Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt

V. Boulanger

▶ **To cite this version:**

V. Boulanger. Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt. Sciences de l'environnement. Doctorat spécialité Biologie végétale et forestière de l'École doctorale RP2E, Université de Nancy, 2010. Français. NNT : . tel-02593862

HAL Id: tel-02593862
https://hal.inrae.fr/tel-02593862

Submitted on 15 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Nancy-Université
Université Henri Poincaré

École Doctorale RP2E

Num. / / / / / / / / / / /

Université Nancy - Henri Poincaré

Thèse

pour obtenir le grade de
Docteur ,
spécialité « Biologie végétale et forestière »
de l'École doctorale RP2E

par

Vincent Boulanger

Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt

Thèse soutenue le 27 avril 2010 devant le jury composé de :

Dr. Jean-Louis Martin	CEFE CNRS Montpellier	*Rapporteur*
Dr. Martin Schütz	WSL Birmensdorf (CH)	*Rapporteur*
Pr. Thierry Dutoit	Université Avignon	*Examinateur*
Pr. Pierre Dizengremel	Université Nancy	*Examinateur*
Dr. Jean-Luc Dupouey	INRA-Université Nancy	*Directeur de thèse*
Dr. Christophe Baltzinger	Cemagref Nogent-sur-Vernisson	*Co-encadrant*
Dr. Sonia Saïd	ONCFS CNERA Cervidés-sanglier Birieux	*Co-encadrante*

Cemagref Sciences, eaux & territoires

INRA

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

PRESSION D'HERBIVORIE ET DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES : INFLUENCE À COURT ET MOYEN TERMES DES POPULATIONS DE CERVIDÉS SUR LA DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN FORÊT

VINCENT BOULANGER

Thèse de Doctorat

27 avril 2010

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

à Gaëlle
qui, un beau jour de Juin 2008,
m'a donné Lola

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

« La nature ne se trompe jamais.

Elle n'est pas métaphysiquement infaillible : elle obéit à des lois organiques à propos desquelles la notion de vérité ou d'erreur n'a aucun sens. Elle fait et défait les espèces sans aucun autre critère de pertinence que la vie même. La concurrence s'instaure : celui qui s'éteint (ordre, genre, espèce) a tort, celui qui reste a raison. Charles Darwin nommait ce processus "la survie du plus apte". Au cours de ce combat (...), la force pure ne constitue pas le meilleur argument. Plus efficaces sont le commensalisme, le mutualisme et la symbiose. La stratégie associative. La coopération. La communauté de destins... »

Yves Paccalet, *L'humanité disparaitra, bon débarras !*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

AVANT PROPOS

Comme toute étude scientifique ne peut se faire sans source de financement, cette thèse a pu se concrétiser grâce aux deniers de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage et du Ministère chargé de l'environnement. Je retiens cette formule générique pour que se sentent toujours concernés les personnels de ce ministère dont le nom officiel a, entre 2006 (début du financement) et 2008 (terme de la convention), par 3 fois changé. Depuis « Ministère de l'Écologie et du Développement durable » à « Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire » en passant par « Ministère de l'Écologie, du Développement et de l'Aménagement durables » et dernièrement « Ministère de l'Écologie, de l'Énergie et du Développement durable et de la Mer, en charge des Technologies vertes et des Négociations sur le climat »... ouf !

La majeure partie de ce travail fut conduite au *Cemagref* de Nogent-sur-Vernisson, dans l'Unité de Recherche « Écosystèmes forestiers » au sein de l'équipe « Interaction Forêt-Cervidés ». En parallèle, je fus régulièrement accueilli par l'équipe Phytoécologie de l'UMR 1137 « Écologie et Écophysiologie Forestières » de l'INRA de Nancy, source des données de ce travail.

Puisque sans publication, point de travaux, le cœur de cette thèse est rédigé en anglais, sous la forme d'articles scientifiques dont un est d'ores et déjà publié, deux autres soumis, et la soumission du dernier interviendra sous peu. Mais, par respect pour la langue de Molière et aussi par obligation légale, j'ai tenu à encadrer ces travaux par une introduction et une discussion en français. En outre, chaque chapitre est précédé d'une courte introduction en français, permettant aux personnes peu familières avec l'anglais (aussi transparent soit-il) de percevoir le contenu des travaux.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

RÉSUMÉ

Les cervidés, animaux mobiles et herbivores, peuvent influencer les distributions, assemblages et dynamiques d'espèces végétales. L'objectif de cette thèse est d'évaluer le rôle joué par les cervidés sur la composition, stratification et dynamique de la végétation forestière.

Le ré-échantillonnage de relevés couplant composition et abroutissement de la flore, implantés en 1976 en Forêt d'Arc-en-Barrois (52) a permis d'identifier (i) des espèces ligneuses préférées (*Cornus* sp., *Rosa arvensis*) ou au contraire évitées par les cervidés qui sélectionnent les espèces arbustives et à bois dense et (ii) le niveau trophique et la pression d'abroutissement comme gradients structurant la végétation et déterminant les dynamiques des espèces et des communautés. Nous analysons plus précisément le rôle des cervidés dans la progression spectaculaire de *Cynoglossum germanicum*, espèce rare, épizoochore et toxique.

A partir d'un réseau national d'enclos/exclos suivis sur 10 ans, nous montrons que les cervidés limitent la croissance des arbustes et des espèces compétitrices, ce qui profite à la richesse spécifique de la strate herbacée. La valeur écologique et patrimoniale des espèces en progression est discutée. A l'aide de données de chasse, nous tentons d'isoler les rôles des différentes espèces d'ongulés dans ces dynamiques.

Ces résultats exposent la complexité et la diversité des effets des cervidés sur la végétation forestière. Enfin, ce travail met l'accent sur la nécessité des suivis temporels intégrant toutes les composantes de l'écosystème forestier pour mieux appréhender les changements en cours.

mots-clés : Forêt, Végétation, Herbivorie, Cerf, Chevreuil, Ongulés, Changements, Communautés végétales, Espèces ligneuses, Étude diachronique, Suivi à long-terme, Rééchantillonnage, Flore, Gestion forestière, Abroutissement, Sélectivité, Épizoochorie, Perturbations, Hypothèse des perturbations intermédiaires, Enclos/exclos, Réseau, RÉNÉCOFOR, Arc-en-Barrois, Plan de chasse, Traits de vie, Valeurs indicatrices.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

ABSTRACT

Deer, herbivores and ranging animals, can influence plant species distributions over space and time. This thesis aims at assessing the impacts of deer on forest vegetation composition, stratification and dynamics.

We resampled a network of relevés coupling vegetation and browsing surveys, settled in 1976 in the national forest of Arc-en-Barrois. We identified (i) ligneous species that are either preferred (*Cornus* sp., *Rosa arvensis*) or avoided by deer, which tend to select shrubs species with dense wood and (ii) trophic level and browsing pressure as gradients that determine plant communities structures and dynamics. Then, we highlight the roles of deer in the spectacular expansion of *Cynoglossum germanicum*, a rare, epizoochorous and toxic species.

According to a national network of exclosures, monitored for over 10 years, we show that deer limit shrubs and competing species growth, which in turn benefits to the herbaceous species richness probably through an increased light availability. Ecological and patrimonial value of the benefiting species is discussed. Using hunting statistics, we try to isolate the role of the various ungulate species in these dynamics.

These results provide evidence for the diversity and complexity of deer impacts on forest vegetation. Finally, we demonstrate the need for long term monitoring programs, including all the forest ecosystem components so that we could better appreciate the forces driving the current changes.

keywords : Forest, Vegetation, Herbivory, Red deer, Roe deer, Ungulates, Shifts, Vegetation communities, Woody species, Diachronic study, Long-term monitoring, Resampling, Ground flora, Forest management, Browsing pressure, Selectivity, Epizoochory, Disturbance, Intermediate disturbance hypothesis, Enclosure, Network, RÉNÉCOFOR, Arc-en-Barrois, Hunting statistics, Plant traits, Indicator values.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

PUBLICATIONS

PUBLICATIONS DANS DES REVUES INTERNATIONALES À COMITÉ DE LECTURE

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. and Dupouey J.-L. *Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer* **Forest Ecology and Management** 258 (7), pp.1397-1406, *2009*

Boulanger V., Dupouey, J.-L., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. and Picard J.-F. *Decreasing deer browsing pressure influenced understorey vegetation dynamics over 30 years* en révision

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. and Dupouey J.-L. *Deer mediated progression of a rare plant species* en révision pour **Plant Ecology**

Boulanger Vincent, Mårell Anders, Archaux Frédéric, Paillet Yoan, Heuzé Patricia, Saïd Sonia, Baltzinger Christophe & Dupouey Jean-Luc *et al. Deer maintain high levels of ground flora diversity in French forests : indirect effects on understory light conditions* en préparation

PUBLICATIONS DANS DES REVUES DE VULGARISATION ET RAPPORTS TECHNIQUES

Boulanger V., Mårell A., Archaux F., Heuzé P., Dupouey J.-L. *Dix ans de mise en défens : quels sont les effets des ongulés sauvages sur la flore ?* , in : Archaux F., Boulanger V., Camaret S., Corcket E., Dupouey J.-L., Forgeard F., Heuzé P., Lebret-Gallet M., Mårell 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) Rénécofor - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005). Editeur : Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, ISBN 978 – 2 – 84207 – 339 – 8, 456 p.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Märell A., Ballon P., Hamard J.-P. and Boulanger V., *Les dispositifs de type enclos-exclos : des outils au service de la gestion et de la recherche* en révision.

COLLOQUES PUBLIQUES

Boulanger V., Dupouey J.-L.,Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. and Picard J.-F. (2007) *Spatio-temporal relationships between vegetation diversity and deer browsing pressure*, **British Ecological Society Annual Meeting**, 10-12 sept. 2007, University of Glasgow, UK.

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. et Dupouey J.-L. (2008), *Évolution sur 30 ans de la végétation sous l'effet des cervidés : de l'espèce à la communauté. Exemple d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne), un massif forestier sur plateaux calcaires.* **Colloque "La phytosociologie face aux défis de la connaissance et de la gestion durable des espaces naturels ; Hommage au professeur J.-C. Rameau"**, 12-14 nov. 2008, Velaine-en-Haye.

Boulanger V., Dupouey J.-L.,Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. et Picard J.-F. (2007) *L'abroutissement des cervidés : élément de structuration et moteur de la dynamique des communautés végétales forestières.*, **Colloque Ecoveg6**, 31 mars - 2 avril 2010, Université de Rouen.

PRÉSENTATIONS INTERNES

- 1-3 Octobre 2007 *Historique des études sur les relations cerfs-végétation en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois* et *Relations spatio-temporelles entre dynamique de végétation et pression d'herbivorie* , Groupe Cerf, St-Hubert, Belgique.

- 16 Octobre 2008 Journée de restitution des résultats préliminaires de la convention Cemagref / Ministère en charge de l'Environnement. Arc-en-Barrois, France.

- 27 Novembre 2008 *Impact des cervidés sur la végétation forestière.* Séminaire de l'UMR 1137 Écologie et Écophysiologie Forestières, INRA Champenoux.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

POSTERS

Boulanger V., Dupouey J.-L.,Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. et Picard J.-F. *Pression d'herbivorie et évolution des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité végétale en milieu forestier* Présentation du sujet de thèse au séminaire des doctorants du département EFPA de l'INRA. Février 2007, Nouan-le-Fuzelier.

Boulanger V., Dupouey J.-L., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. et Picard J.-F. *Impact des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt* **Séminaire de l'école doctorale RP2E**, 15 janvier 2009, Nancy.

Ballon P., Mårell A., Dupouey J.-L., Saïd S. and Boulanger V. *Effects of forest ungulates on plant species richness* **XXIX International Union of Game Biologists Congress**, Moscou, 17-22 Août 2009.

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P. et Picard J.-F. and Dupouey J.-L. *Deer mediated progression of a rare plant species* **Frugivore and Seed Dispersal Ed. 2010**, Montpellier, 13-18 Juin 2010.

CURRICULUM VITAE

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

29, Boulevard Gutenberg
93 190 Livry-Gargan
06 79 64 65 38
01 43 81 31 19
boulanger.vi@gmail.com
26 ans
Marié, un enfant
Permis B

Vincent Boulanger

Formation

novembre 2006 – avril 2010 — **Doctorat**, *Université H.Poincaré*, Nancy.
Biologie Végétale et Forestière

septembre 2003 – juin 2006 — **Formation des Ingénieurs Forestiers**, *École Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts*, Nancy, *Master*.
3e année en parcours recherche : Master 2 Écologie Biodiversité et Évolution,Université Paris Sud XI – Institut National Agronomique-Paris Grignon ; diplômé en septembre 2006

septembre 2001 – juin 2003 — **Classe préparatoire Biologie Chimie Physique et Sciences de la Terre**, *Lycée G.Clémenceau*, Reims.

juin 2001 — **Baccalauréat Scientifique mention Très Bien**, *Lycée M.Chagall*, Reims.
section européenne anglais, spécialité Sciences de la Vie et de la Terre

Thèse de Doctorat

Titre — *Pression d'herbivorie et évolution des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité végétale en milieu forestier.*

Directeur de thèse — J.L. Dupouey (INRA-Nancy)

Co-encadrement — C.Baltzinger (Cemagref) et S.Saïd (ONCFS/CNERA/Cervidés-sanglier)

Soutenance — 27 avril 2010

description — A travers deux suivis temporels de végétation, à échelle locale (massif forestier) et nationale, j'aborde les effets des cervidés sur la dynamique de la végétation forestière et leur rôle dans la structuration de la diversité végétale.

Activités Professionnelles

mars 2010 – aout 2010 — **Assistant Temporaire en Enseignement et en Recherche**, *Université de Rouen*.
Groupe de recherche Ecodiv "Etude et COmpréhension de la bioDIVersité", UPRES-EA 1293

novembre 2006 – octobre 2009 — **Doctorant**, *Cemagref*, Nogent-sur-Vernisson.
Préparation d'une thèse de doctorat

juillet 2006 – septembre 2006 — **Ingénieur**, *Cemagref*, Nogent-sur-Vernisson.
Rééchantillonnage de relevés de végétation en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois

février 2006 – juin 2006 — **Stagiaire**, *INRA*, Nancy, *Master 2 / ingénieur*.
Influence des grands herbivores sur la diversité végétale : cas de la Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

juillet 2005 **Stagiaire**, *Station scientifique des Hautes Fagnes*, Université de Liège, Belgique.
Cartographie de végétation en réserve naturelle des Hautes Fagnes

juillet 2004 **Stagiaire**, *Centre Régional de la Propriété Forestière*, Châlons en Champagne.
Typologie et cartographie des stations forestières ; comparaison de divers outils de positionnement en forêt ; mise en place d'un outil d'analyse des erreurs de mesure des peuplements forestiers.

Langues

Anglais **courant**

Allemand **bases**

Activités d'enseignement

L1 SVT TD initiation à l'interprétation de résultats issus de publications scientifiques (8h) ; TD Botanique *in situ* : diversité végétale et fonctionnement de l'écosystème forestier (18h)

L2 SVT TP cycle de reproduction des Ptéridophytes (6h) ; TP cycle de reproduction des Gymnospermes (9h) ; TP cycle de reproduction des Angiospermes - dissection florale (9h)

Autres Tutorat de stages L3 (6h eq TD)

Compétences acquises

Informatique Systèmes Windows, Linux, Macintosh; Microsoft Office et Openoffice; SIG: ArcView, QGis, Geoconcept; Langages: R, LaTeX

Statistiques Analyses de données univariées et multivariées, modèles linéaires généralisés, modèles linéaires mixtes

Gestion forestière Sylviculture, Aménagement forestier

Ecologie végétale Phytoécologie, Tendances à long terme, Interactions plantes-herbivores

Travail de terrain Organisation et conduite de relevés de flore, d'abroutissement et de peuplement en forêt

Autres Gestion de projets, travail en équipe, organisation de réunions, communication scientifique (orale et écrite)

Activités personnelles

Musique diplômé du Conservatoire National de Région de Reims en juin 2002 (Cor d'Harmonie). Membre permanent de la Jeune Philharmonie de Seine Saint Denis, de la Société Philharmonique de Champagne et occasionnel de Gradus Ad Musicam (orchestre symphonique, Nancy)

Activités associatives

- Participation à l'organisation d'un Meeting sur la Gestion Multifonctionnelle des Forêts de Montagne Avril 2005, Grenoble.
- Secrétaire de l'IFSA-France (International Forest Students' Association) de nov. 2003 à nov. 2004.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

REMERCIEMENTS

Merci à
- Tous les enseignants qui m'ont épaulé pour tracer ma route jusqu'à ce point.
- Gaëlle pour son amour, Lola pour ses joies
- Mes parents
- François et Marie-José, ces bouffées d'air lorrain furent sans nul doute déterminantes dans l'aboutissement de ce travail
- Jean-Luc Dupouey, pour sa disponibilité bienveillante (mais oui !) qui m'a tant apporté pour ce travail
- Christophe Baltzinger pour son soutien de chaque instant
- Sonia Saïd pour son enthousiasme et son dynamisme

Mais aussi merci à
- L'équipe cervidés, avec une pensée particulière pour D.Ballon qui doit désormais maitriser mieux que quiconque l'itinéraire Cemagref-Gare SNCF
- Laurent et les deux Frédéric
- Plus généralement le personnel du Cemagref de Nogent
- Et, car la liste serait bien trop longue, les stagiaires et temporaires avec qui nous avons tenté de rompre l'isolement nogentais ; des remerciements tout particuliers à Yoan, Vincent et Jean-Yves pour les discussions parfois enflammées mais toujours enrichissantes !
- à la phyto et toute son équipe pour leur accueil chaleureux et les cafés où on se tient bien chaud
- avec là aussi un clin d'œil très amical à Rosine Gross pour tout l'appui qu'elle a pu m'apporter sur les plans administratifs et logistiques
- aux personnels de l'ONCFS pour les quelques moments partagés, dans des cadres naturels et gastronomiques admirablement choisis
- à l'ensemble de l'équipe Ecodiv de Rouen pour leur accueil sur les derniers moments de cette thèse, leurs conseils constructifs et l'admirable expérience d'enseignement qu'ils m'ont offerte

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

D'amicales pensées à mes amis musiciens de la Philhar, du GAM, de l'ensemble Fossano et de la Jeune Philharmonie pour les moments musicaux partagés dans la bonne humeur, démontrant de manière éclatante que la qualité d'un travail naît du plaisir qu'on prend à le faire !

En souhaitant tout le bonheur possible aux enfants nés et à naître, militons pour nos utopies !

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE DES MATIÈRES

I INTRODUCTION GENERALE 1

1 CONTEXTE ÉCOLOGIQUE 3

1.1 De la globalité des changements biotiques . . 3

1.1.1 *Nature is changing in more ways than one* (Waller et Rooney, 2004) 3

1.1.2 L'herbivorie : un facteur anthropique parmi d'autres ? 4

1.1.3 Les cervidés menacent-ils les écosystemes forestiers ? 6

1.2 Herbivores et plantes : co-évolutions adaptatives 7

1.2.1 De la typologie des herbivores à celles de l'herbivorie 8

1.2.2 Contrôles et rétroactions : quels régulateurs des populations de cervidés en forêt ? 10

1.2.3 Les plantes en présence d'herbivores : co-évolutions adaptatives 11

1.3 Les ongulés : source de perturbations 13

1.3.1 L'herbivorie : perturbation ou stress ? . 13

1.3.2 Modifications dans le régime des perturbations 15

1.3.3 Modalités des réponses aux perturbations21

1.3.4 Les conséquences visibles des fortes populations sur la végétation forestière 26

1.4 Objectifs 30

2 DÉMARCHE SCIENTIFIQUE 33

2.1 De la densité d'herbivores à la pression d'herbivorie 33

2.1.1 Problèmes d'échelle spatiale 33

2.1.2 La connaissance des niveaux de population : un mauvais rapport qualité-prix 34

2.1.3 K : quand la population est inclue dans le biome 34

2.1.4 L'utilisation de la ressource 35

2.2 Les méthodes 35

2.2.1 L'enclos : l'outil expérimental par excellence 36

2.2.2 Les gradients naturels 37

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

2.3 Deux sources de données pour deux échelles d'analyse . . . 41
2.3.1 Bilan des possibles . . . 41
2.3.2 Arc-en-Barrois : suivi conjoint flore et abroutissement sur 30 ans . . . 42
2.3.3 Réńecofor : un réseau d'enclos/exclos à l'échelle nationale . . . 53
2.3.4 Mise en perspective des deux approches 59

II CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES 63

3 ABROUTISSEMENT SÉLECTIF DES ESPÈCES LIGNEUSES ÉVALUÉ IN SITU 65
3.1 Contexte et Objectifs . . . 66
3.2 Temperate woody species and deer browsing . 66
3.3 Conclusion sur la sélection des espèces ligneuses 77

4 ARC-EN-BARROIS 79
4.1 Contexte et Objectifs . . . 80
4.2 Abstract . . . 81
4.3 Introduction . . . 82
4.4 Methods . . . 84
4.4.1 Study area . . . 84
4.4.2 Sampling Design . . . 85
4.4.3 Data analysis . . . 87
4.5 Results . . . 92
4.5.1 Winner and Loser species . . . 92
4.5.2 Ground vegetation community changes 98
4.6 Discussion . . . 104
4.6.1 Increase in species richness : a pure observer effect ? . . . 104
4.6.2 Eutrophication . . . 106
4.6.3 Canopy closure . . . 107
4.6.4 Effects of deer browsing . . . 108
4.6.5 Conclusion . . . 112
4.7 Acknowledgments . . . 113
4.8 Conclusions . . . 119

5 ÉPIZOOCHORIE : CYNOGLOSSUM GERMANICUM 121
5.1 Contexte et Objectifs . . . 122
5.2 abstract . . . 123
5.3 Introduction . . . 124
5.4 Material and Methods . . . 125
5.4.1 Study site . . . 125
5.4.2 Samples . . . 125
5.4.3 Site characteristics . . . 126
5.4.4 Statistical analysis . . . 126

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.5 Results . . . 127
5.5.1 Spatio-temporal pattern of *C. germanicum* distribution . . . 127
5.5.2 Relationship between *C. germanicum* distribution and deer browsing pressure 127
5.6 Discussion . . . 129
5.7 Conclusion . . . 132
5.8 Acknowledgements . . . 132
5.9 Conclusion sur la progression du Cynoglosse . 134
6 RÉNÉCOFOR 137
6.1 Contexte et Objectifs . . . 138
6.2 abstract . . . 139
6.3 Introduction . . . 139
6.4 Methods . . . 142
6.4.1 Study area . . . 142
6.4.2 Vegetation Data . . . 142
6.4.3 Estimation of ungulate population densities . . . 144
6.4.4 Data analysis . . . 145
6.5 Results . . . 147
6.5.1 Changes in species richness and diversity 147
6.5.2 Changes in species composition . . . 148
6.5.3 Changes in the cover of the vegetation layers. . . . 151
6.5.4 Species responses to exclosures . . . 152
6.5.5 Relationships between ungulate densities and the magnitude of the exclosure effect on vegetation. . . . 156
6.6 Discussion . . . 156
6.7 Acknowledgments . . . 161
6.8 Les effets des cervidés dans une perspective nationale . . . 162

III SYNTHESES ET CONCLUSIONS 165
7 DISCUSSION GÉNÉRALE 167
7.1 Abroutissement . . . 167
7.1.1 Répartition spatiale de la pression d'abroutissement . . . 167
7.1.2 Cohérence temporelle . . . 168
7.1.3 Abroutissements et populations animales 170
7.1.4 Le niveau de sélection par les cervidés : trait de vie potentiel pour les espèces ? . . . 174

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

7.2 Réponses des espèces à la pression des herbivores . . . 177
7.2.1 Parallèle entre abroutissement et dynamique . . . 177
7.2.2 Des herbacées sensibles à la pression d'herbivorie . . . 183
7.2.3 Mécanismes indirects : de la communauté à l'espèce . . . 186
7.3 Structuration des communautés par l'herbivorie 187
7.3.1 Structuration : du vertical au spatial . . . 187
7.3.2 Au delà de l'hypothèse des perturbations intermédiaires . . . 188
7.3.3 Herbivorie VS les autres variables structurantes . . . 191
8 CONCLUSION 195
8.1 Implications pour la gestion des écosystèmes forestiers . . . 195
8.2 Limites de nos approches . . . 197
8.2.1 Validité des rééchantillonnages . . . 197
8.2.2 Hiérarchisation des moteurs d'évolution 198
8.2.3 La détermination de la pression du gibier 198
8.3 Perspectives de recherches . . . 199
8.3.1 Intégration de mesures fiables et pertinentes de la pression des ongulés . . . 199
8.3.2 Découplage des effets des différents ongulés . . . 201
8.3.3 D'autres échelles d'étude . . . 202
8.3.4 Suivis à long terme . . . 203
8.4 Conclusion générale . . . 204

IV ANNEXES 205
A Annexe 1 207
B Annexe 2 231
B.1 Introduction . . . 232
B.2 Différents types d'enclos et leurs usages en France . . . 232
B.3 Recommandations pour la mise en place et le suivi des dispositifs de type enclos-exclos . 236
B.3.1 Avant toute chose : Définir des objectifs précis . . . 237
B.3.2 Relevés, suivis et maintenance . . . 238
B.4 Conclusion et perspectives . . . 239
C Annexe 3 243
C.1 Courte introduction *V.Boulanger* . . . 244

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C.2 Les deux techniques de relevés 244
C.2.1 Mise en place et inventaire des placettes 400 m2 (méthode "Picard") 244
C.2.2 Mise en place et inventaire des placettes 40 m2 (méthode "Aldous-Cemagref")244
C.3 Indicateurs Aldous 245
C.4 Comparaison a priori Aldous-Picard 245
C.5 Résultats et interprétations 248
C.5.1 Corrélation des indicateurs provenant des relevés sur 400 m2 et sur 40 m2 . . 249
C.5.2 Comparaison des profils d'abroutissement des espèces lignifiées provenant des relevés 40 m2 et 400 m2 en 2006-07. 250
C.6 Conclusion sur les analyses d'ordre méthodologique 253

BIBLIOGRAPHIE 255

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE DES FIGURES

FIGURE 1 Niveaux moyens de menace sur les forêts par région d'Europe 7
FIGURE 2 Schéma présentant les variables caractéristiques d'une perturbation, d'après White et Jentsch (2001) 14
FIGURE 3 Illustration du mécanisme de régulation dit *top-down* 16
FIGURE 4 Evolution des prélèvements de Cerf en France depuis 1977 19
FIGURE 5 Répartition des prélèvements de Cerf en France par département 19
FIGURE 6 Evolution des prélèvements de chevreuils en France depuis 1977 20
FIGURE 7 Répartition des prélèvements de chevreuils en France par département . . . 20
FIGURE 8 Trois patrons d'évolution possibles pour les écosystèmes en fonction des conditions de milieu, d'après Scheffer *et al.* (2001) 24
FIGURE 9 Courbe illustrant la relation richesse spécifique et régime de perturbation d'après l'Hypothèse de la Perturbation Intermédiaire 25
FIGURE 10 Échantillonnage initial de la Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois 43
FIGURE 11 Histogramme des effectifs des indices d'abroutissement notés en 1981 48
FIGURE 12 Localisation et essence dominante des 102 placettes du réseau RÉNÉCOFOR en France 54
FIGURE 13 Schéma d'une placette de relevé avec les bandes de part et d'autre du grillage 55
FIGURE 14 Carte factorielle de l'ACP sur les densités d'animaux prélevés sur le réseau RÉNÉCOFOR, source *Réseau Ongulés Sauvages ONCFS* 58
FIGURE 15 Distribution of the 38 most frequent woody species according to their dynamic status 93

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 16 Differences in the distributions of Ellenberg indicator values between loser and winner species 94
FIGURE 17 Boxplots of the mean Ellenberg indicator values per year and per forest . . 99
FIGURE 18 Co-inertia analysis of the 1033 plots x 142 species sampled in 1976, showing plot positions and the correlations with environmental variables along the first and second axis. 100
FIGURE 19 Coordinates of the species position projected along the first (A) and the second (B) axes of the co-inertia analysis.101
FIGURE 20 Changes in the position of the plots along the two first axes of the co-inertia analysis 103
FIGURE 21 Maps of the Arc-en-Barrois forest showing the location of *Cynoglossum germanicum* in the sampled plots in 1976, 1981 and 2006. 128
FIGURE 22 Boxplots showing the distribution of the average browsing pressure in the plots where *C. germanicum* is either present or absent in 1981 and 2006 in the North forest. 129
FIGURE 23 Map showing the location of the 82 plots in France. 143
FIGURE 24 Change in the difference in species richness between outside and inside the exclosure. 149
FIGURE 25 Change in Ellenberg light and nitrogen indicator values inside and outside the exclosures. 151
FIGURE 26 Barplots showing the changes in cover of the 4 layers of vascular vegetation, outside and inside the exclosures. . . . 152
FIGURE 27 Cartes de la répartition spatiale de la pression d'herbivorie en 1976, 1981 et 2006 et tests d'autocorrélation spatiale par massif 169
FIGURE 28 Évolution des prélèvements de cerf et de chevreuil : attributions et réalisations de chasse 172

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 29 Évolution des recouvrements de la strate arbustive haute en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois 178
FIGURE 30 Évolution des recouvrements de la strate arbustive basse en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois 179
FIGURE 31 Photographie d'un enclos installé FD d'Arc-en-Barrois, le lierre domine la végétation à l'intérieur 190
FIGURE 32 Enclos installé en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois(52). Colonisation de l'enclos par le lierre (*Hedera helix* L.). *Vincent Boulanger, Cemagref* 234
FIGURE 33 Placette CHS 57a du réseau RENECOFOR en forêt d'Amélécourt (57). Floraison et recouvrement plus importants de l'anémone des bois (*Anemone nemorosa* L.) à l'intérieur de l'enclos. *Vincent Boulanger, Cemagref* 237
FIGURE 34 Référentiel des phases nécessaires au cadrage de l'implantation et de la valorisation des dispositifs de type enclos-exclos. 240
FIGURE 35 Enclos installé en forêt domaniale de Bercé (72). Croissance en hauteur et densité des chênes plus importantes à l'intérieur de l'enclos. Philippe Ballon, Cemagref 241
FIGURE 36 Enclos de protection installé sur une régénération naturelle (massif du Donon - Vosges du nord). Apparition de feuillus divers à l'intérieur de l'enclos. Jean-Pierre Hamard, Cemagref 241
FIGURE 37 Graphique comparant les valeurs de la pression d'abroutissement avec les méthodes Aldous (40m2) et Picard (400m2)249
FIGURE 38 Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour le Prunellier (*Prunus spinosa*). . . . 250
FIGURE 39 Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour le Fusain d'Europe (*Euonymus europaeus*). 251

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Figure 40 Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour la Ronce des bois (*Rubus fruticosus aggr.*). 252

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 Multiple logistic regressions of winner species appearance. 96
Table 2 Multiple logistic regressions of loser species disappearance. 97
Table 3 Relationships between changes in ecological conditions and community movements. 105
Table 4 Logistic regression models of the distribution of *Cynoglossum germanicum*. . 130
Table 5 Linear mixed model effects of time, exclosure and their interaction on species richness in the three layers, on Shannon's diversity index of the herbaceous layer and on the species richness in the different groups of species in the herbaceous layer. 150
Table 6 Linear mixed model effects of time, exclosure and their interaction on the overall cover of the four vegetation layers.153
Table 7 Linear mixed models effects of time, exclosure and time*exclosure on the occurrence and cover of the species . . 155
Table 8 Relationship between the differences in (i) species richness and observed cover (outside-inside the exclosure) and (ii) indices of ungulate populations. . . 157
Table 9 Corrélations temporelles des valeurs de pression d'abroutissement en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois 168
Table 10 Description des différentes classes de recouvrement affectées aux espèces présentes sur les placettes 40 m2 246

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 11 Description des différentes classes d'abroutissement affectées aux espèces présentes sur les placettes 40 m2 247

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Première partie

INTRODUCTION GENERALE

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

1 CONTEXTE ÉCOLOGIQUE

1.1 DE LA GLOBALITÉ DES CHANGEMENTS BIOTIQUES

1.1.1 *Nature is changing in more ways than one (Waller et Rooney, 2004)*

L'érosion de la biodiversité actuellement constatée est désormais présentée comme la quatrième plus importante vague d'extinction d'espèces (Myers et Knoll, 2001). Et, à la différence des précédentes crises biotiques causées par des événements externes, cette dernière est directement imputable aux activités humaines (Vitousek *et al.*, 1997). La dégradation des habitats résultant des activités humaines, conduisant parfois à leur disparition complète, est la principale cause de disparition des espèces (Vermeij, 2004). Une des tendances générales est à la disparition d'espèces spécialistes au profit d'un petit nombre d'espèces plus ubiquistes que l'on retrouvera à travers de nombreux habitats. Les communautés deviennent ainsi de moins en moins différentes les unes des autres ; on parle alors d'homogénéisation biotique (McKinney et Lockwood, 1999; Olden et Rooney, 2006).

Les écosystèmes forestiers tempérés semblent moins souffrir que les autres des dégradations humaines de ces dernières décennies (Jenkins *et al.*, 2003) ; au moins quantitativement, leur surface a progressé en moyenne de 0,1% par an entre 1970 et 1999 (Loh *et al.*, 2000). En particulier, la surface des forêts françaises montre une très nette tendance à la hausse depuis le début du XIXe siècle ; plus précisément, on estime que leur surface a augmenté de 70000 ha par an entre 1980 et 1999 (Pignard, 2000), soit 0,5% en plus chaque année [1]. La compréhension des dynamiques de ces écosystèmes et de leurs moteurs est un enjeu majeur pour cibler les actions des gestionnaires des milieux naturels et éclairer les politiques de conservation de la biodiversité.

1. Ces données datent d'avant les changements de méthodes d'inventaire.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

La phrase de Waller et Rooney mise en exergue souligne la complexité des mécanismes agissant sur les changements à long terme des écosystèmes. Si la phytosociologie s'est longtemps attachée à décrire spatialement les liens entre structures des communautés végétales et conditions de milieu, les questions de recherche se tournent désormais vers la compréhension des moteurs de la dynamique de la végétation. L'enjeu est alors de qualifier, quantifier et éventuellement découpler ces mécanismes pour hiérarchiser les effets des composantes des changements globaux. Or, pour évaluer avec précision les changements temporels dans la structure des communautés et appréhender les mécanismes, il est nécessaire de pouvoir confronter des données reflétant l'état actuel à des données fiables sur l'état passé. L'existence même de données de référence apparaît comme le problème majeur (Balmford *et al.*, 2003) mais la fiabilité dans la reproduction des mesures sur de longs pas de temps reste aussi sujette à caution (Archaux *et al.*, 2009; Magnuson, 1990).

1.1.2 *L'herbivorie : un facteur anthropique parmi d'autres ?*

Les effets de l'activité humaine sur les paramètres environnementaux se manifestent à différentes échelles et influencent diversement la dynamique des communautés végétales.

La croissance des activités humaines (industries, transport, fertilisation etc.) qui génèrent des pollutions diffuses modifie les propriétés physico-chimiques de l'atmosphère. Conséquence de l'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre (CO_2 et méthane), le réchauffement global de l'atmosphère modifie les gradients géographiques de température et de précipitation, et donc les distributions des niches écologiques des espèces végétales. L'optimum de distribution de certaines espèces a d'ores et déjà monté en altitude (Lenoir *et al.*, 2008). L'augmentation des dépôts azotés semble néanmoins être le principal facteur de changement engendrant des modifications dans la composition des communautés forestières, on parlera d'eutrophisation [2] (Thimonier *et al.*, 1992, 1994; Bodin, 2010). L'augmentation de la concentration en CO_2 amplifie également la croissance

2. Augmentation de la disponibilité en nutriments, notamment en azote.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

des arbres (Spiecker *et al.*, 1996), du moins, tant que les effets délétères du réchauffement climatique ne se font pas sentir.

Les activités humaines modèlent les paysages et les font évoluer au gré des changements socio-économiques. Les changements d'usage des sols à moyen ou très long terme, c'est-à-dire de la déprise pastorale (quelques décennies) aux changements de modes de vie de l'espèce humaine (plusieurs millénaires), ont des conséquences fortes sur les dynamiques végétales (Chauchard, 2007). Autre conséquence directe de l'impact de l'homme sur les paysages, la fragmentation des habitats limite la dispersion d'espèces spécialistes, isole leurs populations, et conduit à leur raréfaction voire disparition (Devictor *et al.*, 2008). Les processus en jeu peuvent opérer sur la dynamique des communautés végétales forestières à très long terme (Vellend *et al.*, 2006b).

Bien plus localement, la composition de la végétation forestière témoigne toujours, après plus de 15 siècles, de l'activité et de l'occupation des zones forestières par l'Homme (Dupouey *et al.*, 2002). Les pratiques sylvicoles, faisant varier les dynamiques de structure et de composition de la canopée, influencent également la composition de la végétation forestière (i) sous l'effet de coupes et du maintien d'un couvert plus faible qui modifient les conditions de lumière (Decocq *et al.*, 2005; Van Calster *et al.*, 2008) (ii) en tronquant les phases de sénescence (Paillet *et al.*, 2010). Zerbe et Kreyer (2007) montrent les interactions entre les effets des modes de conversion sylvicoles et l'herbivorie causée par les grands ongulés sur la dynamique de la végétation du sous-bois. Ainsi, les fortes densités d'herbivores forestiers résultant de l'éradication des prédateurs sauvages et de la diminution de la pression de chasse par l'homme sont elles un autre volet des effets des actions de l'homme sur les écosystèmes. Leurs conséquences sur la composition de la végétation forestière ont fait l'objet de nombreuses études notamment en Amérique du Nord (Rooney *et al.*, 2004; Stockton *et al.*, 2005).

Waller (2005) montre que, dans le cas des forêts du Wisconsin, les communautés floristiques ont évolué principalement sous l'effet des fortes populations de cervidés ; les autres facteurs étudiés tels que l'eutrophisation, les pluies acides, le vieillissement des peuplements ou la compétition d'espèces exotiques semblent être de moindre influence.
En Europe, non sans ironie, remarquons que l'attention

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

portée à ces différents facteurs a largement fluctué au gré des opinions et des cibles médiatiques. Actuellement, le tropisme vers les conséquences du réchauffement climatique (et de toutes ses déclinaisons) est clairement affiché (Lenoir, 2009), mais la phrase de Waller et Rooney invite à explorer un maximum de pistes.

1.1.3 *Les cervidés menacent-ils les écosystemes forestiers ?*

Face à l'ensemble de ces acteurs des changements globaux, deux publications récentes se sont essayées à une hiérarchisation des menaces pesant sur les écosystèmes forestiers.

LA VISION D'UN ÉCOLOGUE

Dans sa revue, Rackham (2008) identifie 10 menaces pesant actuellement sur les forêts anciennes[3]. Á l'échelle de l'Angleterre, il considère que les populations de cervidés dont les niveaux excèdent tous les records historiques, sont la menace majeure qui pèse sur les forêts anciennes. En revanche à l'échelle mondiale, assumant que le changement climatique est déjà en place et ne peut-être combattu à brève échéance, la principale menace que des mesures politiques peuvent limiter est la propagation de pathogènes.

LA VISION DES GESTIONNAIRES FORESTIERS

Dans le cadre d'une enquête auprès des membres du *Standing Forestry Committee* (SFC) et de l'*Advisory Group on Forestry and Cork* (AGFC) où sont représentés la plupart des pays européens, Requardt *et al.* (2007) ont pu appréhender les niveaux d'inquiétude des gestionnaires face à différentes menaces pesant sur les forêts. La menace que représentent les populations de cervidés et leurs dynamiques actuelles arrive en troisième position juste après les insectes et les tempêtes . L'Europe du Nord et l'Europe de l'Ouest sont les zones où la préoccupation vis-à-vis de cervidés est la plus forte (voir figure 1). Elle obtient la note moyenne de 2.7/5 (3.4 en Europe du Nord et 3.0 en Europe de l'Ouest), signifiant qu'elle constitue un problème régulier à échelle locale selon les critères de ce sondage.

