



Effets des populations de cervidés sur la biodiversité végétale

Enseignements de deux suivis à moyen terme (10 et 30 ans)



© L. Barbier/ONCFS

VINCENT BOULANGER¹,
SONIA SAÏD²,
CHRISTOPHE BALTZINGER³,
JEAN-LUC DUPOUEY⁴

¹ ONF, Département recherche et développement – Bd de Constance, 77300 Fontainebleau.

Vincent.boulanger@onf.fr

² ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier – Birieux. Sonia.said@oncfs.gouv.fr

³ Irstea, UR Ecosystèmes forestiers – 45290 Nogent-sur-Vernisson.

Christophe.baltzinger@irstea.fr

⁴ Inra, Université de Nancy, UMR 1137, Ecologie et écophysiologie forestières – Route d'Amance, 54290 Champenoux. dupouey@nancy.inra.fr

L'équilibre entre une population d'ongulés sauvages et son habitat constitue un objectif essentiel pour les gestionnaires. Dans un contexte d'augmentation des populations de cervidés en France, cet équilibre est défini, par la loi, relativement aux impacts économiques pour la foresterie et l'agriculture. Plus largement, l'ensemble de la biodiversité est aussi sensible aux impacts des ongulés. Alors que les fortes densités peuvent compromettre la pérennité de la forêt, et donc altérer l'ensemble de la biodiversité forestière, l'absence de cervidés peut faire baisser la richesse spécifique...

Depuis la promulgation du premier code forestier en 1827, la forêt française a subi des changements nombreux et profonds. Sa surface a plus que doublé, croissant à un rythme variable au gré de politiques de protection foncière, boisements, déprise pastorale... Ces dernières décennies, les études de la dynamique des écosystèmes forestiers, et plus particulièrement de la biodiversité associée, ont montré les effets majeurs des polluants atmosphériques (azote et

eutrophisation en particulier) et du changement climatique. Dans le même temps, les variations climatiques (hivers moins rudes) et la mise en place de plans de chasse dans le courant des années 1970 ont conduit à une expansion remarquable des cervidés. À l'heure actuelle, le chevreuil est présent dans la quasi-totalité des forêts françaises, le cerf est présent dans près de la moitié de celles-ci et jusqu'à six espèces d'ongulés cohabitent sur certains habitats de montagne partiellement forestiers.

La situation est donc préoccupante car les cervidés sont la cause de pertes économiques pour la foresterie et l'agriculture, et ils impactent aussi la diversité végétale spontanée.

Afin de maintenir un équilibre harmonieux entre les populations de cervidés et leurs habitats, il apparaît comme important de mieux comprendre l'effet de ces grands ongulés sauvages sur la biodiversité forestière (Licoppe, 2008), et plus précisément sur la végétation du sous-bois. En effet, la réponse de la végétation du sous-bois à des variations de populations d'herbivores est assez mal connue sous nos latitudes, *a fortiori* sur des pas de temps assez longs. À partir d'études récentes conduites à deux échelles spatiales, les objectifs sont d'abord de présenter les conséquences à moyen terme (dix à trente ans) des variations de populations de cervidés sur la composition des communautés végétales, puis de décrire et évaluer le rôle des cervidés sur la structuration de la végétation forestière.

La forêt d'Arc-en-Barrois comme terrain d'étude : suivi conjoint flore-abroutissement

La démarche de ce travail s'est voulue exploratoire, l'objectif visant à identifier les effets les plus marquants des cervidés sur la dynamique à moyen terme de la végétation du sous-bois. Pour évaluer de manière fiable et pertinente les changements à moyen ou long terme de la végétation, il faut, soit envisager la mise en place d'un programme de suivi à long terme, soit confronter des données actuelles à des données anciennes servant de point de référence.

