaires afin d'apprécier pleinement l'étendu des changements de production d'invertébrés aquatiques en réponse à des manipulations des apports de litières terrestres (Wallace *et al.*, 1997). Aussi nos résultats ne constituent que des données préliminaires en vue de concevoir des études expérimentales à plus long terme.

Notre étude apporte néanmoins des résultats confirmant la notion selon laquelle le maintien de la diversité fonctionnelle des litières, déterminée notamment en terme de dégradabilité et de qualité, est favorable à la biodiversité aquatique et au fonctionnement trophique des cours d'eau forestiers. Il existe plusieurs fondements à cette hypothèse : 1) la congruence des patrons de diversité entre groupes taxonomiques illustrés par l'étude de Laitung et Chauvet (2005) montrant une corrélation positive forte entre la diversité des litières et la diversité des champignons aquatiques ; 2) le principe d'assurance admettant que la diversité est source de stabilité du fonctionnement des écosystèmes (Ives et Carpenter, 2007 ; Lecerf *et al.*, 2007) ; 3) le concept de continuum des ressources de Cummins *et al.* (1989) considérant que des apports de litières diversifiés formant un large spectre de dégradabilité favorisent la coexistence des espèces de détritivores en assurant une provision continue de nourriture une grande partie de l'année.

IV.3. Effet de l'exploitation forestière sur les écosystèmes lotiques : une méta-analyse

IV.3.1. Introduction

La végétation terrestre et l'occupation des sols sont reconnues de longue date comme étant des facteurs clés déterminant la structure et le fonctionnement des écosystèmes d'eau courante (Thienemann, 1912 ; Hynes, 1975 ; Vannote *et al.*, 1980 ; Allan, 2004). La connaissance actuelle des mécanismes et des processus liant les écosystèmes terrestres et aquatiques dérive largement d'études de cas portant sur des bassins versants affectés par l'exploitation forestière intensive. Ces études ont généralement été motivées par des enjeux de conservation des ressources naturelles (adduction d'eau, stock de poissons) et de la biodiversité. Les impacts de l'exploitation forestière sur la température et la qualité de l'eau, l'hydrologie, et la géomorphologie des cours d'eau sont bien documentés et ont fait l'objet de synthèses qualitatives et quantitatives (Tableau 8). Ces connaissances ne permettent pas de comprendre pleinement la réponse biotique des cours d'eau, notamment parce que l'assemblage des communautés et le fonctionnement de l'écosystème aquatique sont régis par des facteurs écologiques autres que l'habitat physique. Les résultats de nos études empiriques l'attestent : les interactions trophiques jouent un rôle important.

Les algues benthiques, les invertébrés et les poissons sont de sérieux candidats à l'évaluation de l'intégrité écologique des cours d'eau affectés par la gestion forestière (Richardson, 2008). Les invertébrés benthiques sont d'ailleurs largement utilisés en tant que bioindicateurs. Toutefois, les indices biotiques employés en routine ont surtout été développés pour détecter des altérations de qualité d'eau et/ou des altérations drastiques de l'habitat physique, et leur applicabilité au milieu forestier reste incertaine (Thompson et Richardson, 2009). En plus des communautés, les processus écologiques sont susceptibles de renseigner sur l'état de santé des écosystèmes et leur résistance/résilience vis-à-vis des perturbations (Palmer et Febria, 2012). Le processus de décomposition des litières est, depuis une dizaine d'années, présenté comme un indicateur fonctionnel prometteur (Gessner et Chauvet 2002).

La gestion forestière implique des interventions sur le terrain à différents stades avec des impacts sur les cours d'eau potentiellement variables. La coupe des arbres, les opérations qui en découlent (construction de chemins, passage d'engins, etc.), et la dynamique de végétation qui s'en suit sont les stades les plus critiques ayant des effets prévisibles et/ou avérés sur l'écosystème aquatique. C'est pourquoi la plupart des recherches ont porté sur le suivi des cours d'eau pendant et après les opérations d'exploitation forestière, et sur le développement de mesures d'atténuation des impacts. La conservation d'une bande de forêt riveraine sur les deux berges des cours d'eau traversant les parcelles forestières est de loin la mesure de conservation de la biodiversité et des habitats la plus étudiée et la plus appliquée par les gestionnaires, notamment en Amérique du Nord (Richardson *et al.*, 2012). Toutefois, au vu des interrogations sur l'efficacité réelle et le manque à gagner du maintien d'une bande continue de forêt le long des cours d'eau, d'autres mesures de gestion ont été considérées comme l'exploitation en « patches » ou sous forme de coupe sélective au sein de la forêt rivulaire (Kreutzweiser *et al.*, 2005 ; 2010). Il est aussi plausible que l'impact des coupes à blanc sur les cours d'eau devienne négligeable lorsque la surface des parcelles n'est pas exagérée par rapport à la taille du bassin versant (Reid *et al.*, 2010 ; Lecerf *et al.*, 2012).

Nous avons effectué ici une synthèse quantitative des études portant sur l'effet des coupes forestières sur les communautés d'algues, d'invertébrés, et le processus de décomposition des litières dans les cours d'eau. Les poissons ont déjà fait l'objet de synthèses bibliographiques et quantitatives sur le sujet (Northcote et Hartman, 2004 ; Mellina et Hinch, 2009) et n'ont donc pas été intégrés à ce travail. Nos objectifs étaient multiples : 1) déterminer la sensibilité globale des écosystèmes lotiques à la gestion forestière via une approche multi-métrique, 2) hiérarchiser les indicateurs considérés dans les études en fonction de leur sensibilité, 3) hiérarchiser les modes d'exploitation forestière en fonction de leurs impacts. La littérature étant particulièrement riche en données sur les invertébrés, nous avons inclus dans cette analyse plusieurs métriques (abondance, diversité taxonomique et fonctionnelle).

Tableau 8 : Impacts de l'exploitation forestière sur les composantes physiques des cours d'eau. Les citations correspondent à des synthèses des connaissances acquises.

Composante	Tendances	Citations
Température	Réchauffement de l'eau en été dans les coupes à blanc Modération par le maintien de bandes forestières le long des cours d'eau	Moore et al. (2005)
Hydrologie	Augmentation des débits (durée et intensité) après coupe Effet variable en fonction du climat et du type de forêt	Bosch et Hewlett (1982) Journal of Hydrology Brown et al. (2005) Journal of Hydrology
Sédiments	Production de sédiments issus de la création de chemins de débardage, de l'érosion des versants et des berges déboisés	Croke et Hairsine (2006) Environmental Review
Éléments dissous	Enrichissement des eaux en anions et cations issus du lessivage des sols nus	Kreutzweiser <i>et al.</i> (2008b) Environmental Review
Morphologie du lit	Changement de géométrie du lit. Augmentation des flux sédimentaires longitudinaux et latéraux.	Montgomery (1997) Nature Hassan et al. (2005) JAWARA

IV.3.2. Collecte et analyse des données

La base de données ISI Web of Knowledge a été consultée pour identifier les publications pertinentes pour cette méta-analyse. Les mots clés suivants ont été combinés pour obtenir une liste restreinte de références : FOREST HARVESTING, FOREST LOGGING, CLEARCUT, FOREST MANAGEMENT, RIPARIAN BUFFER, STREAM, RIVER. Les résumés ont été ensuite consultés afin de procéder à la sélection finale des articles à partir desquels les données ont été extraites. Dans la mesure où la majorité des articles étaient spécifiques à certains compartiments biologiques, trois bases de données ont été constituées en fonction de la nature des métriques de réponse : décomposition des litières, algues et invertébrés. Toutes les études retenues incluaient un ou plusieurs sites (ruisseaux ou sections de ruisseau) affectés par des coupes forestières. Afin de mesurer leurs effets, des sites de référence, non impactés par des coupes forestières, étaient généralement inclus. En l'absence de site de référence, une comparaison avant-après exploitation forestière sur le même site était effectuée. Enfin, une minorité d'études étaient basées sur un plan expérimental avant-après-contrôle-impact (BACI). Afin de disposer d'un maximum de données pour procéder à la méta-analyse, nous avons fait le choix d'inclure les données émanant de ces trois approches en considérant comme valeurs de référence les mesures faites sur les ruisseaux non-impactés ou, à défaut, les mesures faites sur le site d'étude avant exploitation forestière. Dans les études portant sur la décomposition des litières, les taux de décomposition avaient été estimés de manière assez variable. Nous avons procédé à une harmonisation des valeurs de la littérature en estimant le temps de demi-vie de la litière dans les cours d'eau (noté T50, en jours). Dans certains cas, les hypothèses suivantes ont été admises pour les calculs : 1) la perte de masse des litières suivait un modèle exponentiel ($R=R_0e^{-k.t}$), 2) le paramètre R_0 du modèle était égal à la valeur théorique de 1. Concernant les algues et les invertébrés, aucune transformation n'a été effectuée sur les variables de réponse.