3. Il entend par forêt ancienne toute zone sur laquelle un état boisé, plus ou moins dense et fragmenté, a existé depuis au moins 1000 ans.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

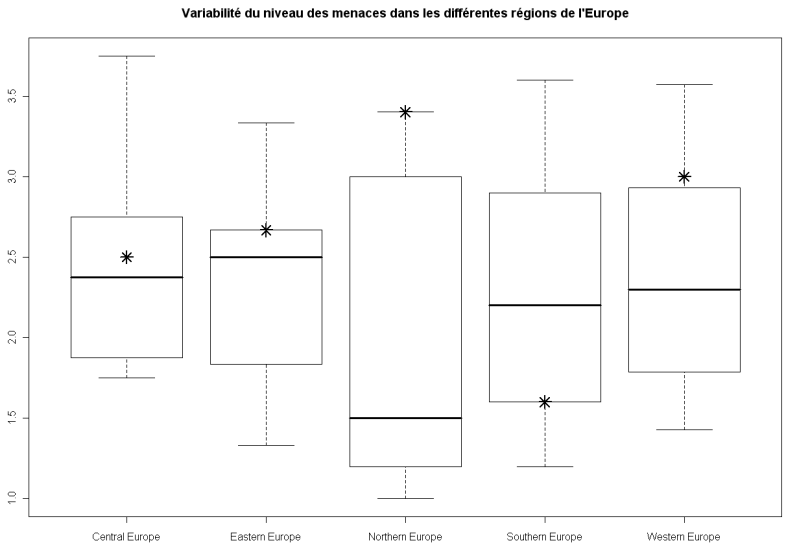


FIGURE 1.: Niveaux moyens de menace sur les forêts par région d'Europe, d'après Requardt *et al.* (2007). Les étoiles correspondent au niveau moyen de la menace "abroutissement par les cervidés", chacune des 12 menaces recevant une note de 1 à 5.

Observons avec un oeil plus ciritique le fond du problème, les causes de ces "menaces". Rackham (2008) met clairement en évidence que le problème n'est pas la présence des cervidés dans les écosystèmes forestiers, mais les très voire trop fortes densités de leurs populations. Ce ne sont donc pas les cervidés, mais les trop fortes populations qui sont sources d'inquiétudes. Cette nuance est également donnée dans les explications du rapport de Requardt *et al.* (2007).

En outre, les populations de cervidés sont une source importante de revenus pour les gestionnaires forestiers. À titre d'exemple, en France, l'Office National des Forêts tire environ 40M€ de revenus de la chasse, à comparer aux 240M€ des revenus issus des exploitations de bois. Il s'agit alors de trouver un subtil équilibre entre les objectifs sylvicoles et écologiques et les objectifs de gestion cynégétique.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les cervidés apparaissent comme un acteur important de la dynamique des écosystèmes forestiers, enjeu pour la biodiversité, mais aussi pour la gestion forestière courante. Mais les changements globaux présentent de multiples facettes qui façonnent les dynamiques des communautés. La végétation est donc soumise à de nombreuses influences, et les problématiques actuelles visent la compréhension des effets individuels de chaque facteur d'évolution, dont les cervidés.

1.2 LES HERBIVORES DANS LEUR ENVIRONNEMENT ET CO-ÉVOLUTIONS ADAPTATIVES

Le processus d'herbivorie est au cœur même de la relation entre les ongulés et la végétation (Weisberg et Bugmann, 2003), c'est pourquoi je livre ici quelques brèves généralités sur les herbivores pour mieux appréhender leurs effets potentiels sur les dynamiques de végétation, particulièrement en forêt.

1.2.1 *De la typologie des herbivores à celles de l'herbivorie*

DÉFINITION DES GRANDS HERBIVORES

Le terme "herbivore" fait référence à toute espèce animale dont le régime alimentaire est exclusivement composé de matériel végétal. Les herbivores englobent une grande diversité de groupes taxonomiques (insectes, mammifères). Parmi les mammifères, la distribution des poids des herbivores à l'âge adulte est souvent bimodale : la distinction entre petits et grands herbivores correspond à la limite entre les deux modes. Celle-ci varie selon les biomes et les études entre 2kg (Ritchie et Olff, 1999) et 10kg (Lovegrove et Haines, 2004). Retenons que parmi les grands herbivores on trouve essentiellement des ongulés et des marsupiaux ; les petits herbivores sont plutôt des rongeurs et lagomorphes.

DE LA PRÉDATION À L'HABITAT

Un habitat est un lieu qui contient toutes les ressources nécessaires pour accueillir l'ensemble des étapes de la vie d'une espèce ou d'un individu. Le type d'habitat discrimine fortement les herbivores, notamment dans les contextes de savanes où la distinction entre milieux fermés et milieux

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

ouverts est assez marquée. Le choix de l'habitat ne se fait pas de manière stochastique. Chaque espèce d'herbivore a développé ses propres stratégies pour échapper aux prédateurs. Certains ont investi dans la détection et ont ainsi pu se maintenir dans des habitats plus ouverts, d'autres ont préféré se retirer vers des habitats plus fermés, leur garantissant une meilleure tranquillité. Il est alors possible d'identifier des groupes d'espèces inféodées aux habitats fermés (forêts, brousses), aux habitats ouverts (prairies) et d'autres recherchant un habitat hétérogène (Fritz et Loison, 2006). Ces stratégies de réponse à la peur déterminent pour partie l'habitat des espèces et donc la ressource alimentaire à leur disposition. Ces groupes d'herbivores sont donc en contact avec des types de végétation très différents, qui vont conditionner leur régime alimentaire.

DES COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES CONTRASTÉS

Selon leur régime alimentaire, les herbivores peuvent être rangés dans trois grandes catégories :

- Grazers : ou « paisseurs » qui consomment essentiellement des monocotylédones, c'est-à-dire des végétaux graminoïdes (ex : mouton, buffle).
- Browsers : ou « brouteurs » qui consomment essentiellement des dicotylédones - feuilles, brindilles, herbacées non graminoïdes - et éventuellement des fruits (ex : élan).
- Intermediate feeders : la catégorie entre les deux, dont le régime est varié (cerf élaphe, impala).

Janis (1988) pose le seuil à 90% pour définir le terme « essentiellement ». Il est aisé de voir le parallèle entre l'habitat et le type alimentaire : *grazers* en milieux prairiaux où la végétation est principalement composée de graminées, *browsers* en milieux fermés où la végétation ligneuse est abondante et *intermediate feeders* dans un milieu hétérogène. Les comportements et régimes alimentaires très contrastés entre les deux extrèmes se retrouvent dans des différences morphologiques et physiologiques assez marquées : poids, caractères de l'appareil buccal (Fritz et Loison, 2006). Les deux types d'herbivores ont ainsi deux visions très différentes des ressources alimentaires (Gordon, 2003) d'où des manières très différentes d'exploiter la ressource : les browsers sont très sélectifs envers des portions de plantes alors que les paisseurs absorbent des grandes quantités d'herbe à la fois. Métaphoriquement, le premier est le sécateur et

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

le second la tondeuse (Philippe Ballon, comm.pers.). On comprendra ainsi que les deux n'ont pas le même effet sur la végétation.

Dans notre contexte des forêts françaises, les deux principaux grands herbivores sauvages sont le cerf élaphe (*Cervus elaphus* L.) et le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). La distinction du régime alimentaire de ces deux espèces est moins nette que brouteur et paisseur bien que le cerf soit en moyenne 5 fois plus lourd que le chevreuil. Le cerf qui se nourrit d'une grande diversité de végétaux (plantes, brindilles, fruits) a un régime intermédiaire typique, alors que le chevreuil tend plutôt à être un brouteur, mais, en contexte tempéré, les variations saisonnières de son régime alimentaire n'en font pas un strict brouteur (granivore et frugivore quand graines et fruits sont disponibles et abondants, brouteur sinon) (Tixier et Duncan, 1996). Quantitativement, le cerf, plus massif, consommera une quantité de végétation bien plus importante que le chevreuil, mais la composition des régimes alimentaires est assez différente entre les deux espèces. Les compartiments de la communauté végétale consommés sont assez différents : le chevreuil consomme, en relatif, moins d'herbacées mais plus de matière ligneuse que le cerf. Ainsi, les effets des deux espèces sur la végétation sont susceptibles d'être très différents. La guilde d'herbivores en présence conditionnera donc la nature des impacts sur la végétation forestière et les conséquences attendues sur la dynamique de végétation ; le niveau des populations influencera l'ampleur de ces impacts.

1.2.2 *Contrôles et rétroactions : quels régulateurs des populations de cervidés en forêt ?*

La place des cervidés dans la chaîne alimentaire montre qu'ils sont à la fois dépendants de la disponibilité de la ressource nutritionnelle, c'est-à-dire la production de biomasse végétale possible en fonction des conditions de milieu (climat, sol …) et soumis à la prédation. Ainsi, densité-dépendance et relation prédateur-proie sont les deux mécanismes agissant directement sur les populations de cervidés.

Les suivis précis et à long terme des populations de cervidés sont assez rares (Gaillard *et al.*, 2000). A l'issue d'une récente revue critique, Bonenfant *et al.* (2009) concluent que la réponse densité-dépendante est un mécanisme généralement observé sur la plupart des paramètres démogra-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

phiques des populations de grands herbivores. Selon eux, la variabilité ne se trouve dans la présence ou l'absence de réponse densité dépendance mais dans l'amplitude des réponses des différents paramètres démographiques. En particulier, les rétroactions négatives de la taille de la population sur la démographie de la population [4] n'interviendrait que dans des contextes très particuliers, fortement dépendants de l'échelle spatiale considérée.

D'autre part, rares sont les situations où les relations entre les cervidés et leurs prédateurs peuvent être étudiées. Bénéficiant du site de Bialowieza (forêt « primaire » en réserve naturelle), Jedrzejewski *et al.* (2002) identifient un taux moyen de prédation du loup sur les ongulés de 0,116 animal/jour/loup, avec une nette prédominance du cerf (63% des proies), loin devant le sanglier (28%) et le chevreuil (4%). Dans ce contexte, les loups sont l'agent majeur de la régulation des populations de cerfs, retardant le moment où la population atteint la capacité de charge (*i.e.* moment où la population saturera par densité-dépendance). Il est toutefois clair que le loup n'est pas l'unique agent limitant les populations d'ongulés ; le lynx semble avoir beaucoup plus d'influence sur les populations de chevreuil (Okarma *et al.*, 1997) ; s'y ajoutent les effets des prélèvements issus de la chasse par l'homme (Jedrzejewski *et al.*, 2000). Il apparaît donc clairement que la prédation est un mécanisme majeur de la régulation des populations d'ongulés en forêt.

En l'absence de grands prédateurs sauvages, les populations de cervidés des forêts françaises sont donc régulées par la chasse. Ainsi, à travers les densités de cervidés et plus généralement d'ongulés, nous observons une autre des conséquences des activités humaines sur les milieux naturels.

1.2.3 *Les plantes en présence d'herbivores : co-évolutions adaptatives*

Les co-évolutions adaptatives entre herbivores et communautés végétales ont fait et continuent de faire émerger nombre de stratégies de défense et de tolérance à l'herbivorie chez les végétaux. Les défenses chez les végétaux se mettent en place soit sous l'effet de la sélection naturelle

4. La population est trop nombreuse relativement à la ressource disponible en conséquence, les effectifs baissent.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

qui donne un avantage évolutif aux individus ayant des phénotypes particuliers qui les protègent contre les herbivores (résistance de constitution), soit sous l'effet de la pression d'herbivorie qui va stimuler une réponse de la plante (résistance induite) dans le but de repousser les futures attaques des herbivores (Strauss *et al.*, 2002; Paige et Whitham, 1987). Entre les espèces se mettent également en place des stratégies de commensalisme et facilitation.

LES DÉFENSES CHIMIQUES.
Les travaux de Vourc'h (2001) dans le domaine des défenses chimiques induites chez les végétaux sous l'effet de la pression des cervidés sont particulièrement éloquents : en présence de cervidés, la sélection naturelle a favorisé les génotypes de thuyas produisant des quantités importantes de monoterpènes, une molécule répulsive des cervidés. Les plantes peuvent aussi « jouer » sur la capacité de mémoire des herbivores. La présence de tanins dans les tissus végétaux les rendent peu digestibles pour les herbivores qui apprennent à éviter ces espèces (Robbins *et al.*, 1987). Il s'agit non plus d'une défense visant à éviter directement l'abroutissement mais plutôt à éviter que la plante ne soit abroutie à l'avenir par le même individu. Les plantes à faible valeur nutritive présentent également un avantage évolutif en présence d'herbivores (Verheyden-Tixier *et al.*, 2008).

LES DÉFENSES PHYSIQUES.
Certaines espèces ont aussi mis en place des structures physiques qui visent à repousser les herbivores (Lucas *et al.*, 2000). Deux types de structures se distinguent : celles qui constituent de nouvelles structures à part entière comme les épines et celles qui ne sont qu'une modification des propriétés de structures déjà existantes (ex : l'épaisseur de la cuticule de l'épiderme). La production de structures physiques de défense contre l'herbivorie, induites par l'herbivorie, est largement documentée dans des contextes très variés. Par exemple, Obeso (1997) observe que les feuilles de houx, en l'absence de cervidés, deviennent de moins en moins épineuses alors que, en présence de cervidés, les feuilles deviennent plus petites, plus épaisses et plus épineuses. Le houx, très consommé par les cervidés notamment en période hivernale où il conserve ses feuilles et constitue une ressource de matériel végétal importante, a

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

donc la capacité à se protéger des abroutissements. D'un point de vue évolutif, il est vraisemblable que les individus présentant cette capacité à développer de telles protections ont été sélectionnés en présence de cervidés.

LE COÛT DE CES DÉFENSES.
Chez le thuya, la production de molécules de défense semble relativement coûteuse à tel point que la capacité de régénération et le potentiel de croissance des individus seraient diminués (Holmes *et al.*, 2009). Plus généralement, Strauss *et al.* (2002) montrent que la mise en place des défenses contre l'herbivorie a un coût en terme d'allocations des ressources qui sont préférentiellement dirigées vers les structures de défense, mais aussi en termes évolutifs (dissuasion des espèces mutualistes, moindre prévention et résistance face à d'autres formes d'attaques, diminution de la compétitivité de l'espèce dans la communauté).

1.3 LES ONGULÉS : SOURCE DE PERTURBATIONS

1.3.1 *L'herbivorie : perturbation ou stress ?*

Une définition *absolue*[5] de la perturbation est *l'altération ou la perte de biomasse d'un individu* (Grime, 2002) ; Sousa (1984) envisage en plus les conséquences pour la diversité de la communauté, ces dégâts permettant, directement ou non, à de nouveaux individus de s'implanter. Hobbs (2006) discute la notion de perturbation à la lumière d'autres définitions faisant référence à des échelles plus grandes (communautés et écosystèmes) et aux conséquences sur la structure et la dynamique des systèmes écologiques. White et Pickett (1985) proposent pour définition *absolue* de la perturbation, un *événement relativement (sic !) discret dans le temps qui bouleverse la structure de la population/communauté/écosystème et modifie la distribution des ressources, la disponibilité en substrat ou l'environnement physique*.

La séparation causes / conséquences constitue l'une des pierres d'achoppement dans la définition de cette notion de perturbation.

Une perturbation est décrite par divers paramètres (surface concernée, magnitude -relative ou absolue-, fréquence

5. Il existe une définition *relative* de la perturbation, mais elle est sujette à controverses (White et Jentsch, 2001, voir).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

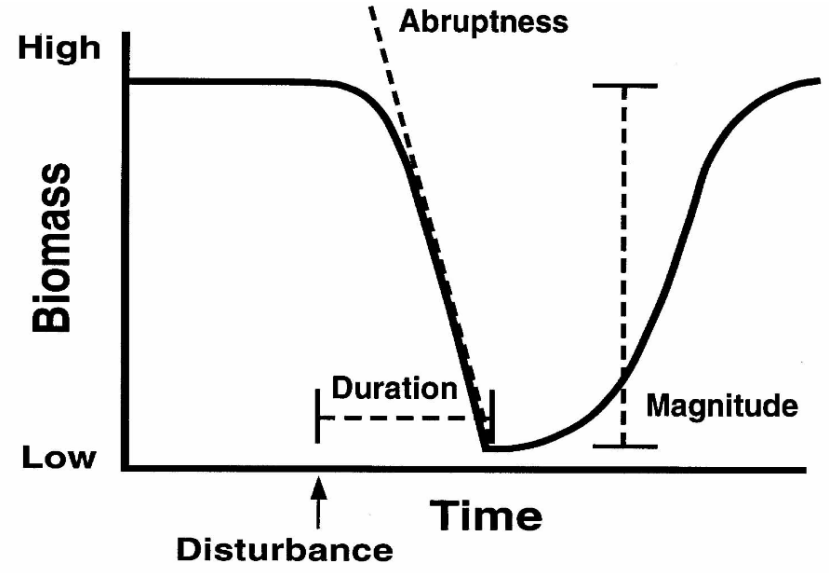


FIGURE 2.: Schéma présentant les variables caractéristiques d'une perturbation : durée, intensité et "rapidité", d'après White et Jentsch (2001)

-temporelle ou spatiale-, prévisibilité et temps de rotation). Elle peut affecter des paramètres physiques de l'écosystème (ouverture donc disponibilité en lumière et de place pour d'autres espèces) mais aussi biologiques lorsqu'une perturbation engendre l'explosion d'une espèce invasive qui empêche les espèces natives de se développer. En outre, elle permet aussi une redistribution des nutriments, profitable pour certaines espèces.

Les perturbations endogènes sont générées par des agents internes au système considéré, contrairement aux perturbations exogènes qui ont une cause extérieure au système ; les espèces, communautés et écosystèmes ont pu s'adapter à ces perturbations endogènes (McIntyre et Hobbs, 1999). L'herbivorie, le prélèvement de biomasse sur individu végétal, apparaît alors comme une source de perturbation endogène, dans la mesure où ce processus est complètement intégré au fonctionnement de l'écosystème et a pour origine un des constituants de l'écosystème, les herbivores. Mais les autres définitions font référence au caractère bref et soudain d'un événement, qui contraste avec les mécanismes continus qui jouent sur la succession des écosystèmes. Pour ces raisons, White et Jentsch (2001) pensent que l'herbivorie à un niveau modéré (*low-level herbivory*) contribue continuellement à modifier la structure des écosystèmes et ne rentre donc pas dans la définition de la perturbation.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les auteurs nuancent cependant en fonction de l'échelle d'étude, admettant que à court terme et localement, l'herbivorie serait une perturbation...sans toutefois en expliciter les raisons. Notons enfin cette surprenante distinction du "niveau modéré" d'herbivorie des autres niveaux d'herbivorie, résumons clairement : les auteurs ne statuent pas dans cette large synthèse sur le fait que l'herbivorie soit ou ne soit pas une perturbation.

Pour distinguer les événements intervenant de manière abrupte des autres agissant en continu, les auteurs proposent de classer ces derniers dans la catégorie des stresseurs. Ainsi pour White et Jentsch (2001), la perturbation se définit à la lumière de sa durée et de son intensité (ils y ajoutent le caractère abrupt assez lié au rapport entre durée et intensité, voir figure 2). Si, à l'échelle de l'écosystème tout entier, l'herbivorie est un processus qui agit à long terme sur la structure des communautés par des mécanismes variés, l'action de consommation (instantanée par nature) de tout ou partie d'un végétal est incontestablement une perturbation. Se dessine alors une distinction entre stress et perturbation, reposant sur des questions d'échelle : l'herbivorie pouvant être un stresseur si on l'envisage à grande échelle, à des niveaux modérés qui varient peu (les auteurs n'évoquent pas le problème des variations dans l'intensité de l'herbivorie) ou une perturbation si l'on s'intéresse au cas local d'une espèce ou communauté, à un instant donné.

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes intéressés à la quantité de matériel végétal prélevée par les animaux (soit mesurée directement, soit inférée à partir d'estimations de populations) à l'échelle d'une communauté végétale et donc nous considérons l'herbivorie comme une perturbation endogène à l'écosystème.

1.3.2 *Modifications dans le régime des perturbations*

PERTE DE CONTRÔLE DES POPULATIONS

Éradication des grands prédateurs

Comme présenté au paragraphe 1.2.2, les populations de cervidés dépendent en grande partie de la pression de prédation sous l'effet de forces top-down (Estes *et al.*, 2001, voir l'illustration en figure 3). L'extermination des prédateurs dans de nombreux contextes biogéographiques ont eu pour

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

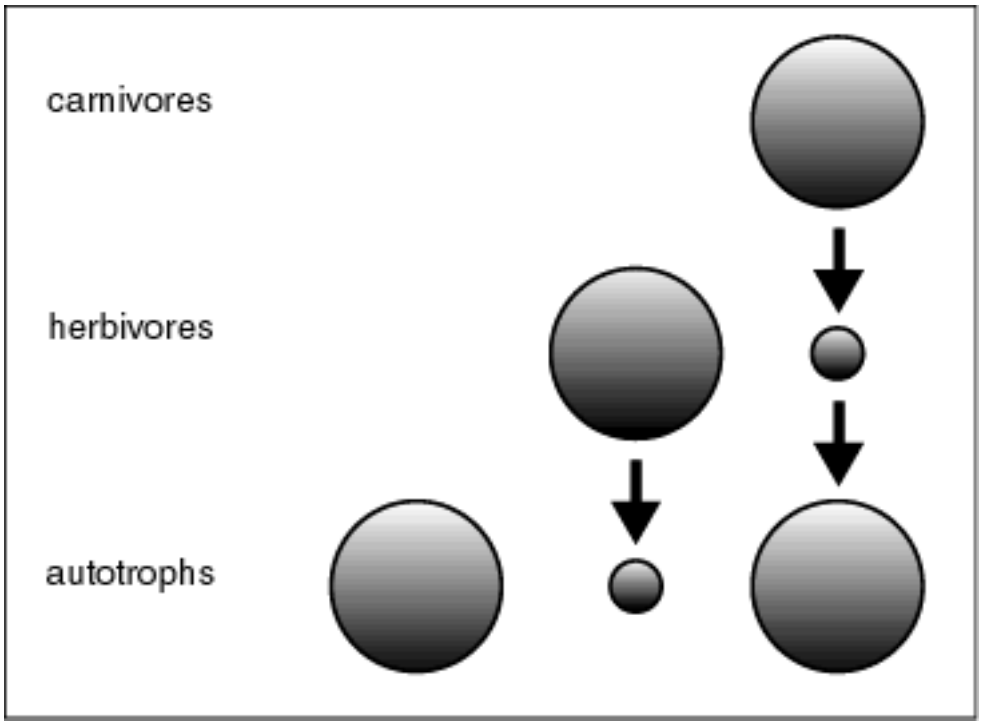


FIGURE 3.: Illustration du mécanisme de régulation dit *top-down*, dans lequel un niveau trophique donné est directement sous le contrôle du niveau trophique supérieur, par exemple les herbivores dont les dynamiques des populations seraient exclusivement sous le contrôle des grands carnivores, leurs prédateurs directs, d'après Scheffer (1999)

conséquences de libérer les populations de cervidés de leur principal régulateur. en conséquence, les populations ont fortement augmenté, entraînant des réactions en chaîne, déséquilibrant chaque niveau trophique des écosystèmes (Ripple *et al.*, 2009 in press) ; on parlera alors de cascades trophiques.

La perturbation est intervenue sur les populations de prédateurs -l'extermination- et s'est répercutée sur les populations de cervidés qui ont alors atteint des niveaux historiquement hauts. Ainsi, les fortes abondances d'ongulés sauvages constatées tant en Amérique du Nord, Asie ou Europe de l'Ouest ont pour cause une perturbation exogène [6].

En outre, la chasse par l'homme n'a pas toujours remplacé à l'égal la perte de prédation des grands carnivores, d'où l'augmentation des populations. Ripple et Beschta (2005) relèvent d'ailleurs les observations d'Aldo Leopold en Amérique du nord, indiquant que l'augmentation des populations de cervidés n'intervient ni avant, ni en l'ab-

6. Si l'on exclut l'Homme du système considéré.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

sence de l'éradication des grands prédateurs tels que le loup. Ces fortes populations exercent une forte pression sur leur ressource alimentaire et donc l'intensité de la perturbation due à l'herbivorie augmente fortement.

Changements d'usages

Comme précédemment évoqué, les dynamiques des populations des cervidés sont influencées par la ressource disponible et par la prédation. L'augmentation de la ressource peut avoir des effets importants sur la démographie des populations comme cela fut le cas après la tempête de 1999 pour le chevreuil (Gaillard *et al.*, 2003a). Concrètement, l'augmentation de la surface forestière, le développement des cultures d'hiver ou plus généralement l'augmentation de la productivité des écosystèmes liée aux changements climatiques[7] et plus probablement aux dépôts azotés sont autant de facteurs favorisant la survie et la reproduction (succès reproducteur et survie des jeunes) des cervidés.

La baisse de la prédation est l'autre cause majeure de cette augmentation. En effet, après l'éradication du loup et du lynx[8] au cours du XXe siècle, la chasse par l'homme est devenue le seul moyen de contrôle des populations de cervidés[9]. La baisse avérée du nombre de chasseurs et les changements dans les pratiques de la chasse ont réduit la dernière source de prédation sur les populations de cervidés, conduisant à leur forte augmentation.

INTRODUCTION D'ESPÈCES

Il existe des écosystèmes où, à la faveur d'un contexte biogéographique particulier, les grand herbivores sont absents ; il s'agit notamment d'îles et archipels. Pour des raisons socio-économiques, des grands herbivores ont pu être introduits. Ils vont alors exercer une pression sur la végétation (prélèvement de biomasse) qui, jusque là, évoluait sans cette contrainte. Les cervidés ont non seulement été introduits dans un environnement qui avait évolué en l'absence de pression d'herbivorie (donc non adapté), mais ils ont été introduits la plupart du temps sans les agents régulateurs de leurs populations (pathogènes, prédateurs) conduisant

7. Qui ne reste qu'une hypothèse.

8. Ces deux espèces sont en phase de recolonisation grace à des plans d'action pour leur conservation.

9. La prédation des jeunes par les petits carnivores ou sangliers semble être un phénomène marginal.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

alors à l'explosion rapide de leurs populations. L'*Enemy release hypothesis* (Keane et Crawley, 2002) apparait comme un cadre conceptuel pertinent pour décrire les cascades trophiques consécutives à ces introductions d'herbivores (Ripple *et al.*, 2009 in press). Les conséquences sur les communautés, écosystèmes et leurs dynamiques peuvent être importantes (Nuñez *et al.*, 2010).

Le cas de l'introduction de cerfs à queue noire sur les îles de la Reine Charlotte en Colombie Britannique a constitué un véritable laboratoire naturel pour étudier les effets des cerfs sur la végétation et leurs effets en cascade sur d'autres paramètres des écosystèmes forestiers (Allombert *et al.*, 2005; Stockton *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2010). Les cerfs ont d'abord été introduits dans un petit nombre d'îles en 1878 puis ont progressivement colonisé les autres îles de l'archipel, établissant ainsi un gradient original, basé sur la durée de présence des cerfs dans les écosystèmes.

Le numéro de février 2010 de la revue *Biological Invasions* donne un aperçu intéressant des introduction d'herbivores, devenus invasifs en l'absence de contrôle. Pour les cervidés citons le cerf en Patagonie (Veblen *et al.*, 1989; Relva *et al.*, 2010), mais aussi ceux de Nouvelle Zélande (Caughley, 1983; Nugent *et al.*, 2001; Forsyth *et al.*, 2002) ou encore les cerfs de virginie colonisant naturellement et progressivement les Iles Apostle dans le Wisconsin (Judziewicz et Koch, 1993; Mudrak *et al.*, 2009).

LE CAS DES CERVIDÉS EN FRANCE

Le cerf (*Cervus elaphus* L.) et le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) sont les deux espèces de cervidés indigènes et communes dans les forêts de plaine françaises. La chasse de ces deux espèces est contrôlée depuis 1963 par plan de chasse (obligation légale depuis 1979). Depuis la mise en place de ces plans de chasse, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage recense les prélèvements effectués en France et permet donc un suivi de l'évolution de ces prélèvements.

Les figures 4 et 6 montrent sans ambiguité l'augmentation des prélèvements effectués en france depuis les années 70. En 30 ans, les prélèvements de chevreuils ont été presque multipliés par 10, et ceux de cerf par 5. Ces tendances sont communes à de nombreux pays d'Europe ; voir Gill (1990); Virtanen *et al.* (2002); Ward (2005) pour le cerf et Gaillard *et al.* (1998) pour le chevreuil. Les prélèvements de cerf ont particulièrement augmenté au cours des années 90, et de-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

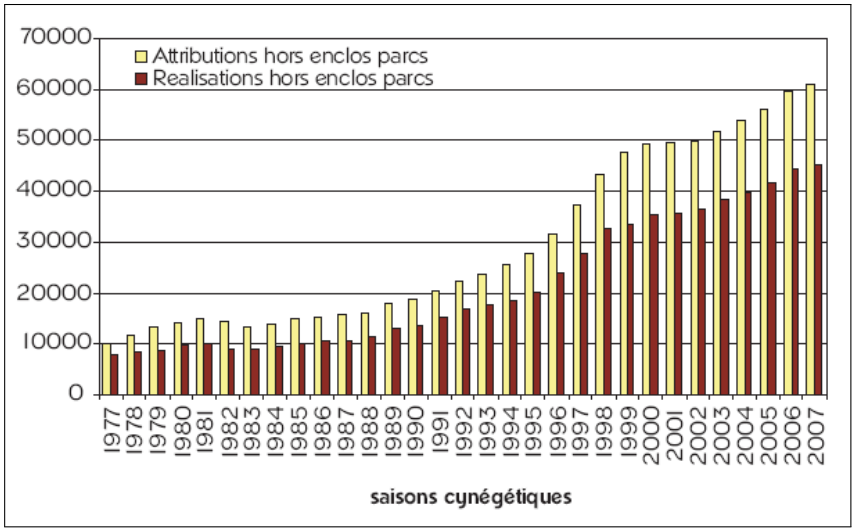


FIGURE 4.: Evolution des prélèvements de Cerf en France depuis 1977, données issues du Réseau Ongulés Sauvages, ONCFS/FNC/FDC

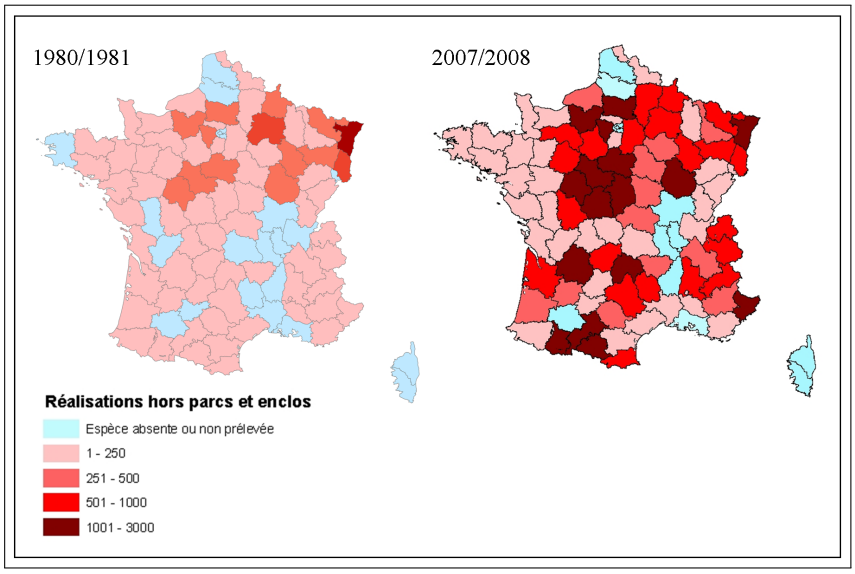


FIGURE 5.: Répartition des prélèvements de Cerf en France par département, saisons de chasse 1980-1981 et 2007-2008. Données issues du Réseau Ongulés Sauvages, ONCFS/FNC/FDC

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

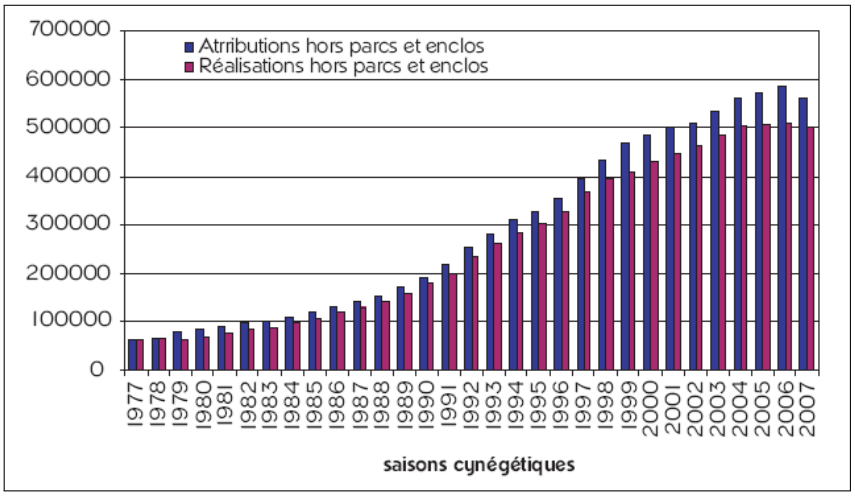


FIGURE 6.: Evolution des prélèvements de chevreuils en France depuis 1977, données issues du Réseau Ongulés Sauvages, ONCFS/FNC/FDC

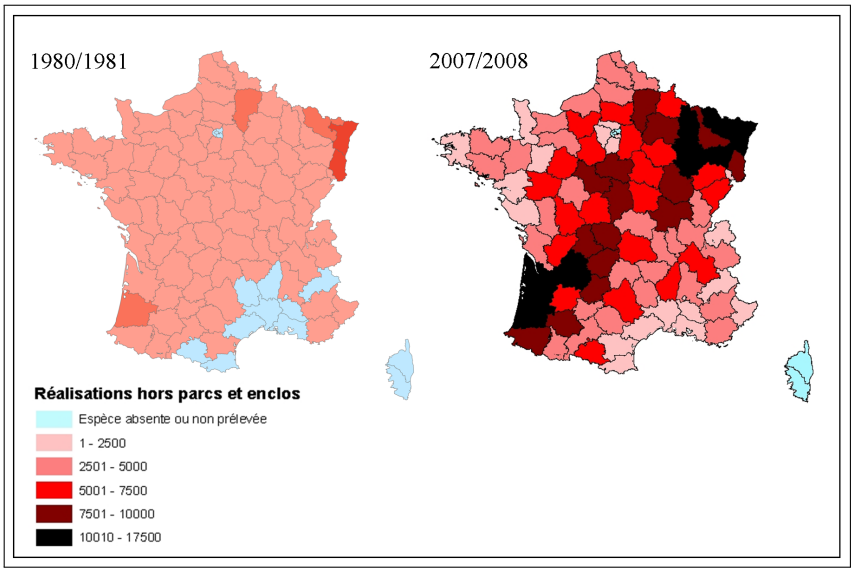


FIGURE 7.: Répartition des prélèvements de chevreuils en France par département, saisons de chasse 1980-1981 et 2007-2008. Données issues du Réseau Ongulés Sauvages, ONCFS/FNC/FDC

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

puis 2004. Quant aux prélèvements de chevreuils, ils n'ont pas cessé de croître depuis les années 80, mais ils semblent marquer le pas depuis 2004, enregistrant même une baisse (la première !) entre les saisons 2006-2007 et 2007-2008. Au cours du XXe siècle des politiques de restauration des populations de cerfs et chevreuils ont été menées en France, conduisant à repeupler localement certaines forêts. Alors que le chevreuil était présent sur la plupart du territoire au début des années 70, les cartes indiquent que la présence du cerf dans la plupart des départements est assez récente. L'augmentation des prélèvements de chevreuils indique vraisemblablement une augmentation des densités de populations alors que, pour le cerf, cette augmentation à l'échelle nationale est également due à des phénomènes de colonisation et repeuplement.

EN MARGE DE L'HERBIVORIE

Les effets des ongulés ne se limitent pas à l'activité de consommation de matériel végétal. Le piétinement, de fait très fréquent, est une source de perturbation majeure, notamment pour la végétation herbacée (Duncan et Holdaway, 1989; Pellerin *et al.*, 2006; Van Uytvanck et Hoffmann, 2009). Il génère des zones de sol nu, et mélange les couches superficielles de sol, permettant l'installation de nouvelles espèces, éventuellement en réactivant la banque de graines (Lonsdale, 1999) ; Hobbs (2006) souligne qu'il est assez difficile, dans le cas des ongulés, de démêler les effets du piétinement strict de ceux de l'herbivorie. Les ongulés ont aussi tendance à se rouler sur le sol, notamment pour éliminer des parasites. En conséquence, la végétation s'en retrouve écrasée, ce qui peut localement causer des dégâts aux arbustes mais aussi permettre le dépôt de graines présentes sur le pelage des animaux. Les dépôts d'urine, fécès et les restes des carcasses d'ongulés prédatés constituent aussi localement un apport d'azote important, modifiant la disponibilité en minéraux et nutriments (notamment azotés) pour les plantes et la microfaune, favorisant l'arrivée d'espèces nitrophiles, inféodées aux matières fécales ou de tissus animaux en décomposition. Chaque année, à la fin de la pousse des bois, les cervidés mâles frottent leurs bois contre les troncs des arbres et conduisent parfois à la mort des arbres dont l'écorce est trop abimée (Ramos *et al.*, 2006). Le caractère soudain à l'échelle locale de ces phénomènes leur donne le statut de perturbation.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

1.3.3 *Modalités des réponses aux perturbations*

TOLÉRANCE ET COMPENSATION

> *The tolerance of plants to herbivory reflects the degree to which a plant can regrow and reproduce after damage from herbivores.* (Strauss et Agrawal, 1999)

La tolérance à l'herbivorie est donc un niveau de perturbation charnière : en deçà, la plante a la capacité à se régénérer, au delà, la plante ne peut plus. Cette notion de tolérance est intimement liée à la notion de compensation : la capacité des plantes à mettre en place des mécanismes et structures pour remplacer les parties affectées. Le niveau de tolérance est ainsi déterminé par des caractères intrinsèques à la plante notamment une capacité d'adaptation de la physiologie pour permettre une réparation (reprise de croissance des bourgeons axillaires après élimination de la dominance apicale par exemple) ou pour compenser l'élimination de certains organes (augmentation du taux net de photosynthèse). Les traits de vie des espèces et des individus, liés à leur patrimoine génétique, vont alors largement influencer ce niveau de tolérance. L'environnement d'un individu influence la qualité et la quantité de ses réserves nutritives et par là même, fait aussi varier cette tolérance : de faibles réserves diminuent le potentiel de croissance d'un individu affecté par l'herbivorie.

Le stade phénologique auquel l'individu est affecté modifie cette tolérance : la tolérance est d'autant plus grande que l'herbivorie est tardive en saison pour les semis, ou précoce pour les plantes matures. On peut encore citer la présence de compétiteurs ou la contamination par un pathogène (la blessure ayant créé un point d'entrée) comme facteurs susceptibles de diminuer cette tolérance.

RÉSILIENCE ET RÉCUPÉRATION

Nombre de modèles de dynamique de végétation forestière sous l'influence des cervidés ont été proposés. Les modèles classiques partaient du postulat selon lequel les changements, qu'ils interviennent graduellement ou brutalement sont réversibles (voir Figures 8a et b). Cependant, certains changements drastiques, ou fortes perturbations créent des ruptures dans les trajectoires et sont susceptibles de conduire les communautés vers une autre forme

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

d'équilibre (Scheffer *et al.*, 2001; Scheffer et Carpenter, 2003), créant des changements irréversibles malgré une éventuelle baisse de l'intensité des perturbations (Hobbs et Norton, 1996). La figure 8 est commentée dans le contexte de la pression d'herbivorie/densité de cervidés dans la synthèse de Côté *et al.* (2004). Dans les cas a et b, les relations entre abroutissement et état de l'écosystème (abondance d'une espèce végétale par exemple) sont graduels (plus ou moins linéaires) mais réversibles : une diminution de la pression d'abroutissement entraine un retour à un état antérieur. En revanche dans le cas c, l'augmentation de la pression d'abroutissement ne modifie pas beaucoup les propriétés de l'écosystème, jusqu'à un point de transition brutale, faisant violemment changer les propriétés en question. À nouveau, des variations de la pression d'abroutissement (notamment une baisse) ne modifieront pas ces propriétés. Il semble qu'en l'absence de travaux, il soit impossible de restaurer les propriétés antérieures de l'écosystème.