Nous avons ainsi choisi de ré-échantillonner les placettes de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois, trente ans après la première campagne. Le protocole de relevé initial présentait l'originalité d'attribuer à chaque espèce un coefficient d'abondance et un coefficient d'abroutissement, permettant d'estimer la pression exercée par les cervidés sur les espèces ou sur les placettes. Parmi les 1 035 placettes relevées en 1976 et 1977, nous en avons ré-échantillonné 330 en 2005 et 2006 (*figure 1*), avec comme critère l'absence de régénération dans l'intervalle ou de coupe dans les deux années précédentes (cette forêt est en conversion vers une futaie régulière depuis l'aménagement de 1974). Le contexte de la forêt d'Arc-en-Barrois est assez atypique : les populations de cervidés historiquement fortes des années 1970 ont été abaissées depuis sur le massif nord, alors que le massif sud a toujours connu des populations modérées. On retrouve cette même tendance dans la pression d'abroutissement (*figure 2*).

Exemple d'abroutissement
sur cornouiller.

Figure 1 Localisation et carte des deux massifs de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois.

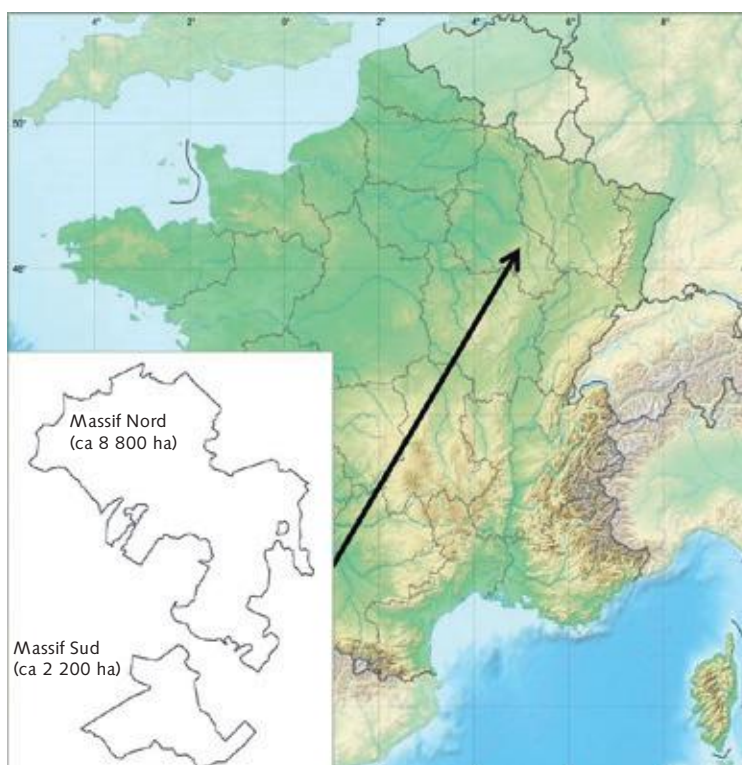
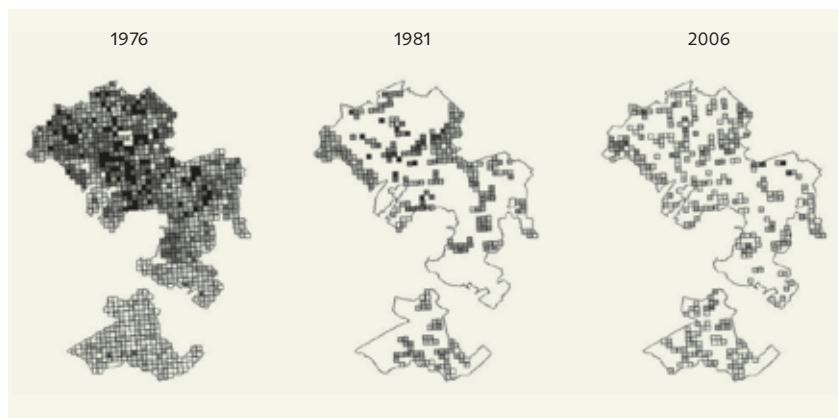


Figure 2 Variations de la pression d'abroutissement mesurée sur les placettes de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois.