Nous avons calculé le logarithme népérien du rapport X_i/X_c avec X_i la moyenne des valeurs pour le site impacté et X_c la moyenne pour le site de référence (Hedges *et al.*, 1999). Cette mesure de force de l'effet (noté LR) a pour avantage principal d'être estimable en l'absence d'information sur la variabilité des moyennes. En effet, beaucoup de publications ne documentaient pas ce paramètre de variabilité pourtant communément utilisé comme mesure de précision de l'effet. Leur exclusion de notre analyse sur la base de ce seul critère aurait considérablement réduit la quantité de données à synthétiser. En l'absence d'écart-type pour X_i et X_c , la précision de LR a été estimée ici uniquement sur la base de la taille des échantillons. Nous avons choisi de pondérer chaque LR par le produit entre le nombre de sites impactés inclus dans l'étude (n) et le nombre de dates d'échantillonnage dans le cas de suivi longitudinal

(t). Pour chaque variable de réponse, la moyenne des LR sur l'ensemble des cas d'étude a été calculée comme suit :

$$\overline{LR} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i \cdot t_i \cdot LR_i}{\sum_{i=1}^k n_i \cdot t_i}$$

Avec k le nombre d'études et, pour chaque étude, n le nombre de sites impactés dans l'étude i , t le nombre de dates d'échantillonnage et LR la force de l'effet.

Un intervalle de confiance à 95% a ensuite été estimé par ré-échantillonnage (bootstrap) afin d'évaluer si \overline{LR} différait significativement de zéro. Des régressions linéaires ont été effectuées afin de tester si les méthodes d'étude et le mode de gestion forestière modulaient les résultats.

IV.3.3. Evaluation des données

Les données ont été collectées à partir de 26 articles scientifiques (Tableau 9). Plus de la moitié de ces études provenaient d'Amérique du Nord (USA et Canada) et seulement 5 ont été menées en Europe. Une majorité des cas d'étude a porté sur l'exploitation de forêts boréales de conifères (13 articles) et une minorité s'est intéressée aux forêts de feuillus caducifoliés (6 articles). L'ensemble des études ont concerné des cours d'eau de tête de bassins forestiers (ordre de Strahler < 3) à des altitudes typiquement inférieure à 1 000 m. 14 articles ont rapporté des données sur les invertébrés, 11 articles sur la décomposition des litières et 9 sur les algues benthiques. Une seule étude a traité de ces 3 compartiments à la fois. Les données collectées portant sur 7 variables de réponse ont permis d'effectuer 185 comparaisons entre des sites impactés par des coupes forestières et des sites de référence (Tableau 9). La coupe à blanc des forêts incluant les versants et les berges des cours d'eau était de loin la pratique forestière dont les impacts sur les cours d'eau ont été les plus étudiés. Un nombre significatif d'études a aussi évalué le bénéfice de maintenir un écart entre la zone d'exploitation forestière et le cours d'eau. Cette pratique consiste à conserver une bande de forêt de largeur variable (de quelques mètres à plus de 30 mètres) de part et d'autre des cours d'eau. Enfin, seulement quelques études ont évalué l'impact de modes alternatifs d'exploitation forestière comme les éclaircies par coupe sélective et le maintien de patch de forêt le long des cours d'eau (Tableau 9). La taille des parcelles exploitées variait de quelques hectares à plusieurs centaines, correspondant à des recouvrements de 1 à 100% du bassin versant. En général, le linéaire de cours d'eau impacté dépassait 100 m.

Tableau 9 : Nombre de cas d'étude (=comparaisons par LR) sur lesquels a porté cette méta-analyse. Le nombre d'articles scientifiques d'où ont été extraites les données est indiqué entre parenthèses.

Variable de réponse	Coupe à blanc	Bandes riveraines continues	Eclaircies /Coupes sélectives	Patch de forêt riveraine	Total
Décomposition	52 (7)	12 (3)	3 (1)	18 (1)	85 (10)
Algues	27 (9)	6 (4)	0	0	33 (10)
Abondance totale d'invertébrés	18 (9)	6 (5)	4 (1)	1 (1)	29 (11)
Diversité d'invertébrés	18 (7)	7 (5)	4(1)	1(1)	30 (9)
Invertébrés herbivores	9 (3)	4 (2)	0	0	13 (5)
Invertébrés détritivores	10 (6)	6 (4)	1(1)	1(1)	18 (7)
Invertébrés prédateurs	4 (3)	2 (1)	0	0	6 (3)

IV.3.4. Décomposition des litières

Notre synthèse inclut 85 comparaisons contrôle-impacté provenant de 10 publications. Dans la majorité des cas, la force de l'effet (LR) a été calculée à partir d'une seule paire de mesures du taux de décomposition (comparaison de deux sites ou comparaison avant/après du même site). 36 comparaisons ont montré une réduction du taux de décomposition des litières dans les cours d'eau affectés par une coupe forestière alors que 49 comparaisons ont révélé une accélération (Figure 30). L'ampleur des effets négatifs et positifs était comparable (intervalle de variation du LR comprise entre -1,59 et + 1,40). En moyenne, l'impact des coupes

forestières sur la décomposition des litières était significatif avec une réduction du temps de demi-vie des feuilles dans les cours d'eau impactés correspondant donc à une accélération de la décomposition (Figure 30).

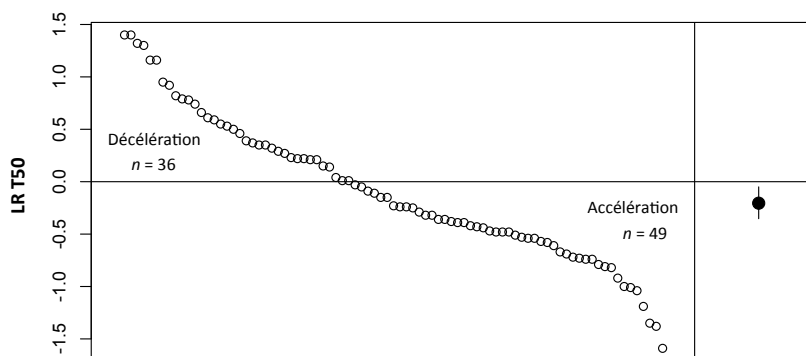


Figure 30 : Impact de l'exploitation forestière sur la décomposition des litières mesurée par le temps de demi-vie des feuilles (T50). Les points blancs représentent les cas d'étude et le point noir représente la moyenne pondérée accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

La grande variabilité de la réponse des cours d'eau aux coupes forestières est en partie expliquée par le temps écoulé entre la coupe forestière et le moment où les mesures du taux de décomposition ont été effectuées (Tableau 10). Les résultats d'un modèle linéaire ont révélé qu'une accélération de la décomposition avait d'autant plus de chance d'être observée que la coupe forestière était ancienne. A l'opposé, les effets négatifs étaient susceptibles d'être détectés juste après la coupe. Par ailleurs, nous avons montré que les différences de taille des mailles des sacs de litières entre les études ne constituaient pas un biais majeur à l'interprétation des résultats (Tableau 10). Les modalités de coupes forestières expliquaient également la réponse variable de la décomposition des litières aux coupes. Les résultats d'un autre modèle linéaire (Tableau 11) ont suggéré que l'accélération de la décomposition était d'autant plus importante que 1) la surface des parcelles exploitées était grande par rapport au bassin versant et 2) la forêt rivulaire était impactée (bandes riveraines inexistantes ou de faibles largeurs).

Tableau 10 : Modèle linéaire testant l'effet de l'âge de la coupe et de la taille des mailles des sacs de litières sur LR du T50.

Paramètre	Intervalle de variation	Coefficient	t	p
Constante		0.51	1.9	0.058
Age de la coupe	de <1 à 20 ans	-0.06	-5.2	<0.001
Taille des mailles	de <1 mm à >10mm	-0.01	<0.1	0.98

Tableau 11 : Modèle linéaire testant l'effet de l'intensité de l'exploitation forestière (% de bassin versant coupé et largeur de la bande riveraine) sur le LR du T50.

Paramètre	Intervalle de variation	Coefficient	t	p
Constante		0.20	1.1	0.255
Pourcentage de bassin versant impacté	1 à 100%	-0.008	-3.1	0.002
Largeur de la bande de forêt laissée intacte le long du cours d'eau	0 à 40 m	0.016	2.4	0.018

IV.3.5. Algues benthiques

Nous avons recensé 33 cas provenant de 10 articles scientifiques qui évaluaient l'impact des coupes forestières sur la biomasse ou la productivité des algues benthiques. Trop peu d'études ont porté sur la réponse des communautés algales pour inclure la diversité dans cette méta-analyse. Ces études sur les algues ont quasi-exclusivement porté sur l'effet des coupes à blanc sans maintien de bande riveraine (Tableau 9). Dans la majorité des cas (25), le développement des algues a été stimulé par les coupes forestières (Figure 31). Une minorité de cas (8) rapporte une inhibition légère de la biomasse ou de la production algale. En moyenne, l'effet stimulant l'emportait (Figure 31). Les plus fortes augmentations de production/biomasse algale apparaissaient lors des deux premières années suivant la coupe forestière (Figure 32). Après deux ans, l'effet des coupes était de moindre ampleur et plus fréquemment négatif (régression linéaire ; pente : $t = -2,2$; $p = 0.036$). Par manque de covariables mesurées sur un grand nombre d'études, nous n'avons pas pu évaluer d'autres sources de variation potentielle de la réponse des algues.