De telles dynamiques ont été mises en évidence dans le cas des relations entre plantes et herbivores. En Amérique du nord, Augustine *et al.* (1998) ont montré que, dans des zones très impactées par le cerf de virginie, la réponse des populations de *Laportea canadensis*, une herbacée dominante, dépendent de la densité initiale de cette espèce, c'est-à-dire, de l'intensité des dégradations déjà subies par les populations de *Laportea*. En Nouvelle-Zélande, Coomes *et al.* (2003) rapportent que les fortes populations de cerfs ont tellement impacté la végétation forestière qu'il sera impossible de la restaurer comme elle était avant l'introdution des cerfs. Les mécanismes sous-jacents ainsi que les conséquences pour la conservation des écosystèmes forestiers sont plus largement discutés par Stromayer et Warren (1997).

La résilience d'écosystème peut se définir comme la capacité d'un écosystème à retourner à un état souhaité par les gestionnaires et/ou écologues via des processus naturels, c'est-à-dire sans que l'homme n'ait à intervenir sur la structure de cet écosystème (Meffe *et al.*, 1997). La récupération est elle le processus par lequel l'écosystème va revenir à un état initial ou désiré.

En appliquant la vision de Paine *et al.* (1998) au cas des cervidés, la question est de connaître la capacité des écosystèmes fortement impactés par les cervidés à retrouver un état antérieur si l'on abaisse les populations. Les cervidés peuvent non seulement modifier les communautés

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

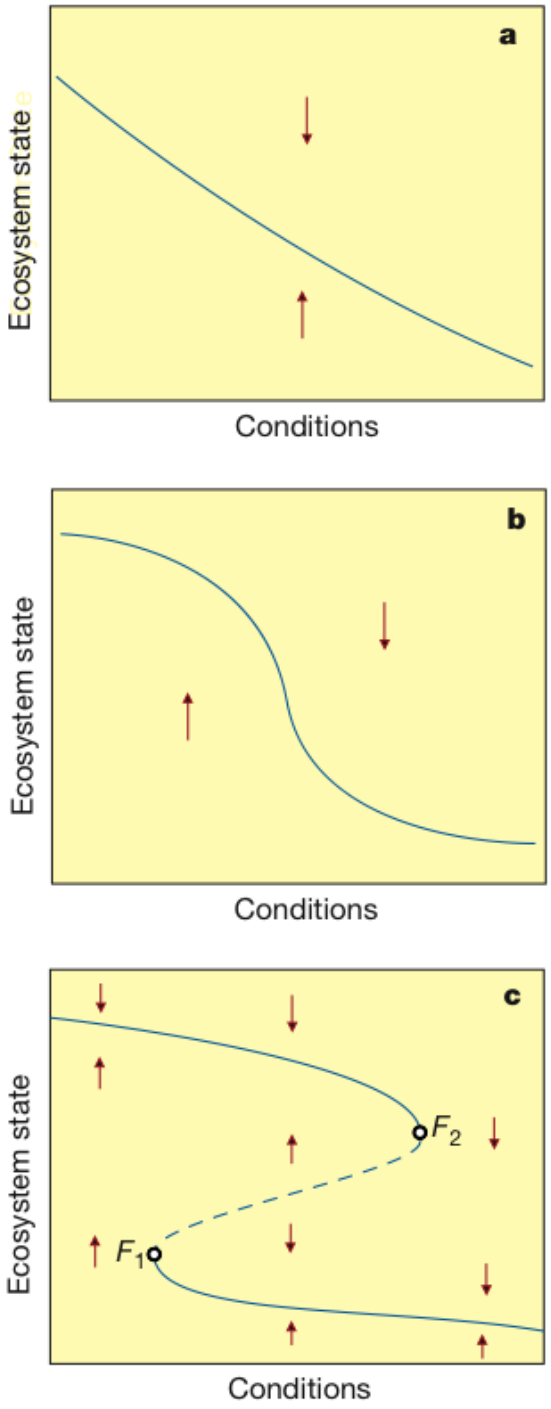


FIGURE 8.: Trois patrons d'évolution possibles pour les écosystèmes en fonction des conditions de milieu, d'après Scheffer *et al.* (2001) ; dans le cadre des relations plantes herbivores, l'état d'un écosystème peut se concrétiser par la composition des communautés (un axe factoriel par exemple), et les conditions par la densité de cervidés

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

végétales, la banque de graines ou les capacités de régénération des végétaux, mais aussi le fonctionnement général des écosystèmes, ce qui complique les processus de récupération ; des rétroactions entre les différentes composantes complexifient d'autant plus ces processus (Suding *et al.*, 2004).

La littérature des deux dernières décennies traite assez largement des problèmes posés par les fortes augmentations de population de cervidés, voire par les surabondances de cervidés. Or, en France, si l'on a constaté une forte augmentation des prélèvements au cours des 30 dernières années, la tendance générale est à la baisse des effectifs dans le but d'obtenir un équilibre sylvo-cynégétique acceptable [10] par les gestionnaires (forestiers et cynégétiques). Se pose alors la question des conséquences à moyen termes de l'histoire des populations de cervidés sur la végétation forestière.

HYPOTHÈSE DES PERTURBATIONS INTERMÉDIAIRES

À la recherche de règles générales pour expliquer la coexistence d'espèces au sein des communautés végétales, question fondamentale en écologie (Chave *et al.*, 2002), les perturbations émergent comme un concept pertinent pour appréhender la distribution des espèces à des échelles locales et régionales (White et Jentsch, 2001). L'Hypothèse des Perturbations Intermédiaires (HPI) suggère que, dans les communautés d'organismes sessiles (ne pouvant se déplacer - les plantes sont les principaux dans ce cas) un maximum de diversité est atteint pour une fréquence/intensité/taille intermédiaire des perturbations (Figure 9).

Il s'agit alors de voir la perturbation sous deux angles :

- origine : élimination de biomasse végétale, tout ou partie d'une plante.
- conséquence : libération d'espace pour l'implantation de nouveaux individus.

Illustrons cette hypothèse dans le contexte des herbivores et de la pression d'herbivorie. En l'absence de perturbation (i.e. pas de pression d'herbivorie), la communauté serait dominée par un petit nombre d'espèces très exclusives, empêchant l'implantation d'espèces moins compétitrices. L'herbivorie par les animaux éliminera de la biomasse à

10. Régénération naturelle possible, niveau de dégâts ne mettant pas en danger l'avenir des jeunes peuplements, populations animales saines.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

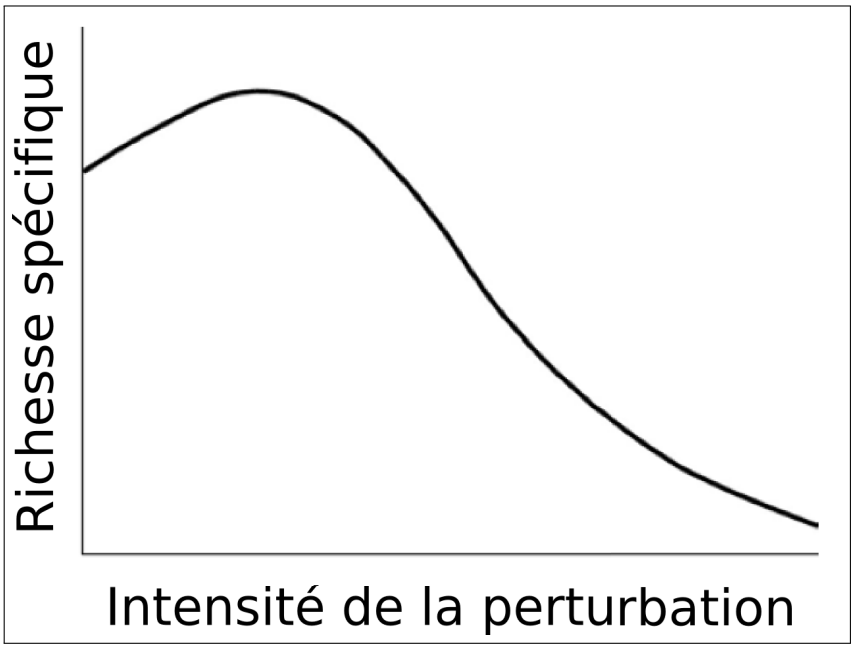


FIGURE 9.: Courbe illustrant la relation richesse spécifique et régime de perturbation d'après l'Hypothèse de la Perturbation Intermédiaire

ces espèces dominantes, laissant alors de la place pour que d'autres espèces s'implantent, faisant ainsi augmenter la richesse spécifique de la communauté ; la pression d'herbivorie agit alors comme un facteur d'hétérogénéisation des communautés. Notons qu'il n'existe à ce jour aucune étude attestant un effet positif des cervidés sur la diversité spécifique (Latham *et al.*, 2005). À un niveau charnière, les effets délétères de la perturbation dépassent les effets bénéfiques, i.e. le prélèvement de biomasse est supérieur à la capacité d'émergence de nouvelles espèces. Et plus cette perturbation augmente, plus elle conduit à l'élimination d'espèces et empêche l'implantation de nouvelles. Cependant, cette description se doit d'être nuancée par la composition en espèces et les éventuelles adaptations aux perturbations qui ont pu être développées.

Les critiques à l'encontre de cette hypothèse sont très diversifiées : variabilité des agents de perturbation, prédictions non/peu quantitatives, dépendance au stade de succession etc. (Cordonnier, 2004). Ainsi, à défaut d'être une hypothèse au sens scientifique (qui peut être validée ou réfutée), cette hypothèse de la perturbation intermédiaire donne un cadre théorique pour la compréhension des relations entre perturbation et diversité du vivant (Sheil et

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Burslem, 2003) ; ce cadre semble pertinent pour les études des relations entre pression d'herbivorie et diversité floristique.

1.3.4 *Les conséquences visibles des fortes populations sur la végétation forestière*

La végétation forestière peut être scindée verticalement en trois compartiments :

- la canopée
- le sous-étage
- le tapis herbacé

Les cervidés affectent ces différentes strates par des mécanismes directs et indirects (Rooney et Waller, 2003; Horsley *et al.*, 2003). Les différentes espèces de cervidés présentent des régimes alimentaires fort différents (voir au paragraphe 1.2.1) Parmi les espèces végétales forestières, les cervidés ont des préférences assez marquées (Tixier *et al.*, 1998; Boulanger *et al.*, 2009), et vont donc exercer des pressions différentes d'une espèce à l'autre, impactant directement la compétition entre les espèces (plus ou moins résistantes et tolérantes) (Augustine et McNaughton, 1998).

1.3.4.1 *Altération du cycle de vie des peuplements forestiers*

EFFETS SUR LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE

L'essentiel des questions de recherche relatives aux interactions entre forêt et cervidés est resté longtemps centré sur la régénération des essences forestières à intérêt économique tant en Amérique du Nord (Beals et Cottam, 1960; Alverson *et al.*, 1988; Buckley *et al.*, 1998; Carter et Fredericksen, 2007) qu'en Europe (Watson, 1983; Gill, 1992b; Ammer, 1996; Heuzé *et al.*, 2005a). Ces essences forestières sont sujettes à trois types de dégradations par les cervidés communément nommées dégâts (Hamard, 2008).

- l'abroutissement : consommation des bourgeons et jeunes pousses (Gill, 1992a) par le chevreuil et le cerf (majoritairement en hiver).
- l'écorçage : détachement de l'écorce des arbres par les dents ; parmi les cervidés européens, l'écorçage est attribuée uniquement aux cerf élaphe, cerf sika (*Cervus nippon*), élan (*Alces alces*) et daim (*Dama dama*) (Verheyden *et al.*, 2006).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

– le frottis : lorsque les mâles (cerf et chevreuil) frottent leurs bois pour en éliminer le velours ou pour marquer leur territoire grâce aux glandes qu'ils possèdent entre leurs bois (Ramos *et al.*, 2006).

Écorçage et frottis sont des dégâts qui affectent généralement les essences à un stade assez avancé de leur développement (gaule, perche voire arbre). L'écorce assurant à la fois un rôle protecteur à l'arbre face aux agressions extérieures et un rôle fonctionnel dans la conduction de la sève élaborée, leur élimination crée des points d'entrée pour divers pathogènes et altère le fonctionnement général de l'arbre conduisant à la dépréciation de la qualité des bois futurs voire à la mort des arbres (Gill, 1992a).

N'étant ni caractéristique des mâles comme le frottis ni l'apanage de certaines espèces comme l'écorçage, l'abroutissment, qui concerne les tout premiers stades de la régénération forestière, est par conséquent le dégât le plus préoccupant (voir au paragraphe 1.1.3 et Potvin *et al.* 2003). L'abroutissement répété des jeunes plants ou semis par les cervidés affecte la conformation des futures tiges (Drexhage et Colin, 2003) et peut conduire à la mort des plants d'où une diminution du potentiel de régénération du peuplement (Stroh *et al.*, 2008).

CONSÉQUENCES POUR LA QUALITÉ ET LA COMPOSITION DE LA CANOPÉE

Concernant la composition de la canopée, l'exemple de l'île d'Anticosti parle de lui-même : les fortes densités de cerfs de Virginie *(White-tailed deer)* depuis un siècle empêche la régénération du sapin baumier (*Abies balsamea*) très abrouti (Potvin *et al.*, 2003). L'épinette blanche *Picea glauca*, peu broutée, supplante progressivement le sapin baumier dans les régénérations. L'abroutissement sur le sapin baumier pourrait, si les populations de cerfs ne diminuent pas, conduire à son élimination, au profit d'une essence moins sujette à l'herbivorie.

Les cervidés peuvent donc modifier durablement l'aspect des peuplements forestiers et même changer les patrons de succession forestière. Soit ils favorisent les espèces de forêt matures en limitant le développement des espèces pionnières ou des compétiteurs des espèces dryades et donc accélèrent le processus de succession, soit le ralentissent, s'ils limitent le développement de ces dryades (Hobbs, 1996). Dans un contexte de forêt gérée, le facteur cervidés inter-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

agit avec d'autres dynamiques ; les mécanismes régissant ces changements sont donc plus complexes. D'autre part, il est ici nécessaire de séparer les conséquences écologique (évoquées ci-dessus) des conséquences économiques. Les cervidés peuvent "simplement" retarder ou ralentir la régénération d'un peuplement sans la compromettre, modifiant alors les prévisions et objectifs du gestionnaire forestier.

Cependant, les études de P.Heuzé relativisent le rôle des cervidés dans les dynamiques observées dans les Vosges où , le sapin (*Abies alba*), très appétent, disparait progressivement au profit de l'épicéa, essence moins appréciée des cervidés (Storms *et al.*, 2008). Le constat des difficultés de régénération croissantes d'une essence appétente, parallèlement à l'augmentation des populations de cerfs pouvait suggérer que les cervidés étaient la principale cause au déclin du sapin. Or Heuzé *et al.* (2005b) montrent que la clé se trouve également dans les changements de gestion sylvicole. Le sapin tolère mieux l'ombre et l'abroutissement que l'épicéa. Les peuplements s'étant considérablement fermés au cours du XXe siècle, le sapin fut d'abord favorisé ; mais les techniques de sylviculture dynamique [11] préconisées dans les aménagements récents favorisent l'épicéa, très dynamique lorsque la lumière est abondante.

1.3.4.2 *Effets sur le sous-étage*

De même que pour la canopée, les abroutissements des cervidés sur les espèces accompagnatrices du sous-étage (les mort-bois en termes forestiers) favorisent les espèces résistantes et/ou tolérantes dans la compétition inter-spécifique. D'un point de vue plus quantitatif, de très fortes densités de cervidés réduisent le couvert végétal du sous étage (Rooney, 2009), ce qui (i) affecte les habitats potentiels pour d'autres groupes taxonomiques tels que les insectes (Rambo et Faeth, 1999; Barrett et Stiling, 2007) et les oiseaux (Allombert *et al.*, 2005), et (ii) augmente la quantité de lumière disponible dans le sous-bois et engendre des effets en cascade sur les strates arbustives (Risenhoover et Maass, 1987) et herbacée (Jacobs et Naiman, 2008).

11. Poussant à baisser la densité du couvert.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

1.3.4.3 *Influence sur la strate herbacée*

En milieu forestier, la strate herbacée est celle qui abrite le plus grand nombre d'espèces végétales, et offre donc un large choix alimentaire aux animaux qui peuvent se permettre une sélection plus fine des espèces appétentes et à haute valeur nutritionnelle. De plus, la végétation herbacée est particulièrement sensible aux modifications de l'environnement (Gilliam, 2007). Il est donc légitime que, dans un contexte de préservation de la biodiversité et d'étude de ses facteurs d'influence, en dépit de son faible poids économique [12], beaucoup d'attention soit portée à ce compartiment.

Au sein de cette strate, les effets des cervidés se déclinent de l'échelle de la plante jusqu'à l'assemblage des espèces voire du paysage (Augustine et DeCalesta, 2003; Russell *et al.*, 2001).

EFFETS DE L'HERBIVORIE

À l'échelle de la plante, les abroutissements intenses et répétés des cervidés affectent la morphologie et le taux de croissance (voir Picard (1988) qui décrit le port en boule des pieds abroutis par les cerfs), mais aussi la probabilité de survie (Stroh *et al.*, 2008) et peuvent diminuer les capacités de reproduction en consommant des fleurs ou des fruits (Marell *et al.*, 2009; Picard et Gegout, 1992). En conséquence, la dynamique de la population de l'espèce va être dans son ensemble affectée par l'herbivorie.

En favorisant les espèces peu appétentes ou très résistantes à l'herbivorie, les cervidés vont modifier également la composition et la dynamique de la végétation herbacée (Rooney *et al.*, 2004; Wiegmann et Waller, 2006; Kirby, 2001; Morecroft *et al.*, 2001). Et, comme évoqué au paragraphe précédent, la réduction du couvert forestier et particulièrement du sous-étage modifie les conditions d'éclairement de la strate herbacée qui peut engendrer des modifications dans les assemblages d'espèces (Jacobs et Naiman, 2008). À l'instar des observations faites par Heckel *et al.* (2009), les cervidés sont susceptibles d'impacter négativement des espèces qu'ils ne consomment pas, par des mécanismes en cascade sur l'ensemble de l'écosystème.

12. On parlera d'aménités : pas de valeur commerciale directe mais des retombées indirectes à valeur commerciale.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

AUTRES EFFETS

Les cervidés jouent aussi un rôle de vecteur d'espèces entre les communautés par des mécanismes de dispersion par endozoochorie et épizoochorie (von Oheimb *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2004; Gill et Beardall, 2001). Comme d'autres ongulés, ils créent des perturbations très localisés sur le sol en le piétinant et grattant. Ce faisant, ils favorisent la germination des graines tombées au sol et peuvent faire réapparaitre des espèces présentes dans la banque de graines du sol comme cela fut montré dans le cas des prairies (Bullock *et al.*, 1995).

1.4 OBJECTIFS

L'objectif de cette thèse est d'*identifier les changements dans la végétation forestière attribuables à la pression exercée par les cervidés.*

De la diversité des changements environnementaux en cours nait une grande complexité dans les dynamiques de végétation. Les réseaux de suivi temporels sont un outil incontournable pour l'observation, l'analyse et la compréhension des mécanismes qui interviennent sur les communautés végétales et déterminent leurs trajectoires. Mais de tels jeux de données sont rares, qui plus est à long terme, et souffrent souvent d'évolutions simultanées de plusieurs variables, limitant ainsi la capacité à discriminer les différents moteurs des changements observés à long terme. Dans le cadre de cette thèse, le travail conjoint sur des gradients spatiaux et temporels est un moyen de s'affranchir de ce dernier type de limite. La prise de mesure précises et pertinentes relatives dans l'espace et dans le temps permet la construction de gradients, autre clé pour séparer les facteurs d'influence.

Au cours de cette thèse, nous abordons les effets des cervidés sur la végétation forestière de l'échelle espèce à l'échelle communauté (entendu ici au sens d'un assemblage d'espèces) et les réactions en cascade entre les deux niveaux. La sélectivité étant au cœur même du comportement des cervidés (e.g. sélection de l'habitat, des ressources alimentaires), nous nous sommes interrogés sur la manière dont les espèces végétales sont sélectionnées par les animaux, c'est à dire le niveau de pression que les cervidés exercent sur ces espèces. Ce travail offer un guide pour la

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

compréhension des contraintes qui s'exercent directement sur certaines espèces végétales. Nous ciblons *a priori* des espèces susceptibles de réagir à une modification dans le régime de perturbation de l'herbivorie.

Les modalités de réponse de la végétation forestière à des changements d'intensité de la pression d'herbivorie sont alors placées au cœur du questionnement. Les conséquences des ongulés sur la végétation est très largement abordée dans des contextes de populations sur-abondantes où les effets délétères sur l'environnement sont clairement marqués. Ainsi, si l'on se rapporte à l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, de telles études se focalisent sur la partie droite de la courbe (fortes perturbations, voir la figure 9), mais très peu reportent les effets des cervidés dans des contextes où les populations et la forêts sont gérées simultanément. D'autre part, les données précises et quantifiées sur la pression d'herbivorie subie par les communautés végétales sont rares alors qu'elles permettent d'établir des gradients spatiaux et temporels à une échelle spatiale fine. Cette variable de pression d'herbivorie est alors comparable à d'autres données sur les conditions de gestion sylvicole ou de station. Forts de telles informations, nous tenterons d'identifier la part attribuable à la pression d'herbivorie dans la structuration spatiale des communauté végétales, mais aussi son rôle dans les changements temporels observés des assemblages végétaux.

Les problématiques se résument comme suit :

1. Sensibilité : quelles espèces forestières subissent une forte pression de consommation par les cervidés et quelles sont celles qui profitent ou soufrent de la pression des herbivores ?
2. Structuration : dans quelle mesure les cervidés structurent-ils les communautés végétales en forêt ?
3. Réaction : comment les changements observés dans la végétation reflètent-ils les changements de régime de perturbation due aux cervidés ?

En considérant que les cervidés sont une source de perturbation endogène à l'écosystème forestier, dont le régime de perturbation est influencé par les pratiques de gestion, je ne perdrai jamais de vue que derrière les cervidés se cache l'un des aspects de l'impact de l'homme sur les milieux naturels.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

2

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

2.1 DE LA DENSITÉ D'HERBIVORES À LA PRESSION D'HERBIVORIE

2.1.1 *Problèmes d'échelle spatiale*

L'effet des herbivores peut se manifester à différentes échelles spatiales selon que l'on s'intéresse à un individu végétal, à la population d'une espèce végétale, à une communauté végétale ou un ensemble de communautés végétales que l'on dira paysage (Augustine et DeCalesta, 2003).

Les herbivores peuvent agir sur la végétation très localement, lorsqu'ils consomment les bourgeons et pousses de l'année (*abroutissement*), consomment les feuilles (*herbivorie*), enrichissent très localement le milieu en azote via leurs excréments ou encore déterrent un plant via les *gratis*. Mais aussi à plus large échelle, en tant que vecteurs des graines d'espèces zoochores. Il ne s'agit plus là de leur fonction d'herbivore ou d'ongulé mais plutôt de grand animal, capable de se déplacer sur plusieurs centaines de mètres, qui va intervenir dans la dynamique des communautés végétales. Ils assurent le flux d'information génétique (inter- et intra- spécifique) entre les différentes communautés.

Car là est l'enjeu : la localisation des animaux. Les densités de cerfs et chevreuils données à l'échelle d'un massif forestier (souvent délimité administrativement selon les lots de chasse) font l'impasse sur la répartition hétérogène des populations. Si le chevreuil semble se répartir de manière assez homogène en milieu forestier, il n'en est rien pour le cerf. Les biches se groupent en hardes (dont les effectifs peuvent se compter par dizaines) alors que les mâles sont souvent isolés. D'où le difficile couplage entre estimation des densité de populations et étude des communautés végétales.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

2.1.2 *La connaissance des niveaux de population : un mauvais rapport qualité-prix*

UN EXEMPLE ARGUMENTATIF : ANDERSEN (1953)
Dans le but de déterminer l'ensemble des paramètres de la population de chevreuils d'un site d'étude (massif forestier de 340ha), il procède à l'extermination de l'ensemble des animaux. Au préalable, et à titre indicatif, il propose aux forestiers et chasseurs locaux d'estimer le cheptel existant sur la base de leurs observations : ils estiment à environ 70 le nombre d'animaux [1] présents sur le massif. 213 chevreuils seront finalement abattus. Soit un facteur 3 entre les estimations et le décompte officiel.

L'IMPRÉCISION DES TECHNIQUES EXISTANTES
Au delà de cet exemple caricatural, diverses techniques permettent d'estimer avec plus ou moins de précision la population d'animaux présents sur une zone donnée (Smart *et al.*, 2004).

S'il est possible d'effectuer un décompte du nombre d'animaux présents en milieu ouvert à l'aide notamment de photos aériennes, la canopée rend inapplicable cette méthode en milieu forestier. Sa précision et son exhaustivité semblent satisfaisantes pour le cerf en écosse (Daniels, 2006), mais d'autres auteurs sont plus critiques et pointent le fait que de grandes proportions des populations peuvent être oubliées (Redfern *et al.*, 2002).

Nombre de techniques basées sur des observations au sol ont été développées mais elles se sont révélées biaisées et imprécises (Gaillard *et al.*, 2003b). Morellet *et al.* (2007) proposent une revue critique des différentes méthodes disponibles et utilisées pour estimer l'abondance des populations. La non-détectabilité des animaux ressort comme la principale source d'erreur et d'imprécision de ces méthodes.

Il semble donc difficile d'estimer précisément l'abondance des populations de cervidés.

2.1.3 *K : quand la population est inclue dans le biome*

En 1984, McCullough définit la capacité de charge (K) comme la densité de population à laquelle la mortalité

1. Le chevreuil est le seul cervidé présent sur ce massif.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

équivaut au recrutement et donc telle que le taux d'accroissement est nul. Lorsque la population des animaux dépasse ce seuil, son taux d'accroissement devient négatif et la population décroit ; K peut donc être vu comme le niveau maximal de population.

Dans le cas des cervidés, ce niveau dépend en grande partie de la ressource offerte par l'écosystème, c'est à dire de la végétation disponible et de la productivité primaire de l'écosystème. DeCalesta et Stout (1997) affirment que ce n'est pas tant le nombre de cervidés présents que le ratio entre nombre présent et nombre maximal qui va définir l'intensité des impacts des cervidés sur l'écosystème. Il s'agit donc pour eux de passer de l'absolu au relatif, à voir les cervidés comme composante de l'écosystème et à les envisager relativement aux possibilités de l'écosystème.

2.1.4 *L'utilisation de la ressource*

La relation entre les populations de cervidés et les ressources disponibles devient dès lors l'enjeu principal. La manière dont les cervidés utilisent la ressource s'impose donc comme une variable d'étude pertinente pour caractériser l'*équilibre* entre le niveau de la population et ce que l'écosystème peut offrir.

Cette approche, centrée sur la végétation et non plus sur les populations animales, présente l'avantage de s'affranchir des problèmes d'estimation des populations et de celui de la détermination des capacités d'accueil. En outre, elle permet de spatialiser assez finement (à l'échelle du relevé de végétation) la pression que les cervidés exercent sur les ressources à leur disposition.

La **pression d'herbivorie** se révèle donc être un concept pertinent pour juger de l'effet des herbivores (et ici des cervidés) sur les communautés végétales.

2.2 LES MÉTHODES

La littérature présente un grand nombre de publications où les effets des cervidés sur la végétation sont évalués selon des méthodes expérimentales ou d'après des observations en conditions naturelles. Elles ont pour objectif commun de comparer différents niveaux de pression d'herbivorie.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

De ces comparaisons seront déduits les effets potentiels des populations de cervidés.

2.2.1 *L'enclos : l'outil expérimental par excellence*

Le fait d'enclore une zone de végétation permet soit de la soustraire à la pression des herbivores si l'on s'assure au préalable qu'aucun animal ne s'y fait enfermer, soit d'y mettre le nombre d'animaux désirés pour créer artificiellement des niveaux de densités.

LA MISE EN DÉFENS

Dans ce cas, l'objectif est de comparer les trajectoires des communautés végétales en conditions standard (à l'extérieur, pression d'herbivorie réelle) à celles des conditions expérimentales (à l'intérieur, suppression totale de la pression d'herbivorie). Il s'agit donc de construire des couples, sur une même zone écologique (conditions de station [2] et de peuplement strictement similaires) pour que le seul facteur qui différencie l'intérieur de l'extérieur soit la présence des animaux.

Très "propre" sur le papier, cette technique se révèle très onéreuse à chacune des étapes : mise en place (matériel et temps de travail), entretien et suivi. En conséquence, le nombre de réplications se trouve souvent très, voire trop faible pour en tirer des résultats généraux et le rendu scientifique peut être décevant au regard de l'investissement matériel et humain. En outre, il est assez difficile d'obtenir de la part des gestionnaires forestiers des pratiques sylvicoles identiques entre l'enclos et l'exclos (difficulté à faire intervenir les bucherons, biais dans les techniques de martelage) et même entre le site expérimental et le reste de la forêt.

D'un point de vue plus écologique, la suppression totale de la pression d'herbivorie peut conduire, à terme, à la domination complète d'une communauté végétale par une espèce très couvrante (Picard *et al.*, 1988)[voir par exemple]. À échéance variable, le problème le plus fréquemment constaté est lié à la différence de sylviculture à l'intérieur

2. Étendue de terrain de superficie variable, homogène dans ses conditions physiques et biologiques (climat, sol, topographie, composition floristique et structure de la végétation spontanée), d'après Delpech *et al.* (1985).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

et à l'extérieur. L'absence[3] ou la limitation de l'exploitation des arbres conduit à la présence de deux peuplements différents. Ainsi, l'effet de enclos confond la suppression de la pression d'herbivorie et la fermeture du peuplement. La taille des enclos, souvent minimisée pour permettre d'en installer un plus grand nombre pose la question de la représentativité de la flore qui peut être fortement influencée par des effets de lisière. Enfin, deux biais sont souvent constatés : (i) un problème d'homogénéité stationnelle : la zone choisie pour l'enclos est la plus homogène et les relevés exclos sont mis à la périphérie, comprenant des milieux plus hétérogènes, (ii) le site est souvent choisi pour les forts impacts observés sur la flore, focalisant les études sur les effets de très fortes pressions d'herbivorie, au détriment de conditions plus générales.

Enfin, les niveaux de population ou de pression d'herbivorie sont rarement mesurés dans ces expériences, ce qui ne permet pas de construire de gradient et donc réduit les conclusions à un stade binaire (avec et sans cervidés).

LES EXPÉRIENCES DE BROUTEMENT CONTÔLÉ

Pour recréer et contrôler avec précision un gradient de densité d'herbivores, les enclos sont utilisés pour parquer un nombre connu d'animaux (voire, de manière plus agronomique, des Unités Gros Bétail). Hester *et al.* (2000) insistent surtout sur la puissance de cet outil pour déterminer les seuils de densité dans l'étude des interactions entre les herbivores et les communautés végétales. Souvent utilisés pour tester des hypothèses relevant de l'écologie théorique et pouvant donner des résultats très concluants (Horsley *et al.*, 2003), leur côté expérimental leur confère une certaine lourdeur logistique. Par conséquent, le nombre de modalités et de répétitions est souvent limité, diminuant par là même la puissance statistique des résultats. Cet outil est peu utilisable pour un suivi des effets à moyen ou long terme des herbivores sur les communautés végétales.

2.2.2 *Les gradients naturels*

COMPARAISON DE PLUSIEURS ENSEMBLES

Des massifs ou des îles, en nombre souvent limité, peuvent se distinguer simplement par leurs densités de populations

3. cas fréquent pour de petits enclos de quelques centaines de m^2

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

lorsque celles-ci sont bien connues (Brandner *et al.*, 1990; Joys *et al.*, 2004; Powers et Nagel, 2009), ou bien inférées par la pression de chasse (Martin et Baltzinger, 2002). Mais l'aspect temporel revêtant un intérêt tout particulier en écologie, nombre d'études se basent sur l'historique de différents ensembles, c'est-à-dire qu'ils comparent, à un instant *t*, l'état d'ensembles (îles, zone forestières, continent *vs.* îles etc :.) colonisés par les cerfs, à des dates variables (Mudrak *et al.*, 2009; Stockton *et al.*, 2005) ou dont les dynamiques de populations sont différentes (Barrett et Stiling, 2006; Anderson et Katz, 1993; Suzuki *et al.*, 2008). Remarquons Burns *et al.* (2009) qui s'intéressent à la guilde d'herbivores en présence.

Il s'agit donc de repérer un certain nombre de modalités dans lesquelles seront implantés des sites de suivi. L'objet de base étant un relevé de terrain classique, il est tout à fait envisageable de mettre en place un nombre suffisant de placettes par ensemble pour donner plus de poids statistique au dispositif. Ces placettes pourront alors être suivies dans le temps, permettant ainsi de confronter une approche spatiale (dite synchronique) à une approche temporelle (dite diachronique) dans laquelle les variations des niveaux de populations pourront être prises en compte (Stockton *et al.*, 2005; Mudrak *et al.*, 2009).

ESTIMATION LOCALE DE LA PRESSION D'HERBIVORIE

La force de cette méthode peu employée ou du moins peu publiée (on trouve par exemple Veblen *et al.* (1989) en Nouvelle Zélande, mais la méthode reste très sommaire) réside dans le couplage entre le relevé de pression d'herbivorie et le relevé d'autres caractéristiques d'une placette (flore, arbustes, régénération, etc.). Les méthodes de relevé de pression d'herbivorie sont multiples. La taille du relevé, l'échelle d'abroutissement, les groupes d'espèces considérées ou encore la hauteur limite des observations peuvent varier. Mais, face aux difficultés posées par l'estimation de la pression d'herbivorie subie par les herbacées (repousse et cicatrisation rapide, ou disparition totale et immédiate), le relevé repose généralement sur les seules espèces ligneuses présentant des pousses entre le sol et la hauteur maximale atteignable par le plus grand des herbivores en présence.

Bref historique

Aldous (1944) fut l'un des premiers à proposer un indice d'abroutissement, qualifié de semi-quantitatif : les espèces

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

présentes sur une placette de 40m^2 sont notées sur une échelle basée sur la proportion de pousses abrouties par rapport au nombre total de pousses accessibles aux animaux. En affectant également un indice de recouvrement (projection au sol du couvert de l'espèce, notée en pourcentage de la surface totale), il devient alors possible de pondérer l'intensité moyenne d'abroutissement sur la placette par l'importance de chaque espèce en termes de biomasse. En France, cette méthode sera progressivement amendée et évoluera sous l'impulsion du *Cemagref* puis se stabilisera à partir des années 1990 (Guibert, 1990; Morellet, 1998).

Remettant en cause certains aspects de la méthode proposée par Aldous, J.F.Picard de l'INRA de Nancy propose une méthode qui lui semble mieux refléter la pression d'herbivorie subie par la flore dans un relevé phytosociologique (Picard, 1988). Cette méthode augmente la taille du relevé (identique à celle d'un relevé phytosociologique, soit l'aire minimale hier et désormais 400m^2) et repose sur une échelle qui intègre à la fois des informations de proportions de pousses abrouties et des remarques sur l'aspect du végétal (voir chapitre 3, table 1).

Cependant, ces deux méthodes restent lourdes à mettre en pratique (temps de relevé important) et souffrent de nombreux biais d'observation, notamment quant à l'attribution des notes d'abroutissement.

La méthode de l'indice de consommation récemment développée par N.Morellet (Morellet *et al.*, 2001) simplifie le relevé au maximum. Sur chaque placette de 1m^2 l'opérateur note (i) la présence des espèces et (ii) pour chaque espèce présente, la présence d'au moins une marque d'abroutissement. Ce relevé n'est plus représentatif des conditions locales de pression d'herbivorie, mais l'ensemble des relevés d'un massif forestier (environ 200, indépendamment de sa surface) permet de calculer un indice de pression. Cet indice n'est pas interprétable en lui même, mais la charge de travail raisonnable permet d'envisager un suivi (quasi-)annuel et ainsi de travailler sur l'évolution temporelle de cet indice. Cette méthode vise à offrir au gestionnaire ou au scientifique des renseignements sur l'évolution de l'équilibre entre la végétation disponible et la population de chevreuils. La validation pour le cerf est en cours.

Ainsi, si Aldous souhaite quantifier localement la pression d'herbivorie, Picard étend sa méthode avec la vision d'un phyto-écologue et en lien étroit avec les communautés

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

végétales. L'objectif de Morellet est d'obtenir un indicateur de suivi, qui sera d'ailleurs intégré à d'autres pour fournir des éléments objectifs de suivi de l'équilibre entre les populations de cervidés et la végétation (Morellet *et al.*, 2007).

Intégration aux suivis de flore

Les méthodes Picard ou Aldous donnent une information localement explicite, c'est-à-dire qu'il représente la pression exercée par le gibier sur un lieu donné et qui permet un couplage direct avec un relevé de flore. Avec cette méthode, la pression d'herbivorie devient une variable comme l'humus, la profondeur de sol ou la topographie, que l'on peut directement lier à la flore observée en un lieu donné.

En revanche, l'information donnée par l'indice de consommation (estimé sur un ensemble de placettes de $1m^2$) n'est valable qu'à l'échelle d'un massif et permet exclusivement un suivi temporel. Les valeurs d'indices de consommation ne sont pas comparables entre les massifs forestiers (Morellet *et al.*, 2001). Il est donc envisageable de comparer des massifs présentant des évolutions d'indices de consommation différentes.

Contraintes méthodologiques

Les relevés d'abroutissement doivent s'effectuer en fin d'hiver pour voir les marques d'abroutissement subies par la plante durant l'ensemble de la saison, juste avant le débourrement. Le relevé de flore ayant lieu à partir du début de la saison de végétation, les relevés d'abroutissement imposent un passage spécifique.

Dans le cas de l'indice de consommation (Morellet *et al.*, 2001), les relevés ne nécessitent pas de compétence spécifique, sauf la reconnaissance des espèces ligneuses du massif et de la marque d'une consommation par un animal. Ce travail peut alors être facilement confié à un personnel assez diversifié (chasseurs, propriétaires, gestionnaires etc.). Comme cet outil est de plus en plus intégré aux suivis effectués par les gestionnaires, l'information peut être disponible directement.

En revanche, les relevés de type Aldous mais surtout de type Picard sont bien plus fastidieux et rarement effectués en routine par les gestionnaires. Une phase de calage s'avère nécessaire pour que les opérateurs adoptent une notation commune et donc limiter les biais d'observation entre

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

opérateurs. Les principaux biais concernent le nombre d'espèces identifiées, quoique les ligneux soient globalement mieux vus que d'autres groupes (Archaux *et al.*, 2009), les coefficients de recouvrement et d'abroutissement[4]. Il apparait donc nécessaire que ces relevés soient effectués par des personnels spécifiquement formés à ce travail.

2.3 DEUX SOURCES DE DONNÉES POUR DEUX ÉCHELLES D'ANALYSE

2.3.1 *Bilan des possibles*

Dans les études visant à montrer l'effet d'un facteur donné sur la végétation, il existe deux grands angles d'attaque. La première consiste en une étude synchronique c'est-à-dire basée sur un gradient spatial. Il s'agit alors de comparer la végétation dans des ensembles présentant différents niveaux d'un facteur (ici l'herbivorie). La seconde requiert l'existence de données anciennes, qui seront comparées aux données actuelles (rééchantillonnage), il s'agit alors d'une comparaison diachronique. Sans oublier la variante, qui consiste à mettre en place le réseau initial et à en suivre les évolutions temporelles ; mais si cela apparait comme idéal, cette dernière méthode n'est malheureusement que peu compatible avec le temps d'un travail de thèse.

L'existence de données historiques est relativement rare (Rooney *et al.*, 2004), et devient d'autant plus rare que l'on souhaite remonter loin dans le temps. Si la fiabilité de telles données reste souvent sujette à caution (protocole peu détaillé et difficilement reproductible avec exactitude), elles restent néanmoins des sources d'information très pertinentes pour apprécier les changements à long terme. D'autre part, lorsque des dispositifs de type enclos/exclos pré-existent, la comparaison de la végétation avec et sans herbivores après n années de mise en défens suppose de connaître ce n. Les conditions de l'implantation des enclos peuvent aussi fortement influencer les dynamiques de flore observées (niveaux des populations animales, coupes forestières ou tout autre perturbation). L'obtention de tels historiques reste assez souvent compliquée

4. Les biais liés à l'estimation de l'abroutissement sont discutés plus précisément dans le Chapitre 3.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

(peu de renseignements pris initialement, archivage épars ou mal organisé).