Blanc : faible pression d'abroutissement ; noir : forte pression d'abroutissement.



Influence de la pression d'abrouissement sur la composition végétale

En 1976, une forte différence de composition du sous-bois entre les zones les plus abrouties et les zones les moins abrouties a été observée. Les zones fortement abrouties se caractérisent par une strate arbustive peu dense et une strate herbacée assez riche en espèces rudérales (espèces pionnières des espaces ouverts, perturbés ou instables), tandis que les zones les moins abrouties sont plutôt caractérisées par la présence d'espèces plus forestières, de milieux fermés. Si la pression d'abrouissement influence de manière notable la composition de la végétation, les conditions édaphiques (disponibilité en eau, richesse minérale) restent largement déterminantes. Ceci confirme la robustesse du lien entre la flore spontanée et les caractéristiques pédoclimatiques, qui est largement utilisé pour la typologie des stations forestières. Toutefois, Allain *et al.* (1978), en comparant les

typologies des stations construites en 1976 et 1977 sur les massifs nord (cheptel de cervidés élevé) et sud (cheptel modéré), avaient conclu que la présence d'un cheptel de cerfs élevé rendait difficile la caractérisation des stations par la flore.

Trente ans plus tard, la composition de la végétation a largement changé. Nous avons pu identifier trois moteurs principaux pour ces changements. L'évolution la plus marquante concerne la forte progression des espèces nitrophiles, indiquant un enrichissement du milieu en éléments azotés d'origine atmosphérique. La fermeture des peuplements, résultant de la conversion ou de l'abandon du traitement en taillis sous futaie, a entraîné la disparition d'espèces héliophiles et la progression d'espèces de milieux frais et ombragés. Enfin, on constate que la baisse des populations de cervidés (et donc de la pression d'herbivorie) a induit des modifications notables dans la composition de la végétation. Particulièrement, les milieux très abrouties en 1976, sur lesquels la baisse de pression

d'abrouissement est très importante, ont vu la composition de leur végétation largement modifiée pour être désormais semblable à celle des milieux dont la pression d'abrouissement est toujours restée faible. Ceci montre donc que des épisodes de forte pression d'herbivorie (résultat d'une augmentation des populations) peuvent engendrer de fortes modifications dans la composition de la végétation, mais que, comme dans le cas de la forêt d'Arc-en-Barrois, la végétation forestière a la capacité de se restaurer. Dans d'autres situations cependant, comme par exemple au Canada (Tremblay *et al.*, 2006) et en Nouvelle-Zélande (Coomes *et al.*, 2003), la restauration des écosystèmes forestiers n'est pas toujours possible en raison de l'intensité et de la durée de la pression exercée par les herbivores.

Le cynoglosse d'Allemagne : une surprise écologique

Ce genre de suivi, à trente ans d'intervalle, révèle parfois des phénomènes inattendus que seul un dispositif de type exploratoire est susceptible de mettre en évidence. En 2006, nous avons ainsi remarqué sur le massif nord la présence importante du cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum* Jacq), espèce classée rare à l'échelle régionale et dont le caractère épizoochore a largement retenu notre attention (ses fruits sont couverts de mucrons leur permettant d'adhérer au pelage des animaux). Absente en 1976 et présente sporadiquement en 1981, nous avons tenté de comprendre les raisons de sa forte expansion. Nous avons pu montrer que cette espèce est liée, d'une part, aux milieux ouverts, conformément à son caractère héliophile et, d'autre part, aux zones de forte pression d'abrouissement (donc fortement fréquentées par les cervidés). Au vu de son caractère épizoochore, le mécanisme expliquant l'expansion du cynoglosse apparaît clairement être la dispersion par les cervidés. Mais la pression d'herbivorie traduit également la pression de sélection exercée par les cervidés, qui favorise les espèces les moins consommées ou les plus tolérantes. Or les espèces du genre *Cynoglossum* contiennent dans leurs feuilles des alcaloïdes, qui agissent comme répulsif chimique contre les herbivores.