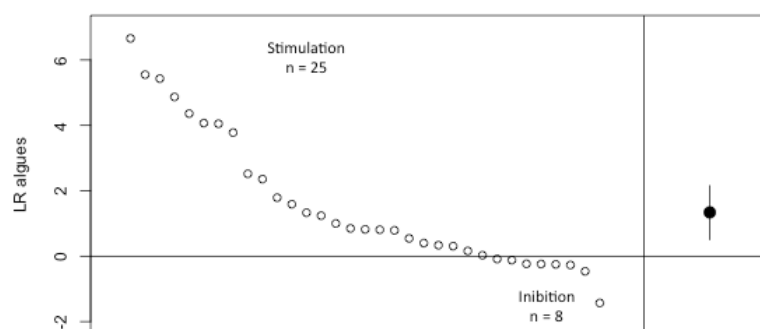


Figure 31 : Réponse des algues benthiques (biomasse ou productivité) à l'exploitation forestière. Les points blancs représentent les cas d'étude et le point noir représente la moyenne pondérée accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

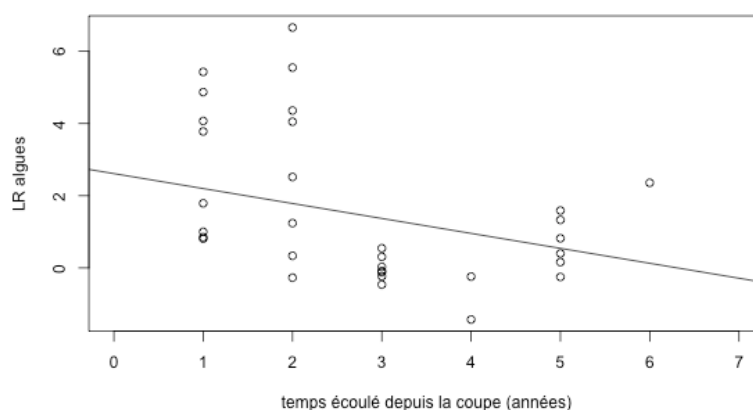


Figure 32 : Relation entre la réponse des algues benthiques (biomasse ou productivité) et l'âge de la coupe.

IV.3.6. Invertébrés

Notre analyse de la réponse des invertébrés à l'exploitation forestière a porté sur 47 cas issus de 15 articles scientifiques. Ces articles documentent au moins l'une des métriques suivantes : l'abondance totale (nombre par échantillon, densité ou biomasse ; $n = 29$), la diversité (richesse taxonomique ; $n = 30$), l'abondance des herbivores ($n = 13$), des détritivores ($n = 18$) et des prédateurs ($n = 6$). Les résultats ont révélé une tendance à l'augmentation de l'abondance des invertébrés dans les cours d'eau traversant des parcelles exploitées ($LR > 0$; Figure 33). Seulement 5 cas issus de 2 publications ont indiqué une tendance inverse ($LR < 0$). L'abondance des invertébrés par groupe trophique (herbivores,

détritivores et prédateurs) répondait de manière significative et positive uniquement dans le cas des prédateurs (Figure 34). Par contre, la diversité des invertébrés n'était pas affectée de manière significative et cohérente par l'exploitation forestière puisqu'il y avait autant de cas d'augmentation que de cas de réduction du nombre de taxa (Figure 35).

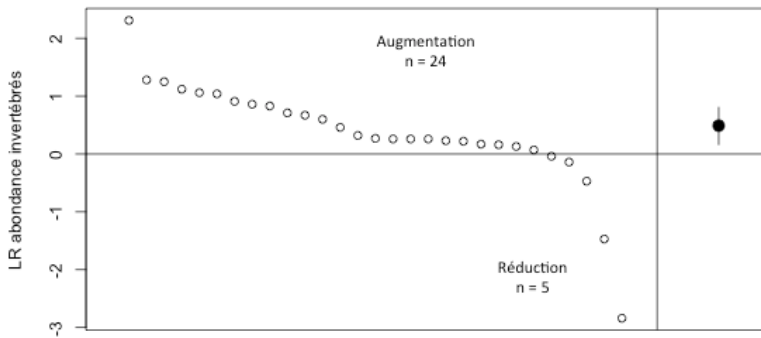


Figure 33 : Réponse de la densité des invertébrés à l'exploitation forestière. Les points blancs représentent les cas d'étude et le point noir représente la moyenne pondérée accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

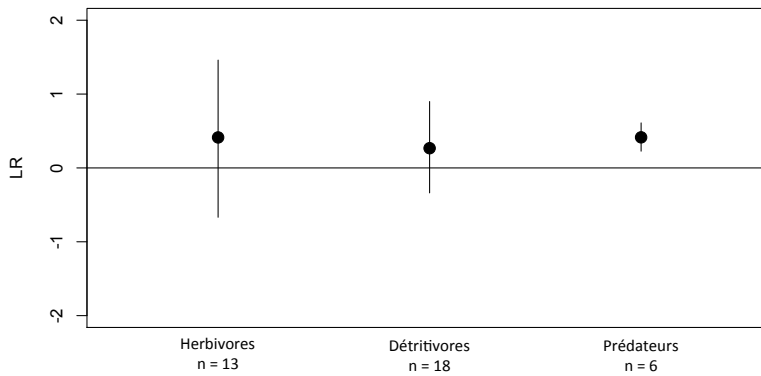


Figure 34 : Réponse de la densité des invertébrés herbivores, détritivores et prédateurs à l'exploitation forestière. Chaque point représente la moyenne pondérée accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

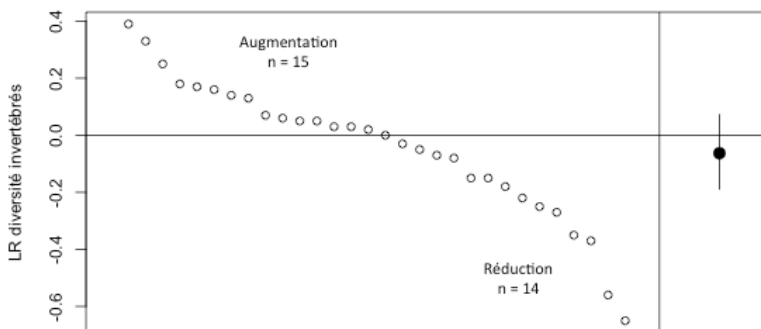


Figure 35 : Réponse de la diversité des invertébrés à l'exploitation forestière. Les points blancs représentent les cas d'étude et le point noir représente la moyenne pondérée accompagnée de son intervalle de confiance à 95%.

Nous avons ensuite évalué si la distance à la berge des coupes, la proportion de bassin versant exploité et le temps écoulé depuis la coupe pouvaient expliquer la variabilité de la réponse des invertébrés à l'exploitation forestière. Seule la régression linéaire entre le LR des détritivores et l'âge de la forêt était significative, avec une pente négative ($t = -2,7$; $p = 0,016$). Aucun lien significatif n'a été trouvé pour les métriques et les facteurs testés ($p > 0,15$). Les détritivores tendaient à réagir positivement quelques années suivant la coupe alors, qu'à plus long terme, une tendance inverse se dégageait (Figure 36).

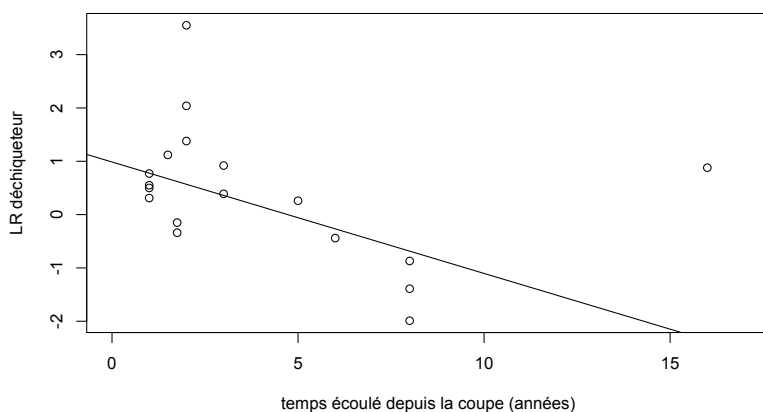


Figure 36 : Relation entre la réponse de l'abondance des détritivores à l'exploitation forestière et l'âge de la coupe.

IV.3.7. Discussion

Cette synthèse quantitative de la littérature permet de faire un état des lieux de la connaissance concernant les impacts écologiques de l'exploitation forestière sur les cours d'eau. Si des tendances générales apparaissent, l'hétérogénéité des réponses et la taille limitée des échantillons restent un frein à la généralisation des résultats présentés ici. Le nombre de cas d'étude est loin de couvrir l'ensemble des territoires et des pratiques sylvicoles dans le monde. Le niveau de connaissance n'est pas en rapport avec les enjeux écologiques et économiques comme l'atteste la quasi-absence de données empiriques pour les forêts tropicales. Nos résultats tendent à conforter l'idée que l'ampleur des changements dans l'écosystème aquatique, occasionnés par les activités forestières, est parfois du même ordre de grandeur que les impacts causés par des perturbations jugées préoccupantes par la gestion de l'eau et des milieux aquatiques. Par exemple, l'effet stimulant des coupes sur le développement des algues benthiques est suffisamment important (en moyenne $\times 5$) pour être comparé aux conséquences de l'eutrophisation (Biggs, 2000). Dans de nombreux cas d'étude, la décomposition des litières et l'abondance d'invertébrés différaient fortement entre les cours d'eau impactés par l'exploitation forestière et ceux de référence (LR = 0,7 ou -0,7), indiquant un changement d'un facteur 2 dans le temps de demi-vie ou la quantité d'invertébrés.