Ainsi, en 2005 en préalable à ce travail de thèse, les acteurs de l'INRA, de l'ONCFS et du Cemagref ont établi un bilan des données à disposition dans le contexte des forêts françaises. Les suivis conjoints de flore et d'abroutissement réalisés dans les années 70-80 par l'INRA (J.-F. Picard) sont apparus comme originaux, et une source de données historiques valable. Le suivi temporel dans un contexte ou les populations de cervidés avaient été considérablement réduites depuis augmentait encore l'originalité de l'étude. Dans le cadre de ces travaux, l'INRA avait mis en place un réseau de 10 enclos/exclos en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, pour étudier les effets du cerf sur la flore et le recrû ligneux. Ces enclos ont été suivi sur une période d'environ 8 ans, entre 1979 et 1987.

Par ailleurs, l'Office National des Forêts met en place depuis longtemps des enclos pour permettre la régénération forestière naturelle dans des massifs forestiers où la pression de gibier limite trop la réussite de ces régénérations. Une possibilité était donc de comparer la flore de ces enclos à celle de zones similaires, voisines, mais non encloses.

Enfin, le réseau RÉNÉCOFOR mis en place dans les années 90 propose un suivi d'une centaine de placettes, distribuées dans les forêts françaises, avec des relevés de flore en enclos et exclos. Ces placettes ont été suivies en 1995, 2000 et 2005, permettant d'envisager l'analyse des effets des cervidés à 10 ans à l'échelle nationale.

Après discussion, il a été convenu d'exploiter (i) l'originalité des relevés et du contexte de la FD d'Arc-en-Barrois pour suivre les changements de flore sous l'effet des abroutissements des cervidés, sur un grand massif forestier (12000ha environ) et (ii) la robustesse des relevés du réseau RÉNÉCOFOR et de leurs enclos/exclos.

2.3.2 *Arc-en-Barrois : suivi conjoint flore et abroutissement sur 30 ans*

PREMIÈRE ÉTUDE : 1976-1977

Un site pour une problématique

Les études de typologie des stations forestières et des vraiables susceptibles d'altérer leur identification ont été

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

des sujets majeurs dans les années 60 à 80. J.-F. Picard s'est interrogé sur les effets des cervidés sur l'identification des types de stations forestières. La Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, tout juste acquise par l'état français et réputée de longue date pour sa chasse au cerf, est donc apparue comme un site d'étude pertinent. Il ne portait pas les stigmates de la conversion du taillis sous futaie vers la futaie, gestion généralement appliquée à ce genre de grand massif au cours du XXe siècle, et les gestionnaires étaient très intéressés par (i) l'obtention d'une typologie de stations précise et (ii) savoir ce qu'il en était de l'effet du gibier sur leur détermination.

Sur plateaux calcaire, la forêt d'Arc-en-Barrois présente une flore assez riche et diversifiée et une situation cynégétique assez caricaturale (très fortes population de cerfs) laissant supposer que, si les cerfs peuvent avoir un impact sur la structuration des communautés végétales, il sera ici identifiable. Les deux massifs, au Nord le massif dit "d'Arc-en-Barrois et Châteauvillain" (ca. 8800ha, nous le nommerons par la suite massif Nord), au Sud le massif dit "du Carrefour de Joinville" (ca. 2200 ha, nous le nommerons par la suite massif Sud), qui constituent cette forêt présentent des caractéristiques morpho-climatiques semblables mais les fortes populations de cerfs n'ont concerné que le massif Nord. Cette dichotomie ouvre le champ à une comparaison des effets du cerf à l'échelle du massif forestier.

1035 placettes : échantillonnage systématique

En 1976, J.-F. Picard, R. Allain et A.Commeau définissent une grille à maille carrée de 330 m de côté (correspondant à une pression d'échantillonnage de 1 placette pour 10 ha). L'étude sera menée en deux temps : été 1976, échantillonnage du massif Nord, été 1977, échantillonnage du massif Sud (+ massif dit du Mont-Dieu dont les populations de cervidés seraient semblables à celles du massif Sud).

Dans le but d'établir une typologie des stations forestières, les opérateurs relèvent la composition floristique, les recouvrements globaux des strates de végétation, des variables stationnelles (pente, exposition, topographie, variables générales de sol - profondeur de sol meuble, de décarbonatation, d'apparition de l'argile, type de sol, d'humus - et une description de la texture et de la pierrosité du

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

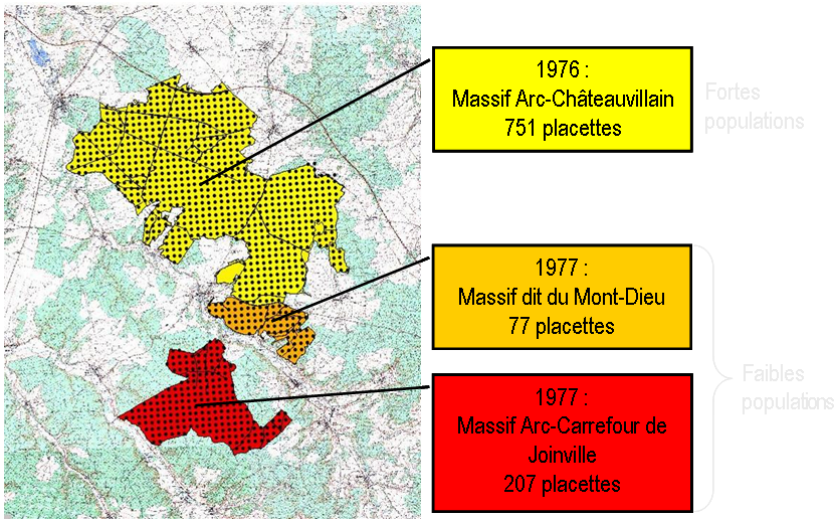


FIGURE 10.: Zones de la Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, localisation des placettes et année de relevé

sol par tranches de 20 cm d'épaisseur) et des variables de peuplement (type, densité, réserves, mesure de diamètre et hauteur des deux plus "beaux" arbres de la placette). La placette est positionnée en reportant les mesures de la carte à l'aide d'un topofil[5] et d'une boussole. Son centre est repéré par une croix peinte sur l'arbre le plus proche du point d'arrivée. Sa surface varie en suivant la notion d'aire minimale (taille croissante jusqu'à ce qu'on ne recontre plus de nouvelle espèce - vraisemblablement entre 100 et 1000 m^2, J.-F. Picard, comm.pers.).

Le relevé de végétation est classique. Un coefficient d'abondance-dominance[6] est affecté à chaque espèce rencontrée ; la végétation vasculaire est scindée en 4 strates + strate muscinale. Les délimitations entre les strates restent floues.

- *Strate arborescente* Les arbres co-dominants ou dominants ; dans le cas du taillis sous futaie, il s'agissait vraisemblablement des individus de la futaie et des quelques rares individus du taillis qui ont dominé une cépée pour atteindre des dimensions nettement supérieures aux autres brins.
- *Strate arbustive haute* Les arbres dominés (dont le taillis) et le mort bois (les espèces non sylvicoles) dont les individus ont dépassé 2 mètres. Il s'agit donc des individus dont le bourgeon terminal n'est plus accessible à la dent du gibier.

5. Le terme générique est "mesureur à fil perdu".
6. D'après Braun-Blanquet (1964).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

- *Strate arbustive basse* L'ensemble des ligneux dont la hauteur est inférieure à 2m, mais aucune précision n'est donnée sur la limite avec la strate herbacée. Il semblerait que l'on y inclue les individus qui dépassent de la strate herbacée[7] et accessibles à la dent du gibier.
- *Strate herbacée* l'ensemble des végétaux vasculaires restant - rien n'est précisé quant à la notation des espèces ligneuses dans cette strate.

La définition des indices d'abondance-dominance est complétée par des termes pratiques mais qui laissent parfois dubitatifs, par exemple "+ : abondance si faible qu'éventuellement on peut passer à côté de l'espèce sans la voir". Les indices d'abroutissement sont définis comme suit :

- **0** : aucune trace d'abroutissement
- **+** : un abroutissement a été noté et un seul pour l'ensemble des pieds
- **1** : l'espèce a été touchée une fois sur une faible proportion des pieds
- **2** : abroutissement peu visible mais rencontré sur une forte proportion des pieds
- **3** : abroutissement très visible sur tous les pieds
- **4** : tous les individus comportent plusieurs traces d'abroutissement et l'aspect du végétal s'en ressent
- **5** : espèce complètement ravagée et dont la survie peut parfois être compromise

On ne manquera pas de remarquer que cette échelle présente des similitudes avec l'approche de Braun-Blanquet pour l'abondance-dominance : chaque note représente une proportion de pousses abrouties (similarité avec l'abondance) mais aussi l'état du végétal (similarité avec la dominance). Le dispositif prévoie l'attribution d'une note d'abroutissement à chaque espèce présente et accessible au gibier, qu'il s'agisse d'un ligneux ou d'une herbacée stricte.

Les conclusions de l'étude

Du travail mené sur le massif Nord, il ressortira d'abord les identifications, définitions et descriptions de 5 types de stations forestières et de 8 groupes d'espèces (liées à leurs affinités écologiques), une vaste description de la forêt (cartographies, peuplements, sols etc.). Dans une seconde

7. Ce joli truisme a posé nombre de questions et limité nos analyses des recrutements entre les strates.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

partie du rapport, l'étude se focalise plus sur les effets du gibier sur la végétation :

- Échelle espèce. Ils soulèvent les problèmes de la validité et de la signification des notes d'abroutissement pour les herbacées et certains semis de ligneux. Les espèces sont alors rangées en fonction de la forme du diagramme d'abroutissement (histogramme de répartition des notes d'abroutissement d'une espèce) et de son mode, définissant ainsi des espèces peu, moyennement, beaucoup et trop fortement[8] abrouties. Ils montrent également qu'une plante est d'autant plus abroutie qu'elle est dans des milieux ouverts (exposée à la lumière).
- Échelle spatiale. Répartition de la pression d'abroutissement sur le massif.

Enfin, ils concluent sur quelques pistes en faveur d'un meilleur équilibre sylvo-cynégétique, bienvenues pour un rapport sanctionnant la fin de leurs études d'ingénieurs forestiers.

L'année suivante, s'appuyant sur les relevés menés sur le massif Sud, R. Allain et J.-F. Picard identifient 6 voire 7 types de stations (voir rapports techniques non publiés) et identifiés par des groupes d'espèces un peu différents alors que le milieu est semblable, seule la pression d'herbivorie bien moins forte. La flore du massif Sud s'avère elle aussi être différente de celle du massif Nord dans sa composition et sa structuration. Deux conclusions s'imposent alors :

1. Les cervidés modifient la composition et la structuration de la végétation forestière.
2. Les fortes populations de cervidés gênent l'identification des types de station. On a ici une approche semblable à celles menées sur les îles Apostle ou dans les îles de la reine Charlotte : comparaison de plusieurs ensembles différant par la pression d'herbivorie (densités et dynamiques de population différentes).

Il s'agit là des premières observations de l'effet du cerf sur la végétation spontanée.

1981 : PREMIER RÉÉCHANTILLONNAGE

8. Risque de disparition supposé.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Contexte, Objectifs et choix d'un échantillon

Les enjeux de gestion forestière en FD d'Arc-en-Barrois ont conduit, à la fin des années 70, à augmenter la pression de chasse pour réduire les populations, donc la pression exercée sur la flore, et principalement améliorer les chances de succès des régénérations. En supposant que la pression d'herbivorie a (i) baissé sur la massif Nord et (ii) stagné ou peu augmenté sur le massif Sud, l'étude de F.Ningre poursuit trois objectifs :

- Décrire les changements de flore à court terme (5 ans)
- Suivre les évolutions de pression d'abroutissement sur les espèces
- Proposer des méthodes pour un suivi conjoint flore-cervidés

Ne pouvant effectuer seul les relevés de 1035 placettes, il choisit un sous échantillon de 300 placettes réparties comme suit :

- Massif Nord : 254 placettes
  - Echantillon restreint des zones forestières : 151 placettes
  - Prébois : 26 placettes
  - Bordures de massif : 77 placettes (supposées être assez fortement abrouties en raison de la proximité avec les cultures)
- Massif Sud : 58 placettes

Cet échantillon, dit stratifié, vise à représenter au mieux la variété des milieux présents sur cette forêt. Sur chaque placette, il relève la flore, les abroutissements et les recouvrements des strates. Il modifie légèrement l'échelle des indices d'abroutissement pour construire quelques classes intermédiaires qui, d'après lui, reflètent mieux ses observations de terrain. A posteriori, je remarque que ces quelques classes ajoutées ne sont que rarement utilisées (voir figure 11), et me permet donc d'émettre quelques doutes quant à la nécessité de ces modifications ; de plus, elles posent nombre de problèmes pour établir des suivis temporels fiables. Néanmoins, Picard (1988) retiendra l'une de ces classes intermédiaires nommée "2+", correspondant à un "abroutissement léger sur une proportion moyenne des pieds", manifestement peu rencontrée en 1976 mais devenue évidente avec la baisse de la pression d'abroutissement.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

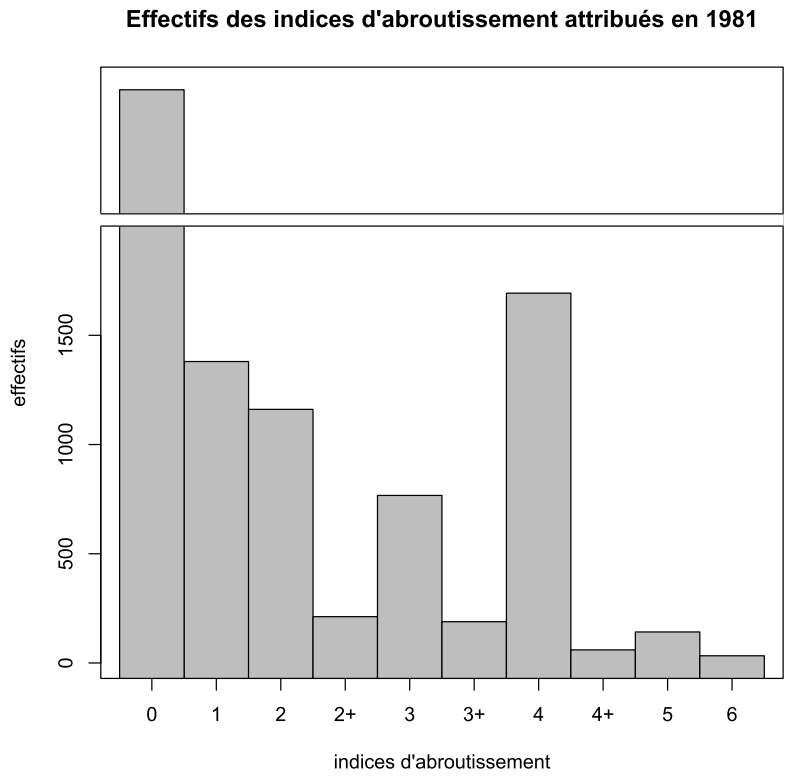


FIGURE 11.: Histogramme des effectifs des indices d'abroutissement notés en 1981. On voit que les catégories intermédiaires (2+, 3+ et 4+) proposées par Ningre sont assez peu utilisées

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Conclusions de ce suivi

Elles sont de deux types.

- Évolution de la flore : la baisse de pression d'herbivorie au Nord aurait permis à la flore de mieux "s'exprimer", F.Ningre a trouvé une richesse plus élevée (+ 8 espèces en moyenne). Il observe le développement de certains ligneux qui étaient peu fréquents en 1976. Et, comme Allain en 1978, il conclue que la pression d'herbivorie joue fortement sur l'identification des types de stations, en modifiant la composition floristique. Ses conclusions sont nuancées par une hypothèse sur le facteur climat : la sécheresse de 1976 aurait tout à fait pu influencer l'*expression* de la flore en 1976, plus que la pression d'herbivorie. Ne disposant que de deux points (1976 et 1981) pour deux situations différentes à la fois en termes climatiques et cynégétiques, il met en garde sur des conclusions trop directes.
- Comparaison de deux méthodes de suivi des populations : ses résultats sur la pression d'abroutissement ne concordent pas avec des données d'approche-affut collectées par ailleurs.

Le suivi des placettes de la FD d'Arc-en-Barrois est alors mis en sommeil.

2005-2007 : SECOND RÉÉCHANTILLONNAGE

Sélection des placettes

En juillet 2005, nous retournons en FD d'Arc-en-Barrois pour rééchantillonner les placettes et suivre l'évolution de la flore. Notre stratégie d'échantillonnage visait à (i) ré-échantillonner un maximum de placettes suivies en 1976 et 1981 pour avoir 3 années de suivi, (ii) compléter les zones peu couvertes par l'échantillon de 1981. Nous avons sélectionné les placettes dont les peuplements n'ont pas été régénérés depuis la mise en place des placettes en 1976-1977 (comme F.Ningre avait procédé pour sélectionner son échantillon en 1981), donc dans des peuplements en maturation. En outre, nous n'avons pas effectué de relevé si la placette se situait dans une parcelle ayant été exploitée l'année qui précédait notre relevé.

Ne disposant que de peu de temps à l'été 2005, nous avons rééchantillonné 111 placettes appartenant à l'échantillon de 1981 et situées dans le massif Nord. Nous avons

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

complété ce rééchantillonnage pendant l'été 2006 par 219 placettes, réparties à la fois sur le massif Nord et sur le massif Sud. Les relevés d'abroutissement ont été effectués en mars 2006 pour les 111 placettes de l'été 2005, et en mars 2007 pour les placettes de l'été 2006.

Relocalisation des anciennes placettes

Pour retrouver l'emplacement originel des placettes, nous nous munissions de la carte au 1/10000 sur laquelle le cheminement était indiqué en deux mesures : (i) le long des limites de parcelles, (ii) à angle droit par rapport à cette direction. À l'aide d'un topofil et d'une boussole, nous rejoignions un centre de placette théorique.

Nous recherchions la croix peinte lors des relevés de 1976-1977 dans les environs immédiats, en tentant de repérer un indice sur la fiche du relevé effectué en 1981 (arbres présents, singularité). Cette croix fut retrouvée pour 125 placettes soit 38% de l'échantillon.

Si ce centre "historique" n'était pas retrouvé, nous tentions de trouver une zone la plus semblable possible à la description du peuplement effectué en 1981 (nous ne disposions que des fiches de relevés datant de 1981 au moment des relevés de terrain) dans les environs immédiats du point d'arrivée. Parfois, nous avons décalé le centre (retrouvé ou non) de quelques mètres pour effectuer le relevé dans une zone homogène (principalement pour éviter une trouée récente).

Méthodologie de relevé

Notre objectif était d'effectuer des relevés les plus semblables entr'eux. Nous avons d'abord fixé la surface de la placette à 400m^2 et les limites entre les strates de végétation (herbacées < 50 cm < arbustes bas < 2 m < arbustes hauts - nous avons conservé la distinction arbustes hauts/arbres utilisée en 1976) qui étaient les deux incertitudes majeures pesant sur les relevés de 1976 et 1981.

Après une première semaine de relevés floristiques nécessaire à l'apprentissage de la flore locale, nous avons également arrêté l'effort de relevé de la strate herbacée à 1 heure, soit 30 minutes de travail multiplié par deux opérateurs. Toute espèce non identifiée au moment de sa détection était prélevée, conservée puis déterminée *a posteriori* pour ne pas diminuer le temps de recherche.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les notes d'abondance-dominance suivent les définitions données par Allain et Commeau (1977). Pour déterminer le recouvrement total des différentes strates de végétation, nous estimions la projection au sol des couverts des différentes strates en se référant à des chartes pour tenter d'avoir des références stables entre les différentes placettes. Pour des arbustes isolés, nous considérions l'enveloppe convexe des individus.

Suivant les recommandations de Picard (1988), nous avons effectué les relevés d'abroutissement en fin d'hiver pour observer les abroutissements subis par la végétation ligneuse durant la saison de végétation écoulée. Ces relevés ont dû être effectués sur une durée définie, avant les premiers débourrements indiquant la reprise de la croissance des ligneux, risquant de masquer les abroutissements de l'année passée. Nous avons donc fait appel, chaque hiver, à une seconde équipe pour achever les relevés à temps. Pour assurer une homogénéité des relevés entre les équipes, nous avons d'abord organisé une session de calage au premier jour de la campagne de relevés, réunissant toutes les personnes qui ont été amenées à participer aux relevés de manière à répondre aux interrogations de chacun et de minimiser les biais entre observateurs. Après un premier relevé effectué en commun au début de chaque semaine, les équipes étaient régulièrement brassées durant la semaine.

Nous affections à chaque espèce présentant des pousses accessibles à la dent du gibier une note d'abroutissement en suivant l'échelle de Picard (1988) et une note de recouvrement selon l'échelle d'abondance dominance de Allain et Commeau (1977).

Nous avons aussi relevé la structure et composition du peuplement à l'aide d'une jauge d'angle. Les arbres étaient classés par essence et classe de grosseur (Petit bois/Bois moyen/Gros bois). Les arbres sont des tiges de franc pied ou des brins d'anciennes cépées de taillis, clairement individualisés (la base de la tige est enracinée distinctement de la base de la cépée - sinon, le critère retenu était de pouvoir passer un pied entre la tige et la base de la cépée). Le nombre de cépées (au moins trois tiges fixées sur le même pied) sur les $400m^2$ était comptabilisé pour estimer la densité du taillis.

Nous avons souhaité comparer les estimations de pression d'abroutissement obtenues par la méthode Picard

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

(1988) à celles données par la méthode Aldous (1944), qui concerne une surface 10 fois plus petite. Nous avons arbitrairement centré cette placette de 40m^2 à 5m au Nord de l'arbre central pour éviter d'effectuer le relevé sous le couvert d'un arbre. Les détails de la méthode et les conclusions sur les différences entre les deux techniques sont reportés dans le rapport de Leclere (2007).

HARMONISATION DES DONNÉES

Coefficients d'abroutissement

Comme présenté précédemment, l'échelle et les définitions des coefficients d'abroutissement ont évolué entre les premiers relevés de 1976 et la publication de la méthodologie qui sera employée pour les relevés de 2006 (Picard, 1988). Après un rapide examen, quelques constatations s'imposent :

- La classe 2+ de l'échelle 1988 a été introduite pour décrire des situations intermédiaires entre le 2 et le 3 qui n'étaient pas évidentes en 1976 tant la situation d'herbivorie était caricaturale. La baisse des populations a introduit plus de nuances dans le paysage.
- Cette classe 2+ est la seule des classes intermédiaires de Ningre (2+, 3+, 4+) qui soit conservée dans l'échelle de Picard (1988)
- La description des classes "simples" (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6) a peu changé

Par conséquent, nous rattachons les classes 3+ et 4+ de Ningre aux classes 3 et 4 respectivement. Lors des traitements numériques, les coefficients d'abroutissement sont convertis en pourcentages, nous utilisons les pourcentages proposés par Allain et Commeau (1977), la classe 2+ prend alors la valeur limite entre 2 et 3 soit 15%.

Flore

Les premières analyses ont montré que la fréquence de nombreuses espèces ligneuses augmentait fortement dans la strate herbacée et diminuait fortement dans la strate arbustive basse. Nous avons donc émis des doutes quant à la constance de cette limite entre les différentes campagnes de relevés. En 2005, la hauteur de 50 cm avait été retenue pour distinguer objectivement les deux strates, en se basant à la fois sur l'expérience de J.-F. Picard et sur les protocoles d'autres études. Il et vraisemblable que la hauteur de 50

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

cm ait été un maximum pour cette limite, amenée à changer d'une placette à l'autre en fonction de l'aspect de la communauté végétale (hauteur de la strate herbacée, J.-F. Picard, comm.pers.).

En conséquence, nous avons préféré grouper ces deux strates en une seule dite "végétation spontanée" pour écarter ce biais.

Les noms des espèces ont été harmonisés en se référant à la taxonomie de Flora Europaea (Tutin *et al.*, 1968-1993). Le noms et la détermination des bryophytes étant assez incertains, seules 5 espèces assez communes et dont la détermination ne portait pas à confusions ont été conservées.

La forêt domaniale d'Arc-en-Barrois dont les deux massifs diffèrent par leurs populations de cervidés sont couverts par un réseau de 1035 placettes suivi intégralement en 1976-1977, partiellement rééchantillonné en 1981 puis en 2006. Sur chaque placette, outre les renseignements standards sur les conditions de milieu, le relevé de flore a été couplé avec un relevé des consommations des cervidés sur chaque espèce végétale accessible. Nous disposons alors d'un gradient de pression d'herbivorie à l'échelle de la placette. Ce suivi conjoint, à 30 ans, de la flore et de la pression d'herbivorie va permettre (i) d'étudier les relations, à l'échelle de la placette, entre les changements de composition florisitique et la pression d'herbivorie, et (ii) de s'intéresser à la pression exercée par les animaux sur les espèces végétales.

2.3.3 *Rénecofor : un réseau d'enclos/exclos à l'échelle nationale*

Le réseau RÉNÉCOFOR (RÉseau National de suivi à long terme des Écosystèmes FORestiers) a été mis en place au début des années 90, suite aux dépérissements observés dans les forêts d'Europe (attribué initialement aux pluies acides). Il est intégré dans le large réseau ICP Forest, créé en 1985 pour suivre les effets de la pollution atmosphérique sur les peuplements forestiers et le fonctionnement des écosystèmes dans 34 pays d'Europe. Depuis, les préoccupations croissantes quant à l'érosion de la biodiversité et la dégradation de la qualité des habitats ont porté les scien-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

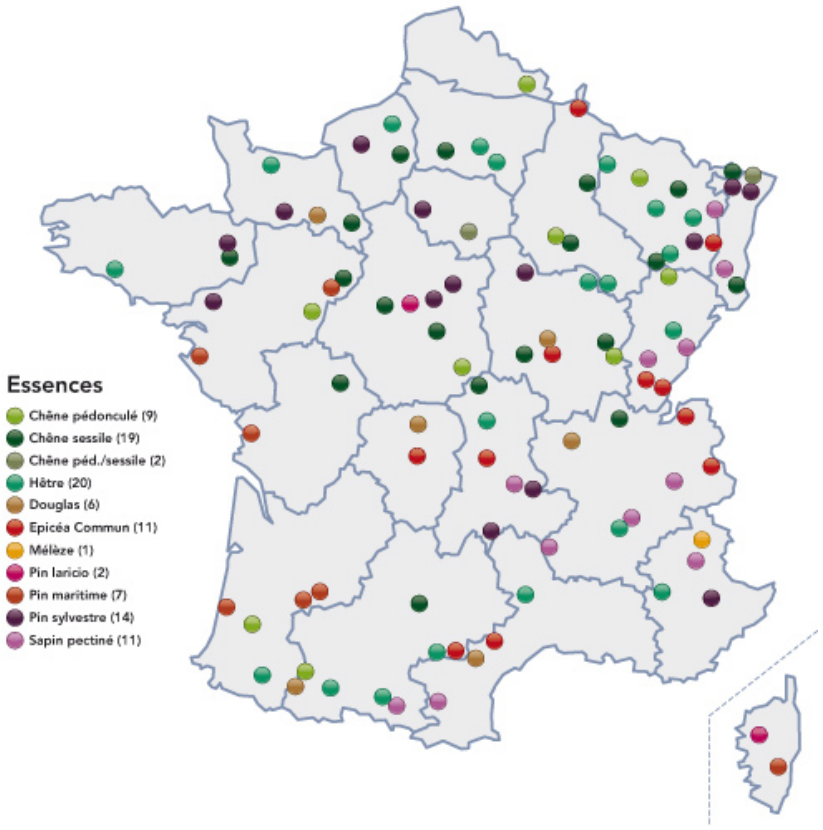


FIGURE 12.: Localisation et essence dominante des 102 placettes du réseau RÉNÉCOFOR en France, source *Office National des Forêts*

tifiques à intégrer ces problématiques dans leurs analyses. L'objectif est donc de surveiller un maximum de paramètres des écosystèmes pour détecter d'éventuels changements, et en identifier les causes.

De nombreuses variables sont collectées dans ce réseau. Seules les variables floristiques sont ici analysées. J'évoquerai donc uniquement la méthodologie relative au suivi de la flore.

LES PLACETTES

102 placettes ont été implantées à partir de 1992 dans les forêts publiques françaises et deux placettes luxembourgeoises complètent ce réseau. L'échantillonnage vise à représenter au mieux la diversité des peuplements forestiers, parmi les forêts dites de production (peu de placettes en zone méditerranéenne). La carte de la figure 12 donne la localisation et l'essence dominante des sites d'observation.

Une placette couvre environ 2ha sur lesquels une zone de 0,5ha est grillagée pour mettre à l'abris les matériels

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

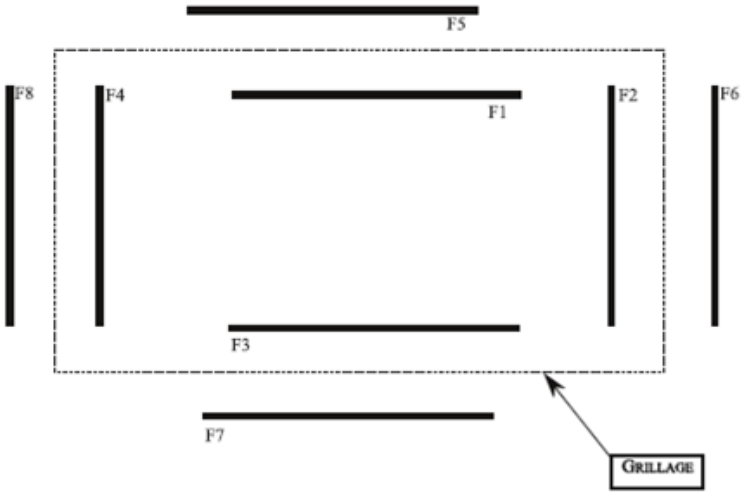


FIGURE 13.: Schéma d'une placette de relevé avec les bandes de part et d'autre du grillage

de mesure. Cet *enclos* s'avère être un outil précieux pour apprécier les évolutions de flore en présence ou non de grands animaux sauvages (principalement les ongulés).

LES RELEVÉS FLORISTIQUES

Outre un sous-échantillon de 14 placettes surveillées annuellement, les relevés floristiques sont effectués tous les 5 ans (1995 - 2000 - 2005[9]), avec un relevé au printemps, un en été et parfois un en automne. Les premières analyses ont montré un effet saison assez marqué entre le printemps et l'été qui concerne surtout quelques espèces qui apparaissent strictement vernales. Les relevés d'automne ne sont pas systématiques et ne semblent pas apporter d'information significative (Dupouey *et al.*). Nous avons choisi de fusionner les relevés de printemps et d'été pour avoir une vision annuelle de la flore du site.

Les relevés de flore sont effectués sur des bandes rectangulaires de 100 m^2 ($50m * 2m$). Quatre bandes sont implantés à l'intérieur de l'enclos et quatre bandes à l'extérieur (que l'on dira *exclos*). La figure 13 présente l'agencement théorique de ces huit bandes sur une placette.

Les relevés sont effectués par des équipes de botanistes locaux selon un protocole très précis pour minimiser les

9. Parfois les relevés sont décalés d'un an soit 1994 ou 1996 pour 1995 et 2001 pour 2000 selon les possibilités des équipes.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

différences liées aux opérateurs (Camaret *et al.*, 2004a). En plus, des sessions de calage sont organisées régulièrement. Les risques d'avoir des observations biaisées par des modifications dans les méthodes de relevés ont été minimisés grâce (i) aux relevés effectués sur des bandes de $100m^2$ plutôt que sur des disques de $400m^2$ et (ii) au programme d'assurance qualité.

En outre, l'étude des différences enclos/exclos permet encore de minimiser les effets opérateurs car elle se base non plus sur les seules valeurs observées mais sur des différences, observées par les même personnes, le même jour, dans le même site. On pourra reprocher au dispositif le fait que les bandes en exclos soient plus espacées les unes des autres que les bandes en enclos, captant ainsi une plus grande hétérogénéité ; également que les bandes en enclos et en exclos soient relativement proches de la clôture, les communautés risquant d'être influencées par un effet de "lisière".

À LA RECHERCHE D'UN GRADIENT DE PRESSION D'HERBIVORIE

Les dispositif enclos/exclos, comme présenté au paragraphe 2.2.1, présentent un contraste entre deux situations : l'une bien cotrôlée, l'enclos (absence totale d'animaux depuis un instant connu) et l'autre où la pression des herbivores est souvent mal connue, *a fortiori* lorsque l'étude est menée à grande échelle.

A titre d'exemple, certaines études menées en Amérique du Nord font état de populations assez connues et dont la principale caractéristique est d'être en très forte densité, plusieurs dizaines d'animaux aux 100ha (Rooney, 2009). Or, plus l'échelle de l'étude est grande, plus on risque de rencontrer des situations d'herbivorie contrastées. Dans le cadre du réseau RÉNÉCOFOR, implanté dans une large variété de forêts, peuplements et régions, dont l'échantillonnage n'a pas tenu compte des populations d'herbivores, il est vraisemblable que les populations soient différentes d'un site à l'autre.

Notons tout d'abord que le relevé des abroutissements sur la végétation n'était pas prévu dans le protocole de suivi de la flore. Des propositions ont été faites, et d'après les informations récoltées, quelques mentions ont été portées dans certains relevés effectués en 2005 en restant assez sommaires (un *a* à côté de l'indice d'abondance dominance

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

si l'espèce était abroutie). Étant donné le manque d'homogénéité des données et le peu d'informations qu'elles apportent en l'état, nous ne les avons pas exploitées.

Un premier gradient de pression d'herbivorie a été proposé par F.Archaux d'après la synthèse de Poulin *et al.* (1999). Celui-ci est présenté en annexe 1. La pression d'herbivorie est calculée, sur chaque site, d'après les densités d'animaux présents initialement (c'est-à-dire lors de la construction des grillages, en 1994-1995), en s'appuyant sur les données fournies par les gestionnaires lors de la mise en place du réseau.

Nous avons souhaité construire un gradient plus robuste, plus homogène spatialement et obtenir les évolutions de populations sur les sites. Pour cela, nous avons utilisé les données des enquêtes de chasse produites par le réseau Ongulés Sauvages de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Ces données correspondent aux attributions et réalisations de chasse (nombre d'animaux tués lors d'une saison de chasse) par unité de gestion (commune pour le chevreuil et le sanglier, "unité de gestion cerf" soit un ou plusieurs massifs forestiers pour le cerf).

Compte tenu de la charge de travail que représentent de telles enquêtes, l'ONCFS ne les réalise pas tous les ans pour toutes les espèces :

- Cerf : 1995, 2000 et 2005.
- Chevreuil : 1993, 1998, 2002 et 2007.
- Sanglier : annuel
- Ongulés de montagne : comptages de populations en 2005 par des personnels de terrain.

Nous récupérons l'ensemble des données disponibles dans un rayon de 5km (buffer) autour de chaque site et calculons une densité moyenne de prélèvement (nombre d'animaux tués * km^{-2}). Le cerf n'étant pas présent dans toutes les forêts, nous n'avons considéré que les données pour les placettes qui étaient incluses dans une unité de gestion, indiquant la présence de populations implantées. Les unités de gestion interceptées par un buffer mais dont la placette n'était pas elle même inclue dans une unité de gestion n'ont pas été retenues. Nous supposons que le cerf n'est que de passage sur cette zone.

Pour coller aux données floristiques et aussi lisser d'éventuelles irrégularités dans les données, nous avons calculé, pour le cerf et le chevreuil, des moyennes autour des an-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

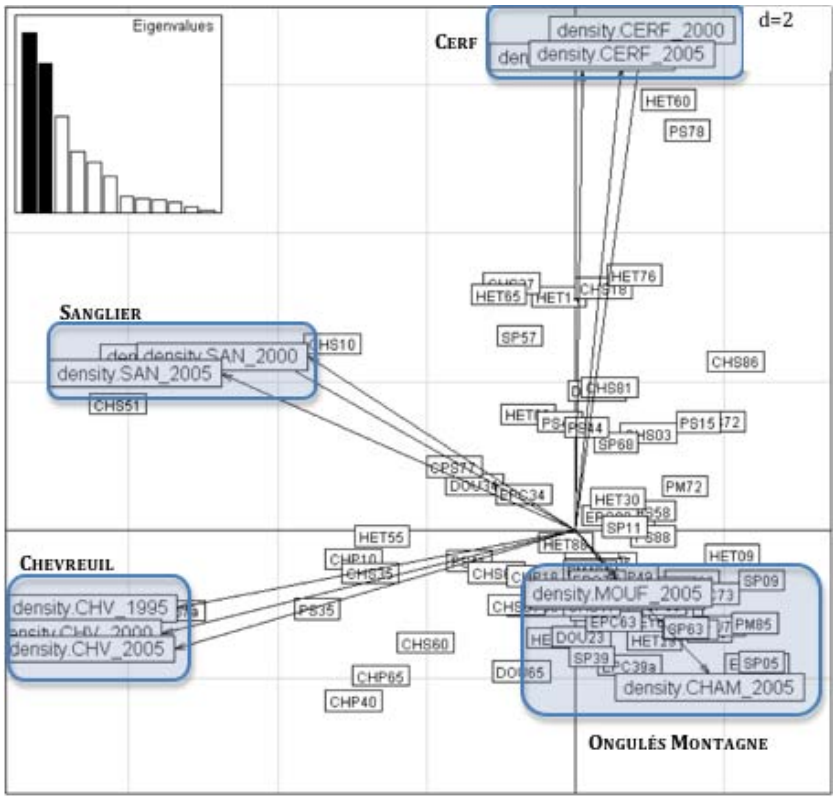


FIGURE 14.: Carte factorielle de l'analyse en composantes principales des densités d'animaux prélevés (11 variables) dans les 82 placettes du réseau RÉNÉCOFOR retenues pour les analyses. Position des placettes et des variables sur les deux premières composantes représentant 52% de l'inertie totale, source *Réseau Ongulés Sauvages ONCFS*.

nées de relevés floristiques (exemple pour le sanglier en 1995 : moyenne 1994-1995-1996 ; pour le chevreuil en 1995 : moyenne 1993-1998).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Ainsi, nous obtenons un gradient de pression d'herbivorie multifactoriel car séparé par espèce d'ongulé. Initialement, nous souhaitions réaliser une typologie des évolutions des prélèvements de chaque espèce pour caractériser aussi les placettes par le type d'évolution de population. La variabilité spatiale étant apparue bien supérieure à la variabilité temporelle, cette idée fut abandonnée. L'analyse multivariable des densités des prélèvements par espèce et par année (Figure 14) montre que, si les corrélations entre les années sont fortes pour une espèce donnée (les densités ont peu changé au cours du temps) les corrélations entre espèces sont faibles indiquant une répartition indépendante des trois espèces d'ongulés de plaine. Ainsi, les effets du cerf, du chevreuil et du sanglier pourront être analysés séparément. Les ongulés de montagne sont fortement localisés (restreints à un petit nombre de placettes, dont les altitudes sont assez élevées).

Ce réseau de suivi de la végétation forestière, s'il n'est pas le plus puissant d'un point de vue statistique (100 placettes reste un échantillon de taille modeste), est remarquable tant par la grande échelle spatiale que par la diversité des milieux couverts. Surtout, la présence de relevés effectués en enclos et en exclos en fait un réseau d'observation unique. L'adjonction d'informations sur les prélèvement locaux en grand ongulés enrichit ce jeu de données d'un gradient de pression d'ongulés.

2.3.4 *Mise en perspective des deux approches*

Les deux volets de cette thèse, organisés autour de suivis temporels de flore, apparaissent de configurations très différentes.

POUR ENVISAGER LES EFFETS DE LA BAISSE DE LA PRESSION D'HERBIVORIE

Dans les deux cas, l'étude porte sur les effets de la baisse de la pression d'herbivorie :

- Arc-en-Barrois : baisse des populations de cervidés supposée sur le massif Nord, faibles populations au Sud, qui contrastent avec celles du Nord. On a donc des différences spatiales et temporelles.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

– RÉNÉCOFOR : suppression totale de la pression des ongulés par mise en défens.