© J.-J. Bouteaux/ONF

Le cynoglosse d'Allemagne est une espèce rare, dispersée par les cervidés, et qui possède des défenses chimiques contre l'herbivorie.

Protégée de la dent des cervidés, cette espèce est donc largement favorisée dans les communautés végétales soumises à une pression d'herbivorie importante. Sa présence associée aux milieux fortement abroustis peut donc aussi être attribuée à un mécanisme de résistance à l'herbivorie, facilitant le maintien de l'espèce, une fois celle-ci implantée. Finalement, le cynoglosse est une espèce qui, d'un point de vue évolutif, a su tirer parti de la présence des cervidés pour sa dispersion, tout en évitant les risques liés à l'herbivorie. Cette « surprise écologique » montre non seulement le rôle positif que les cervidés peuvent jouer sur la dynamique d'une plante rare, mais insiste aussi largement sur l'importance des suivis à long terme pour mettre en évidence, en contexte réel, des phénomènes que l'on pouvait supposer *a priori*.

Suivi comparatif des enclos/exclos Renecofor (encadré)

Après dix années de mise en défens, nous avons pu constater trois grandes tendances :

- la richesse et le recouvrement des strates arbustives sont plus élevés à l'intérieur qu'à l'extérieur des enclos (+ 1,1 et + 0,4 espèce pour la richesse des strates arbustives basse et haute respectivement) ;
- la richesse de la strate herbacée est moins élevée à l'intérieur qu'à l'extérieur des enclos (- 3,1 espèces) ;

Une placette RENECONFOR, dans la forêt domaniale d'Amelécourt.

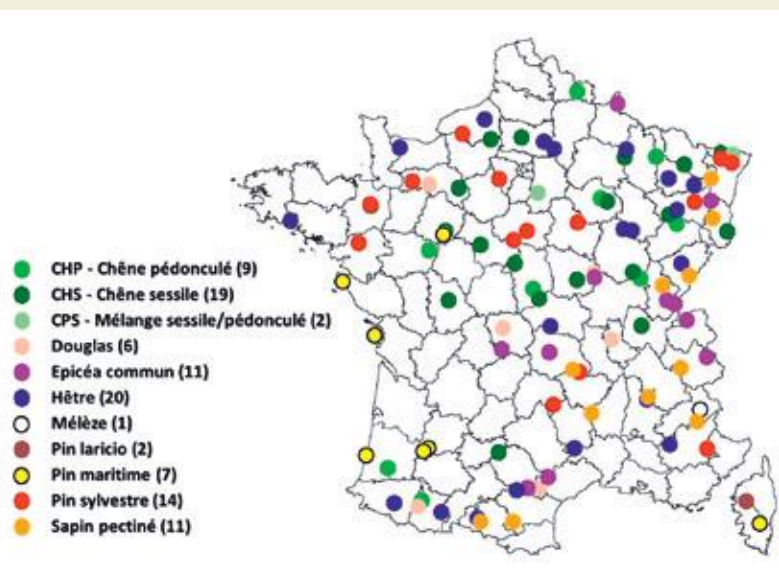
Encadré

Le réseau RENECONFOR

Ce réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers, installé en 1992, comprend 102 placettes réparties dans les forêts publiques de France, selon les principales essences de production (**figure 3**). Un enclos est présent sur chaque placette et les relevés de flore sont effectués à l'intérieur comme à l'extérieur. Les relevés y sont conduits tous les cinq ans depuis 1995. L'analyse des résultats obtenus après dix ans offre la possibilité d'examiner la réponse de la végétation (richesse, structuration, composition) à l'exclusion des grands mammifères, et d'envisager les mécanismes par lesquels les herbivores agissent sur la diversité de la végétation forestière.