En moyenne, les coupes forestières tendaient à accélérer la décomposition des litières, à stimuler le développement des algues et à augmenter la densité des invertébrés benthiques dans les cours d'eau. Ces effets sont identiques aux effets de l'eutrophisation modérée des cours d'eau (Biggs, 2000 ; Cross *et al.*, 2006 ; Woodward *et al.*, 2012). Les coupes forestières sont susceptibles de stimuler l'activité biologique autotrophe et hétérotrophe via 1) l'afflux de nutriments provenant des sols mis à nu, 2) le réchauffement de l'eau en l'absence de canopée et 3) la disponibilité accrue d'énergie lumineuse pour les producteurs primaires. Ces effets peuvent être indirectement propagés via les interactions biotiques. Par exemple, les invertébrés prédateurs étaient susceptibles de bénéficier de l'augmentation de la disponibilité en proies (densité totale d'invertébrés). L'absence de réponse forte des herbivores aux coupes forestières, malgré l'augmentation significative de leur ressource (algues), pourrait être due à la régulation de leur population par les prédateurs (Lecerf et Richardson 2011). Aussi, comme le confirme les résultats de nos travaux empiriques, les interactions trophiques sont importantes et

doivent être prises en compte afin de mieux apprécier l'impact des coupes forestières sur les cours d'eau.

De nombreux effets des coupes forestières sur les cours d'eau changeaient en direction et/ou magnitude avec l'âge de la coupe. Ces relations peuvent indiquer l'occurrence de perturbations transitoires et une récupération rapide à l'écosystème aquatique. La mise à nu des sols et l'emploi de moyens mécanisés conduisent l'afflux massif de produits d'érosion dans les cours d'eau au cours des mois suivant les opérations sylvicoles. Les sédiments fins sont susceptibles de colmater le lit des cours d'eau, ce qui peut expliquer pourquoi les litières recouvertes de sédiments tendent à se décomposer moins vite juste après la coupe forestière (Webster et Waide, 1982). Les nutriments provenant des sols peuvent contribuer à la forte stimulation de la production primaire dans les cours d'eau les deux premières années après une coupe. Ces effets sont transitoires (Webster et Waide, 1982 ; Croke et Hairsine, 2006 ; Mellina et Hinch, 2009), notamment parce que la repousse de la végétation réduit l'érosion des sols et les sédiments fins sont progressivement exportés en aval. L'établissement de bandes forestières non-exploitées le long des cours d'eau pourrait donc atténuer l'intensité des effets de l'érosion des sols et réduire le temps de récupération des cours d'eau (Broadmeadow and Nisbet, 2004). Cette hypothèse n'a toutefois pas pu être testée statistiquement ici par manque de cas d'étude étudiant la récupération dans le temps des écosystèmes aquatiques.

La régénération de la forêt est certainement un processus clé sous jacent à l'influence de l'âge des coupes sur la réponse écologique des cours d'eau. La formation d'une nouvelle canopée au dessus des cours d'eau restaure l'ombrage avec, pour conséquences principales, la limitation de la prolifération algale et le retour à un régime thermique typique des cours d'eau forestiers. Les forêts jeunes, qui se développaient spontanément dans la plupart des cas d'étude, sont constituées d'espèces à croissance rapide produisant des litières nutritionnellement riches pour les consommateurs aquatiques. En retour, l'exploitation de ces litières par les décomposeurs et les détritivores est susceptible d'augmenter la production secondaire et la décomposition des litières (Lecerf *et al.*, 2005 ; Kominoski *et al.*, 2011). Ce scénario n'est toutefois pas cohérent avec l'amplification de l'effet négatif des coupes sur les détritivores avec l'âge de la forêt (Figure 36). Cette incohérence souligne la complexité des facteurs écologiques et des processus responsables de l'impact de l'exploitation forestière sur les cours d'eau.

Nos résultats conduisent à s'interroger sur l'efficacité des mesures fréquemment adoptées pour atténuer l'impact écologique des coupes forestières sur les cours d'eau. Ces impacts sont supposés d'autant moins importants que la parcelle exploitée est petite (par rapport à la surface du bassin versant) et que la distance à la berge de la coupe (c.à.d. largeur de la bande forestière non coupée) est grande. Ces deux principes ont été vérifiés par des études portant sur les invertébrés benthiques (Newbold *et al.*, 1980 ; Reid *et al.*, 2010). Toutefois, dans cette méta-analyse intégrant plusieurs études, la réponse des invertébrés ne dépendait ni de la taille des parcelles exploitées ni de la distance de la coupe à la berge. La décomposition des litières semble toutefois être modulée par ces facteurs même si le bénéfice de maintenir des bandes de forêt riveraine reste difficile à déduire des résultats du modèle linéaire (Tableau 11). Deux études portant spécifiquement sur la décomposition des litières dans les cours d'eau n'ont pas décelé d'effet de protection par des bandes forestières riveraines (Kreutzweiser *et al.*, 2008a ; Lecerf & Richardson, 2010). Il est plausible que l'efficacité de ces mesures de protection des cours d'eau soit dépendante du contexte environnemental, notamment de facteurs qui ne sont pas détaillés dans les articles scientifiques utilisés dans cette méta-analyse (p.ex. pente des versants).

Les indicateurs inclus dans cette étude sont potentiellement complémentaires. La biomasse d'algues benthiques est mesurée soit sur des galets soit sur un substrat artificiel (p. ex. carrelage non émaillé), par quantification pigmentaire (Biggs, 2000 ; Kiffney *et al.*, 2003). Déterminée en période végétative, cet indicateur est pertinent pour évaluer les effets à court terme des coupes forestières. Le taux de décomposition des litières déterminé par la méthode des sacs à litières est potentiellement applicable pour mesurer les effets à court (sédimentation, apport de nutriments par les sols) et long (régénération de la forêt) termes. Le suivi à long terme de la récupération d'un ruisseau dans un bassin versant exploité des Appalaches (Caroline du Nord, USA) indique que, après 20 ans, le taux de décomposition des litières n'était pas revenu à sa valeur avant exploitation de la forêt. L'extrapolation de ces données suggère que, dans ce cas, le retour aux conditions écologiques initiales prendrait plus de 25 ans. Enfin, l'étude des communautés d'invertébrés benthiques, organismes utilisés en routine pour l'évaluation de la qualité des cours d'eau, reste pertinente dans le contexte de bassins versants

forestiers exploités (Richardson, 2008). Il est intéressant de noter que, parmi les groupes trophiques testés, les prédateurs aquatiques ressortent comme les plus à même de détecter de manière fiable l'effet de l'exploitation forestière. Quoique basée sur un petit nombre de cas d'étude, cette observation prend tout son sens alors que l'on (re)découvre l'importance écologique des prédateurs de sommet des chaînes alimentaires dans les écosystèmes et leur extrême vulnérabilité face aux changements environnementaux induits par les activités anthropiques (Estes *et al.*, 2011).

Pour conclure, cette méta-analyse apporte des informations nouvelles sur la nature et l'ampleur des impacts écologiques sur les cours d'eau, causés par l'exploitation commerciale des forêts. Ces effets s'apparentent à ceux de l'eutrophisation avec des conséquences qui pourraient se propager vers l'aval le long des réseaux hydrographiques. Le taux de décomposition des litières, la biomasse algale, et l'abondance des invertébrés peuvent servir d'indicateur du niveau de perturbation et de la vitesse de récupération de l'écosystème. Ces indicateurs ne démontrent pas toujours l'efficacité des mesures de protection des cours d'eau comme le maintien de bandes forestières le long des cours d'eau ou la réduction de la taille des parcelles exploitées. Il faut toutefois noter que les données empiriques sur lesquelles s'est basée notre étude restent parcellaires et ne couvrent pas l'ensemble des régions et des pratiques sylvicoles employées dans le monde. Par exemple, il existe très peu de cas d'étude portant sur les forêts exploitées de feuillus sous différentes latitudes et sur les pratiques sylvicoles alternatives aux coupes rases.

V. Bilan, conclusions et perspectives

La nature et l'étendu des impacts de la sylviculture sur les cours d'eau pourraient changer selon l'intensité des prélèvements de bois. Bien qu'intuitive, cette idée n'a été que rarement testée. Notre étude « canopée » révèle que, à l'échelle du peuplement, des propriétés écologiques clés de l'écosystème aquatique (p. ex. température, chutes de litières, richesse des invertébrés, etc.) varient de manière prédictible avec l'intensité des éclaircies touchant les berges. Bien que l'ouverture de la canopée reste une mesure indirecte de l'intensité des prélèvements, ces deux variables varient de manière congruente. L'ouverture de la canopée est aussi un critère pertinent pour évaluer la persistance dans le temps des impacts de la sylviculture et la récupération des cours d'eau après coupes. Le fait que, dans la méta-analyse, l'âge des coupes modifie la réponse des cours d'eau à l'exploitation forestière est certainement étroitement lié à la fermeture progressive de la canopée au dessus des cours d'eau durant la phase de régénération de la forêt. Cette méta-analyse suggère aussi que le taux de décomposition des litières dans les cours d'eau change aussi avec la proportion de bassin versant exploité, suggérant que les objectifs en termes d'intensité des prélèvements forestiers doivent être définis aussi à l'échelle du massif forestier (Reid *et al.*, 2010). Il faut toutefois préciser ici, que si notre étude empirique et la méta-analyse apportent des informations complémentaires, les résultats de ces deux approches ne sont pas facilement comparables. Les études incluses dans la méta-analyse portaient majoritairement sur des prélèvements intenses sur les berges et/ou les versants, expliquant pourquoi certaines réponses (p.ex. la biomasse d'algues et le taux de décomposition des litières) apparaissaient plus marquées que dans notre étude « canopée ».