Se dessine alors bien plus clairement la frontière entre une étude *in situ* en FD d'Arc-en-Barrois, qui s'appuie sur l'observation de situations réelles, et une étude expérimentale où la suppression de la pression d'herbivorie a été crée artificiellement.

DES GRADIENTS D'HERBIVORIE COMPLÉMENTAIRES

Les mesures d'abroutissement faites lors des relevés de végétation en FD d'Arc-en-Barrois sont une estimation de la pression d'herbivorie effective sur la végétation d'une placette. À l'échelle d'un ensemble de placettes on a donc un gradient de pression d'herbivorie construit directement sur des indicateurs locaux (proportion de pousses abrouties par exemple).

Cependant, de tels relevés ne permettent pas de séparer clairement la pression imputable au cerf de celle due au chevreuil. Si un abroutissement à plus de 1,5 m de haut exclut le chevreuil, en deça de cette limite, les abroutissements des deux espèces se confondent. Le sanglier n'est pas du tout intégré aux mesures et n'est donc pas considéré dans les analyses. Or le sanglier peut non seulement occasionner des dégâts considérables sur les récoltes agricoles (Schley *et al.*, 2008) mais aussi modifier les sols et activer la banque de graine des zones boisées (Heinken *et al.*, 2006). L'absence d'informations sur la pression de cette espèce est une limite à bien considérer dans cette étude, d'autant plus que les populations de sangliers en FD d'Arc-en-Barrois ont considérablement augmenté au cours des 20 dernières années (ONF et ONCFS, comm. pers.).

Sur le réseau RÉNÉCOFOR, les informations relatives à la pression du gibier sur la flore ne sont pas focalisées sur les prélèvements qu'il effectue mais sur les prélèvements effectués dans les populations de chaque espèce. Si ces informations représentent moins directement une pression d'herbivorie et souffrent de nombreuses imperfections (Pettorelli *et al.*, 2007), elles donnent la possibilité de séparer les deux espèces de cervidés et de prendre en compte les populations de sanglier et d'ongulés de montagne.

DU LOCAL AU NATIONAL

Le suivi conjoint de flore et d'abroutissement en FD d'Arc-en-Barrois, sur un nombre conséquent de placettes, offre la

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

possibilité d'investigations fines et robustes où la pression d'herbivorie est précisément considérée. Néanmoins, les conclusions restent attachées à un contexte local assez singulier : forêt feuillue, ancien TSF en cours de conversion, sur plateaux calcaires dont les populations de cervidés n'ont pas suivi les évolutions constatées au niveau national.

La confrontation avec les résultats d'un suivi à l'échelle nationale, couvrant un large spectre biogéographique, dendrologique et sylvicole, pourront confirmer des tendances observées à l'échelle locale et pettere de mettre en évidence des tendances plus générales, reflet de mécanismes écologiques généraux. En outre, les dispositifs de mesure étant différents, tout résultat concordant n'en sera que plus valide !

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Deuxième partie

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

3

ABROUTISSEMENT SÉLECTIF DES ESPÈCES LIGNEUSES ÉVALUÉ IN SITU

abroutissement sur aubépine (*Crataegus sp.*), *photographie V.Boulanger*

Article :

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.F. & Dupouey J.L.

Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer.

Forest Ecology and Management (2009) **258** : 1397-1406.

Reproduit avec l'aimable autorisation de l'éditeur
(autorisation n°2284080930674 du 8 octobre 2009)

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

3.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

En préalable à toute étude de l'effet des cervidés sur les dynamiques de végétation à plus ou moins long terme, il m'a semblé important de voir comment les différentes espèces composant le sous-bois étaient consommées par les grands herbivories forestiers. S'il existe nombre d'études traitant des comportements et régimes alimentaires des cervidés (voir les synthèses de Cornelis *et al.* (1999) pour le Chevreuil et Gebert et Verheyden-Tixier (2001) pour le Cerf), peu se basent sur des observations de pression d'herbivorie. Faute de données ?

Les marques de la consommation par les cervidés sur la végétation sont des indices directs de la pression d'herbivorie qu'ils subissent, permettant de distinguer les espèces peu, moyennement ou très consommées par les cervidés. Disposant de trois années d'observation des abroutissements sur 220 placettes, il était alors possible (i) d'établir un classement des espèces en fonction de la pression d'herbivorie à laquelle elles sont soumises et (ii) de voir si ce classement reste stable ou change lorsque que la pression globale d'herbivorie varie, dans l'espace (entre massifs forestiers) et dans le temps (1976-1981-2006).

Plutôt que de travailler sur les valeurs absolues des abroutissements, la notion de sélectivité, qui relativise la consommation par la disponibilité, s'est imposée comme une mesure adéquate pour estimer la pression subie par les différentes espèces. Morellet (1998) avait souligné les difficultés à estimer les abroutissements sur les espèces herbacées. Le travail de Leclere (2007) sur les données recueillies en FD d'Arc-en-Barrois en 1976 et 1981 a confirmé le peu de validité des indices d'abroutissement des espèces non ligneuses. Ce travail s'est donc concentré sur les espèces ligneuses accessibles aux cervidés.

Enfin, le niveau de sélectivité des différentes espèces ligneuses par les cervidés est mis en regard de quelques caractéristiques écologiques ou morphologiques. Le but est de tester si certains traits de vie permettent de prédire cete sélectivité.

3.2 RANKING TEMPERATE WOODY SPECIES ALONG A GRADIENT OF BROWSING BY DEER.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Forest Ecology and Management 258 (2009) 1397–1406

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer

Vincent Boulanger [a,b,c], Christophe Baltzinger [a,*], Sonia Saïd [c], Philippe Ballon [a], Jean-François Picard [b], Jean-Luc Dupouey [b]

[a] Cemagref, Gestion des Territoires, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France
[b] INRA, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, 54280 Champenoux, France
[c] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Cervidés-Sanglier, Montfort, 01330 Birieux, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 6 February 2009
Received in revised form 17 June 2009
Accepted 28 June 2009

Keywords:
Browsing
Deer
Diachronic study
Plant trait
Selectivity
Woody species

ABSTRACT

As a result of diverse management policies, densities of red and roe deer have varied considerably for the last few decades in Europe. Their selective browsing on woody species can modify the interactions between competing species and thus change overall patterns of plant diversity in forests. However, no classification of woody species according to browsing by deer yet exists in Europe. The selectivity index, which measures the balance between availability and consumption of plant species by herbivores, could be used for such a classification. The aim of this study was, first, to rank woody species according to this selectivity index, then to test whether their rank changed when browsing pressure varied in space or time. We also explored morphological and ecological life traits (Ellenberg indicator values) that might explain differences in selectivity.

In 2006, we re-sampled a network of 217 coupled floristic and browsing survey plots, which had been previously described twice (1976, 1981). The plots were located in the forest of Arc-en-Barrois (France), a large woodland area divided into a North and a South Forest which have had different histories of browsing pressure.

For the three samples and the two forests, we calculated a selectivity index for 19 woody species. Dogwood (*Cornus* sp.) and field rose (*Rosa arvensis*) appeared to be the most selected species whereas beech (*Fagus sylvatica*), common mezereon (*Daphne mezereum*) and wild-service tree (*Sorbus torminalis*) were always avoided. The rank order of species according to their selectivity index remained stable over the three sample years and between the two forests (Spearman's rank correlations: $\rho \approx 0.8$ spatially, and range from 0.3 to 0.8 temporally). This indicates that variations in browsing pressure did not strongly modify deer selectivity patterns. Selectivity was positively correlated with wood density and negatively correlated with maximum height of the species, but unrelated to other plant traits. Finally, selectivity can be seen as an intrinsic characteristic of those woody species, and could be used as an additional life trait when analyzing vegetation communities.

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Plant-ungulate interactions have been identified as key-processes in ecosystem functioning and particularly in vegetation dynamics (Waller and Alverson, 1997; Rooney, 2001; Russell et al., 2001). Ungulate herbivory affects vegetation at all levels, from individual plant organs to landscape scales (Augustine and DeCalesta, 2003; Weisberg and Bugmann, 2003) with cascade mechanisms impacting trees and shrubs (Gill and Beardall, 2001), ground flora (Kirby, 2001) but also bird and arthropods communities (Allombert et al., 2005a,b; Barrett and Stiling, 2007). A recent pan-European enquiry highlights browsing as the third main threat to forests in Europe (Schuck and Requardt, 2008), after insect infestations and storms. The damage caused by deer on plants through feeding is considered to be a weighty factor in forest understory dynamics (Rooney and Waller, 2003). Deer browsing can alter plant shape (Drexhage and Colin, 2003), cover, growth and survival (Ammer, 1996; Joys et al., 2004; Stroh et al., 2008) and, eventually, plant distribution. The relationships between deer populations and their habitat are of major concern among foresters and several tools have been developed to improve and evaluate population management policies (Tremblay et al., 2004; Morellet et al., 2007).

Because differential consumption between plant species ought to drive inter-specific competition aspects of vegetation dynamics

* Corresponding author. Tel.: +33 2 38 95 66 75; fax: +33 2 38 95 03 44.
E-mail addresses: vincent.boulanger@cemagref.fr (V. Boulanger), christophe.baltzinger@cemagref.fr (C. Baltzinger), sonia.said@oncfs.gouv.fr (S. Saïd), philippe.ballon@cemagref.fr (P. Ballon), dupouey@nancy.inra.fr (J.-L. Dupouey).

0378-1127/$ – see front matter © 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.foreco.2009.06.055

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

(Ammer, 1996; Horsley et al., 2003; Potvin et al., 2003), one of the key questions is to assess what the preferred species actually are (Strole and Anderson, 1992; Forsyth et al., 2002). This differential consumption can be estimated through diet studies. Jackson (1974) summarised the benefits and drawbacks of the commonest techniques for diet evaluation. Basically, we can identify three approaches according to where the food is observed: (i) ingested food analysis, (ii) observation of the feeding animal and (iii) observation of feeding traces on the vegetation. The latter technique is particularly relevant for woody species because traces of browsing persist all year round and can be accurately evaluated (Morellet et al., 2001). Moreover, *in situ* analysis of vegetation allows a direct evaluation of browsing impact. Different indices have been proposed for such an evaluation. Aldous (1944) was the first to establish a methodology for measuring deer browsing on woody species, allowing the estimation of the impact of deer on each plant species present along an ordinal scale of 6 levels in 40 m^2 plots. Originally build for a phytosociological study (Allain et al., 1978), the protocol proposed by Picard (1988) is based on a more qualitative scale and a larger area of browsing observation (400 m^2). Tested on three forests, this method revealed to be closer to the hunters and managers knowledge than animal counts. Furthermore, these inventories provide valuable information at the species level. More recently, Morellet et al. (2001) developed the "browsing index", which does not aim at a species-specific evaluation, but is rather an index of the equilibrium between deer density and available vegetation at the whole forest scale. According to Manly et al., 2002 suggesting that the animal signs are relevant measures if this is the effect on the resource unit that is the main concern, such browsing relevés are pertinent data to appreciate the herbivory pressure sustained by woody species. Lastly, the index proposed by Picard (1988) seems more relevant for diachronic studies in order to assess deer damage to forest plant species because the scale of the phytosociological relevés makes them more representative of the local vegetation community.

Temporal changes in deer diet have been either studied on the long term, referring to geological time scales (Valli and Palombo, 2005; Rivals et al., 2008) or short-dated, referring to the season as a factor of change in temperate vegetation properties (Cornelis et al., 1999; Dumont et al., 2005; Storms et al., 2006). The issue of mid-term changes in deer food preferences, especially in a context of change in population densities has been poorly addressed. Bruinderink and Hazebroek (1995) showed that, in The Netherlands, red deer changed their diet following changes in vegetation availability over several decades. Through inter- and intra-annual comparisons of food selection by white tailed-deer, Brown and Doucet (1991) provided evidence for changes in selectivity patterns for woody species over short periods. Spatial variations have also been reported, relating diet to vegetation composition (Suter et al., 2004; Storms et al., 2006) or deer density (Maizeret et al., 1989).

The concept of preference refers to the choices made in a context of equal and non-limiting resource availability (Johnson, 1980) and this only applies in theoretical or experimental contexts. In field studies, the resource is not equally distributed among species and is most often limited. Selectivity, which measures the imbalance between usage and availability of a given species compared to usage and availability of all other present species, is more appropriate in this context (Lechowicz, 1982).

Differing selectivities among woody species could be attributed to variations in palatability. Chemical composition (Palo and Robbins, 1991; Tixier et al., 1997) and morphological characteristics such as spinescence have been widely recognised as factors directly influencing palatability (Schindler et al., 2003; Hanley et al., 2007). However, direct links between selectivity and ecological or morphological plant traits have been little documented.

The present study aimed to:

(1) Rank woody species according to their level of selectivity by deer in a large forest representative of the plains of North-eastern France
(2) Explore the links between selectivity indices and some ecological and morphological species characteristics.
(3) Study the changes in species selectivity ranking relative to spatial and temporal gradients of global herbivory pressure.

In accordance with the optimal foraging theory (MacArthur and Pianka, 1966) stating that animals are likely to minimise energy consumption and maximise net nutrient intake, we hypothesized that variations in herbivory pressure would induce changes in the order of species selectivity. When the global herbivory pressure was high, we expected animals to be less selective because inter- and intra-specific competition constrained their choices: they were likely to increase their browsing pressure on less preferred species. Inversely, when herbivory pressure was low, we expected animals to be more selective thanks to lower constraints, meaning that some species would be more selected (particularly the most preferred) whereas others would be avoided.

To test this hypothesis, we compared cover and feeding trace records at 3 different dates and between two forests. In order to assess the spatial and temporal variations in herbivory pressure, we studied the changes in the average browsing index (here interpreted as an indicator of population levels) in time and space. Given that parametric selectivity comparisons can only be made if the relative availability of species does not drastically change (Johnson, 1980), we studied variations in the relative frequencies of the species beforehand.

We used a network of plots installed in two large neighbouring forests in North-eastern France first sampled in 1976/1977, then in 1981 and again in 2006/2007. The dynamics of herbivory pressure, caused by red and roe deer (*Cervus elaphus* and *Capreolus capreolus*), differed between the two forests.

2. Material and methods

2.1. Study area

Our study site was the forest area of Arc-en-Barrois (48°00′N 5°00′S) located in the Haute-Marne administrative area, in the North-eastern part of France. The forest is situated in the ecological zone of the limestone plateaux of Champagne-Ardenne. The climate is semi-continental (average temperatures in January and July are 1.1 °C and 19.8 °C respectively—data from the French meteorological service, Météo-France).

Our study plots were set up in two nearby state forests: "Châteauvillain et Arc-en-Barrois" to the north with 8797 ha (hereafter "North Forest"), and "Arc-Carrefour de Joinville" to the south with 2191 ha (hereafter "South Forest") (Fig. 1).

The forest stands concerned are typical of the conversion from coppice-with-standards to even-aged hardwood forest. They are dominated by oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*, in 2006 the frequencies of occurrence are respectively 78% and 18%), and beech (*Fagus sylvatica*), accompanied by hornbeam (*Carpinus betulus*) and hazel (*Corylus avellana*) in the coppice.

Free-ranging populations of wild boar (*Sus scrofa*), red deer, and roe deer are present in both forests. The population size of these 3 ungulates is managed by hunting. According to managers' and

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

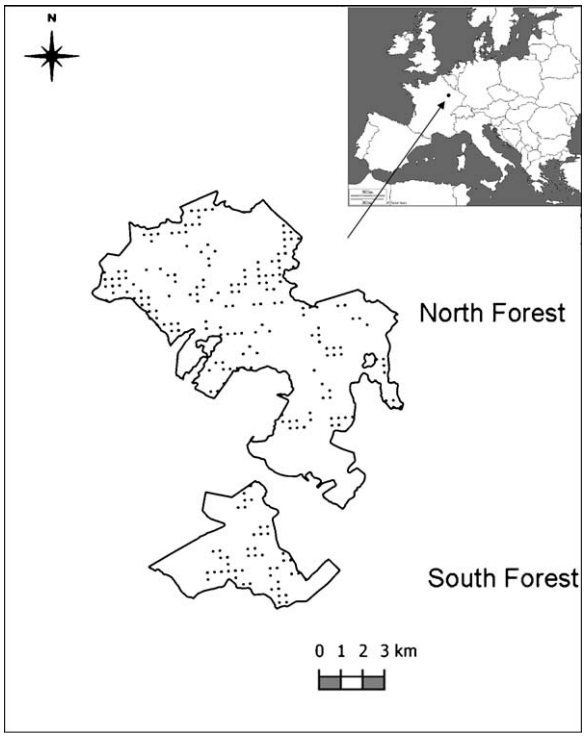


Fig. 1. Study area, showing the location of the study plots (black dots) in the two forests.

hunters' knowledge, population densities strongly varied until the late 80s because of management policies. Since the late 90s, hunting counts tend to prove that they keep stable. This way, only the counts of animal shot give reliable information about population levels for the last sampling date. During the 2006–2007 hunting season, 229 roe deer and 201 red deer individuals were killed in the North Forest while 85 roe deer and 43 red deer individuals were culled in the South Forest.

In 1976/1977 (hereafter 1976), a network of 1054 plots was set up at the nodes of a regular grid (one plot per 10 ha, i.e. 333 m apart). In 1981 and 2006/2007 (hereafter 2006), a subset of 217 plots was re-sampled: 171 in the North Forest and 46 in the South Forest. All the re-sampled plots were chosen in mature stands that showed no evidence of recent harvesting, neither in 1981 nor in 2006.

In each 400 m^2 circular plot, and for each of the three sampling dates, all woody and semi-woody species (bramble -*Rubus fruticosus*-, ivy -*Hedera helix*- and field rose -*Rosa arvensis*-) available to the two species of deer (shoots <2m) were characterised by cover and browsing coefficients.

At the three dates, a cover note for each species was attributed along a slightly modified Braun-Blanquet ordinal scale (+: rare and cover less than 5%, 1: abundant and cover less than 5%, 2: cover between 5% and 25%, 3: cover between 25% and 50%, 4: cover between 50% and 75%, 5: cover more than 75%) (Braun-Blanquet, 1964).

An ordinal scale for browsing estimation was defined in 1976 based both on the ratio of annual shoots browsed to total estimated available shoots in the plot, and on the global shape of each species (see Table 1). This initial scale was modified slightly in 1981 and 2006 by adding an intermediate class in order to be more consistent with field observations and classify more precisely plants that were more browsed than class 2 (light) but not enough for class 3. Thus Picard (1988) retained class 2+, between 2 and 3 (Table 1).

Prior to the analyses, cover classes were converted into percentages of ground cover (C_{ij}), according to Braun-Blanquet (1964). Similarly, browsing classes were converted into percentages of browsed shoots (B_{ij}) using the median value of each interval-empirically defined from Table 1. As the class 2+ was an intermediate between 2 and 3 (which have 10% and 20% median values respectively) we logically affected 15% to this class.

The sampling was carried out during late summer in 1976, 1977 and 1981, and in late winter in 2006 and 2007 following Picard (1988) suggestions for a better estimation of the previous year's browsing. In 1976 and 2006, two teams of students and technicians performed the samplings. In 1981 there was only one student. All three surveys were made under the supervision of Picard, who tried to keep the observations as consistent as possible between the different years. In 1976 and 2006, as far as several teams were working simultaneously, teams were mixed each day in order to get the observations as consistent as possible among the plots.

2.2. Data analysis

2.2.1. Species considered

We only considered taxa with a frequency superior to 10% (i.e. 15 occurrences in the North Forest and 5 occurrences in the South Forest for each year). Taxa are named following Tutin et al., 1968–1993. Nineteen taxa were retained: *Acer campestre* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Carpinus betulus* L., *Cornus* sp. (*Cornus sanguinea* L. and *Cornus mas* L. pooled together), *Corylus avellana* L., *Crataegus* sp. (*Crataegus laevigata* (Poir.) DC. and *Crataegus monogyna* Jacq. pooled together), *Daphne mezereum* L., *Euonymus europaeus* L., *Fagus sylvatica* L., *Hedera helix* L., *Ligustrum vulgare* L., *Lonicera xylosteum* L., *Prunus spinosa* L., *Pyrus-Malus* (*Pyrus pyraster* Burgsd. and *Malus sylvestris* Mill. pooled together), *Quercus* sp. (*Q. petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L. pooled together), *Rosa arvensis* Huds., *Rubus fruticosus*, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Viburnum lantana* L. Species were pooled either because we hardly rely on the constancy of the distinction made by the different teams (the criteria were formalised in Rameau et al., 1989) or because we were not able to distinguish the two species in winter. Early blooming of buds (*Ribes uva-crispa* L), the confusing shape of *Populus tremula* L. and *Rubus idaeus* L. leading some operators to consider the plants as dead, or hardly disentangling the animal (deer or rodent) that browsed *Sorbus aria* (L.) Crantz induced strong variations in the estimation of the browsings. Given that, we choose to discard these four species from the following analyses.

2.2.2. Species selectivity index

An index of selectivity is a quantity that represents the deviation between availability and consumption for a given species. Thus, the calculation of this index requires the calculation of:

(i) A_{ij}, the proportion of species i in the total available vegetation of plot j and
(ii) RC_{ij}, the contribution of species i to the total browsing in plot j.

A_{ij} and RC_{ij}, which respectively represent estimates of the relative availability and the relative consumption of the species within a plot, range from 0 to 1. The calculation of these variables is based on the cover (C_{ij}) and browsing (B_{ij}) coefficients recorded for each species i in plot j.

$$A_{ij} = \frac{C_{ij}}{\sum_{i=1}^{e} C_{ij}} \qquad \mathrm{RC}_{ij} = \frac{C_{ij} \times B_{ij}}{\sum_{i=1}^{e} C_{ij} \times B_{ij}}$$

e being the total number of taxa occurring in plot j.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Table 1
Definition of browsing notes and corresponding proportions of browsed shoots used in the data analysis.

Browsing note	Definition (Picard, 1988)	Percentage of browsed shoots (Allain and Commeau, 1977)
0	No browsing	0
1	Light browsing on a very few plants	]1;5]
2	Some shoots browsed per plant, on a few plants	]5;15[
2+	Light browsing of an average proportion of plants	15
3	Moderate browsing on an average proportion of plants	]15;25]
4	All the plants browsed with a high proportion of shoots per plant	]25;50]
5	All shoots of all plants browsed, weak growth and shape modified	]50;80]
6	All shoots of all plants browsed, no growth and bonsai shaped, hard survival	]80;100]

We quantified species selectivity for each plot using Jacobs' selectivity index S_{ij} (Jacobs, 1974), which is a modification of Ivlev's electivity index, defined as follows:

$$S_{ij} = \frac{RC_{ij} - A_{ij}}{RC_{ij} + A_{ij} - 2(RC_{ij} \times A_{ij})}$$

S_{ij} ranges from −1 to +1, a negative value indicating that the taxon is avoided and a positive value indicating that the taxon is selected. The value 0 indicates consumption in equal proportion to its availability. We chose Jacobs' selectivity index rather than other indices regarding its low sensitivity to both sampling errors (Lechowicz, 1982) and variations in the relative abundance of the species (Dumont et al., 2005).

Then, we calculated the average selectivity index and its 95% confidence interval on the mean for each taxon $S_{i\bullet}$ in a given forest (North Forest or South Forest) and for each sampling date.

Species were classified into three groups: (i) "selected" species when $S_{i\bullet} > 0$ and the lower limit of the confidence interval was greater than 0, (ii) "avoided" species when $S_{i\bullet} < 0$ and the upper limit of the confidence interval was lower than 0, (iii) "indifferent" species when the confidence interval intercepted 0.

2.2.3. Plot browsing intensity

For each plot j, we characterised the local (in a given site) herbivory pressure and its variations in space and time by calculating the average browsing index (AB_j), which corresponds to the proportion, in percentage terms, of browsed vegetation among available vegetation. We used this index to illustrate temporal and spatial changes in herbivory pressure.

$$AB_j = \frac{\sum_{i=1}^{e} C_{ij} \times B_{ij}}{\sum_{i=1}^{e} C_{ij}}$$

2.2.4. Plant traits

We also looked for a relationship between the selectivity index of the 19 studied taxa and some ecological and morphological plant traits. We first examined Ellenberg's ecological indicator values (Ellenberg et al., 1991) for light (L), temperature (T), soil moisture (F), acidity (R) and nitrogen (N). These indicator values, defined for most of plant species occurring in western mid-Europe, are integers that range from 1 to 9 (12 for F). For the 19 woody species under study, the ranges were much smaller: 3–7 for L, 5–7 for T, 4–6 for F, 7–8 for R and 3–7 for N so that, for each indicator, we grouped the species into 2 categories. Not all the taxa were given an indicator value by Ellenberg et al. (1991), because some of them are indifferent. Seventeen species have an indicator value for L, 15 for T, 14 for F, 11 for R and 12 for N.

We also tested wood density in kg/m^3 (Dupouey, unpublished data, 15 species filled) and plant traits from the LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008) and the Ecoflora database (Fitter and Peat, 1994). The different plant traits considered were: maximum canopy height (the maximum height to which a species can grow, in meters, from LEDA Traitbase, 19 species filled), Specific Leaf Area (SLA, in mm^2/mg^2, from LEDA Traitbase, 13 species filled), soil nutrient indications (2 classes: fertile versus unfertile, from Ecoflora, 13 species filled), spread (2 classes: height = width versus height > width, from Ecoflora, 19 species filled), physical defences on leaves and physical defences on stems (3 classes for each: glabrous, soft hairs and others – thorns and prickles –, from Ecoflora, respectively 15 and 14 species filled).

2.3. Statistical analysis

We used repeated measures analysis of variance (ANOVA) to analyse the differences in average browsing pressure between years and forests.

In order to test the stability of the selectivity index in space and time, we used Spearman's rank correlation to compute the rank correlations of the average selectivity index for the 19 concerned taxa (i) between forests for each date, and (ii) between dates for each forest.

We computed the frequency of each species as an indicator of species availability. We tested the changes in relative species frequency between years and between forests, using Spearman's rank correlation test in order to check our hypothesis on vegetation stability.

For each year and each forest, we tested the relationships between selectivity and species ecological or morphological traits through either the Kruskal–Wallis rank sum test when the trait was categorical, or Pearson's correlation test when the trait was continuous. In this last case, we also computed partial correlations to identify the factors of major influence.

All the statistical analyses were performed with R 2.8.0 software (R Development Core Team, 2008). Due to the small number of species we analysed (19 at most), we paid attention to a significance level of 10% for the tests.

3. Results

3.1. Browsing intensity

Repeated measures ANOVA on average browsing intensity (AB) revealed significant effects of sampling year ($F = 11.16$, $p < 0.001$), forest ($F = 184.64$, $p < 0.001$) and interaction between forest and year ($F = 38.58$, $p < 0.001$). Fig. 2 shows that (i) average browsing intensity remained lower in the South compared to the North Forest for all three years, and (ii) the initial difference in average browsing pressure between the North and the South forest was strong but values converged in 1981, then decreased until 2006.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

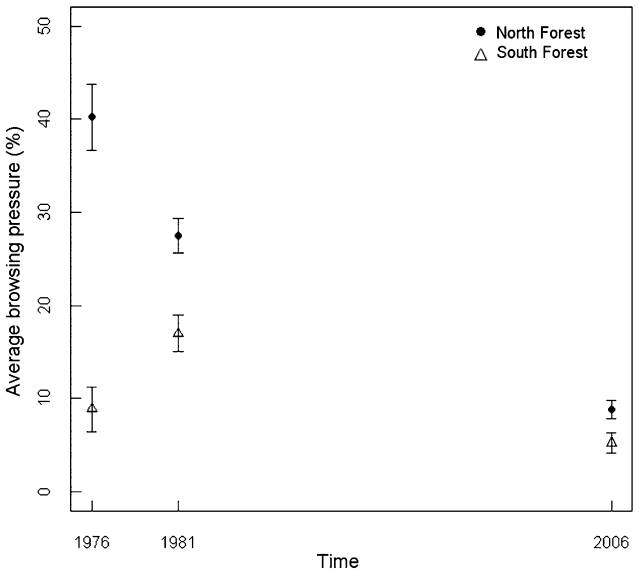


Fig. 2. Changes in average browsing pressure in the two forests, from 1976 to 2006. The error bars represent the 95% confidence intervals.

3.2. Relative change in species frequencies

High Spearman's rank correlations of woody species frequencies between years suggest no shift in their relative vegetation availability over time (Table 2). The same holds true for the correlations between the two forests, indicating that the relative availability of the species does not change from one forest to the other.

3.3. Selectivity of woody species

Based on the 19 species that matched our criteria for each subset (by forest and by year), Spearman's rank correlations of the mean selectivity values (Fig. 3) between the two forests were positive each year, and highly statistically significant ($\rho = 0.81$, $p < 0.001$, $\rho = 0.70$, $p < 0.01$ and $\rho = 0.84$, $p < 0.001$ in 1976, 1981 and 2006 respectively).

In 1976, between the North and the South Forests, 3 species displayed a difference of more than 5 positions in selectivity rank (*A. campestre*, *A. pseudoplatanus* and *C. avellana*), whereas 9 species showed weak differences (2 positions or less). In 1981, 7 species showed a difference of at least 5 ranks (*A. campestre*, *Crataegus* sp., *F. sylvatica*, *L. xylosteum*, *Quercus* sp., *V. lantana* and *C. avellana*), thus explaining the lower value of the Spearman rank correlation coefficient. In 2006, only 4 species showed differences of over 5 ranks (*D. mezereum*, *F. sylvatica*, *C. avellana* and *H. helix*) whereas 10 species showed weak differences of at most 2 ranks (Table 4).

In the North Forest, the rank correlations based on the mean Jacobs' indices were statistically significant between 1976 and 1981 ($\rho = 0.71$, $p < 0.001$) as well as between 1976 and 2006 ($\rho = 0.67$, $p < 0.01$). The results were similar for the South Forest (1976–1981: $\rho = 0.80$, $p < 0.001$ and 1976–2006: $\rho = 0.54$, $p < 0.05$). Between 1981 and 2006, though the correlations were positive in both forests, they were not significant ($\rho = 0.32$ and $\rho = 0.31$ respectively in the North and the South Forest, $p > 0.05$ for both).

Eight species showed small temporal changes in selectivity (less than 4 ranks for each comparison) in the North Forest (*A. pseudoplatanus*, *C. avellana*, *D. mezereum*, *F. sylvativa*, *L. vulgare*, *Quercus* sp., *R. arvensis* and *S. torminalis*). In the South Forest, a group of 10 species showed similar small changes (*A. campestre*, *A. pseudoplatanus*, *C. betulus*, *Cornus* sp., *C. avellana*, *E. europaeus*, *L. vulgare*, *P. spinosa*, *R. arvensis* and *S. torminalis*) (Table 4).

Some selectivity values also changed between 1976 and 1981. The selectivity of *Cornus* sp. decreased, and there were less extreme negative values especially in the South Forest (10 species fell within the −0.5 to −1 range of the Jacobs index in 1976, but only 3 species in 1981). In the South Forest, a global increase in selectivity values implied changes in selectivity status for 10 species: *A. pseudoplatanus*, *C. betulus*, *D. mezereum*, *Pyrus-Malus*, *Quercus* sp. and *V. lantana* moved from avoided to indifferent, *Crataegus* sp., *L. vulgare* and *P. spinosa* moved from neutral to preferred and *L. xylosteum* moves from avoided to preferred. To a lesser extent, the trend was similar in the North Forest.

Between 1981 and 2006, two species showed particularly large changes in selectivity rank: *V. lantana* (highly selected in 1981 whereas avoided in 1976 and 2006) and *R. fruticosus* (highly selected in 2006 whereas avoided in 1976 and 1981). Without these two species, the rank correlations of selectivity indices between 1981 and 2006 were significant ($\rho = 0.58$, $p < 0.05$ in the North Forest, $\rho = 0.54$, $p < 0.05$ in the South Forest).

In 2006, either in the North or the South Forest, the mean Jacobs' index was between −0.5 and −1 for 10 species whereas the most selected species (*Cornus* sp., *R. arvensis* and *R. fruticosus*) had a mean selectivity index between 0.2 and 1 (Table 4). Thus the contrasts between avoided, indifferent and preferred species were higher for this year than in 1976 or 1981.

3.4. Linking selectivity and plant attributes

The only significant relationship between mean selectivity values and Ellenberg's indicator values was for light and soil moisture in 1981 in the North Forest (Wilcoxon rank sum tests: $W = 12$, $p < 0.05$ and $W = 43$, $p < 0.05$ respectively); all the other tests were not significant.

In 1976, 1981 and 2006, for both forests, mean Jacobs' selectivity indices showed significant negative correlation with maximum canopy height (see Table 3): the higher a species can grow, the less selected it was. The relation with wood density was positive and significant in 1976 for the South Forest ($R = 0.46$, $p < 0.1$) and in 1981 for both forests ($R = 0.71$, $p < 0.01$ and $R = 0.65$, $p < 0.01$ in the North and South Forests respectively), indicating that species with a higher wood density are more selected. This relation is significant in 2006 neither in the North nor in the South forest.

Once maximum canopy height was factored out, the correlation with wood density was not significant anymore in 1976, South Forest ($R = 0.23$, $p = 0.4$) but in 1981, it remained significant

Table 2
Spearman's rank correlations of woody species ($n = 19$) frequencies between sampling years or between forests.

Between sampling years	North Forest	1976–1981	$\rho = 0.98$
		1981–2006	$\rho = 0.92$
		1976–2006	$\rho = 0.92$
	South Forest	1976–1981	$\rho = 0.94$
		1981–2006	$\rho = 0.87$
		1976–2006	$\rho = 0.90$
Between North and South forests		1976	$\rho = 0.82$
		1981	$\rho = 0.76$
		2006	$\rho = 0.86$

All correlations are significant at the $p < 0.001$ level.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

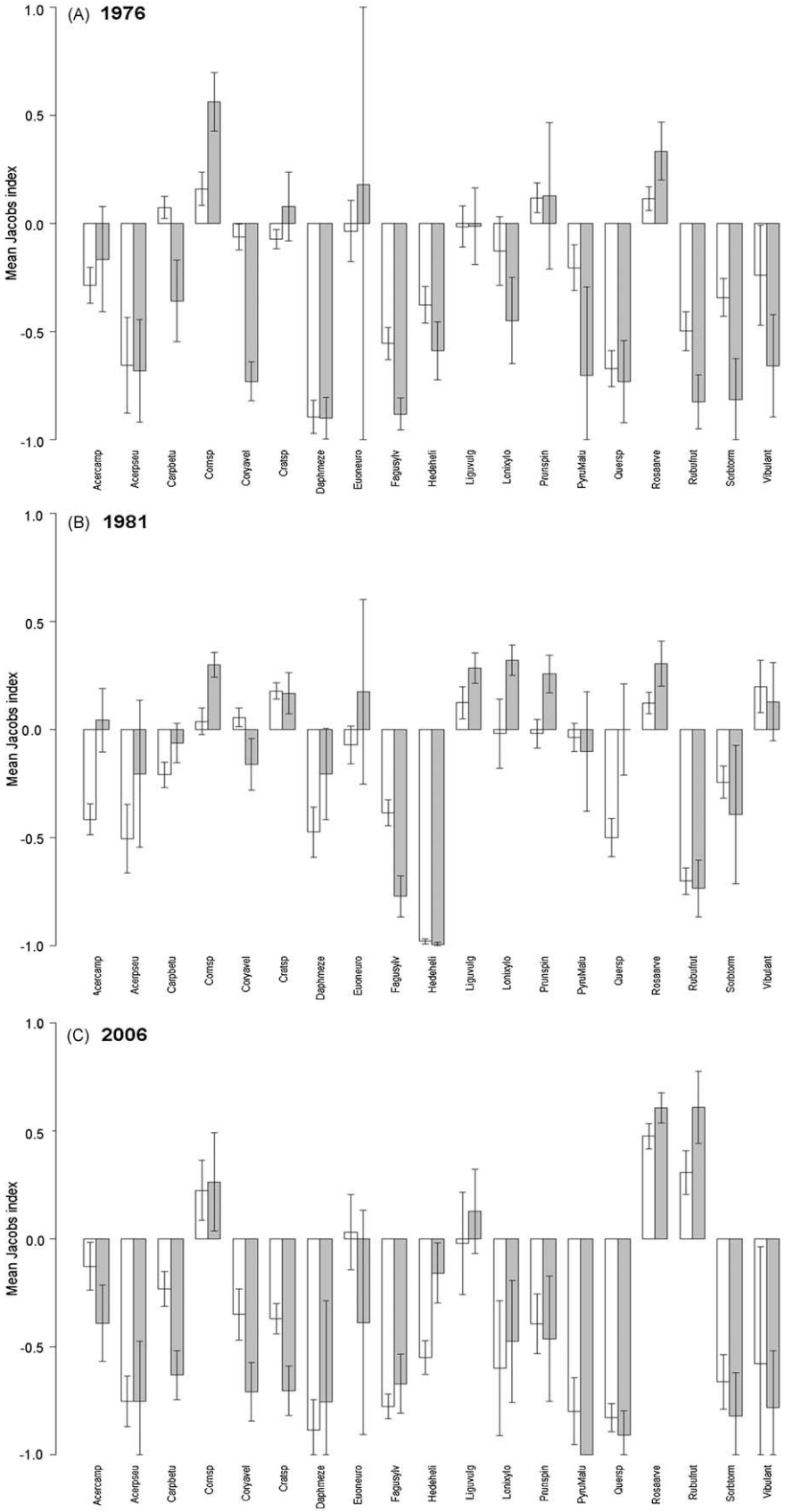


Fig. 3. Bar chart showing the mean Jacobs' index per taxon, per forest and per year. White bars: North forest, grey bars: South forest. The error bars represent the 95% confidence intervals. Acercamp: *Acer campestre*, Acerpseu: *Acer pseudoplatanus*,Carpbetu: *Carpinus betulus*, Cornsp: *Cornus* sp., Coryavel: *Corylus avellana*, Cratsp: *Crataegus* sp., Daphmeze: *Daphne mezereum*, Euoneuro: *Euonymus europaeus*, Fagusylv: *Fagus sylvatica*, Hedeheli: *Hedera helix*, Liguvulg: *Ligustrum vulgare*, Lonixylo: *Lonicera xylosteum*, Prunspin: *Prunus spinosa*, Pyrumalu: *Pyrus-Malus*, Quersp: *Quercus* sp., Rosaarve: *Rosa arvensis*, Rubufrut: *Rubus fruticosus*, Sorbtorm: *Sorbus torminalis*, Vibulant: *Viburnum lantana*.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Table 3
Pearson's correlation tests between mean Jacobs' selectivity index and maximum canopy height.

Year	Forest	Pearson's R	p-value
1976	North	−0.48	<0.05
	South	−0.42	<0.1
1981	North	−0.54	<0.05
	South	−0.48	<0.05
2006	North	−0.47	<0.05
	South	−0.40	<0.1

($R = 0.60$, $p < 0.05$ and $R = 0.51$, $p < 0.05$ respectively in the North and South Forests). Once wood density was factored out, the correlation with maximum canopy height remained significant for each forest and each year ($-0.78 < R < -0.45$) apart from the South Forest in 2006 ($R = -0.24$, $p = 0.39$).

No other significant relationship between mean selectivity values and the tested plant traits could be identified.

4. Discussion

The reconstruction of the browsing history of the two forests showed two different trajectories. In the North Forest, the browsing level was initially high but significantly decreased over time. In the South Forest, the browsing level was initially low then increased during the first period and finally, decreased. Even if external factors may modify browsing level – for example, changes in agricultural practices in the adjacent fields may provide an additional food supply to wild ungulates (Picard and Gegout, 1992) – population level remains the major factor that makes browsing pressure vary at such large spatial scales (Gill, 1992).

Consequently, we can assume that deer populations in the North Forest today have considerably decreased from historic levels (probably as a result of management policies) while deer populations in the South Forest first increased, then decreased. Such trends contrast singularly with the largely documented global increase in deer populations throughout Europe (Gill, 1992; Ward, 2005). Our study reveals that local patterns of deer population dynamics may be hidden by national trends. The pattern observed in our two study forests results from the application of local management policies in accordance with silvicultural aims. In 1976, the difference in deer browsing pressure was at its maximum between the two forests. From the late 1970s, managers had to lower large deer populations occurring in the North Forest to meet forest regeneration objectives; this was not the case in the South Forest.