Figure 3 Localisation et essence dominante des 102 placettes du réseau RENECONFOR.

Réalisation : Luc Croisé/ONF.



- la flore est moins héliophile à l'intérieur qu'à l'extérieur des enclos.

Ainsi, les espèces ligneuses et semi-ligneuses (la ronce notamment) ont largement profité de l'absence des herbivores, tandis que la présence de ceux-ci a un effet nettement positif sur les espèces herbacées (figure 4).

Ce suivi montre que l'absence de grands herbivores conduit à une forte progression de la végétation arbustive en recouvrement et en richesse, conséquence directe de l'arrêt des consommations par les animaux. Cette augmentation du recouvrement des arbustes et des espèces semi-ligneuses (la ronce notamment) a diminué la quantité de lumière disponible pour la strate herbacée, entraînant un changement de composition (régression des espèces héliophiles, progression des sciaphiles) et une baisse de richesse spécifique. Le croisement de ces comparaisons enclos/exclos avec des estimations des populations animales présentes à l'extérieur révèle que les différences entre enclos et exclos augmentent avec les niveaux des populations (figure 5). Les différences sont très peu marquées quand les populations sont faibles (particulièrement quand le cerf est absent), et sur les placettes où les populations sont plus importantes (particulièrement en présence de cerfs) les différences de richesse spécifique et d'abondance des strates arbustives sont plus marquées.

Ainsi, nous montrons que les effets des cervidés sur les strates arbustives sont de type direct (consommation), tandis que la strate herbacée subit probablement des effets directs (piétinement, sélection alimentaire) et des effets indirects par action sur l'ouverture du sous-bois. Ces constatations, effectuées dans des contextes très diversifiés, confirment que l'exclusion des herbivores a des conséquences fortes sur la structuration de la végétation du sous-bois, et met en avant le rôle déterminant des herbivores forestiers. Dans la pratique, les populations de cervidés présentes sur les placettes du réseau sont gérées avec un objectif d'équilibre sylvo-cynégétique, c'est-à-dire maintenues à des niveaux faibles ou modérés, compatibles avec les impératifs de régénération forestière. Nous confirmons donc, à travers ce réseau, que les populations d'ongulés sauvages, maintenues à des niveaux modérés, jouent un rôle essentiel dans le maintien de la diversité de la strate herbacée.

Figure 4

Évolution temporelle des différences de richesse spécifique entre les enclos et les exclos du réseau RENECOFOR.

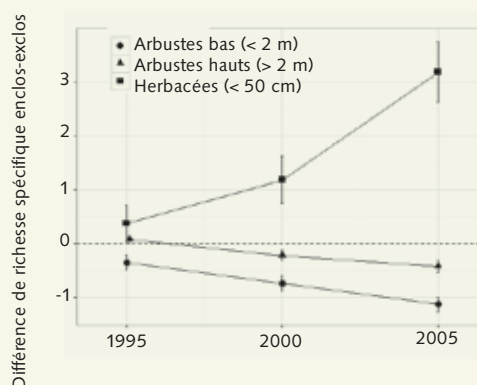
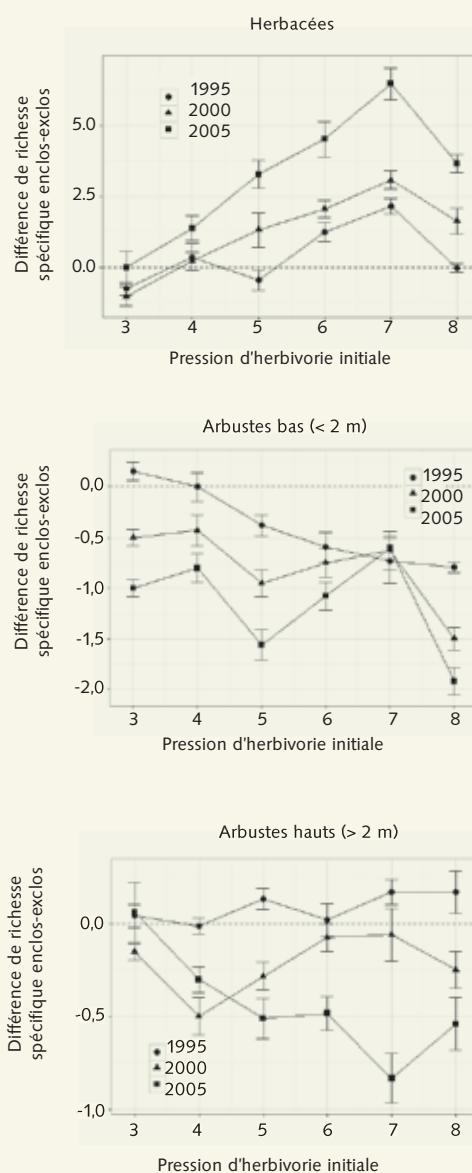