Les effets de la gestion forestière sur le lien forêt-ruisseau ont souvent été étudiés au travers d'études de cas extrême impliquant typiquement des suivis de sites avant et après coupe à blanc (p. ex. Stone et Wallace, 1998) ou des comparaisons de sites avec et sans forêt (p. ex. Sweeney *et al.*, 2004). Dans la plupart de ces études, les impacts écologiques étaient largement déterminés par des effets importants sur les habitats aquatiques (réchauffement de l'eau, sédimentation, hydrologie, morphologie du lit, etc.). Toutefois, certains travaux de recherche fondamentale (p.ex. Wallace *et al.*, 1997) et des études évaluant l'efficacité des bonnes pratiques forestières (p.ex. Lecerf et Richardson, 2010) ont souligné que les impacts de la sylviculture sur les écosystèmes aquatiques n'étaient pas exclusivement transmis par l'altération des habitats. En étudiant des cours d'eau dans un contexte de sylviculture extensive, notre motivation était d'identifier, de quantifier et de hiérarchiser les facteurs écologiques et les processus de régulation du contrôle de la forêt sur les écosystèmes aquatiques.

Les interactions trophiques ont émergé comme des voies privilégiées de transmission et de propagation des effets de la forêt sur l'écosystème aquatique. La dynamique trophique

aquatique est entretenue par les flux de litières et de proies terrestres utilisées par les consommateurs aquatiques. La forêt, en tant qu'« écosystème donneur », induit une régulation par le bas (limitation par la ressource) de la productivité de l'écosystème « receveur » (Wallace *et al.*, 1997). Toutefois, certaines observations effectuées dans le cadre de ce projet suggèrent que le contrôle des ressources par les consommateurs n'est pas forcément négligeable dans les cours d'eau forestiers. Nous n'avons pas trouvé de changements quantitatifs de biomasse d'algues en lien avec l'ouverture de la canopée, suggérant que la lumière n'était pas le facteur le plus limitant. Comme les herbivores répondaient positivement à l'ouverture de la canopée, il est plausible que la pression de broutage ait contrecarré la stimulation de la production primaire par la lumière. Cette explication est d'autant plus crédible que la quantification de la production primaire et de l'herbivorie (partie IV.1.2.) a permis de confirmer la co-occurrence de forces top-down et bottom-up s'exerçant sur la biomasse d'algues. L'herbivorie et, plus généralement, la consommation de ressources sont des processus écologiques clés dans la régulation du fonctionnement des écosystèmes et de leur réponse aux perturbations. Typiquement, les herbivores dans les ruisseaux contribueraient à limiter la prolifération des algues dans les forêts ouvertes, souvent constatée dans des contextes d'exploitations forestières intensives (voir les résultats de la méta-analyse) et considérée comme un phénomène indésirable.

Il existerait des mécanismes de compensation et d'ajustement des écosystèmes aquatiques en réponse aux modifications quantitatives et qualitatives des ressources trophiques causées par les coupes forestières, qu'elles soient partielles ou rases. Un résultat intéressant était que la diminution des apports de litières par la canopée n'induisait pas de modification de stocks de la matière organique dans les cours d'eau. L'explication la plus plausible, quoique non-exclusive, est que la diminution des flux de litières d'arbres était compensée par une augmentation de la production de débris végétaux issus de la végétation basse sur les berges. La hauteur et la biomasse de cette dernière étaient multipliées par 5 le long de notre gradient d'ouverture de canopée, suggérant une contribution importante des herbacés et des ronces aux apports de litières dans les cours d'eau ouverts. D'après plusieurs études, ces débris végétaux peuvent contribuer au maintien des communautés de détritivores dans les cours d'eau dépourvus de forêts rivulaires (Dangles *et al.*, 2011 ; Leberfinger *et al.*, 2011). Les herbes fraîches et les litières de ronce, en raison de leur bonne qualité nutritive, représentent des ressources d'intérêt pour les détritivores qui, par ailleurs, ont un régime alimentaire souvent diversifié et relativement opportuniste. La végétation basse herbacée sur les berges est aussi susceptible de contribuer au flux de proies terrestres vers les cours d'eau (Evangelista *et al.*, 2014). La courbe en U des flux d'arthropodes terrestres (cf. Figure 6) était expliquée, d'une part, par la réduction de l'habitat canopée et, d'autre part, par le développement de la végétation basse des berges supportant une abondante faune d'invertébrés terrestres dans les sites les plus ouverts. Les arthropodes terrestres étaient une source importante de nourriture pour les truites communes et, ainsi, le développement de la végétation de sous-bois en réponse à l'exploitation de la forêt peut expliquer l'absence de conséquences négatives sur les populations de truites. Dans l'ensemble, nos résultats soulignent l'importance de conserver la végétation basse le long des berges, surtout en l'absence d'une canopée forestière.

Les changements induits par la perte de canopée forestière sur les réseaux trophiques aquatiques évoquaient plutôt une adaptation trophique des consommateurs s'exprimant à différents niveaux d'organisation (de l'individu au réseau trophique) qu'un phénomène de désorganisation et de dérive passive du système face à des contraintes nouvelles. Cette idée est particulièrement bien illustrée par les résultats des analyses isotopiques démontrant une forte plasticité de la niche trophique des truites et de la structure des réseaux trophiques. L'expansion et la contraction du réseau trophique et de la niche trophique des truites le long du gradient d'ouverture de canopée (courbes en cloche : partie III.3.) ont été interprétées comme un ajustement de l'écosystème et de ses organismes à la diversité des sources de nourriture disponibles. Il est concevable que cette diversité de l'origine du carbone des ressources était maximale à des niveaux intermédiaires d'ouverture de la canopée correspondant potentiellement à une contribution plus équitable des sources terrestres (litières, arthropodes terrestres) et aquatiques (algues, herbivores, détritivores) à la dynamique trophique. A l'opposé, la diversité de l'origine du carbone des ressources était potentiellement plus faible dans les cours d'eau sous canopée très fermée, dominés par les apports allochtones (litières), et dans les cours d'eau très ouverts, caractérisés par l'exploitation préférentielle des ressources aquatiques (algues) par les herbivores. L'importance de la diversité des ressources trophiques pour les consommateurs a été confirmée par notre étude expérimentale sur la relation diversité-décomposition des litières. Si d'autres travaux de recherche apparaissent nécessaires pour

valider certaines de nos hypothèses, nos travaux ouvrent de nouvelles perspectives d'investigation pour comprendre les déterminants écologiques de l'impact de l'exploitation forestière sur les écosystèmes aquatiques.

La température est souvent citée comme un facteur important responsable de l'impact de l'exploitation forestière intensive sur les cours d'eau de tête de bassin. Ici, la température annuelle de l'eau augmentait de manière linéaire avec l'ouverture de la canopée (+2°C sur l'ensemble du gradient), probablement en relation avec la diminution de l'ombrage prodigué par le feuillage aux cours d'eau. Le réchauffement de l'eau a certainement contribué à stimuler la production primaire et à accélérer le processus de la décomposition des litières et de bioturbation du sédiment dans les cours d'eau ouverts de nos études (cf. partie IV). En outre, certains changements dans la communauté de macroinvertébrés benthiques, largement composée d'espèces sténothermes d'eau froide, pourraient être imputables au facteur température. Toutefois le réchauffement de l'eau étant modéré, aucun effet négatif sur la diversité des macroinvertébrés n'a été observé. Bien qu'il soit difficile de déterminer la contribution relative des contraintes trophiques et métaboliques sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, rien ne laisse penser que la température, seule, puisse expliquer les observations faites dans le cadre de nos études empiriques.

Les résultats de nos études empiriques confirment l'idée selon laquelle la création de larges ouvertures dans la canopée augmente l'énergie, disponible sous forme thermique, lumineuse et chimique, dans l'écosystème aquatique. Ceci crée des conditions favorables à l'occurrence de phénomène d'eutrophisation, notamment lorsque les nutriments ne sont pas limitants. Après une coupe forestière et la mise à nu des sols, la production d'algues benthiques et l'abondance d'invertébrés augmentent généralement comme l'a révélé la méta-analyse présentée dans ce rapport. Cette réponse de l'écosystème aquatique découle généralement d'apports de nutriments provenant des versants. Bien que transitoire (Mellina et Hinch, 2009), ce phénomène d'eutrophisation des milieux aquatiques peut être contrôlé par des pratiques sylvicoles visant à minimiser la perte de canopée au dessus des cours d'eau (limitation de l'énergie) et/ou limiter le transfert de nutriments vers les cours d'eau. Par exemple, le contrôle des nutriments peut être effectué soit à la source (réduire les surfaces exploitées sur le bassin versant) soit en utilisant la végétation riveraine comme filtre (Naiman et Décamps, 1997 ; Broadmeadow et Nisbet, 2004).