However, no other reliable indicator was available here to corroborate these observations. Indeed, the counts of animals shot during the respective hunting seasons are not representative of population's levels because of changing management policies. Given that, we can hardly rely on 1976 and 1981 counts of deer shot as indicators of population levels.

Despite a significant decrease in global herbivory pressure in the North Forest from 1976 until 1981 then 2006, the selectivity index of browse species remained rather constant. In the South Forest, neither the increase in global herbivory pressure between 1976 and 1981 nor the decrease between 1976 and 2006 induced major changes in deer selectivity for browse species. Furthermore, patterns of browse selectivity compared between the North and the South Forests (differing in global browsing pressure as well) revealed even more constant.

The temporal comparisons may be biased by two major changes in the sampling methodology.

First, the three samplings were conducted by different teams, so that we may wonder about an observer effect. This observer effect exerts its influence on two aspects of our data. Firstly, it can influence the exhaustiveness of plant censuses (Archaux et al., 2009). Nevertheless, thanks to the form and structure of woody plants, we can suppose that their detection is less influenced by observer effect than for non-woody plants. Secondly, the observer effect on cover and consumption indices has been underlined for Aldous-type samples (Jolly, 1954 in Pitt and Schwab, 1990; Jensen and Scotter, 1977; Morellet, 1998) so we can reasonably assume that it would be the same for our sampling technique. For a given year, the two forests were sampled by the same team, so we can assume a lower observer effect between forests than between years. Consequently spatial comparisons are more reliable than temporal ones. Because we observe high spatial stability of the selectivity scale (between North and South Forest), even when browsing pressure levels were very different (in 1976), this reinforces the conclusion that selectivity scales remain stable when deer browsing changes.

Secondly, sampling season moved from late summer in 1976 and 1981 to late winter in 2006. In temperate deciduous woodlands, season greatly influences plants' development stage and consequently food availability to herbivores. Dumont et al. (2005), using direct animal observations, identified changes in selectivity patterns by red deer hinds between seasons, notably a clear discrimination of winter relative to the other seasons when deer show a strong preference for *Rubus fruticosus* and avoid all other woody species. The pattern observed in 2006 (late winter) suggests a similar discrimination between avoided, indifferent and selected species; this seems to be another characteristic of winter food selection by red deer. Indeed, in deciduous forests, food availability is limited in winter and *Rubus fruticosus* is one of the species that provides green material to deer. This change in sampling season presumably explains the strong increase in *Rubus fruticosus* selectivity we observed in 2006, both in the North and South Forests.

Spatial comparisons, which minimise those two biases, are more reliable than temporal comparisons. The correlation of selectivity scales between the South and North Forests in 1976, when the difference in browsing pressure between the two forests was at its maximum, is especially interesting. Despite some changes, the global stability of the selectivity scales does not support our initial hypothesis, stating that animals would modify their feeding choices when their density varies, either spatially or temporally.

However, between 1976 and 1981, while the browsing pressure increased in the South Forest, we identified some changes in the absolute values of selectivity indices. Notably, a general increase in selectivity values led many species to changes in their status. Changes in deer feeding habits in relation with population density have been documented, specifically for roe deer. Maizeret et al. (1989), comparing the diet of roe deer in a forest reserve with unhunted roe deer populations (densities over 20 deer/km^2) and the neighbour forest where deer were hunted (densities around 5 deer/km^2) identified that, in the reserve, deer had to feed more on less preferred species because of a decrease in availability in more preferred species caused by over-browsing. In our study, we can suppose that the increase in deer populations in he South forest led to a decrease in the relative availability (less food per deer) of the most preferred species that forced animals to feed more on species that were avoided when deer pressure was lower. Finally, we keep cautious about any over-interpretation of these changes in absolute selectivity values, due to the nature of our data, both A_{ij} and C_{ij}, and we prefer to rely on rank comparisons.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Table 4
Mean Jacob's selectivity index, standard error on the mean and rank for the 19 species per year and per forest.

Species	1976						1981						2006					
	North Forest			South Forest			North Forest			South Forest			North Forest			South Forest		
	Mean	s.e.m.	Rank	Mean	s.e.m.	Rank	Mean	s.e.m.	Rank	Mean	s.e.m.	Rank	Mean	s.e.m.	Rank	Mean	s.e.m.	Rank
Acer campestre	−0.292	0.041	12	−0.166	0.117	7	−0.422	0.036	14	0.055	0.071	9	−0.128	0.056	6	−0.405	0.087	7
Acer pseudoplatanus	−0.656	0.104	17	−0.684	0.103	12	−0.520	0.077	17	−0.205	0.158	14	−0.754	0.058	15	−0.768	0.123	15
Carpinus betulus	0.080	0.026	4	−0.366	0.089	8	−0.214	0.029	11	−0.058	0.045	11	−0.231	0.041	7	−0.640	0.056	10
Cornus sp.	0.165	0.038	1	0.562	0.064	1	0.035	0.030	6	0.304	0.028	2	0.224	0.069	3	0.264	0.111	3
Corylus avellana	−0.060	0.030	7	−0.729	0.043	14	0.060	0.021	5	−0.156	0.059	13	−0.350	0.060	8	−0.716	0.066	13
Crataegus sp.	−0.071	0.023	8	0.067	0.077	5	0.181	0.019	2	0.169	0.046	7	−0.368	0.035	9	−0.711	0.056	12
Daphne mezereum	−0.898	0.037	19	−0.903	0.044	19	−0.484	0.057	15	−0.206	0.103	15	−0.885	0.068	19	−0.757	0.204	14
Euonymus europaeus	−0.032	0.069	6	0.181	0.349	3	−0.074	0.042	10	0.174	0.181	6	0.032	0.087	4	−0.388	0.233	6
Fagus sylvatica	−0.565	0.037	16	−0.883	0.036	18	−0.390	0.031	13	−0.772	0.046	18	−0.777	0.029	16	−0.679	0.066	11
Hedera helix	−0.379	0.042	14	−0.591	0.064	10	−0.981	0.006	19	−0.995	0.005	19	−0.554	0.040	11	−0.177	0.070	5
Ligustrum vulgare	−0.015	0.047	5	−0.014	0.084	6	0.124	0.037	3	0.283	0.035	4	−0.021	0.116	5	0.127	0.095	4
Lonicera xylosteum	−0.128	0.077	9	−0.450	0.095	9	−0.020	0.079	7	0.320	0.035	1	−0.600	0.147	13	−0.476	0.136	9
Prunus spinosa	0.120	0.033	2	0.127	0.155	4	−0.022	0.033	8	0.257	0.042	5	−0.395	0.069	10	−0.464	0.136	8
PyrusMalus	−0.201	0.052	10	−0.703	0.154	13	−0.051	0.035	9	−0.103	0.124	12	−0.805	0.074	17	−1.000	0.000	19
Quercus sp.	−0.675	0.041	18	−0.732	0.092	15	−0.496	0.044	16	0.000	0.103	10	−0.830	0.033	18	−0.913	0.054	18
Rosa arvensis	0.113	0.028	3	0.343	0.064	2	0.121	0.025	4	0.302	0.050	3	0.466	0.031	1	0.616	0.035	1
Rubus fruticosus	−0.494	0.045	15	−0.819	0.058	17	−0.695	0.031	18	−0.744	0.063	17	0.311	0.051	2	0.609	0.081	2
Sorbus torminalis	−0.355	0.044	13	−0.815	0.089	16	−0.243	0.037	12	−0.393	0.149	16	−0.663	0.063	14	−0.821	0.096	17
Viburnum lantana	−0.241	0.110	11	−0.661	0.109	11	0.199	0.058	1	0.129	0.087	8	−0.580	0.229	12	−0.782	0.120	16

Like Strole and Anderson (1992) did for species in central Illinois, we can classify temperate woody species of Western Europe according to their selectivity, estimated with the Jacobs' selectivity index. In our context of mature stands, *Acer campestre*, *Crataegus* sp., *Daphne mezereum*, *Fagus sylvatica*, *Lonicera xylosteum*, *Quercus* sp., *Sorbus torminalis* and *Viburnum lantana* could be classified among the avoided species. *Cornus* sp. (*Cornus sanguinea* tended to be more selected than *Cornus mas*, see additional table) and *Rosa arvensis* were always selected whereas *Euonymus europaeus* was neither selected nor avoided. *Crataegus* sp. has also been identified as avoided by Matrai et al. (2004). Suter et al. (2004) proved *Daphne mezereum* to be a rarely eaten species. *Viburnum lantana* is said to be a highly unpalatable species to deer (Kollmann and Grubb, 2002). In this study, the selectivity of *Carpinus betulus, Corylus avellana, Ligustrum vulgare and Prunus spinosa* changed over time and between the two forests so that we cannot conclude anything more than these species will need further investigation on their relative selectivity by deer.

Looking at the morphological and ecological characteristics associated with selectivity, we identified two major traits linked with the observed ranking of the species: (i) maximum canopy height and (ii) wood density. Partial correlations hardly separated the two traits. The species that were selected by deer were mainly species with dense wood and/or shrubby habit; inversely, avoided species were arborescent species with less dense wood. This result contrasts with managers' concerns about the regeneration of forest stands (Hees et al., 1996; Motta, 1996; Rooney and Waller, 2003), particularly for oak which has been proposed as a new indicator of game-forest equilibrium (Chevrier et al., 2006). In our study, oak always appeared in shaded conditions, within a community of woody species, and its low selectivity could be explained by the nearby presence of other, more attractive, species acting as biotic refuges (Baraza et al., 2005, 2006). This is a crucial piece of information for forest regeneration management in the context of uneven-aged forests or coppice-with-standards, two regimes currently on the rise as alternatives to even-aged forests.

The integration of new data about browsing in various natural contexts, in France and Europe, with varying deer densities and plant communities, should provide information for a wider range of species and reinforce the observations made here.

Finally, the selectivity status of woody plant species remained globally stable. Considering selectivity status to be an intrinsic characteristic of woody species makes sense. This could be used as a new plant trait for the analysis of plant communities, especially when focusing on the relationships between plant communities and browsing. This approach may bring new light to a previously poorly known component of the niche of woody species. It should also be extended to herbaceous species.

Acknowledgments

We thank Patrick Behr, Thierry Paul, Christian Kieffer, Gérald Gougon, Yves Boscardin and Mael Le Corre for help during fieldwork in 2006. We also thank Regis Allain, Annie Commeau and François Ningre who collected the data in 1976 and 1981, Mathieu Leclere for its work on the data in 2006, Anders Mårell, Don Waller and Hervé Fritz for their helpful comments on the manuscript and Victoria Moore for correcting the English. This work was financially supported by the *Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire* and the *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage*. We are grateful to the *Office National des Forêts* for granting us permission to sample in their forests.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Appendix A

Mean Jacob's selectivity index, standard error on the mean and frequency (number of occurrences) for the species before pooling (in italics), per year and per forest.

Species	1976						1981						2006					
	North Forest			South Forest			North Forest			South Forest			North Forest			South Forest		
	Mean	Freq	s.e.m.	Mean	Freq	s.e.m.	Mean	Freq	s.e.m.	Mean	Freq	s.e.m.	Mean	Freq	s.e.m.	Mean	Freq	s.e.m.
Acer campestre	−0.27	144	0.08	−0.28	25	0.25	−0.39	150	0.07	−0.05	30	0.18	−0.13	135	0.11	−0.39	44	0.18
Acer pseudoplatanus	−0.64	24	0.21	−0.73	9	0.25	−0.49	38	0.15	−0.17	10	0.44	−0.75	44	0.12	−0.76	15	0.27
Carpinus betulus	0.02	165	0.06	−0.19	31	0.21	−0.20	177	0.06	−0.13	38	0.11	−0.23	169	0.08	−0.63	46	0.11
Cornus mas	0.16	96	0.08	0.47	25	0.14	0.08	71	0.08	0.17	26	0.09	0.15	49	0.17	0.21	28	0.23
Cornus sanguinea	0.28	13	0.20	0.81	6	0.18	0.03	76	0.08	0.26	25	0.07	0.19	31	0.22	0.28	13	0.44
Corylus avellana	−0.12	147	0.06	−0.67	33	0.13	0.05	158	0.04	−0.23	35	0.14	−0.35	110	0.12	−0.71	40	0.14
Crataegus laevigata	−0.07	163	0.05	−0.02	28	0.20	0.17	168	0.04	0.15	34	0.09	–	–	–	–	–	–
Crataegus monogyna	−0.07	135	0.06	−0.03	31	0.17	0.07	129	0.03	0.03	32	0.10	–	–	–	–	–	–
Crataegus sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	−0.37	167	0.07	−0.71	43	0.11
Daphne mezereum	−0.90	49	0.07	−0.88	14	0.11	−0.46	65	0.11	−0.17	17	0.25	−0.89	25	0.14	−0.76	9	0.47
Euonymus europaeus	−0.02	50	0.14	−0.02	5	1.06	−0.07	50	0.09	0.09	9	0.34	0.03	55	0.18	−0.39	11	0.52
Fagus sylvatica	−0.58	134	0.07	−0.87	23	0.09	−042	150	0.06	−0.76	31	0.10	−0.78	157	0.06	−0.67	41	0.14
Hedera helix	−0.40	153	0.08	−0.55	36	0.17	−0.98	163	0.01	−1.00	37	0.00	−0.55	143	0.08	−0.16	45	0.14
Ligustrum vulgare	0.00	62	0.09	−0.05	25	0.19	0.15	55	0.07	0.23	28	0.08	−0.02	28	0.24	0.12	28	0.19
Lonicera xylosteum	−0.18	37	0.16	−0.42	23	0.22	0.03	37	0.14	0,31	26	0.09	−0.60	16	0.31	−0.48	22	0.28
Malus sylvestris	−0.24	55	0.14	−0.48	4	0.78	0.00	35	0.10	−0.33	5	0.63	–	–	–	–	–	–
Prunus spinosa	0.13	89	0.07	0.03	13	0.43	0.00	101	0.06	0.20	19	0.12	−0.40	64	0.14	−0.47	15	0.29
Pyrus-Malus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	−0.87	27	0.14	−1.00	8	0.00
Pyrus pyraster	−0.21	38	0.17	−0.51	1	–	−0.06	43	0.08	−0.06	7	0.35	–	–	–	–	–	–
Quercus petraea	−0.62	13	0.38	−0.83	10	0.27	–	–	–	–	–	–	−0.94	47	0.08	−0.92	36	0.12
Quercus robur	−0.69	96	0.09	−0.66	17	0.27	−0.46	98	0.09	−0.12	22	0.24	−0.76	81	0.09	−0.63	1	–
Rosa arvensis	0.16	160	0.05	0.19	33	0.17	0.15	168	0.05	0.18	35	0.12	0.47	143	0.06	0.60	46	0.07
Rubus fruticosus	−0.54	120	0.08	−0.75	18	0.23	−0.70	127	0,06	−0.79	25	0.14	0.31	118	0.10	0.61	31	0.17
Sorbus torminalis	−0.37	118	0.09	−0.76	17	0.25	−0.25	103	0.07	−0.46	11	0.38	−0.66	65	0.13	−0.82	23	0.20
Viburnum lantana	−0.27	26	0.23	−0.64	17	0.25	0.22	25	0.11	0.07	19	0.20	−0.59	8	0.54	−0.78	13	0.26

References

Aldous, S.E., 1944. A deer browse survey method. Journal of Mammalogy 25, 130–136.

Allain, R., Commeau, A., 1977. Etude des relations entre stations et cervidés en Foret domaniale d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne). Placement report ENITEF—CNRF, 82p.

Allain, R., Commeau, A., Picard, J.F., 1978. Etude des relations forêt-cervidés en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne). Revue Forestière Française, XXX, 333–352.

Allombert, S., Gaston, A.J., Martin, J.L., 2005a. A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. Biological Conservation 126, 1–13.

Allombert, S., Stockton, S., Martin, J.L., 2005b. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. Conservation Biology 19, 1917–1929.

Ammer, C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. Forest Ecology and Management 88, 43–53.

Archaux, F., Camaret, S., Dupouey, J.L., Ulrich, E., Corcket, E., Bourjot, L., Brêthes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.F., Dumas, Y., Dumé, G., Forêt, M., Forgeard, F., Lebret Gallet, M., Picard, J.F., Richard, F., Savoie, J.M., Seytre, L., Timbal, J., Jean Touffet, J., 2009. Can we reliably estimate species richness with large plots? An assessment through calibration training. Plant Ecology 203, 303–315.

Augustine, D.J., DeCalesta, D., 2003. Defining deer overabundance and threats to forest communities: from individual plants to landscape structure. Ecoscience 10, 472–486.

Baraza, E., Villalba, J.J., Provenza, F.D., 2005. Nutritional context influences preferences of lambs for foods with plant secondary metabolites. Applied Animal Behaviour Science 92, 293–305.

Baraza, E., Zamora, R.A., Hodar, J., 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. Oikos 113, 148–156.

Barrett, M.A., Stiling, P., 2007. Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. Ecological Research 22, 268–273.

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. Springer, Wien, New York.

Brown, D.T., Doucet, G.J., 1991. Temporal changes in winter diet selection by White-tailed deer in a Northern deer yard. Journal of Wildlife Management 55, 361–376.

Bruinderink, G., Hazebroek, E., 1995. Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. Mammalia 59, 187–195.

Chevrier, T., Saïd, S., Toïgo, C., Hamard, J.-P., Klein, F., Saint-Andrieux, C., Chopard, B., 2006. L'indice d'abroutissement: un nouvel indicateur de la relation « forêt-gibier»? Faune Sauvage 271, 23–27.

Cornelis, J., Casaer, J., Hermy, M., 1999. Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*): a review. Journal of Zoology 248, 195–207.

Drexhage, M., Colin, F., 2003. Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. Annals of Forest Science 60, 173–178.

Dumont, B., Renaud, P.C., Morellet, N., Mallet, C., Anglard, F., Verheyden-Tixier, H., 2005. Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. Animal Research 54, 369–381.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen.

Fitter, A.H., Peat, H.J., 1994. The Ecological Flora Database. Journal of Ecology 82, 415–425.

Forsyth, D.M., Coomes, D.A., Nugent, G., Hall, G.M.J., 2002. Diet and diet preferences of introduced ungulates (Order: *Artiodactyla*) in New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 29, 323–343.

Gill, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests .1. Deer. Forestry 65, 145–169.

Gill, R.M.A., Beardall, V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. Forestry 74, 209–218.

Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M., Rafferty, C.M., 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 8, 157–178.

Hees, A.F.M.v., Kuiters, A.T., Slim, P.A., 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. Forest Ecology and Management 88, 55–63.

Horsley, S.B., Stout, S.L., DeCalesta, D.S., 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. Ecological Applications 13, 98–118.

Jackson, J.E., 1974. Feeding habits of deer. Mammal Review 4, 93–101.

Jacobs, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. Oecologia 14, 413–417.

Jensen, C.H., Scotter, G.W., 1977. A comparison of twig-length and browsed-twig methods of determining browse utilization. Journal of Range Management 30, 64–67.

Johnson, D.H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61, 65–71.

Joys, A.C., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2004. Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. Forest Ecology and Management 202, 23–37.

Kirby, K.J., 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. Forestry 74, 219–229.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Gotzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kuhn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Romermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. Journal of Ecology 96, 1266–1274.

Kollmann, J., Grubb, P.J., 2002. *Viburnum lantana* L. and *Viburnum opulus* L. (*V-lobatum* Lam., *Opulus vulgaris* Borkh.). Journal of Ecology 90, 1044–1070.

Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indexes. Oecologia 52, 22–30.

MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. The American Naturalist 100, 603–1603.

Maizeret, C., Boutin, J.M., Cibien, C., Carlino, J.P., 1989. Effects of population-density on the diet of roe deer and the availability of their food in Chize Forest. Acta Theriologica 34, 235–246.

Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., Erikson, W.P., 2002. Introduction to resource selection studies. In: Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies, Kluwer Academic Publications, pp. 1–17.

Matrai, K., Szemethy, L., Toth, P., Katona, K., Szekely, J., 2004. Resource use by red deer in lowland nonnative forests, Hungary. Journal of Wildlife Management 68, 879–888.

Morellet, N., 1998. Des outils biométriques appliqués aux suivis des populations animales: l'exemple des cervidés. "Vers un indice de consommation de la flore lignifiée". In, UMR 5558, Biométrie - Génétique et Biologie des Populations. Université Claude Bernard -Lyon 1, Lyon, p. 199.

Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.M., Ballon, P., Boscardin, Y., 2001. The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. Wildlife Society Bulletin 29, 1243–1252.

Morellet, N., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., Maillard, D., 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. Journal of Applied Ecology 44, 634–643.

Motta, R., 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. Forest Ecology and Management 88, 93–98.

Palo, R.T., Robbins, C.T., 1991. Plant defenses against mammalian herbivory. CRC Press.

Picard, J.-F., 1988. Evaluation de la charge en gibier par analyse floristique. Revue Forestière Française XL 77–84.

Picard, J.F., Gegout, J.C., 1992. L'alimentation du cerf (*Cervus elaphus*) en hiver dans une forêt feuillue de plaine. Gibier Faune Sauvage 9, 127–136.

Pitt, M.D., Schwab, F.E., 1990. Assessement of a nondestructive method for estimating browse use. Journal of Wildlife Management 54 (1), 175–179.

Potvin, F., Beaupre, P., Laprise, G., 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island. Quebec: A 150-year process. Ecoscience 10, 487–495.

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. Flore Forestière Francaise: guide écologique illustré Vol 1: Plaines et Collines. Institut pour le développement forestier, Ministère de l'Agriculture et de la Foret, Paris, 1785 pp.

R Development Core Team, 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: http://www.R-project.org.

Rivals, F., Schulz, E., Kaiser, T.M., 2008. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14-12) at the Caune de l'Arago (France). Paleobiology 34, 117–127.

Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. Forestry 74, 201–208.

Rooney, T.P., Waller, D.M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. Forest Ecology and Management 181, 165–176.

Russell, F.L., Zippin, D.B., Fowler, N.L., 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: a review. American Midland Naturalist 146, 1–26.

Schindler, J.R., Fulbright, T.E., Forbes, T.D.A., 2003. Influence of thorns and tannins on white-tailed deer browsing after mowing. Journal of Arid Environments 55, 361–377.

Schuck, A., Requardt, A., 2008. Combating forest dieback. EFI News 16, 10–11.

Storms, D., Saïd, S., Fritz, H., Hamann, J.L., Saint-Andrieux, C., Klein, F., 2006. Influence of hurricane Lothar on red and roe deer winter diets in the Northern Vosges. France. Forest Ecology and Management 237, 164–169.

Stroh, N., Baltzinger, C., Martin, J.L., 2008. Deer prevent western redcedar (*Thuya plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: is there a potential for recovery? Forest Ecology and Management 255, 3973–3979.

Strole, T.A., Anderson, R.C., 1992. White-tailed deer browsing: species preferences and implications for central Illinois forests. Natural Areas Journal 12, 139–144.

Suter, W., Suter, U., Krusi, B., Schutz, M., 2004. Spatial variation of summer diet of red deer *Cervus elaphus* in the eastern Swiss Alps. Wildlife Biology 10, 43–50.

Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yani, A., Gleizes, M., Lila, M., 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. Journal of Zoology 242, 229–245.

Tremblay, J.P., Hester, A., McLeod, J., Huot, J., 2004. Choice and development of decision support tools for the sustainable management of deer-forest systems. Forest Ecology and Management 191, 1–16.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., 1968–1993. Flora Europaea, vol. 5. Cambridge University Press.

Valli, A.M.F., Palombo, M.R., 2005. Food habits of the *Cervidae* (*Mammalia*) *Eucladoceros ctenoides* (Nesti 1841) inferred by cranial morphology and tooth wears. Eclogae Geologicae Helvetiae 98, 133–143.

Waller, D.M., Alverson, W.S., 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildlife Society Bulletin 25, 217–226.

Ward, A.I., 2005. Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. Mammal Review 35, 165–173.

Weisberg, P.J., Bugmann, H., 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. Forest Ecology and Management 181, 1–12.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

3.3 CONCLUSION SUR LA SÉLECTION DES ESPÈCES LIGNEUSES

L'analyse spatio-temporelle des différences d'indices de pression d'abroutissement a montré que :

- au cours du temps, la pression a baissé sur le massif Nord (Arc et Châteauvillain), la baisse étant la plus forte entre 1976 et 1981
- sur le massif Sud (Carrefour de Joinville) la pression a augmenté légèrement entre 1976 et 1981 puis diminué de 1981 à 2006, pour retrouver un niveau proche de celui de 1976
- mais la pression a toujours été plus forte sur le massif Nord que sur le massif Sud.

Les résultats révèlent que, si l'on classe les espèces selon leur niveau de sélectivité par le gibier, l'ordre varie peu entre les deux massifs (Nord VS Sud) pour une année donnée, bien que la pression globale soit plus forte au Nord qu'au Sud. Dans le temps, cet ordre est bien moins stable, néanmoins certaines espèces sont toujours sélectionnées et d'autres toujours évitées.

Parmi les espèces toujours sélectionnées on trouve les cornouillers (le sanguin semble être plus sélectionné que le mâle), et le rosier des champs (*Rosa arvensis*) ; l'érable champêtre, les aubépines, le bois-joli, le hêtre, le camérisier à balai, les chênes (sessile et prédonculé), l'alisier torminal et la viorne lantane sont au contraire évités. Cette étude met en lumière un effet saison assez fort (relevés effectués l'été en 1976 et 1981 puis en mars 2006-2007) sur la sélection de la ronce : peu consommée l'été, elle est l'espèce la plus sollicitée par le gibier en hiver. D'autre part, les faibles corrélations temporelles laissent supposer des effets opérateurs importants.

Les analyses des traits de vie associés à la sélection des espèces par les animaux montrent que les espèces les plus sélectionnées sont des espèces arbustives à bois relativement dense (le mort-bois) ; les espèces arborescentes (d'intérêt sylvicole) sont moins sélectionnées par les cervidés. Ce résultat est, à nos yeux, le plus original de ce chapitre car aucune corrélation de ce type (entre traits de vie morphologiques et sélectivité) n'avait été observé jusqu'à maintenant. Ces résultats sont à replacer dans le contexte de nos relevés, effectués dans des peuplements matures ; le cas de la consommation

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

par les animaux des parcelles en régénération n'est pas traité ici.

DE L'ABROUTISSEMENT DES LIGNEUX À LA DYNAMIQUE DE VÉGÉTATION

Après avoir traité l'un des aspects des relations entre les cervidés et la végétation, à savoir leur alimentation, une problématique plus générale s'ouvre : les modifications qu'ils induisent sur le milieu et les communautés végétales.

Dans cette partie, nous avons montré que les variations de pression d'herbivorie faisaient peu varier la manière dont les cervidés affectent les espèces ligneuses les unes par rapport aux autres. Nous allons désormais voir si ces consommations différentielles ont des conséquences sur la dynamique des espèces à moyen terme (30 ans).

Nous allons également élargir le champ d'investigation à l'ensemble des espèces herbacées qui composent les communautés de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois. Ayant validé notre hypothèse relative aux changements de pression d'herbivorie intervenus entre 1976, 1981 et 2006, nous allons pouvoir nous intéresser aux effets d'une baisse de pression d'herbivorie sur la dynamique des communautés végétales.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4

EFFET DES ABROUTISSEMENTS SUR LE SOUS BOIS : 30 ANS DE SUIVI EN FORET D'ARC-EN-BARROIS

Croix matérialisant les centres des placettes, peintes lors du premier échantillonnage (1976-1977), retrouvées 30 ans plus tard, *photographies V.Boulanger*

Article :

Boulanger V., Dupouey J.L., Baltzinger C., Said S., Ballon P. & Picard J.F.

Decreasing deer browsing pressure influenced understorey vegetation dynamics over 30 years.

en révision [1]

1. refusé en l'état après les commentaires des rapporteurs pour *Journal of Ecology*, et l'avis de l'éditeur de *Journal of Vegetation Science*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

Nous proposons ici une étude de la dynamique de la végétation, à l'échelle de l'espèce et à l'échelle de la communauté, en lien avec la pression d'herbivorie estimée localement par les relevés d'abroutissement. La baisse de pression d'herbivorie constatée rend le contexte assez singulier.

Des analyses initiales ont révélé de très grandes différences entre les relevés effectués par F.Ningre en 1981 et nos relevés (2005-2007) ou ceux de R.Allain et A.Commeau (1976-1977). Les relevés de Ningre étaient notamment bien plus riches en espèces (presque +10 espèces entre 1976-1977 et 1981). Le nombre de points communs aux trois dates étant plus faible d'un tiers par rapport à notre réechantillonnage total (220 contre 330) et le biais d'observations ont été deux arguments qui nous ont conduit à travailler sur les évolutions entre 1976 et 2006, sans prendre en compte la date intermédiaire de 1981.

Dans cet article, nous identifions les espèces dont la fréquence (nombre de placettes sur lesquelles elle est relevée) a changé entre 1976 et 2006, et comparons les espèces gagnantes et perdantes au regard de quelques traits de vie pertinents. Pour les espèces ligneuses, une comparaison des dynamiques entre la strate accessible au gibier et celle ayant dépassé la limite de 2m est aussi présentée. Dans un second temps, nous analysons les facteurs environnementaux qui influencent l'apparition ou la disparition de chaque espèce, en essayant en particulier d'identifier les effets des changements de pression d'herbivorie.

Les facteurs environnementaux structurant la composition des communautés floristiques sont analysés en 1976, pour ensuite caractériser les changements intervenus entre 1976 et 2006. Enfin, nous apprécions la place de la pression d'herbivorie parmi les principaux moteurs de ces changements de composition des communautés végétales.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4.2 ABSTRACT

1. Through selective browsing, forest herbivores control plant community assemblages. Over the last decades, deer densities in the word forests have varied considerably. However, the impacts of changes in deer browsing pressure on the understory vegetation dynamics have rarely been followed over long periods.
2. Based on a network of 326 permanent plots located in a large forest of north-eastern France, where both vegetation composition and browsing pressure have been assessed in 1976 then 2006, we studied the links between vegetation dynamics and changes in deer herbivory. Browsing pressure was directly estimated from feeding traces on woody vegetation.
3. We compared plant traits of winner and loser species then tested the effects of changes in browsing pressure on the appearances and disappearances of species using logistic regression models. Shifts in community composition were characterized by variations of mean Ellenberg indicator values and displacements along the axis of multivariate analyses and correlated with the changes in browsing pressure.
4. According to browsing estimates, deer browsing pressure decreased significantly between the two sampling dates. Shade-tolerant species strongly increased in frequency probably due to a closure of the canopy. Multivariate analysis revealed that browsing pressure explained a significant part of spatial variations in vegetation composition in 1976 when browsing was intense. Between 1976 and 2006, community composition shifted towards low-browsing-pressure characteristics, accompanying the decrease in browsing pressure. This suggests that the communities recovered after an episode of high deer densities. Furthermore, the intensity of the shifts in community composition was significantly correlated with the intensity of changes in browsing pressure, proving that deer was a determinant factor in changes in plant assemblages. Individual species models allowed the identification of species sensitive to changes in browsing pressure. An eutrophication of the vegetation was also noticed.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5. Synthesis : Once the effects of forest stand dynamics were accounted for, our results showed that, in the long term, vegetation responded significantly to changes in deer browsing pressure. Long term monitoring of forest biodiversity should include browsing surveys in order to control for effects of deer.

– Keywords : long-term monitoring, forest management, floristic relevés, plant traits, community change, herbivory

– Nomenclature : Flora Europaea (Tutin *et al.*, 1968-1993) for vascular species and Blockell et Long (1998) for bryophytes.

4.3 INTRODUCTION

Because plant communities are relevant bio-indicators for environmental conditions and provide evidence for the consequences of global changes in the biosphere (Gilliam, 2007), the mid- and long-term dynamics of herbaceous vegetation have received considerable attention for several decades (Haveman et Janssen, 2008; Hough, 1965). Since the early 1990's, the effect of atmospheric deposition on changes in vegetation composition has been widely described (Bobbink *et al.*, 1998), particularly for herbaceous forest vegetation (Gilliam, 2006). More recently, focus has shifted toward the effects of global warming (Lenoir *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2002). But mid- or long-term variations in herbivory pressure are another potential driver of vegetation communities that has rarely been addressed in Europe. The eradication of large predators since the early 20th century combined with hunting regulation has led to a global increase in ungulate populations in the last few decades in Western Europe (Kuiters *et al.*, 1996) and consequently the pressure exerted on forest vegetation has grown (Gill, 1992a).

The effects of high deer populations on forest ecosystems have been documented for a long time (Leopold, 1936, 1943). Deer directly affect the structure of the plants they consume, both horizontally - by reducing their cover percentage and abundance - and vertically - by limiting their height growth (Horsley *et al.*, 2003). Moreover, through selective feeding,

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

deer may affect species composition (Rooney, 2009) by avoiding unpalatable species or species particularly resilient to browsing (Augustine et McNaughton, 1998; Casabon et Pothier, 2008). Deer also enhance the dispersion of both epi- or endo-zoochorous species (Schmidt *et al.*, 2004; von Oheimb *et al.*, 2005) and conversely, may alter the reproductive process of other plants by consuming flowers (Marell *et al.*, 2009) or fruits that are not adapted to endozoochory, for instance acorns, as suggested by Picard et Gegout (1992). The resulting effect on species richness remains unclear (Barrett et Stiling, 2006; Moser et Witmer, 2000) but seems to be dependant on the carrying capacity of the ecosystem (Alverson *et al.*, 1988; Stewart *et al.*, 2009). Such changes in the plant community are the direct effect of deer activity (browsing, selective browsing, trampling and soil fertilization), which might, in turn, modify environmental conditions and induce certain responses in the vegetation. For example, the reduction of shrub cover by browsing could increase light availability for ground-layer vegetation (Gill et Beardall, 2001) and thus enhance tree seedling germination (Traveset *et al.*, 2007) or drive vegetation toward more heliophilous communities. Inversely, Horsley *et al.* (2003) and de la Cretaz et Kelty (1999) observed that the removal of competing plants by herbivores led to the accelerated growth of the hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula*), which in turn inhibited tree seedling establishment and development through allelopathic mechanisms. Long-term vegetation monitoring is particularly relevant to detect such indirect effects of deer over long periods (Barrett et Stiling, 2006).

The Haïda Gway archipelago, as well as the Apostle Islands in Northern America, provide natural contexts in which to study the effects of browsing history on forest vegetation composition because deer herds colonised the islands differentially (Mudrak *et al.*, 2009; Stockton *et al.*, 2005). Fifty years after an initial survey, Wiegmann et Waller (2006) resurveyed a large-scale pool of forest sites in Northern Wisconsin and to a lesser extent Western Michigan where global deer populations had been increasing. According to a plant-trait approach, they concluded that the species in decline ("loser" species) were, among other things, sensitive to deer browsing, whereas the species in progression ("winner" species) were mostly resistant to or

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

at least tolerant of herbivory. Thus, high deer densities have been recognised as a major driver of shifts in plant communities.

Even though deer browsing often appears to be a probable explanation for changes in species frequencies and community composition, most long-term forest vegetation monitoring programmes have no precise measurements to support this hypothesis (Corney *et al.*, 2008; Taverna *et al.*, 2005). Watkinson *et al.* (2001) clearly point out the need for a local assessment of grazing pressure to help to explain a part of the variation in ground flora composition. Such quantification is rarely done in vegetation surveys (Veblen *et al.*, 1989). Consequently the influence of deer browsing on vegetation composition in in situ studies remains hypothetical most of the time (Decocq *et al.*, 2005). Our existing knowledge is mainly based on enclosure experiments.

In 1976, thanks to high deer populations, the forest of Arc-en-Barrois (North-eastern France) was deemed suitable for a study on the relations between vegetation communities and deer browsing (Allain *et al.*, 1978). On 1035 plots, both vegetation composition and browsing intensity were surveyed at that time. Thirty years later, we resampled 326 of these plots in an attempt to reveal the links between deer browsing pressure and vegetation change. The global decrease in deer population that occurred in the Arc-en-Barrois forest at the end of the 1970's gave us an opportunity to study the vegetation response to a release of herbivory pressure in natural conditions.

At the plant species scale, the objectives of this study were to :

- Spe1 : Identify species in decline ("losers") and species in progression ("winners") over 30 years and list their associated characteristics.
- Spe2 : Relate the appearance of winners (and conversely the disappearance of losers) to changes in ecological conditions and particularly to browsing pressure.

At the plant community scale, the objectives of this study were to :

- Com1 : Identify the gradients that structure vegetation communities, then determine whether herbivory pressure is a shaping factor and, if so, identify the species

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

that are associated with either low or high browsing pressure.
– Com2 : Analyse the intensity of the shifts in vegetation community composition, and more precisely the links with the changes in herbivory pressure.

4.4 METHODS

4.4.1 *Study area*

The national forest of Arc-en-Barrois (48 deg 0′N 5 deg 00′E) is located in the Haute-Marne administrative area, in the north-eastern part of France. It is divided into two forests : i) the 8797-ha forest of "Arc-en-Barrois et Châteauvillain" to the North (hereafter "North Forest"), and ii) the 2191-ha forest of "Arc-en-Barrois Carrefour de Joinville" to the South (hereafter "South Forest"). The forest is situated in the ecological zone of the Champagne-Ardenne limestone plateaux on a calcareous tertiary substratum. Altitudes vary from 238 m to 426 m. The climate is semi-continental (average temperatures over the 1978-2007 period were 1.1 deg C in January and 19.8 deg C in July). Until the 1970's, the management regime was coppice-with-standards which now is being converted to high-forest. Forest stands are dominated by two oaks (*Quercus petraea* and *Quercus robur* ; with respective frequencies of occurrence in 2006 of 79% and 12% in the North forest and 59% and 60% in the South Forest) and beech (*Fagus sylvatica*), accompanied by hornbeam (*Carpinus betulus*) and hazel (*Corylus avellana*) in the coppice layer.

Free-ranging populations of wild boar (*Sus scrofa*), red deer (*Cervus Elaphus*), and roe deer (*Capreolus capreolus*) are present in both forests. Until the early 1980's, management had been focused on game populations but then wood production became the main objective, and this required a substantial decrease in game populations to meet forest regeneration needs. Based on forest managers' and hunters' knowledge, it would appear that game population densities varied significantly over time and from forest to forest. No reliable data was available to estimate population densities or their trends : hunting data are strongly influenced by management policies (Boulanger *et al.*, 2009) and ground counts were scarce and probably imprecise, especially for settled populations (Gaillard *et al.*, 2003b). Consequently, we

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

will refer only to changes in herbivory pressure, which we measured both in 1976 and 2006 during browsing surveys. These surveys revealed that browsing pressure decreased substantially between 1976 and 2006 in the North forest. In the South forest, it remained consistently low (Boulanger *et al.*, 2009).

4.4.2 *Sampling Design*

In 1976, a network of 1035 plots was established at the nodes of a regular grid (one plot per 10 ha, i.e. spaced 333m apart). The North forest was sampled in the summer of 1976 (828 plots) and the South forest in late summer in 1977 (207 plots). Hereafter, we will designate this baseline sampling : "1976". The centre of each plot was set on the tree nearest the theoretical centre, and a cross was painted on this tree to identify the plot for later relocation. In the summers of 2005 and 2006 (hereafter "2006"), we resampled 326 plots (253 in the North forest and 73 in the South forest) in mature stands that had been neither regenerated since 1976 nor harvested in the year previous to the survey. The plots were located thanks to the precise record of the initial grid on 1/10000 maps. The original painted cross was found again in 125 plots. At each plot, all species present were recorded and separated into four vegetation layers : herbaceous (to 50 cm in height), low shrubs (from 50 cm to 2 m in height in 2006), high shrubs (from 2 m in height to suppressed trees), and trees (co dominant or dominant). Because the limit between the herbaceous and low shrub layers was not clear enough in the 1976 protocol, we pooled these two layers (hereafter called the $<$ 2 m layer) before all subsequent analyses.
In 1976, the teams also collected general information in each plot : slope, exposure, topographic position and soil variables (humus type, texture and stoniness in successive 20-cm layers) to establish a typology of forest plots.

The 1976 surveys were conducted on surface areas varying from 400 to 1000 m², according to the Braun-Blanquet minimal area definition (Chytry et Otypkova, 2003). However, the exact area surveyed on each plot was not noted. In 2006, we fixed the area at 400 m² for all the plots and marked the survey boundaries in the field to better control the exact area surveyed. We also standardised the sampling

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

time on each plot to one man-hour (30 minutes with two operators).
A cover-abundance coefficient based on the Braun-Blanquet ordinal scale was assigned to each species. These cover coefficients were first converted to cover values (+ : 0.5%, 1 : 2.5%, 2 : 15%, 3 :37.5%, 4 : 62.5%, 5 : 87.5%). In addition, we noted a percentage estimate of total cover for each vegetation layer.