Figure 5

Différences moyennes de richesse spécifique entre enclos et exclos en fonction de la pression d'herbivorie initiale, par strate de végétation et par année.



Un rôle essentiel des cervidés sur l'écosystème forestier

Les cervidés s'imposent donc comme des ingénieurs écologiques, c'est-à-dire des organismes qui, directement ou indirectement, modulent la disponibilité en ressources pour d'autres espèces (Jones *et al.*, 1994). Selon la richesse des habitats, les niveaux de leurs populations ont une influence notable sur l'intensité de leur action, niveaux aujourd'hui largement déterminés par les politiques cynégétiques.

Cependant, les enjeux de la gestion des écosystèmes forestiers dépassent largement le cadre de la richesse spécifique. Si l'absence de cervidés peut conduire à terme les écosystèmes vers des états dysfonctionnels, leur trop forte abondance peut compromettre la pérennité de l'état forestier (Côté *et al.*, 2005). Il s'agit donc, pour le gestionnaire forestier, de tendre vers des équilibres raisonnables entre les contributions des populations de cervidés au socio-écosystème sylvo-cynégétique et les pertes économiques et dégradations écologiques qu'elles peuvent engendrer. ■

Bibliographie

- Allain, R., Commeau, A. & Picard, J.-F. 1978. Étude des relations forêt-cervidés en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne). *Revue Forestière Française* 30 : 333-352.
- Archaux F., Boulanger V., Camaret, S., Corcket E., Dupouey J.-L., Forgeard F., Heuzé P., Lebreton-Gallet, M., Marel, A., Payet, K., Ulrich, E., Antonetti, P., Behr, P., Bourgeot, L., Brethes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.-F., Dumas, Y., Foret, M., Kieffer, C., Mirlyaz, W., Picard, J.-F., Richard, F., Savoie, F., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J. & Triesch, S. 2009. RENECOFOR : dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution de la flore (1994/1995 - 2005). Office national des forêts, Direction Technique et Commerciale Bois. ISBN 978-2-84207-339-8. 456 p.
- Boulanger, V. 2010. Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen terme des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt. Thèse Doct., Univ. Nancy 1 Henri Poincaré. 317 p.
- Coomes, D.A., Allen, R.B., Forsyth, D.M. & Lee, W.G. 2003. Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology* 17: 450-459.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. & Waller, D.M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 113-147.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Licoppe, A. 2008. Cervidés et biodiversité. *Forêt Wallonne* 94 : 3-17.
- Tremblay, J.-P., Huot, J. & Potvin, F. 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* 150: 78-88.

Entre absence et trop forte abondance des cervidés, le gestionnaire forestier doit tendre vers des équilibres raisonnables.