L'identification d'indicateurs écologiques était un objectif majeur dans ce programme de recherche. Plusieurs pistes ont été explorées afin de trouver des indicateurs en rapport avec la spécificité des cours d'eau forestiers de tête de bassin. Par exemple, nous avons évalué la pertinence de l'étude des invertébrés vivant à l'interface terre-eau en relation avec l'ouverture de la canopée. Ni les invertébrés terrestres échantillonnés dans la végétation basse sur les berges, ni les insectes aquatiques adultes émergeant de l'eau n'ont permis de détecter un effet de la canopée. Toutefois, l'absence de tendances significatives est à relativiser par le caractère exploratoire de nos investigations. Les protocoles d'échantillonnage et le choix des métriques pourraient être améliorés sur la base des enseignements tirés de ce programme de recherche. Les araignées riveraines restent un groupe particulièrement intéressant en raison de leur forte dépendance vis-à-vis des proies d'origine aquatique. Il pourrait ainsi être envisagé de mesurer les isotopes stables sur les araignées riveraines pour quantifier la contribution des différentes ressources à leur régime alimentaire dans différentes situations de gestion de la forêt. Parmi les indicateurs fonctionnels testés, la méthode de détermination de la production primaire utilisée ici apparaît comme le meilleur compromis entre la facilité de mise en œuvre et la sensibilité vis-à-vis des impacts des opérations sylvicoles sur la structure de la canopée (voir aussi Kiffney *et al.*, 2003). Enfin, nos résultats portant sur le processus de décomposition de la litière restent assez mitigés, notamment en raison d'une grande variabilité des réponses aux coupes forestières, mise en évidence par la méta-analyse. Ici, la décomposition des litières s'est révélée être plus sensible aux changements de diversité des apports de litières au cours d'eau qu'à l'ouverture de la canopée.

Ce programme de recherche a été l'occasion d'évaluer pour la première fois la réponse des microinvertébrés aquatiques (méiofaune) à des modifications de la forêt. Cette faune était abondante et diversifiée à la surface des bâtons utilisés comme substrat artificiel. Aucun changement de la structure des communautés (méiofaune et nématodes) n'a pu être mis en évidence en relation avec l'ouverture de la canopée. Une des raisons principales est que ces organismes participaient surtout au réseau trophique détritique dont la structure (détritivores) et le fonctionnement (décomposition des litières) ont globalement été peu modifiés par l'ouverture de la canopée. Parmi les nématodes, une minorité d'espèces et d'individus étaient spécialisés

dans la consommation d'algues (cf. Tableau 6). La dominance d'espèces bactérivores et omnivores dans la communauté de nématodes était certainement plus déterminée par le fonctionnement hétérotrophique des cours d'eau que par la nature du substrat utilisé pour l'échantillonnage (bois mort). En effet, le bois mort est, au même titre que les substrats minéraux grossiers, un support favorable au développement des organismes autotrophes comme les algues (Sabater *et al.*, 1998).

Au final, les macroinvertébrés ont émergé comme des excellents candidats à la bioindication au sein des ruisseaux coulant dans des bassins versants forestiers exploités. La grande sensibilité de ces organismes à des changements subtils de couverts forestiers est illustrée par l'augmentation de la richesse taxonomique avec l'ouverture de la canopée. Nous avons identifié certains consommateurs primaires typiques des cours d'eau forestiers (*Baetis*, *Leuctra* et *Gammarus*) comme des groupes indicateurs pertinents. Concernant *Baetis* et *Gammarus*, nos résultats confirment des observations déjà faites à propos de leur sensibilité aux changements de la végétation rivulaire (p.ex. Stone et Wallace, 1998 ; Franken *et al.*, 2007 ; Göthe *et al.*, 2009). De manière plus générale, l'exploitation forestière a de toute évidence un impact notable sur les macroinvertébrés herbivores et prédateurs conduisant à des changements quantitatifs (abondance/biomasse) et qualitatifs (composition et structure des assemblages). Si la réponse positive des herbivores à la perte de canopée forestière est logiquement attribuable à l'augmentation de la disponibilité de leur ressource, les changements dans l'assemblage des prédateurs observés dans l'étude « canopée » et leur réponse positive aux coupes mis en évidence par la méta-analyse, restent plus difficilement explicables. De par leur position apicale dans la chaîne alimentaire, les prédateurs sont potentiellement affectés par des changements de productivité de l'écosystème et chez les communautés de proies. C'est aussi parmi les prédateurs que l'on retrouve potentiellement les espèces les plus vulnérables face aux perturbations de l'environnement (Dobson *et al.*, 2006 ; Estes *et al.*, 2011).

L'analyse des isotopes stables apparaît comme un outil pertinent et prometteur pour quantifier l'effet de l'exploitation forestière sur les cours d'eau et, vraisemblablement, sur d'autres écosystèmes. L'idée d'utiliser les propriétés intégratives des isotopes stables pour évaluer l'impact de perturbations anthropiques n'est pas nouvelle (p.ex. Cabana et Rasmussen, 1994). Elle continue même à faire son chemin avec notamment le développement de nouvelles méthodes d'analyses statistiques des valeurs isotopiques (p. ex. Layman *et al.*, 2007 ; Walters *et al.*, 2008 ; Layman *et al.*, 2012). Nos recherches ont permis de mettre en évidence des modifications, souvent non-linéaires et complexes, des interactions biotiques et des structures trophiques à plusieurs niveaux d'organisation biologique (spécialisation individuelle, niche trophique des populations, structure trophique des communautés, et réseau trophique dans son ensemble). Même si tous les mécanismes sous-jacents n'ont pu être identifiés (p. ex. modifications des signatures isotopiques des ressources de base versus altérations des flux d'énergie entre, et au sein, des écosystèmes), les effets de l'exploitation forestière semblent être quantifiable à l'aide de cet outil. Nos résultats devraient stimuler de nouvelles recherches dans cette direction afin notamment 1) d'étendre les investigations à d'autres systèmes et d'autres sources et intensités de perturbations, 2) d'affiner les stratégies d'échantillonnage des organismes afin de limiter les coûts analytiques et humains tout en maintenant les capacités de discrimination, et 3) de contribuer au développement d'outils d'analyse et d'interprétation des données ayant pour finalité la bioindication.

Bien que nos études empiriques étaient basées sur un cas d'étude spécifique (forêt de la Montagne Noire), ce programme de recherche a permis d'identifier des mécanismes généraux responsables de l'impact de l'exploitation forestière sur les cours d'eau. La compréhension de ces phénomènes dérive des approches non-taxonomiques (groupes fonctionnels, indicateurs fonctionnels, analyses isotopiques) que nous avons largement utilisées. En comparaison, l'étude taxonomique des invertébrés (macro et micro) dans nos cours d'eau apporte des informations potentiellement moins généralisables à d'autres écorégions. Indépendamment des caractéristiques propres des écosystèmes aquatiques, la diversité des pratiques de gestion et d'exploitation forestière, et l'hétérogénéité des forêts elles-mêmes, induisent nécessairement de la variabilité dans la nature et l'amplitude des impacts sur les cours d'eau. Ce propos est illustré par les résultats de la méta-analyse montrant des différences de réponse des indicateurs en fonction de l'âge de la forêt et/ou de l'application de mesures de protection (p.ex. bandes riveraines) et/ou de la proportion de bassin versant exploité. Aussi, des études expérimentales complémentaires devraient être menées afin de mieux évaluer l'importance relative des pratiques sylvicoles et des facteurs écologiques, et de leur interaction, dans la médiation de la réponse de l'écosystème aquatique à la sylviculture. En parallèle, il serait intéressant de

collecter de nouvelles données sur la structure et le fonctionnement des cours d'eau forestiers dans des régions différentes de sorte à vérifier la pertinence des indicateurs écologiques proposés dans le cadre de ce programme.

En résumé, nos résultats accréditent l'hypothèse selon laquelle les facteurs « trophiques » sont prépondérants dans le contrôle de l'ouverture de la canopée et de la diversité forestière sur la biodiversité et le fonctionnement des cours d'eau. Les communautés riveraines, végétales et animales, changent avec l'ouverture de la canopée forestière, modifiant ainsi qualitativement et quantitativement les apports de litières et de proies aux cours d'eau. La perte d'ombrage par la canopée stimule la chaîne trophique « verte » (algues-herbivores) sans nécessairement augmenter la biomasse de producteurs primaires dans les cours d'eau. La chaîne trophique « brune » (détritivores-litières), elle, semblent être capable de persister et bien fonctionner en milieux ouverts malgré de plus faibles apports de litières d'arbres aux cours d'eau. Des réponses non-linéaires de l'écosystème aquatique à l'ouverture de la canopée peuvent survenir en raison de changements dans la structure et la composition des communautés et la plasticité trophique des consommateurs (invertébrés et poissons). L'exploitation forestière modifie non seulement la biodiversité mais aussi le fonctionnement des écosystèmes aquatiques mesurable à l'aide d'indicateurs fonctionnels tels que la décomposition de la litière et la production primaire. Finalement, le maintien d'une végétation forestière diversifiée, ligneuses et/ou herbacées, le long des berges semble bénéfique pour les écosystèmes aquatiques en permettant, par exemple, aux détritivores d'accéder à un large spectre de ressources (litières) durant leur cycle de vie.