A browsing coefficient was assigned to each woody or semi-woody species (n=56) available to deer (twigs $<$ 2m). Two meters was considered the maximum height that red deer can reach for browsing. This browsing coefficient (ranging from 0 to 6 along an ordinal scale) is based both on the proportion of annual shoots browsed and on the impact of browsing on the global shape of the individual plants. For numerical analysis, we converted this note into a percentage of browsed shoots. In 1976, this browsing coefficient was recorded in summer (at the same time as the vegetation survey) but, following Picard (1988), in 2006-2007 we recorded the actual browsing in late winter. More details on the browsing survey method can be found in (Boulanger *et al.*, 2009).

4.4.3 *Data analysis*

4.4.3.1 *Browsing pressure*

For each plot and each sampling date, we computed the average browsing pressure as the ratio of woody vegetation browsed to the total woody vegetation available to deer on the plot. We used this variable as an index of browsing pressure at the plot scale (Boulanger *et al.*, 2009). This variable was square-root transformed before analysis in order to improve normality.

4.4.3.2 *Indices of stand composition/structure and environmental conditions*

In order to obtain global indices reflecting stand structure and tree composition for the 1035 plots recorded in 1976, we used a principal component analysis (PCA). We grouped the species occurring in the tree and high-shrub layers into 6 categories : beech, hornbeam, oak, pioneer tree species (*Betula* sp., *Populus tremula* and *Salix caprea* pooled together),

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

fruit trees (*Malus sylvestris*, *Prunus avium*, *Pyrus pyraster*, *Sorbus aria* and *Sorbus torminalis* pooled together) and secondary species (other tree species pooled together); we retained the maximum cover-abundance coefficient in each group. The final table had 12 variables (6 groups for each of the two layers) and 1035 individuals (plots). We interpreted the first two axes of the PCA (accounting for 13.4% and 11.4% of the total variance) as 1) the ratio between hornbeam and beech, and 2) stand maturity (opposing pioneer species to oaks and fruit trees). The 326 plots surveyed in 2006 were projected as supplementary individuals in the same PCA. The coordinates of the plots positioned along the first two axes were subsequently used as stand variables.

As we did for forest stands, we used a multiple correspondence analysis for environmental variables (slope, exposure, topographic position and soil variables including stoniness and texture of the two first layers, depth available for rooting, decalcification depth, depth of the clay layer, maximum depth of the sampling pit and soil type). We retained the first axis which explained 11.3% of the total variance (the second axis only explained 5.8%) and interpreted it as a gradient of water availability, opposing superficial stony soils with low water reserves to deep soils with high water reserves.

4.4.3.3 *Species dynamics - Spe1*

WINNER AND LOSER SPECIES

In order to identify which species were *winners* (showing a significant increase in frequency from 1976 to 2006) or *losers* (showing a significant decrease in frequency from 1976 to 2006), we performed Fisher's exact tests on the contingency tables crossing presence and absence of the species at the two observation dates. We defined the frequency of a species as its number of occurrences. We only considered species that occurred with a cumulated frequency (frequency 1976 + frequency 2006) of more than five.
Because we suspected misidentification of some bryophyte species, we kept only the five species reliably identified at both dates i.e. *Atrichum undulatum*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium undulatum*, *Polytrichastrum formosum* and *Rhytidiadelphus triquetrus*.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

In the specific case of mesophanerophytes (woody species potentially higher than 2m), we retained 24 species occurring at least ten times in two layers (below 2m and high-shrub layer) and classified them as winner, loser or stable. We then performed Fisher's exact test on the contingency table (layer x dynamic) to determine whether these woody species had the same dynamics above and below the browse limit of 2 m.

CORRELATION WITH PLANT TRAITS

We tested whether some plant attributes could distinguish loser from winner species. Following Wiegmann et Waller (2006), we compared loser and winner species' pollination and dissemination modes, supposing that biotically pollinated or disseminated species would display a different pattern from abiotically pollinated or disseminated species. Dissemination modes were extracted from Julve (2009).

We also examined Raunkier life form (Raunkier, 1934). Each species was classified as mesophanerophyte, microphanerophyte, chamaephyte, hemicryptophyte, geophyte or therophyte according to the Julve (2009) database. Rooney (2009) found that deer can modify vegetation composition depending on their forage type (woody browse, forbs, ferns, grasses or sedges). Considering the decrease in deer browsing pressure in the North forest after 1980, we expected loser species to be grasses and sedges, and winner species to be more often woody browse, ferns and forbs.

We also investigated the functional properties associated with loser and winner species by comparing Grime's Competitor (C), Stress tolerance (S) and Ruderal (R) strategies (Grime, 2002). Ellenberg indicator values (Ellenberg *et al.*, 1992) for light (L), temperature (T), humidity (F), soil pH (R) and nitrogen (N) were used as environmental species-trait indicators. These values are ordinal and range from 1 to 9 for our pool of species.

In order to determine whether loser and winner species differed in each of the characteristics mentioned above, we applied Fisher's exact test in the case of categorical traits, or t-tests when the traits were coded as numerical variables.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CORRECTING OBSERVER EFFECT ON THE ESTIMATION OF SPECIES FREQUENCIES

On average, 37.7 species per plot were observed in 1976 whereas 43.2 per plot were observed in 2006. We suspected *a priori* that observer effect was one cause of this increase in species richness (Archaux *et al.*, 2009). Consequently, we risked either to overestimate the number of species that had increased in frequency, or to underestimate the number of species that had decreased in frequency due to a better detection in 2006.

In order to correct for this presupposed bias, we randomly deleted species in the richest relevé of a pair (a same plot sampled in 1976 then 2006) until the species richness was equal. Because we assumed that rare and less abundant species would be the most sensitive to the observer effect whereas more abundant ones would be less likely to be overlooked (Archaux *et al.*, 2006), all species recorded with an abundance coefficient of at least 2 were kept and we only applied the random re-sampling to species recorded with a coefficient of + or 1. For each pair of relevés, we determined the species richness at both dates. If species richness for a plot was higher in 2006 than 1976, we randomly deleted, among the species that were recorded with a coefficient of + or 1 in 2006, the number of species corresponding to the overall difference in species richness in order to obtain two relevés with the same number of species (see additional material). We then computed the frequency of each species for each sampling date and the p-value of the change in frequency for each species using Fisher's exact test.
These calculations were repeated 2000 times and the median p-value was used as the criterion to determine whether the change in frequency was significant.

4.4.3.4 *Causes of appearances / disappearances at the plot scale - Spe2*

Following Augustin *et al.* (2001), we used logistic regressions to identify the changes in environmental variables related to the appearance of a winner species or to the disappearance of a loser species. Each winner species was marked 1 if the species appeared on the plot between 1976 and 2006 and 0 if it occurred both in 1976 and 2006 on the

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

plot or if it had disappeared ; and inversely for loser species.

We deleted the plots where the species was always absent, because keeping those plots would have addressed the issue of the autecology of the species rather than its dynamics. The appearance, disappearance or stability of each loser or winner species was then modelled as a function of the differences (2006-1976) in 1) browsing pressure, 2) plot indicator values (L, T, F, R and N - see below), 3) the position of the plots along the first two axes resulting from the PCA of stand characteristics (stand maturity and the ratio between beech and hornbeam), and 4) the indicator for water availability obtained from the correspondence analysis of the environmental characteristics (a constant value over time). We computed type III tests so that we tested for the significance of a given variable once the effect of all the other variables was accounted for. In this way, we attempted to disentangle confounding effects from the various drivers of change.

4.4.3.5 *Community changes*

PLOT INDICATOR VALUES

For each plot and each of the two sampling dates, we calculated the unweighted mean Ellenberg indicator values (L, T, F, R and N) for the community of species occurring in the lower layer (herbaceous and low-shrub layers grouped).
Given the non-normal distribution of the values, we tested the changes in the plot indicator values between the two inventories using Wilcoxon rank-signed tests to make use of the pairwise structure of the data (resampled plots). We tested the relation between these changes in indicator values and the change in browsing pressure with a correlation test. Given the distribution of the values for the change in browsing pressure, we calculated Spearman's rank correlations.

CHANGES IN PLANT COMMUNITY COMPOSITION

In order to relate vegetation composition to environmental variables, the community structure in 1976 was described using a co-inertia analysis (Dray *et al.*, 2003). We applied a factorial correspondence analysis to the floristic data (cover percentages were square-root transformed in order to avoid over-weighting of species with a high cover index.).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Species occurring in more than ten plots in 1976 were made principal (i.e. they contributed directly to the analysis), the other species were made supplementary (i.e. they were a posteriori positioned along the axes according to the plots in which they occurred). A principal component analysis was applied to the environmental variables. This technique is particularly relevant since nearly all the forest was surveyed in 1976.
Next, we projected the 2006 floristic relevés into the previous analysis as supplementary data to obtain their scores in the multivariate space defined by the 1976 data. We analysed the changes in plot scores on the axes using paired t-tests. We used linear models to interpret the movements along each axis as a function of changes in browsing pressure, Ellenberg plot indicator values, stand composition, and tree and shrub layer cover values. This meant we would only be able to relate any possible temporal shift to ecological variables if these shifts followed the same patterns as the spatial gradients identified through the co-inertia analysis applied to 1976 data.

All the analyses were done using R 2.8.1 and ade4 package (Dray et Dufour, 2007). In the following statistical tests, the threshold level of rejection was set at 5% but if a meaningful tendency appeared, significance at 10% is also indicated.

4.5 RESULTS

4.5.1 *Winner and Loser species*

4.5.1.1 *Significant winner and loser species*

We analysed change in frequency for 169 vascular species, accounting for 99.4% of the total occurrences, both in 1976 and 2006. Fishers' exact tests revealed significant changes in frequency between 1976 and 2006 for 84 species. Fifty-seven species increased their frequency ("winners") and 27 species decreased ("losers"). Among the losers, 4 species disappeared totally (*Berberis vulgaris*, *Hieracium pilosella*, *Juniperus communis* and *Lithospermum officinale*) which are all associated with open habitats. Nine winners had not occurred at all in 1976 on the plots re-sampled in 2006 (see table in supplementary material).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

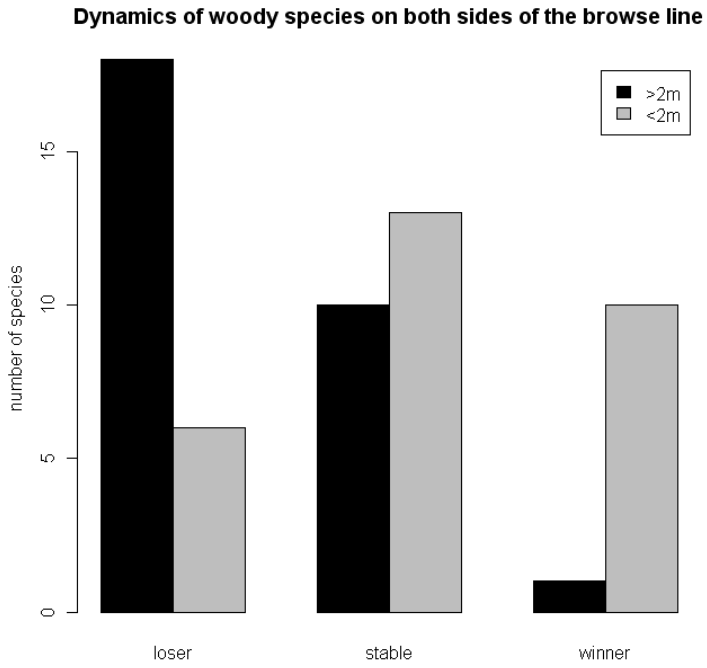


FIGURE 15.: Distribution of the 38 most frequent woody species according to their dynamic status (loser, stable or winner) in the 2 layers on either side of the browse line (set at 2m for red deer). Black bars : $>$ 2m ; white bars : $<$ 2m.

Among the 5 bryophyte species, *Atrichum undulatum* was a "winner" species and *Plagiomnium undulatum* a "loser" species, the others remained stable in frequency.
Among the 29 species belonging to the high shrub layer, 18 species decreased significantly while only one species (*Hedera helix*) increased significantly. In the low layer, the proportion of loser, winner and stable species among the same 29 shrubs was far more balanced (Figure 15, the full list is available as supplementary material).

4.5.1.2 *Characteristics differentiating winner and loser species*

Winner and loser species did not differ in their pollination mode (p=0.31), dissemination mode (p=0.63), life form (p=0.19) or forage type (p=0.28). Among the woody species, loser species were mainly microphanerophytes whereas winner species were mainly mesophanerophytes ($p<0.05$, odds-ratio=0.09). Regarding Grime strategies, the winner and loser species did not differ either in their ruderal (p=0.74) or competitiveness (p=0.54) strategies, but

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

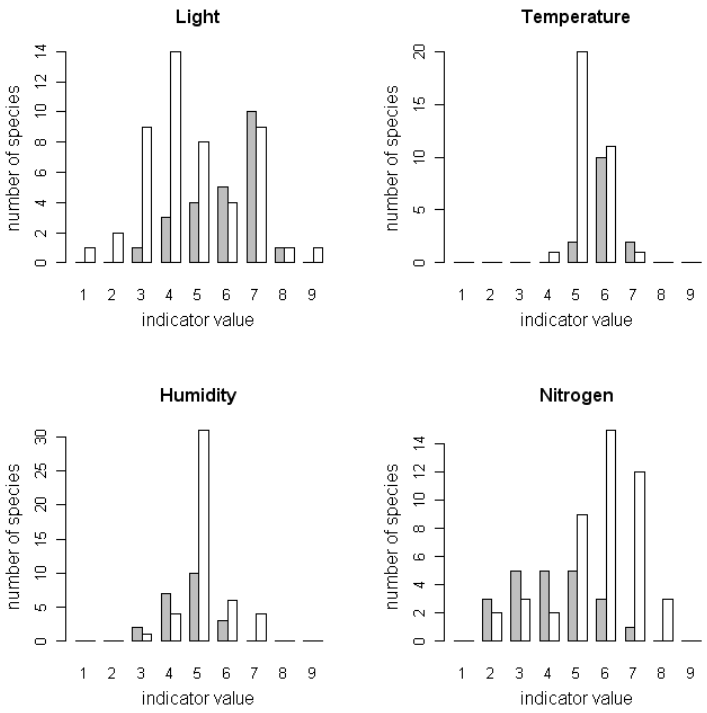


FIGURE 16.: Differences in the distributions of light (L), temperature (T), humidity (F) and nitrogen (N) indicator values between loser (grey bars) and winner (white bars) species. Bars show the number of species belonging to each class defined by Ellenberg *et al.* (1992).

stress tolerance tended to be higher in loser species than in winner species ($p=0.060$). Ellenberg indicator values were higher among winners than losers for light (L - mean of losers : 6.0, mean of winners : 4.7, $t=3.36$, $p<0.01$) and temperature (T - mean of losers : 6.0, meanof winners : 5.4, $t=3.50$, $p<0.01$), but lower among winners than losers for humidity (F - mean of losers : 4.6, mean of winners : 5.2, $t=-2.49$, $p<0.05$) and especially nitrogen (N - mean of losers : 4.1, mean of winners : 5.7, $t=-4.30$, $p<0.001$) (Figure 16). There was no difference in the pH (R) indicator value ($p=0.14$).

After correction based on random re-sampled frequencies, we identified 39 winner species, 34 loser species and 97 stable species. Differences in life traits between corrected winner and loser species remained exactly the same as the ones previously observed on raw winner and losers. The same traits showed the same significant differences but t values (and consequently p values) were slightly lower, cor-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

responding to a lower number of species tested (73 versus 84 previously).

4.5.1.3 *Modelling the dynamics of the species*

APPEARANCE SITES OF THE WINNER SPECIES

The logistic model could be adjusted for only 41 species among the 57 winner species in the lower layer (Table 1). Nine winner species showed a significant relationship between their appearance and the change in browsing pressure on the plot (browsing pressure in 2006 minus browsing pressure in 1976). The relationship was positive for 2 species (*Hypericum hirsutum* and *Rubus idaeus*), indicating that the more browsing pressure increased, the higher was the likelihood of the species' settlement. Conversely, the relationship was negative for 7 species (Table 1), indicating that the more browsing pressure decreased, the higher was the likelihood of the species' settlement. Six species showed a p-value just above the rejection level : for 4 species, the relationship was positive (*Acer campestre*, *Anemone nemorosa*, *Geum urbanum* and *Lapsana communis*), and for 2 species the relationship was negative (*Acer platanoides* and *Tilia* sp.)

DISAPPEARANCE SITES OF THE LOSER SPECIES

We were able to adjust the model for 14 loser species (Table 2) in the lower layer. Only two species (*Ligustrum vulgare* and *Lonicera xylosteum*) showed a significant relationship between disappearance and difference in browsing pressure. This relationship was negative, suggesting that the more browsing pressure decreased, the more likely the species was to disappear. Two other species showed a p-value just above the rejection level : the relationship was positive for *Stachys officinalis*, suggesting that increased browsing pressure led to a higher probability of disappearance, while the relationship was negative for *Melampyrum pratense*.

DYNAMICS IN THE HIGH SHRUB LAYER

The appearence of *Hedera helix* above 2m was not related to a change in browsing pressure but was significantly related to an increase in the Ellenberg indicator value for nitrogen. Among the 18 loser species in the high shrub layer, we were able to adjust the logistic model for 11 species. No significant relationship was identified between the disappearance

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 1.: Multiple logistic regressions of winner species appearance. Standardized regression coefficients and significance levels (ns : P>0.1 ; (*) : P>0.05 ; * : P>0.01 ; ** : P>0.001 ; *** : P<=0.001).

Species	Browsing pressure		Ellenberg indicator values										Stand_Ax1		Stand_Ax2		Tree cover		WAC	
			Light		Temperature		Humidity		Nitrogen		pH									
Acer campestre	0.339	(*)	-0.303	ns	0.393	*	-0.215	ns	0.112	ns	0.00569	ns	0.471	**	-0.336	*	-0.287	(*)	0.335	*
Acer platanoides	-1.5	(*)	-0.325	ns	3.66	**	-0.807	ns	0.827	ns	-1.02	ns	-0.541	ns	-0.123	ns	-0.791	ns	0.794	ns
Acer pseudoplatanus	-0.52	*	-0.0601	ns	0.756	**	-0.00279	ns	0.96	**	-0.146	ns	-0.0297	ns	0.0743	ns	-0.253	ns	0.477	*
Ajuga reptans	-0.159	ns	0.559	**	0.373	*	0.32	ns	0.00429	ns	-0.517	*	-0.398	*	-0.0491	ns	-0.087	ns	0.144	ns
Anemone nemorosa	0.221	(*)	-0.103	ns	-0.033	ns	-0.375	*	0.153	ns	-0.222	ns	0.164	ns	-0.158	ns	0.155	ns	0.357	**
Arum maculatum	-0.634	ns	1	ns	2.41	*	3.75	**	-0.698	ns	-0.66	ns	0.0995	ns	-0.444	ns	-0.484	ns	0.593	ns
Atrichum undulatum	-0.782	***	0.369	(*)	0.0921	ns	0.333	ns	-0.222	ns	-0.725	**	-0.22	ns	0.0421	ns	-0.0249	ns	-0.65	*
Brachypodium sylvaticum	0.122	ns	-0.424	(*)	0.744	**	-0.0993	ns	0.904	***	-0.134	ns	0.242	ns	0.556	*	0.237	ns	0.564	*
Bromus benekenii	-0.0132	ns	0.386	(*)	0.172	ns	0.163	ns	0.0512	ns	0.0403	ns	-0.206	ns	0.322	ns	-0.286	ns	0.349	(*)
Carex digitata	-0.376	*	-0.272	ns	0.0676	ns	0.415	*	-0.293	(*)	0.217	ns	-0.206	ns	0.0291	ns	0.284	(*)	-0.0662	ns
Carex sylvatica	0.0168	ns	-0.568	**	0.148	ns	0.233	ns	-0.215	ns	-0.0173	ns	-0.233	ns	-0.00322	ns	-0.0983	ns	-1.01	***
Cornus sanguinea	-6.53	*	7.07	*	-0.887	ns	-4.13	(*)	-1.08	ns	-2.07	ns	-2.05	*	1.86	*	-0.957	ns	-2.23	(*)
Crataegus laevigata	0.263	ns	-0.993	***	0.328	ns	0.389	ns	-0.313	ns	0.334	ns	-0.112	ns	-0.0456	ns	-0.0916	ns	-0.697	**
Cynoglossum germanicum	-1.01	***	0.468	**	0.027	ns	-0.037	ns	0.535	**	0.051	ns	-0.538	***	-0.032	ns	0.319	*	-0.105	ns
Dryopteris filix-mas	-0.213	ns	-0.5	(*)	0.199	ns	-0.41	ns	0.629	(*)	-0.338	ns	-0.381	ns	-0.23	ns	0.217	ns	0.643	(*)
Epilobium sp.	0.503	ns	3.67	(*)	1.4	ns	0.591	ns	-1.22	ns	-1.91	ns	-1.58	ns	0.484	ns	0.944	ns	2.38	ns
Euphorbia amygdaloides	0.253	ns	-0.0149	ns	-0.119	ns	-0.0056	ns	-0.253	ns	0.644	**	-0.0975	ns	-0.132	ns	-0.164	ns	0.749	***
Fagus sylvatica	0.143	ns	-0.234	ns	-0.116	ns	-0.0426	ns	0.103	ns	0.118	ns	-0.589	***	-0.0718	ns	0.309	*	-0.436	**
Fragaria vesca	0.211	ns	0.709	***	0.327	(*)	0.182	ns	0.431	*	-0.087	ns	0.182	ns	-0.0989	ns	-0.22	ns	0.135	ns
Fraxinus excelsior	0.461	ns	-6.03	(*)	-2.87	ns	-10.3	ns	15.6	(*)	2.68	ns	1.59	ns	1.44	ns	0.196	ns	-0.447	ns
Galeopsis tetrahit	-5.33	ns	6.17	ns	0.5	ns	3.19	ns	-0.955	ns	0.707	ns	-0.893	ns	3.87	ns	-1.12	ns	-3.42	ns
Galium odoratum	0.168	ns	-0.656	**	0.22	ns	0.0165	ns	-0.284	ns	0.0857	ns	-0.145	ns	0.065	ns	-0.15	ns	0.178	ns
Geum urbanum	0.335	(*)	0.0529	ns	0.233	ns	-0.198	ns	0.717	***	-0.352	(*)	0.13	ns	0.026	ns	-0.528	**	0.406	*
Heracleum sphondylium	-1.25	**	1.73	*	-0.809	ns	-0.516	ns	1.79	**	-0.665	ns	0.473	ns	-0.218	ns	0.252	ns	-1.06	(*)
Hordelymus europaeus	0.0174	ns	-0.235	ns	0.101	ns	0.0768	ns	0.298	ns	-0.124	ns	0.164	ns	0.67	*	0.0882	ns	0.636	*
Hypericum hirsutum	1.88	***	2.26	***	0.802	(*)	1.01	(*)	0.105	ns	0.579	ns	0.533	ns	0.274	ns	0.165	ns	-0.128	ns
Lamiastrum galeobdolon	-0.254	ns	-0.567	**	0.0163	ns	0.0171	ns	-0.408	(*)	0.362	ns	-0.185	ns	0.277	ns	0.0296	ns	0.548	**
Lapsana communis	0.926	(*)	0.123	ns	1.84	(*)	-1.15	(*)	0.648	ns	-1.73	(*)	-0.554	ns	0.689	ns	-0.244	ns	1.24	(*)
Melica uniflora	0.197	ns	-0.676	***	0.197	ns	0.191	ns	-0.159	ns	0.16	ns	-0.215	ns	-0.0337	ns	-0.0936	ns	0.278	(*)
Monotropa hypopitys	0.192	ns	-0.299	ns	0.003	ns	-0.193	ns	-0.421	(*)	-0.451	ns	-0.154	ns	-0.247	ns	-0.363	ns	0.511	*
Phyteuma spicatum	0.457	ns	1.24	ns	-1.88	ns	0.826	ns	0.0696	ns	1.61	ns	-2.18	ns	2.69	(*)	0.213	ns	0.314	ns
Potentilla sterilis	0.236	ns	0.0568	ns	0.282	ns	0.0239	ns	0.105	ns	-0.336	(*)	0.145	ns	-0.243	ns	-0.85	***	0.0725	ns
Primula sp.	-0.675	*	-0.115	ns	0.37	ns	0.00687	ns	-0.218	ns	-0.243	ns	0.0371	ns	-0.184	ns	-0.411	(*)	0.671	*
Prunus avium	-0.358	ns	-0.409	ns	-0.179	ns	-0.321	ns	0.135	ns	0.121	ns	-0.0409	ns	0.0833	ns	-0.294	ns	-0.0337	ns
Quercus robur	0.0333	ns	0.556	**	0.702	***	0.152	ns	-0.0518	ns	-0.356	(*)	-0.102	ns	0.206	ns	-0.124	ns	-0.29	(*)
Rubus fruticosus aggr.	-0.137	ns	0.475	**	0.243	ns	-0.206	ns	0.108	ns	-0.346	(*)	-0.22	ns	-0.203	ns	0.224	ns	-0.468	**
Rubus idaeus	0.759	*	1.96	***	-0.1	ns	1.13	*	0.0146	ns	-0.119	ns	0.0995	ns	0.341	ns	0.0426	ns	-0.717	(*)
Scrophularia nodosa	-0.666	ns	0.918	*	0.237	ns	0.883	*	0.968	*	-0.342	ns	0.373	ns	0.0694	ns	-0.628	ns	-0.726	ns
Tilia sp.	-2.35	(*)	1.69	ns	0.821	ns	0.156	ns	-0.316	ns	-0.799	ns	0.157	ns	0.559	ns	0.23	ns	-1.11	ns
Vicia sepium	0.124	ns	-0.0503	ns	0.296	ns	-0.0441	ns	0.031	ns	-0.214	ns	0.0661	ns	-0.13	ns	-0.502	**	0.111	ns
Viola reichenbachiana	0.175	ns	-0.358	(*)	0.163	ns	-0.311	ns	0.375	ns	-0.406	(*)	0.178	ns	0.177	ns	-0.727	***	0.385	(*)

TABLE 2.: Multiple logistic regressions of loser species disappearance. Standardized regression coefficients and significance levels (ns : P>0.1 ; (*) : P>0.05 ; * : P>0.01 ; ** : P>0.001 ; *** : P<=0.001).

Species	Browsing pressure		Ellenberg indicator values										Stand_Ax1		Stand_Ax2		Tree cover		WAC	
			Light		Temperature		Humidity		Nitrogen		Soil pH									
Asarum europaeum	0.194	ns	0.572	ns	-1.4	*	0.575	ns	-1.11	(*)	-0.524	ns	1.89	*	1.33	**	1.42	**	0.105	ns
Clematis vitalba	-0.172	ns	-1.4	(*)	0.0238	ns	1.69	(*)	-2.17	*	0.376	ns	-0.259	ns	-0.312	ns	0.563	ns	0.677	ns
Cornus mas	-0.176	ns	-0.0555	ns	-0.716	**	0.237	ns	0.0601	ns	-0.713	**	0.195	ns	-0.342	(*)	0.404	*	0.754	**
Corylus avellana	-0.0878	ns	-0.0951	ns	0.187	ns	-0.0484	ns	0.222	ns	-0.0951	ns	-0.117	ns	0.201	ns	-0.0138	ns	0.534	***
Daphne mezereum	-0.354	ns	0.393	ns	-0.155	ns	-0.811	**	0.58	*	-0.256	ns	0.201	ns	-0.154	ns	0.144	ns	0.16	ns
Ligustrum vulgare	-0.491	*	-0.428	ns	-0.721	*	-0.293	ns	0.695	*	-0.29	ns	0.0449	ns	-0.143	ns	0.2	ns	0.14	ns
Lonicera xylosteum	-0.605	*	0.262	ns	0.0692	ns	0.169	ns	-0.216	ns	-0.604	ns	0.773	**	0.0454	ns	0.36	ns	0.629	*
Melampyrum pratense	-0.451	(*)	-0.349	ns	-0.673	(*)	-0.574	(*)	0.81	*	0.321	ns	0.444	(*)	0.249	ns	-0.419	(*)	0.14	ns
Melica nutans	0.044	ns	0.625	(*)	-0.172	ns	0.475	ns	0.186	ns	-0.155	ns	-0.125	ns	0.131	ns	0.785	*	0.722	*
Plagiomnium undulatum	0.232	ns	-0.422	ns	1.45	***	-1.37	***	0.8	**	-1.31	***	0.202	ns	0.0711	ns	-0.139	ns	-0.54	*
Poa nemoralis	0.0432	ns	-0.591	**	-0.395	*	-0.62	**	0.366	(*)	0.234	ns	0.191	ns	-0.0399	ns	0.0558	ns	0.297	(*)
Solidago virgaurea	-0.0641	ns	0.302	ns	0.0915	ns	-0.484	ns	0.576	ns	-0.815	(*)	0.204	ns	-0.493	ns	0.384	ns	-0.259	ns
Stachys officinalis	0.477	(*)	-1.11	***	-0.137	ns	0.0646	ns	0.332	ns	0.59	(*)	0.275	ns	0.541	*	0.0808	ns	0.0954	ns
Veronica chamaedrys	-0.35	ns	-0.308	ns	-0.183	ns	-0.0177	ns	-0.202	ns	0.9	**	-0.393	ns	-0.237	ns	0.352	ns	-1.12	***

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

of any species and the change in browsing pressure between 1976 and 2006.

4.5.2 *Ground vegetation community changes*

4.5.2.1 *Indicator values of ecological changes*

Between 1976 and 2006, the mean Ellenberg indicator value for nitrogen (N) increased both in the North forest (V=2138, p<0.001, df=252 ; mean difference : 0.27) and the South forest (V=529.5, p<0.001, df=72 ; mean difference : 0.16) (Figure 17). The mean value for humidity (F) increased significantly in the North forest (V=5889, p<0.001, df=252 ; mean difference : 0.077) but did not change in the South forest (p=0.23). The mean value for light (L) decreased significantly in the North forest (V=19104.5, p<0.01, df=252 ; mean difference : -0.057) but did not change in the South forest (p=0.18). The mean value for temperature (T) increased in the South forest (V=949, p=0.027, df=72 ; mean difference : 0.05) but not in the North forest. The mean value for pH increased slightly in the North forest (V=13456.5, p=0.051, df=252) but did not change in the South forest (p=0.10).

The correlation between the change in the Ellenberg indicator value for light and the change in browsing pressure was significant and positive in the North forest (ρ=0.32, p<0.001, n=250) as well as in the South forest (ρ=0.26, p<0.05, n=73). There was a correlation between the change in the Ellenberg humidity indicator and the change in browsing pressure in the North forest (ρ=-0.15, p<0.05, n=250), but not in the South forest. No other significant correlations were identified between the changes in Ellenberg indicator values and the changes in browsing pressure.

4.5.2.2 *Gradients of variation in vegetation composition in 1976*

Co-inertia analysis of the 1976 vegetation and environmental data tables returned 2 major axes of variation accounting for 86.5% of the total variability.
The first axis (accounting for 60% of the total inertia) represented a gradient of water availability and acidity, opposing dry calcareous plots to plots with a better water supply (Figure 18) and deeper soils. A gradient of stand maturity is also correlated to this edaphic axis.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

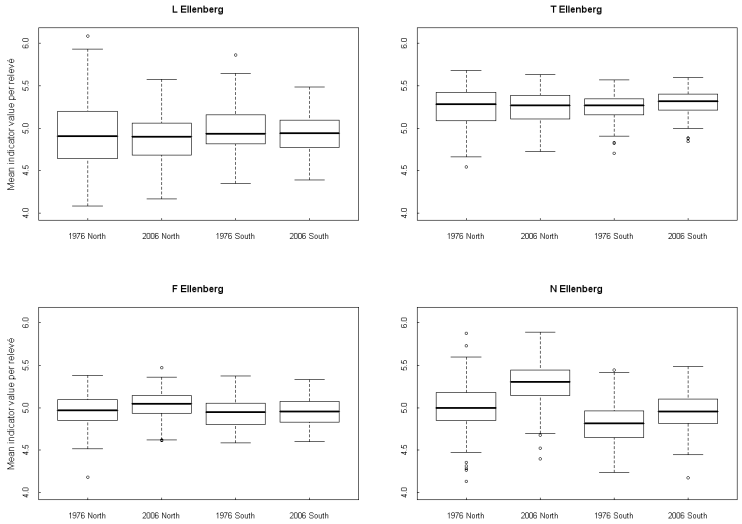


FIGURE 17.: Boxplots of the mean indicator values for light (L), temperature (T), humidity (F) and nitrogen (N) for all plots per year and per forest (North and South forests separately). $n_{north} = 253 n_{south} = 73$.

The species that obtained the lowest scores on the first axis were *Sesleria albicans*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Origanum vulgare*, *Sanguisorba minor*, *Brachypodium pinnatum*, *Inula conyza*, *Laserpitium latifolium*, *Galium mollugo*, *Rhamnus catharticus*, *Viola hirta*, *Euphorbia cyparissias*, *Eupatorium cannabinum* and *Teucrium scorodonia* which are (meso-) xerophilous and light-demanding species ; as opposed to *Carex sylvatica*, *Sanicula europaea*, *Milium effusum*, *Luzula pilosa*, *Plagiomnium undulatum*, *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella*, *Scrophularia nodosa*, *Drypoteris filix-mas*, *Atrichum undulatum* and *Polytrichastrum formosum* which are either acid-tolerant or nitrogen- and water-demanding species (Figure 19).

The second axis (accounting for 26.5% of the total inertia) could be interpreted as a gradient of browsing pressure and high shrub cover, those two variables being negatively correlated (Spearman's ρ=-0.31). The correlation between browsing pressure and the position of the plots along the second axis was high (ρ=-0.64) for the whole forest (North and South together). Within the North forest, the correlation remained high (ρ=-0.57) whereas in the South forest, the correlation was not significant (ρ=-0.07). Analysis of variance of the effects of browsing pressure and forest (North or South) on the position of plots along the second axis revealed the significant effects of both browsing pressure

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

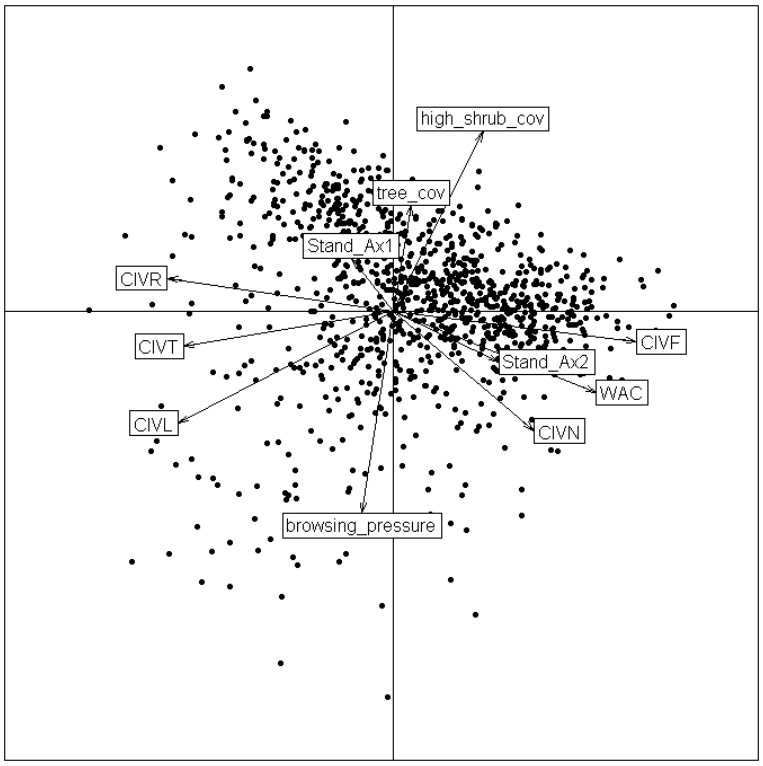


FIGURE 18.: Co-inertia analysis of the 1033 plots x 142 species sampled in 1976, showing plot positions and the correlations with environmental variables along the first and second axis. The environmental variables are the Ellenberg mean indicator values for light (CIV-L), temperature (CIV-T), humidity (CIV-F), soil pH (CIV-R) and nitrogen (CIV-N), the water availability constraint (WAC), the cover of the tree (tree-cov) and high shrub (high-shrub-cov) layers, the balance between Hornbeam and Beech (Stand-Ax1), the degree of maturity of the Oak stands (Stand-Ax2) and the browsing pressure (browsing-pressure). See methods for details on the computation of the environmental variables.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

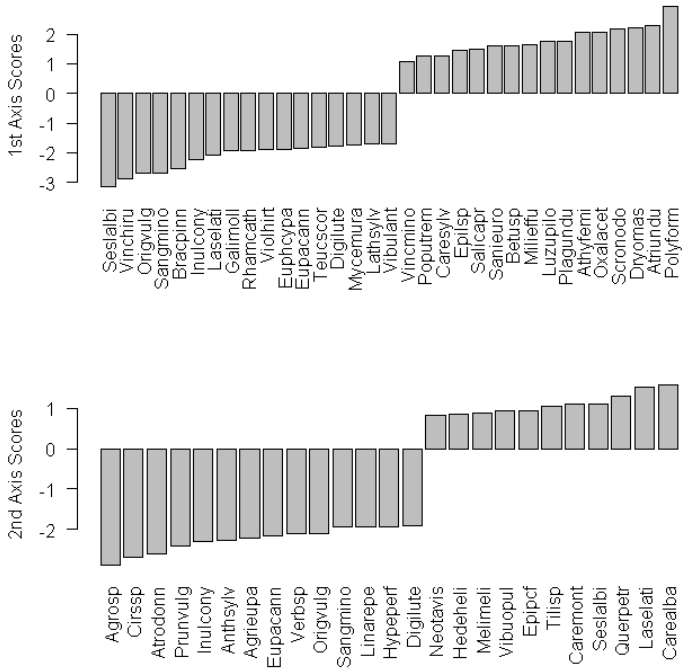


FIGURE 19.: Coordinates of the species position projected along the first (A) and the second (B) axes of the co-inertia analysis. Only the species that contributed the most to the definition of the axis are shown. The positions of all the species along the two first axes as well as the meaning of the abbreviated species names are given in additional material.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

($p<0.0001$), forest ($p<0.001$) and the interaction between forest and browsing pressure ($p<0.05$).

Tree cover and indicator values for light and for nitrogen were also correlated to browsing pressure but to a lesser extent (ρ=-0.24, ρ=0.17 and ρ=0.26 respectively). The species associated with high browsing pressure at the bottom of this axis (*Atropa bella-donna*, *Prunella vulgaris*, *Inula conyza*, *Anthriscus sylvestris*, *Agrimonia eupatoria*, *Eupatorium cannabinum*, *Origanum vulgare* and *Digitalis lutea*) were mainly ruderal species with regard to Grime strategies.

4.5.2.3 *Shift of vegetation community composition between 1976 and 2006*

The projection of the 2006 relevés revealed very significant shifts on both the first and the second axis (Figure 20). On the first axis, the scores of the 2006 relevés were statistically higher than in 1976 for the plots in the North forest (paired t-test : t = 8.91, df = 249, $p<0.001$, mean difference = 0.24 i.e : 47% of the standard deviation of the 1976 coordinates on the 1xis). This was also true for the South forest (paired t-test : t = 6.45, df = 72, $p<0.001$, mean difference = 0.26 i.e : 52% of the standard deviation of the coordinates on the 1xis). The shift was towards wetter, more shade tolerant and nitrophilous vegetation communities. On the second axis, 2006 scores were significantly higher than 1976 scores in the North forest (paired t-test : t=7.31, df = 249, $p<0.001$, mean difference = 0.16 i.e : 39% of the standard deviation of the coordinates on the 2nd axis). In the South forest, they were not statistically different (paired t-test : t = -0.68, df = 72, p=0.5, mean difference=-0.02). There was a clear shift towards less browsing pressure and more high shrub cover in the North forest, whereas the communities in the South forest did not significantly change.