VI. Références bibliographiques

- Abelho M. et Graça M.A.S., 1998. Litter in a first-order stream of a temperate deciduous forest (Margaraça Forest, central Portugal). *Hydrobiologia* 386:147-152.
- Alexander R.B., Boyer E.W., Smith R.A., Schwarz G.E. et Moore R.B., 2007. The role of headwater streams in downstream water quality. *J. Am. Wat. Res Assoc.* 43:41-59.
- Allan J.D., 2004. Landscapes and riverscapes : The influence of land use on stream ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:257-284.
- Bärlocher F. et Graça M.A.S., 2002. Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biol.* 47:123-1136.
- Bartels P., Cucherousset J., Steger K., Eklöv P., Tranvik L.J. et Hillebrand H., 2012. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology* 93:1173–1182.
- Baxter C.V., Fausch K.D. et Saunders W.C., 2005. Tangled webs : reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwat. Biol.* 50:201-220.
- Benfield E.F., 1997. Comparison of litterfall input to streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16: 104-108.
- Biggs B.J.E., 2000. Eutrophication of streams and rivers : dissolved nutrient-chlorophyll relationships for benthic algae. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 19:17-31.
- Bosch J.M. et Hewlett J.D., 1982. A review of catchment experiments to determine the effect of vegetation changes on water yield and evapotranspiration. *J. Hydrol.* 55:3-23.
- Bothwell M. L., Sherbot D.M.J. et Pollock C.M., 1994. Ecosystem response to solar ultraviolet-B radiation: influence of trophic-level interactions. *Science* 265:97-100.
- Broadmeadow S. et Nisbet T.R., 2004. The effects of riparian forest management on the freshwater environment: a literature review of best management practice. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8:286-305.
- Brown A.E., Zhang L., McMahon T.A., Western A.W. et Vertessy R.A., 2005. A review of paired catchment studies for determining changes in water yield resulting from alterations in vegetation. *J. Hydrol.* 310:28-61.
- Bunn S.E., Davies P.M. et Mosisch T.D., 1999. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biol.* 91: 333-345.
- Clarke K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117–143.
- Commission Européenne, 2000. Directive cadre sur l'eau (2000/60/CE).
- Croke J.C. et Hairsine P.B., 2006. Sediment delivery in managed forests: a review. *Environ. Rev.* 14:59-87.
- Cross W.F., Wallace J.B., Rosemond A.D. et Eggert S.L., 2006. Whole-ecosystem nutrient enrichment increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology* 86:1556-1565.
- Cucherousset J., Aymes J., Santoul F. et Céréghino R., 2007. Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout *Salvelinus fontinalis* and native brown trout *Salmo trutta* in a mountain stream of south-west France. *J. Fish Biol.* 71: 210–223.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B. et Taliaferro W.B., 1989. Shredders and riparian vegetation. *Bioscience* 39: 24-30.
- Dangles O., Crespo-Pérez V., Andino P., Espinosa R., Calvez R., et Jacobsen D., 2011. Predicting richness effects on ecosystem function in natural communities: insights from high elevation streams. *Ecology* 92:733-743.
- De Nadaï-Monoury E., Gilbert F. et Lecerf A., 2014. Forest canopy cover determines invertebrate diversity and ecosystem process rates in depositional zones of headwater streams. *Freshwat. Biol.* 59:1532-1545.
- De Nadaï-Monoury E., Lecerf A., Canal C., Buisson L., Laffaille P. et Gilbert F., 2013. A cost-effective method to quantify biological surface reworking. *Hydrobiologia* 713:115-125.
- Dineen G., Harrison S.C. et Giller P.S., 2007. Growth, production and bioenergetics of brown trout in upland streams with contrasting riparian vegetation. *Freshwat. Biol.* 52:771-783.
- Dobson A., Lodge D., Alder J., Cumming G.S., Keymer J., McGlade J., Mooney H., Rusak, J.A., Sala O. et Wolters V., 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87:1915–1924.
- Eggert S.L. et Wallace J.B., 2007. Wood biofilm as a food resource for stream detritivores. *Limnol. Oceanogr.* 52:1239-1245.

- Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D., Colburn E.A., Elliot K., Ford C.R., Foster D.R., Kloeppel B.D., Knoepp J.C., Lovett G.M., Mohan J., Orwig D.A., Rodenhouse N.L., Sobczak W.V., Stinson K.A., Stone J.K., Swan C.M., Thompson J., Von Holle B., et Webster J.R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 9:479-486.
- England L.E. et Rosemond A.D., 2004. Small reductions in forest cover weaken terrestrial-aquatic linkages in headwater streams. *Freshwat. Biol.* 49:721-734.
- Entrekin S.A., Rosi-Marshall E.J., Tank J.L., Hoellein T.J. et Lamberti G.A., 2007. Macroinvertebrate secondary production in forested sand-bottom streams of the Upper Midwest. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 26: 472-490.
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J., Bond W.J., Carpenter S.R., Essington T.E., Holt R.D. et Jackson J.B.C., 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301-306.
- Evangelista C., Boiché A., Lecerf A. et Cucherousset J., 2014. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *J. Anim. Ecol.* sous presse.
- Fletcher D.E., Wilkins S.D., McArthur J.V. et Meffe G.K., 2000. Influence of riparian alteration on canopy coverage and macrophyte abundance in Southeastern USA blackwater streams. *Ecol. Eng.* 15:S67-S78.
- Franken R.J.M., Gardeniers J.J.P. et Peeters E.T.H.M., 2007. Secondary production of *Gammarus pulex* Linnaeus in small temperate streams that differ in riparian canopy cover. *Fundam. Appl. Limnol.* 168:211-219.
- Fry B., 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York.
- Gessner M.O. et Chauvet E., 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecol. Appl.* 1:498-510.
- Gessner M.O., 2005. Ergosterol as a measure of fungal biomass. In: Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher et M.O. Gessner), pp. 171–176. Springer-Verlag, Dordrecht.
- Gessner M.O., Chauvet E. et Dobson M., 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85:377-384.
- Gessner M.O., Swan C.M., Dang C.K., McKie B.G., Bardgett R.D., Wall D.H. et Hättenschwiler S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.* 25:372-380.
- Göthe E., Lepori F. et Malmqvist B., 2009. Forestry affects food webs in northern Swedish coastal streams. *Fundam. Appl. Limnol.* 175:281-294.
- Graça M.A.S., Bärlocher F. et Gessner M.O., 2005. Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide. Springer-Verlag, Dordrecht.
- Gratton C. et Vander Zanden M.J., 2009. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology* 90:2689-2699.
- Hassan M.A., Church M., Lisle T.E., Brardinoni F., Benda L. et Grant G. E., 2005. Sediment transport and channel morphology of small, forested streams. *J. Am. Wat. Resour. Assoc.* 41:853-876.
- Hättenschwiler S., Tiurnov A.V. et Scheu S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:191-218.
- Hedges L.V., Gurevitch J. et Curtis P.S., 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150-1156.
- Hill W.R., Mulholland P.J. et Marzolf E.R., 2001. Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in Spring. *Ecology* 82:2306-2319.
- Hynes H.B.N., 1975. The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19:1-15.
- Iversen T.M., Thorup J. et Skriver J., 1982. Inputs and transformation of allochthonous particulate organic matter in a headwater stream. *Holarctic Ecol.* 5:10-19.
- Ives A.R. et Carpenter S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. et Bearhop S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80:595–602.
- Jarčuška B. 2008. Methodological overview to hemispherical photography, demonstrated on an example of the software GLA. *Folia Oecologica* 35:66-69.
- Jardine T.D., Gray M.A., McWilliam S.M. et Cunjak R.A., 2005. Stable Isotope Variability in Tissues of Temperate Stream Fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 134:1103–1110.
- Karr J.R., 1999. Defining and measuring river health. *Freshwat. Biol.* 41:221-234.

- Kiffney P.M., Clements W.H. et Cady T.A., 1997. Influence of ultraviolet radiation on the colonization dynamics of a Rocky Mountain stream benthic community. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16:520-530.
- Kiffney P.M., Richardson J.S. et Bull J.P., 2003. Responses of periphyton and insects to experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *J. Appl. Ecol.* 40: 1060-1076.
- Kiffney P.M., Richardson J.S. et Bull J.P., 2004. Establishing light as a causal mechanism structuring stream communities in response to experimental manipulation of riparian buffer width. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 23:542-556.
- Knight T.M., McCoy M.W., Chase J.M., McCoy K.A. et Holt R.D., 2004. Trophic cascade across ecosystems. *Nature* 437:880-883.
- Kominoski J.S., Marczak L.B. et Richardson J.S., 2011. Riparian forest composition affects stream litter decomposition despite similar microbial and invertebrate communities. *Ecology* 92:151-159.
- Kreutzweiser D.P., Capell S. et Good K.P., 2005. Macroinvertebrate community responses to selection logging in riparian and upland areas of headwater catchments in a northern hardwood forest. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 24:208-222.
- Kreutzweiser D.P., Good K.P., Capell S.S. et Holmes S.B., 2008. Leaf-litter decomposition and macroinvertebrate communities in boreal forest streams linked to upland logging disturbance. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 27:1-15.
- Kreutzweiser D.P., Hazlett P.W. et Gunn, J.M. 2008. Logging impacts on the biogeochemistry of boreal forest soils and nutrient export to aquatic systems: A review. *Environ. Rev.* 16:157–179.
- Kreutzweiser D.P., Muto E., Holmes S.B. et Gunn J., 2010. Effects of upland clearcutting and riparian partial harvesting on leaf pack breakdown and aquatic invertebrates in boreal forest streams. *Freshwat. Biol.* 55:2238-2252.
- Lagrué C., Kominoski J. S., Danger M., Baudoin J.M., Lamothe S., Lambrigot D. et Lecerf A., 2011. Experimental shading alters litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover. *Freshwat. Biol.* 56:2059-2069.
- Laitung B. et Chauvet E., 2005. Vegetation diversity increases species richness of leaf-decaying fungal communities in woodland streams. *Arch. Hydrobiol.* 164:217-235.
- Lamberti G.A., Feminella J.W. et Pringle C.M., 2007. Biomass and pigments of benthic algae. In *Methods in stream ecology*. Second edition. Edited by Hauer, F.R. & Lamberti, G.A. Academic Press. Burlington, USA. pp. 537–560.
- Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., et al., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* 87:545–562.
- Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G. et Post D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88:42–48.
- Leberfinger K., Bohman I. et Herrmann J., 2011. The importance of terrestrial resource subsidies for shredders in open-canopy streams revealed by stable isotope analysis. *Freshwat. Biol.* 56: 470-480.
- Lecerf A. et Richardson J.S., 2010. Litter decomposition can detect effects of high and moderate levels of forest disturbance on stream condition. *For. Ecol. Manage.* 259:2433-2443.
- Lecerf A. et Richardson J.S., 2011. Assessing the functional importance of large-bodied invertebrates in experimental headwater streams. *Oikos* 120:950-960.
- Lecerf A., Baudoin J.M., Besson A., Lamothe S. et Lagrué C., 2012. Is smaller necessary better? Effects of small riparian forest harvesting on stream ecosystems. *Int J. Lim.* 48:401-409.
- Lecerf A., Dobson M., Dang C.K. et Chauvet E., 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146:432-442.
- Lecerf A., Marie G., Kominoski J.S., LeRoy C.J., Bernadet C et Swan C., 2011. Incubation time, functional litter diversity and habitat characteristics predict litter mixing effects on decomposition. *Ecology* 92:160-169.
- Lecerf A., Padfield D., Boiché A., Riipinen M., Chauvet E. et Dobson M., 2007. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64:1273-1283.
- Lee P., Smyth C. et Boutin S., 2004. Quantitative review of riparian buffer width guidelines from Canada and the United States. *J. Environ. Manag.* 70:165-180.

- Legendre P. et Gallagher E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Mackey M.D., Mackey D.J., Higgins H.W. et Wright S.W., 1996. CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr.* 144:265–283.
- Majdi M., Traunspurger W., Boyer S., Mialet B., Tackx M., Fernandez R., Gehner S., Tenhage L. et Buffan-Dubau E., 2011. Response of biofilm-dwelling nematodes to habitat changes in the Garonne River, France: influence of hydrodynamics and microalgal availability. *Hydrobiologia* 673:229-244.
- Malison R.L., Benjamin J.R. et Baxter C.V., 2010. Measuring adult insect emergence from streams: the influence of trap placement and a comparison with benthic sampling. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 29:647-656.
- Marczak L.B., Sakamaki T., Turvey S., Deguise I., Wood S.L.R. et Richardson J.S., 2010. Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecol. Appl.* 20:126-134.
- Marczak L.B. et Richardson J.S., 2008. Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a coastal temperate rainforest. *J. Anim. Ecol.* 76:687-694.
- Mellina E. et Hinch S.G., 2009. Influences of riparian logging and in-stream large wood removal on pool habitat and salmonid density and biomass: a meta-analysis. *Can. J. For. Res.* 39:1280-1301.
- Meyer J.L., 1997. Stream health: Incorporating the human dimension to advance stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16: 439-447.
- Milner A.M., Robertson A.E., Monaghan K., Veal A.J. et Flory E.A., 2008. Colonization and development of a stream community over 28 years; Wolf Point Creek in Glacier Bay, Alaska. *Front. Ecol. Env.* 6:413-419.
- Montgomery D.R., 1997. What's best on the banks? *Nature* 388: 328–329.
- Moore R.D., Spittlehouse D.L. et Story A., 2005. Riparian microclimate and stream temperature response to forest harvesting: a review. *J. Am. Wat. Res. Assoc.* 41:813-834.
- Muehlbauer J.D., Collins S.F., Doyle M.W. et Tockner K., 2014. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95:44-55.
- Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M. et Perrings C., 2010. Biodiversity, ecosystem functioning, & human wellbeing - An ecological and economic perspective. Oxford University Press.
- Naiman R.J. et Décamps H., 1997. The ecology of interfaces: Riparian Zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621-658.
- Nakano S. et Murakami M. (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:166–170
- Newbold J.D., Erman D.C. et Roby K.B., 1980. Effects of logging on macroinvertebrates in streams with and without buffer strips. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:1076-1085.
- Norris R.H. et Thoms M.C., 1999. What is river health? *Freshwat. Biol.* 41:197-209.
- Northcote T.G. et Hartman G.F., 2004. Fishes and forestry: Worldwide watershed interactions and management. Wiley-Blackwell.
- Palmer M.A. et Febria C.M., 2012. The heartbeat of ecosystems. *Science* 336:1393-1394.
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. et Jackson A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5: e9672.
- Pfannkuche, O. et Thiel H., 1988. Sample processing. In Higgins, R. P. et H. Thiel (eds), Introduction to the Study of Meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA: 134–145.
- Rapport D.J., Costanza R. et McMichael A.J., 1998. Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.* 13 397-402.
- Reid D.J., Quinn J.M. et Wright-Stow A.E., 2010. Responses of stream macroinvertebrate communities to progressive forest harvesting: Influence of harvest intensity, stream size and riparian buffers. *For. Ecol. Manag.* 260:1804-1815.
- Richardson J.S. et Danehy R.J., 2007. A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *For. Sci.* 53:131-147.
- Richardson J.S. et Thompson R.M., 2009. Setting conservation targets for freshwater ecosystems in forested catchments. In: Villard, M.-A., Jonsson, B.G. (Eds.), Setting Conservation Targets for Managed Forest Landscapes. Cambridge University Press.

- Richardson J.S., 2008. Aquatic arthropods and forestry: large-scale land-use effects on aquatic systems in nearctic temperate regions. *Can. Entomol.* 140:495-509
- Richardson J.S., Naiman R.J. et Bisson P.A., 2012. How did fixed-width buffers become standard practice for protecting freshwaters and their riparian areas from forest harvest practices? *Freshw. Sci.* 31:232-238.
- Rosenberg M. S., Adams, D. C. and Gurevitch, J. (2000). MetaWin. Statistical Software for Meta-Analysis, ver 2. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Sabater S., Gregory S.V. et Sedell J.R., 1998. Community dynamics and metabolism of benthic algae colonizing wood and rock substrata in a forest stream. *J. Phycol.* 34:561-567.
- Sanpera Calbet I., Lecerf A. et Chauvet E., 2009. Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders. *Freshwat. Biol.* 54:1671-1982
- Steinman A.D., Lamberti G.A. et Leavitt P.R., 2007. Biomass and pigments of benthic algae. In *Methods in stream ecology*. Second edition. Edited by Hauer, F.R. & Lamberti, G.A. Academic Press. Burlington, USA. pp. 357–379.
- Stone M.K. et Wallace J.B., 1998. Long-term recovery of a mountain stream from clear-cut logging: the effects of forest succession on benthic invertebrate community structure. *Freshwat. Biol.* 39:151–169.
- Stout B.M., Benfield E.F. et Webster J.R., 1993. Effects of a forest disturbance on shredder production in southern Appalachian headwater streams. *Freshwat. Biol.* 29: 59-69.
- Sweeney B.W., Bott T.L., Jackson J.K., Kaplan L.A., Newbold J.D., Standley L.J., Hession W.C. et Horwitz R.J., 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 14132-14137.
- Sweeney, 1993. Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of white Clay Creek in Eastern North America. *Proc. Acad. Natl. Sci. Philad.* 144: 291-340.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. et Usseglio-Polatera, 2010. Invertébrés d'eau douce : Systématique, biologie, Ecologie. CNRS Editions.
- Thienemann A., 1912. Der Bergbach des Sauerlandes. *Interbat. Rev. ges. Hydr. Suppl.* 4:1-125.
- Thompson R.M et Townsend C.R., 2003. Impacts on stream food webs of native and exotic forest: intercontinental comparison. *Ecology* 84: 145-161.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins J.R., Sedell J.R. et Cushing C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Wallace J.B. et Webster J.R., 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem. *Ann. Rev. Entomol.* 41: 115-39.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L. et Webster J.R., 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial inputs. *Science* 277: 102-104.
- Walters D.M., Fritz K.M. et Otter R., 2008. The dark side of subsidies: Adult stream insects export organic contaminants to riparian predators. *Ecol. Appl.* 18:1835-1841.
- Webster J.R. et Benfield E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.
- Webster J.R. et Waide J.B., 1982. Effects of forest clearcutting on leaf breakdown in a southern Appalachian stream. *Freshwat. Biol.* 12:331-344.
- Wipfli M.S. et Gregovich D.P., 2002. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: implications for downstream salmonid production. *Freshwat. Biol.* 47: 957-969.
- Wipfli M.S., Richardson J.S. et Naiman R.J., 2007. Ecological linkages between headwaters and downstream ecosystems: transport of organic matter, invertebrates, and wood down headwater channels. *J. Am. Wat. Res Assoc.* 43: 72-85.
- Woodward G., Gessner M.O., Giller P., Gulis V., Hladyz S., Lecerf A., Malmqvist B., McKie B.G., Tiegs S.D., Cariss H., Dobson M., Eloegi A., Ferreira V. Graça M.A.S., Fleituch T., Lacoursière J., Nistorescu M., Pozo, J., Risnoveanu G., Schindler M., Vought L.B.M. et Chauvet E. (2012) Continental-scale effects of nutrient loading and eutrophication on stream ecosystem functioning. *Science* 336:1438-1440
- Wootton J.T. et Power M.E., 1993. Productivity, consumers and the structure of a river food chain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90:1384-1387.
- Zhang Y., Richardson J.S. et Pinto X., 2009. Catchment-scale effects of forestry practices on benthic invertebrate communities in Pacific coastal streams. *J. Appl. Ecol.* 46, 1292-1303.