The correlation between the browsing pressure recorded in 2006 and the position of the projected plots along the second axis was significant but low (Spearman's ρ=-0.17, $p<0.01$) for the whole forest. The correlation was not significant in either forest separately (ρ=0.08 p=0.18 and ρ=0.05, p=0.7 for the North and South forests respectively).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

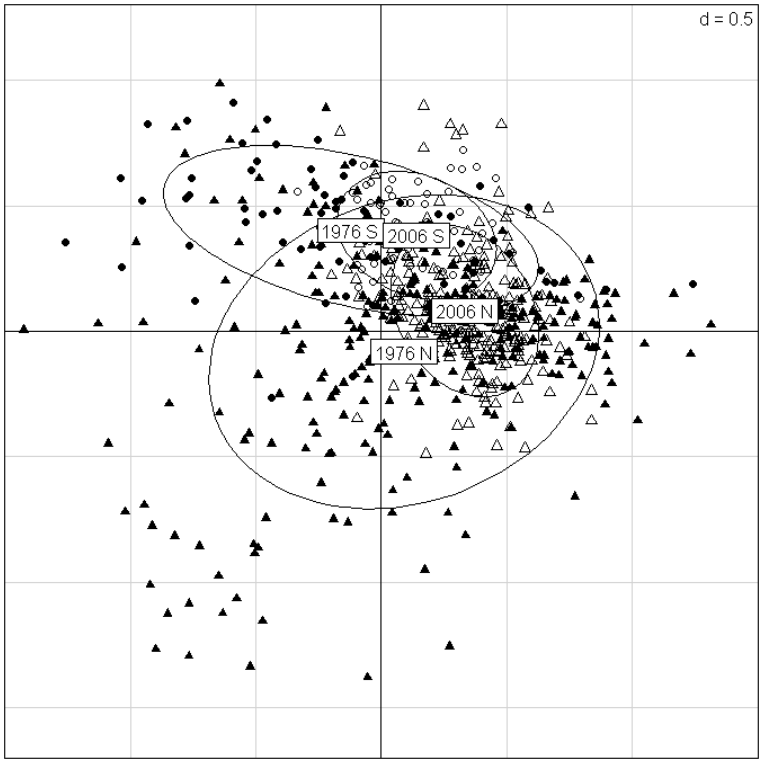


FIGURE 20.: Changes in the position of the plots along the two first axes of the co-inertia analysis, with bivariate SD-ellipses and their centroids grouping plots according to sampling year and forest (North and South separately). Full symbol : 1976, open symbol : 2006, triangle : North forest, circle : South forest. Only the 326 plots that were sampled in both 1976 and 2006 are shown.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4.5.2.4 *Correlation between shifts in community composition and changes in browsing pressure*

In the North forest, once all other changes of the ecological variables used here accounted for, changes deer browsing pressure is still a significant variable in the model of the length of the shift along the first axis of the multivariate analysis (Table 3). Estimated standardized regression coefficients indicate that the decrease in the light and soil pH indicator values influenced the intensity of the shift along this axis the most. However, changes in browsing pressure also explain a significant part of the upward shift along the second axis.
For both the first and the second axis, the models invariably returned changes in tree and high shrub cover as highly significant variables.

In the South forest, the shifts in community composition were poorly explained by changes in the selected environmental variables. However, a significant relationship remained between the intensity of the shift along the first axis and browsing pressure.

The length of the vector connecting the position of the 1976 and 2006 plots in the plan of the first two axes was used as a measure of the global intensity of changes in vegetation communities during this period. Both in the North and the South forests, once all the changes in the other environmental variables were accounted for, changes in browsing pressure still explained a significant part of the vector length (Table 3).

4.6 DISCUSSION

4.6.1 *Increase in species richness : a pure observer effect ?*

Species richness increased on average by 5.4 species per plot between 1976 and 2006. Observer effect is likely to be responsible for a significant part of this increase. Members of the same laboratory supervised vegetation surveys at both dates, but sampling time and surface area of the plots were not controlled in 1976. Furthermore, only Mr. Picard performed relevés at both sampling dates. Such changes in observers and protocol are well-known for their strong

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 3.: Relationships between changes in ecological conditions and community movements (length of shift along axis 1 and axis 2, and Euclidian distance in the plane of axis 1 and 2 -VectLength). Analyses are separated between North and South forests. Standardized regression coefficients and significance levels (ns : P>0.1 ; (*) : P>0.05 ; * : P>0.01 ; ** : P>0.001 ; *** : P<=0.001) of the multiple linear regressions are shown.

		Intercept	Changes (2006 minus 1976) in									R2
			Stand_Ax1	Stand_Ax2	CIV-L	CIV-T	CIV-F	CIV-N	CIV-R	Tree Cover	High Shrub Cover	Browsing	
North forest	Axis1	0.24 ***	ns	-0.036 (*)	-0.11 ***	ns	ns	ns	-0.16 ***	0.067 **	0.084 ***	-0.073 **	0.49 ***
	Axis2	0.16 ***	-0.042 *	ns	-0.048 *	ns	ns	ns	ns	0.075 ***	0.12 ***	-0.1 ***	0.49 ***
	VectLength	0.52 ***	ns	ns	-0.072 ***	0.054 **	ns	ns	-0.041 *	0.09 ***	0.14 ***	-0.067 ***	0.46 ***
South forest	Axis1	0.26 ***	-0.085 *	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.1 *	ns	-0.076 (*)	0.16 *
	Axis2	ns	ns	-0.065 *	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.034 ns
	VectLength	0.43 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.05 (*)	ns	-0.08 **	0.28 ***

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

effect on the exhaustiveness of plant censuses and species richness is likely to be biased by common observer effects (Archaux *et al.*, 2009; Rich et Woodruff, 1992). Among the species that were not recorded in 1976 in any of the 1035 relevés, we can assume that the absence of *Monotropa hypopitys*, a saprophyte and non-chlorophyllous species, and of *Carex muricata*, a confusing taxon (Rameau *et al.*, 1989), are due to misidentifications. However, for *Anemone nemorosa* and *Paris quadrifolia*, both prone to desiccation (Jacquemyn *et al.*, 2008; Shirreffs, 1985), there is no doubt that they had suffered from the severe 1976 drought and were no longer observable at the time of the first survey. The spectacular progression of *Cynoglossum germanicum* -a rare epizoochorous species- in relation with deer browsing pressure has been analysed in Boulanger et al. (submitted). Therefore, we demonstrated that the increase in species richness is not only attributable to observer effect, but also to biotic (e.g. ungulate populations, see Stewart *et al.* (2009)) and abiotic factors (e.g. climatic events, eutrophication).

One of the first outstanding results to emerge from this 30-year period of monitoring is that winner species were nearly twice as numerous as loser species. The computation of corrected species frequencies by random re-sampling returned as many loser as winner species. This shows that the larger number of winner species was due to the increase in average species richness per plot rather than to different intensities of change between loser and winner species (for example, many winner species with weak progressions and a few loser species with strong decreases in frequency). The same re-sampling study showed that the increase in species richness did not bias the interpretation of the ecological meaning of winner versus loser species. Thus, the observer effect influenced more the exhaustiveness than the ecological significance of plant censuses.

4.6.2 *Eutrophication*

The strongest change in community composition was an increase in the nitrophilous characteristics of ground-flora between 1976 and 2006, seen through the increase in mean nitrogen Ellenberg values of the communities, the progression of nitrophilous species and the shift along the first axis of the multivariate analysis. Several causes could explain

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

this eutrophication of vegetation. It is consistent with the increase in nitrogen deposition observed over the last few decades in Europe (Corney *et al.*, 2008) and particularly in North-Eastern France (Thimonier *et al.*, 1992, 1994). But ungulates intervene in the nitrogen cycle in various ways. High deer populations occurring in the past could have modified soil nitrogen dynamics in the Arc-en-Barrois forest. Deer foraging on plants would reduce the amount of litter input, but selective foraging is also likely to modify litter quality and its decomposition, thus changing the speed of nitrogen mineralisation. Moreover, urine and dung contain ammonium and nitrates that are directly usable by plants (Singer et Schoenecker, 2003). However, the total balance of the nitrogen flux remains uncertain since it depends on the herbivore type (Pastor *et al.*, 2006) and presumably on the time scale considered.

Another hypothesis is that deer could have introduced nutrients -notably nitrogen- from surrounding agricultural crops into the forest interior (Moe et Wegge, 2008). Nitrogen indicator values increased more in the North forest, which is surrounded by crop fields, than in the South forest, which is included inside a larger forested area. This supports the hypothesis of nitrogen transfer between croplands and forest habitats, probably via deer excrements.
However, the eutrophication shift along the first axis of the multivariate analysis occurred similarly in the North and South forests, despite their different histories of browsing pressure (Boulanger *et al.*, 2009), advocating for an affect of nitrogen atmospheric deposits.

4.6.3 *Canopy closure*

Berberis vulgaris, *Hieracium pilosella*, *Juniperus communis* and *Lithospermum officinale* were no longer found in any of the relevés in 2006. These four species share the same characteristic habitats : open stands or early-successional forests (Rameau *et al.*, 1989). Their disappearance between 1976 and 2006 suggests that the stands closed over the 30-year period.

Winner and loser species differed significantly in Ellenberg values for light, temperature and humidity, indicating that today's understory vegetation is more shade-tolerant

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

and prefers cooler temperatures (winner species had lower temperature and higher humidity indicator values than loser species). In addition, we identified a very significant positive shift along the first axis of the co-inertia analysis, which was not only correlated with trophic conditions (pH, water, nitrogen and temperature indicator values), but also correlated with forest closure (light indicator value, stand maturity).

We found that the shifts in community composition (globally or along the first axis of the multivariate analysis) were strongly influenced by changes in tree and high shrub covers. Canopy closure is the result of both an increase in age of high forests and an abandonment of coppicing in coppice with standards ; these dynamics lead to increasing cover of high shrub (which includes the dominated trees in the coppice) and tree layers. Consequently, canopy closure appears to be an important driver of the shifts in understory community composition. Similar changes in the composition of ground flora communities have previously been related to the conversion from coppice with standards to even-aged forest (Baeten *et al.*, 2009; Van Calster *et al.*, 2008). Most of the Arc-en-Barrois forest is still in the process of being converted from coppice with standards to even-aged forest. The lists of winner and loser species we observed are similar to those noted by Becker (1980) in North-Eastern France as being characteristic of high forests and coppice with standards, respectively.

4.6.4 *Effects of deer browsing*

4.6.4.1 *The issue of recruitment for woody species*

Of the 29 woody species able to reach 2 m high, the highest number were stable (13 species) but there were more winners (10 species) than losers (6 species) in the layer below 2 m. In the high shrub layer, all but one of the species declined in frequency from 1976 to 2006. The only species that increased in the high shrub layer was ivy (*Hedera helix*), a species consumed by both red and roe deer (Metcalfe, 2005). Ivy is very common in the ground layer vegetation as a creeping plant, and much rarer as a climbing plant. Widmer *et al.* (2004) showed an improvement in habitat quality for roe deer after the Lothar hurricane when windthrow

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

made climbing ivy in tree crowns available. A possible explanation is that deer prefer to feed on climbing ivy compared to creeping ivy. If so, the increase in frequency of ivy above the browse line may be related to the decrease in herbivory pressure. Thus, Hedera helix frequency above the browse line for the herbivores could be a potential indicator of deer abundance and intensity of browsing pressure, but further investigation is needed to validate this hypothesis. The contrasting pattern of changes in woody species frequency above and below the browse line can be interpreted as an effect of browsing pressure decline. Below this threshold height, woody species progressively recovered and increased in frequency. Conversely, finding many losers above the browse line points out high browsing pressure in the past that have prevented shrub growth and consequently induced a lack of recruitment in the high shrub layer. Deer browsing is known to affect the dynamics of vertical growth in woody species (Anderson et Katz, 1993; Stroh *et al.*, 2008).

Based on species dynamics regression models, only a few woody species in the low layer showed a significant relationship between their appearance and the change in browsing pressure. *Cornus sanguinea*, a species particularly selected by deer (Boulanger *et al.*, 2009), did show noteworthy progress in sites where browsing pressure decreased. For the other woody species the local impact of deer browsing on the change in recruitment of woody species does not clearly emerge, suggesting that other factors such as canopy closure may drive their dynamics.

4.6.4.2 *Winner and loser species traits do not reflect changes in browsing pressure*

According to Diaz *et al.* (2007), herbivory may induce differential responses of species depending on their life history (annual vs. perennial), canopy height, habit architecture, growth form and palatability. Life history is not a pertinent trait in our forest context because most of the species are perennials, and the other traits did not differentiate loser and winner species. Contrary to the observations made by Rooney (2009), there was no difference in forage type between winner and loser species. Neither did winner and loser species display differences in their pollination or

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

dispersion modes, although Rooney *et al.* (2004) have identified greater declines in abundance of animal-pollinated and -dispersed species in areas with uncontrolled deer populations than in areas with lower deer populations. In our case, the comparison of traits between winner and loser species did not produce any evidence for an effect of the change in herbivory pressure.

4.6.4.3 *Species response to browsing*

Very few plots showed an increase (n=45) in browsing pressure between 1976 and 2006. The decrease in browsing which occurred in most of the plots (n=278) strongly conditions the following interpretations.

We identified 12 winner species whose appearance was significantly related to a change in deer browsing. A negative relationship suggests that herbivory had a detrimental effect on the species and diminishing browsing pressure created favourable conditions for settlement. On the contrary, a positive relationship suggests that the species benefited from an increase in deer browsing or responded positively to a lesser decrease, given that herbivory decreased globally in the two forests we studied.

Among loser species, *Ligustrum vulgare* and *Lonicera xylosteum* (and to a lesser extent *Melampyrum pratense*) were more likely to disappear where browsing pressure decreased the most. This suggests either that they disappeared on the plots due to past heavy browsing, or that a decrease in browsing pressure favoured competing species. On the contrary, *Stachys officinalis* disappeared under the influence of increasing (or slowly decreasing) browsing pressure and is considered to be a species threatened by browsing pressure.

Hence changes in browsing pressure did seem to influence the appearance and disappearance of species at the plot scale, even if there were no plant traits globally related to herbivory distinguishing winner and loser species. Changes in browsing pressure may explain the long term variations in species occurrence by various mechanisms : (i) dispersal by zoochory which is the main dispersion mode for non woody forest species (Heinken et Raudnitschka, 2002), (ii) alteration of microhabitats by deer (trampling, dung fertilization) (iii) plant consumptions and (iv) changes in interactions within plant communities induced by selective

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

hervivory (Freckleton *et al.*, 2009; Olff et Ritchie, 1998). The selective feeding of red and roe deer on specific groups of species among vegetation communities (Storms *et al.*, 2008) may influence the competitive dynamics between plants, and thus have local effects on the community dynamics and species turn-over.

4.6.4.4 *Vegetation communities response to deer browsing pressure*

In 1976, the dominant gradient in the composition of vegetation communities was clearly related to soil conditions (acidity, water availability), which strictly limits forest stand growth in the Champagne-Ardennes calcareous plateaux. This means that ground flora, even in a context of heavy browsing, remain a reliable indicator for site conditions.
Nevertheless, browsing pressure, correlated to high shrub cover, was the second gradient that structured ground-layer vegetation communities. The negative correlation between browsing pressure and high shrub cover (over 2 meters) could have two causes. On the one hand, high deer browsing pressure is likely to have limited the growth and development of the shrubs so that they could not reach the browse line. Deer may thus have shaped the vertical structure of the vegetation. On the other hand, open stands with a small percentage of high shrubs could be more attractive to deer in that they provide better visibility and require less vigilance (Mysterud, 1999), thus increasing the time available for foraging and increasing the amount of browsed material.
Between 1976 and 2006, the communities in the North forest moved significantly upward along the second multivariate axis, indicating a lower browsing pressure. In the South forest, the shift was not significant, in agreement with the observed small variation in browsing pressure. In the North forest, the shift was consistent with the global decrease in herbivory, suggesting that forest understory communities had the potential to recover following a decrease in deer browsing pressure.
This result echoes the observations made by (Killmaster *et al.*, 2007) on vegetation recovery after a reduction in deer densities. This "browsing" axis explicitly linked woody species and sedges with low browsing pressure and conversely, grasses with heavy browsing pressure. The shift towards

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

the low browsing pressure communities corresponded to a decline in grasses and an increase in woody species and sedges. However changes in canopy closure (see above) are also involved. Disentangling the effects of canopy closure and deer browsing variation on vegetation dynamics would require an *ad hoc* sampling design.

In 2006, the correlation between the composition of the communities and browsing pressure was weaker than in 1976. It was significant for the whole forest but neither within the North nor within the South forest. Our results show that deer spatially shape forest ground flora communities when browsing pressure reaches high levels. Over time, when browsing pressure is released, plant communities change. At low levels of herbivory, the differentiations between plant communities only persist at a large spatial scale, between forests.

One of the practical consequences of this result is that species composition of plant communities could be used as phyto-indicators of deer browsing pressure. In Northern America, several attempts to find indicator species for deer browsing intensity through vegetation composition have been made, e.g. Balgooyen et Waller (1995) and Williams *et al.* (2000). Previous work on phyto-indicators have mainly dealt with quantitative measurements such as height or flowering of specific species (Kirschbaum et Anacker, 2005; Webster *et al.*, 2001). Here, we rose the issue of finding assemblages of species that depends on the level of browsing pressure, not only spatially as in all previous studies but also temporally. Our results suggest that this could be possible but only if there is enough variation in the intensity of the browsing pressure. The validity of a potential indicator assemblage could probably be improved through the use of a subset of pertinent species.

4.6.5 *Conclusion*

Ranking the main drivers of shifts in community composition is key to the global assessment of the changes currently occurring in the biosphere (Diamond, 1983) and more specifically in vegetation communities (Corney *et al.*, 2006; Waller, 2005). The deer factor has not been precisely tested in many cases because of a lack of adequate measurements (e.g. Corney *et al.* (2008) in Wytham Woods). This 30-year monitoring of vegetation composition has revealed

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

several directional changes in vegetation composition. The dominant shift was the increase in nitrophilous species frequency pointing to the ongoing eutrophication of terrestrial ecosystems in Western Europe. Secondly, the canopy closure caused by the abandonment of coppicing induced a shift in vegetation community composition. Finally, the change in deer browsing pressure affected the assemblages of existing species. A decrease in herbivore populations, particularly in the North forest, caused a clear shift in communities along the gradient of browsing pressure. It is noteworthy that the temporal shifts in plant communities, during the phase of decreasing browsing pressure, occurred along the spatial gradient of browsing pressure identified at the first date of observation. Thus plant communities assemblages are sensitive to temporal changes in deer populations. However, because the effects of variations in deer browsing pressure on plant diversity are often hidden by other, more prominent factors, as we showed here, their true importance in forest dynamics still remains largely unknown.

4.7 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Patrick Behr, Thierry Paul, Christian Kieffer, Daniel E Silva, Richard Chevalier, Stéphane Barbier, Gérald Gougon, Yves Boscardin, Mael Le Corre and Mathieu Leclere who provided us with invaluable help during the field work. Special thanks to Anders Mårell for his constructive comments throughout the writing of this article, Jean-Marie Royer for his botanical expertise and to Victoria Moore for revising the English manuscript. This work was financially supported by the French Ministry in charge of the Environment and the French National Hunting and Wildlife Service - "Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage" (France). We are grateful to the French National Forest Board - “Office National des Forêts” (France) - for the welcome and lively interest they expressed in our studies.

ADDITIONAL MATERIAL

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Table I: Names, abbreviated names, frequency (in the layer below 2 meters), P-value of the Fisher test for change in frequency and coordinates of the species in the Coinertia Analysis (CA) of the 1033 plots sampled in 1976.

Name	Abbreviate	Freq 1976	Freq 2006	Fisher's test P-value	Dynamic	Coord 1st axis	Coord 2nd axis
Abies alba Mill.	Abiealba	2	5	0,451	stable	suppl.	suppl.
Acer campestre L.	Acercamp	251	298	<0.001	winner	-0,04	0,07
Acer platanoides L.	Acerplat	16	58	<0.001	winner	-0,18	0,18
Acer pseudoplatanus L.	Acerpseu	48	151	<0.001	winner	-0,02	0,12
Agrimonia eupatoria L.	Agrieupa	5	1	0,217	stable	-1,55	-2,20
Agrostis sp.	Agrosp	18	21	0,742	stable	-0,19	-2,87
Ajuga reptans L.	Ajugrept	175	203	0,032	winner	0,39	0,07
Anemone nemorosa L.	Anemnemo	0	110	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	Anthsylv	17	23	0,415	stable	-1,54	-2,27
Aquilegia vulgaris L.	Aquivulg	33	44	0,225	stable	-1,37	-0,85
Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	Arrhelat	4	1	0,373	stable	suppl.	suppl.
Arum maculatum L.	Arummacu	8	77	<0.001	winner	0,08	-0,15
Asarum europaeum L.	Asareuro	65	42	0,02	loser	-0,79	0,29
Athyrium filix-femina (L.) Roth	Athyfemi	6	16	0,049	winner	2,04	-0,74
Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.	Atriundu	111	149	0,003	winner	2,28	-0,13
Atropa belladonna L.	Atrodonn	10	6	0,449	stable	-0,93	-2,61
Berberis vulgaris L.	Berbvulg	6	0	0,031	loser	suppl.	suppl.
Betula sp.	Betusp	14	1	<0.001	loser	1,61	-0,99
Brachypodium pinnatum (L.) P.Beauv.	Bracpinn	40	47	0,49	stable	-2,52	-1,08
Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv.	Bracsylv	286	306	0,01	winner	-0,26	-0,34
Bromus benekenii (Lange) Trimen	Brombene	91	147	<0.001	winner	-0,59	0,17
Buglossoides purpurocaerulea (L.) I.M.Johnst.	Buglpurp	8	1	0,038	loser	-1,11	-0,31
Calamintha sylvatica Bromf.	Calasylv	70	76	0,639	stable	-1,34	-1,61
Campanula rotundifolia L.	Camprotu	6	1	0,123	stable	suppl.	suppl.
Campanula trachelium L.	Camptrac	105	96	0,498	stable	-0,17	-0,15
Cardamine pratensis L.	Cardprat	94	91	0,862	stable	0,73	-0,09
Carex alba Scop.	Carealba	13	31	0,007	winner	-1,52	1,57
Carex digitata L.	Caredigi	180	241	<0.001	winner	0,41	0,51
Carex flacca Schreb.	Careflac	194	195	1	stable	-0,87	0,06
Carex montana L.	Caremont	85	81	0,787	stable	-1,31	1,10
Carex muricata L.	Caremuri	0	39	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Carex pallescens L.	Carepall	1	11	0,006	winner	suppl.	suppl.
Carex sylvatica Huds.	Caresylv	219	280	<0.001	winner	1,28	-0,04
Carpinus betulus L.	Carpbetu	302	301	1	stable	0,37	-0,41
Centaurium erythraea Rafn	Centeryt	5	2	0,451	stable	suppl.	suppl.
Cirsium sp.	Cirssp	3	7	0,34	stable	-1,03	-2,69
Clematis vitalba L.	Clemvita	31	14	0,013	loser	-0,30	-0,28
Convallaria majalis L.	Convmaja	121	97	0,056	stable	-0,46	0,26
Cornus mas L.	Cornmas	193	114	<0.001	loser	-1,00	0,60
Cornus sanguinea L.	Cornsang	20	45	0,002	winner	-1,52	0,54
Corylus avellana L.	Coryavel	273	225	<0.001	loser	-0,13	0,38
Crataegus laevigata (Poir.) DC.	Cratlaev	289	314	<0.001	winner	0,77	0,04
Crataegus monogyna Jacq.	Cratmono	250	227	0,052	stable	-0,26	0,00
Cynoglossum germanicum Jacq.	Cynogerm	0	118	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Dactylis glomerata L.	Dactglom	88	104	0,197	stable	-1,36	-1,41
Daphne laureola L.	Daphlaur	10	23	0,031	winner	-0,18	0,59
Daphne mezereum L.	Daphmeze	96	63	0,003	loser	-0,51	0,47
Daucus carota L.	Dauccaro	5	6	1	stable	suppl.	suppl.
Deschampsia cespitosa (L.) P.Beauv.	Desccesp	178	188	0,478	stable	0,53	-0,53
Dicranum scoparium Hedw.	Dicrscop	19	14	0,475	stable	suppl.	suppl.
Digitalis lutea L.	Digilute	25	7	0,002	loser	-1,79	-1,91
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P.Fuchs	Dryocart	2	10	0,037	winner	suppl.	suppl.
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	Dryomas	37	59	0,02	winner	2,20	-0,24
Elymus caninus (L.) L.	Elymcani	81	90	0,476	stable	-0,44	-0,22
Epilobium sp.	Epilsp	11	25	0,025	winner	1,47	-1,69
Epipactis helleborine cf.	Epipcf	43	49	0,574	stable	-0,61	0,94
Euonymus europaeus L.	Euoneuro	92	113	0,091	stable	-0,60	0,02
Eupatorium cannabinum L.	Eupacann	10	4	0,175	stable	-1,86	-2,15
Euphorbia amygdaloides L	Euphamyg	190	248	<0.001	winner	-0,24	0,16
Euphorbia cf. dulcis	Euphdulc	16	10	0,317	stable	suppl.	suppl.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Name	Abbreviate	Freq 1976	Freq 2006	Fisher's test P-value	Dynamic	Coord 1st axis	Coord 2nd axis
Euphorbia cyparissias L.	Euphcypa	18	9	0,114	stable	-1,88	-1,30
Eurynchium sp.	Eurysp	291	277	0,128	stable	suppl.	suppl.
Fagus sylvatica L.	Fagusylv	239	305	<0.001	winner	0,50	0,38
Festuca gigantea (L.) Vill.	Festgiga	19	28	0,225	stable	0,39	-1,04
Festuca heterophylla Lam.	Festhete	18	26	0,274	stable	-0,98	-0,91
Fragaria vesca L.	Fragvesc	220	244	0,047	winner	-0,11	-0,43
Fraxinus excelsior L.	Fraxexce	13	69	<0.001	winner	-0,40	0,55
Galeopsis tetrahit L.	Galetetr	5	61	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Galium mollugo L.	Galimoll	41	25	0,051	stable	-1,93	-1,27
Galium odoratum (L.) Scop.	Galiodor	129	159	0,022	winner	0,65	0,15
Geranium robertianum L.	Gerarobe	8	23	0,009	winner	-0,51	-0,74
Geum urbanum L.	Geumurba	125	219	<0.001	winner	-0,08	-0,30
Glechoma hederacea L.	Glechede	57	59	0,918	stable	-0,66	-1,17
Hedera helix L.	Hedeheli	296	299	0,782	stable	-0,01	0,85
Helleborus foetidus L.	Hellfoet	62	81	0,088	stable	-1,27	-0,35
Heracleum sphondylium L.	Heraspho	26	49	0,007	winner	-0,46	0,43
Hieracium pilosella L.	Hierpilo	9	0	0,004	loser	suppl.	suppl.
Hieracium sp.	Hiersp	27	10	0,006	loser	-0,35	-0,44
Holcus lanatus L.	Holclana	3	7	0,34	stable	suppl.	suppl.
Hordelymus europaeus (L.) Harz	Hordeuro	34	149	<0.001	winner	-0,37	0,15
Hypericum hirsutum L.	Hypehirs	62	113	<0.001	winner	-0,90	-1,47
Hypericum perforatum L.	Hypeperf	43	45	0,909	stable	-0,93	-1,92
Ilex aquifolium L.	Ilexaqui	8	5	0,577	stable	-0,95	0,78
Inula conyza DC.	Inulcony	7	1	0,069	stable	-2,22	-2,31
Juncus effusus L.	Junceffu	3	11	0,055	stable	suppl.	suppl.
Juniperus communis L.	Junicomm	6	0	0,031	loser	suppl.	suppl.
Lamiastrum galeobdolon (L.) Ehrend. & Polatschek	Lamigale	186	223	0,004	winner	0,40	0,22
Lapsana communis L.	Lapscomm	15	61	<0.001	winner	-1,45	-1,30
Laserpitium latifolium L.	Laselati	4	3	1	stable	-2,07	1,52
Lathyrus montanus Bernh.	Lathmont	97	101	0,798	stable	-0,75	0,37
Lathyrus niger (L.) Bernh.	Lathnige	0	15	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Lathyrus pratensis L.	Lathprat	21	8	0,021	loser	-1,15	0,02
Lathyrus sylvestris L.	Lathsylv	8	3	0,223	stable	-1,71	-0,60
Ligustrum vulgare L.	Liguvulg	125	100	0,048	loser	-1,34	0,60
Linaria repens (L.) Mill.	Linarepe	5	1	0,217	stable	-1,02	-1,94
Lithospermum officinale L.	Lithoffi	14	0	<0.001	loser	suppl.	suppl.
Lonicera xylosteum L.	Lonixylo	102	66	0,002	loser	-0,85	0,70
Luzula gr. campestris	Luzucamp	0	5	0,062	stable	suppl.	suppl.
Luzula pilosa (L.) Willd.	Luzupilo	101	79	0,066	stable	1,74	0,15
Lysimachia nummularia L.	Lysinumm	16	5	0,024	loser	-0,20	-1,14
Malus sylvestris Mill.	Malusylv	89	96	0,602	stable	0,08	-0,12
Medicago sp.	Medisp	5	2	0,451	stable	suppl.	suppl.
Melampyrum pratense L.	Melaprat	97	70	0,02	loser	-1,17	0,63
Melica nutans L.	Melinuta	75	51	0,022	loser	-0,99	0,67
Melica uniflora Retz.	Meliunif	228	285	<0.001	winner	0,09	0,20
Melittis melissophyllum L.	Melimeli	66	78	0,299	stable	-1,42	0,87
Mercurialis perennis L.	Mercpere	86	71	0,2	stable	-1,24	0,22
Milium effusum L.	Milieffu	115	118	0,87	stable	1,66	-0,06
Moehringia trinervia (L.) Clairv.	Moehtrin	2	45	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Monotropa hypopitys L.	Monohypo	0	25	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Mycelis muralis (L.) Dumort.	Mycemura	17	13	0,576	stable	-1,74	-1,32
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	Neotavis	20	17	0,735	stable	0,31	0,82
Origanum vulgare L.	Origvulg	25	5	<0.001	loser	-2,69	-2,11
Ornithogalum pyrenaicum L.	Ornipyre	21	29	0,303	stable	-1,69	-1,14
Oxalis acetosella L.	Oxalacet	7	20	0,017	winner	2,05	-0,58
Paris quadrifolia L.	Pariquad	0	17	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Phyteuma spicatum L.	Phytspic	5	54	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Picea abies (L.) H.Karst.	Piceabie	4	1	0,373	stable	suppl.	suppl.
Pimpinella major (L.) Huds.	Pimpmajo	7	2	0,177	stable	-1,53	-0,64
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.Kop.	Plagundu	110	74	0,002	loser	1,76	0,03
Plantago sp.	Plansp	2	8	0,107	stable	suppl.	suppl.
Poa nemoralis L.	Poanemo	174	108	<0.001	loser	0,34	-0,69
Poa sp.	Poasp	0	18	<0.001	winner	suppl.	suppl.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Name	Abbreviate	Freq 1976	Freq 2006	Fisher's test P-value	Dynamic	Coord 1st axis	Coord 2nd axis
Polygonatum sp.	Polysp	136	151	0,269	stable	0,02	0,18
Polytrichum formosum Hedw.	Polyform	74	64	0,388	stable	2,92	0,10
Populus tremula L.	Poputrem	48	64	0,119	stable	1,25	0,15
Potentilla sterilis (L.) Garcke	Potester	231	271	<0.001	winner	0,32	-0,14
Primula sp.	Primsp	34	83	<0.001	winner	-0,38	0,28
Prunella vulgaris L.	Prunvulg	7	14	0,182	stable	0,46	-2,42
Prunus avium L.	Prunaviu	23	75	<0.001	winner	0,84	0,35
Prunus spinosa L.	Prunspin	142	145	0,875	stable	-0,90	-0,42
Pulmonaria montana Lej.	Pulmmont	13	4	0,046	loser	-1,59	-0,63
Pyrus pyraster Burgsd.	Pyrupyra	51	38	0,171	stable	-0,56	-0,35
Quercus petraea (Matt.) Liebl.	Querpetr	45	61	0,111	stable	-0,72	1,30
Quercus robur L.	Querrobu	160	231	<0.001	winner	0,34	-0,15
Ranunculus sp.	Ranusp	95	117	0,079	stable	0,08	-0,48
Rhamnus cathartica L.	Rhamcath	15	11	0,549	stable	-1,93	0,07
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	Rhyttriq	277	258	0,066	stable	0,40	-0,13
Ribes alpinum L.	Ribealpi	12	15	0,695	stable	-0,84	-0,08
Ribes uva-crispa L.	Ribecris	26	26	1	stable	-0,52	-0,72
Rosa arvensis Huds.	Rosaarve	294	293	1	stable	0,03	0,29
Rosa canina L.	Rosacani	6	27	<0.001	winner	-0,33	-1,21
Rubus caesius L.	Rubucaes	12	13	1	stable	-1,14	-0,65
Rubus fruticosus L.	Rubuaggr	200	232	0,01	winner	0,67	-0,07
Rubus idaeus L.	Rubuidae	33	79	<0.001	winner	-0,16	-1,57
Rubus saxatilis L.	Rubusaxa	42	1	<0.001	loser	-1,22	-0,11
Salix caprea L.	Salicapr	9	6	0,603	stable	1,50	-1,39
Sanguisorba minor Scop.	Sangmino	16	3	0,004	loser	-2,69	-1,95
Sanicula europaea L.	Sanieuro	6	15	0,074	stable	1,60	0,17
Scrophularia nodosa L.	Scronodo	27	54	0,002	winner	2,19	-0,78
Sedum telephium L.	Sedutele	2	5	0,451	stable	suppl.	suppl.
Sesleria albicans Kit. ex Schult.	Seslalbi	11	5	0,204	stable	-3,13	1,10
Solanum dulcamara L.	Soladulc	0	5	0,062	stable	suppl.	suppl.
Solidago virgaurea L.	Solivirg	68	21	<0.001	loser	-0,81	0,18
Sonchus sp.	Soncsp	0	24	<0.001	winner	suppl.	suppl.
Sorbus aria (L.) Crantz	Sorbaria	82	97	0,219	stable	-1,33	0,72
Sorbus torminalis (L.) Crantz	Sorbtorm	212	199	0,33	stable	-0,07	0,22
Stachys officinalis (L.) Trevis.	Stacoffi	95	65	0,008	loser	-1,01	0,05
Stachys sylvatica L.	Stacsylv	5	40	<0.001	winner	0,48	-1,68
Stellaria holostea L.	Stelholo	59	59	1	stable	-0,01	-0,91
Taraxacum officinale gr.	Taraoffi	44	55	0,275	stable	-0,93	-1,42
Teucrium scorodonia L.	Teucscor	69	58	0,323	stable	-1,82	-1,10
Tilia sp.	Tilisp	8	23	0,009	winner	-0,45	1,06
Trifolium sp.	Trifsp	3	3	1	stable	suppl.	suppl.
Ulmus glabra Huds.	Ulmuglab	5	2	0,451	stable	0,37	0,29
Ulmus minor Mill.	Ulmumino	2	3	1	stable	suppl.	suppl.
Valeriana officinalis L.	Valeoffi	17	9	0,16	stable	-1,13	-0,41
Verbascum sp.	Verbsp	5	4	1	stable	-0,23	-2,11
Verbena officinalis L.	Verboffi	0	7	0,015	winner	suppl.	suppl.
Veronica chamaedrys L.	Verocham	111	78	0,006	loser	0,67	-0,60
Veronica montana L.	Veromont	2	10	0,037	winner	suppl.	suppl.
Veronica officinalis L.	Verooffi	42	59	0,083	stable	0,95	-1,08
Viburnum lantana L.	Vibulant	64	45	0,059	stable	-1,70	0,79
Viburnum opulus L.	Vibuopul	29	16	0,063	stable	-1,28	0,94
Vicia sepium L.	Vicisepi	217	266	<0.001	winner	0,16	0,05
Vicia sp.	Vicisp	5	6	1	stable	suppl.	suppl.
Vinca minor L.	Vincmino	8	7	1	stable	1,06	0,00
Vincetoxicum hirundinaria Medik.	Vinchiru	19	26	0,354	stable	-2,87	0,20
Viola hirta L.	Violhirt	31	22	0,251	stable	-1,90	-1,26
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau	Violreic	283	304	0,009	winner	0,10	0,06

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

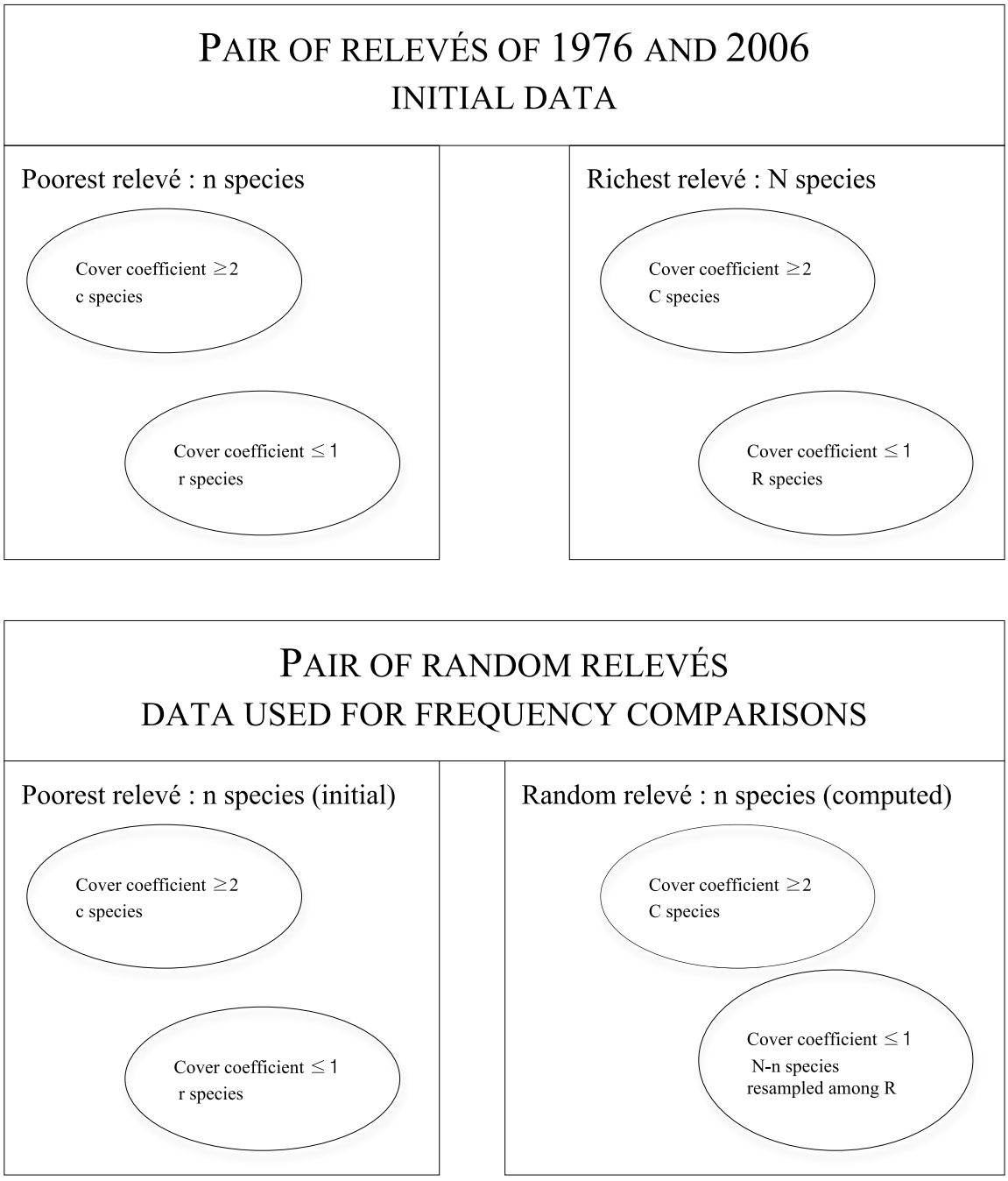


Figure I : Diagram presenting the random re-sampling procedure used for building pairs of relevés of equal species richness at the two sampling dates.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

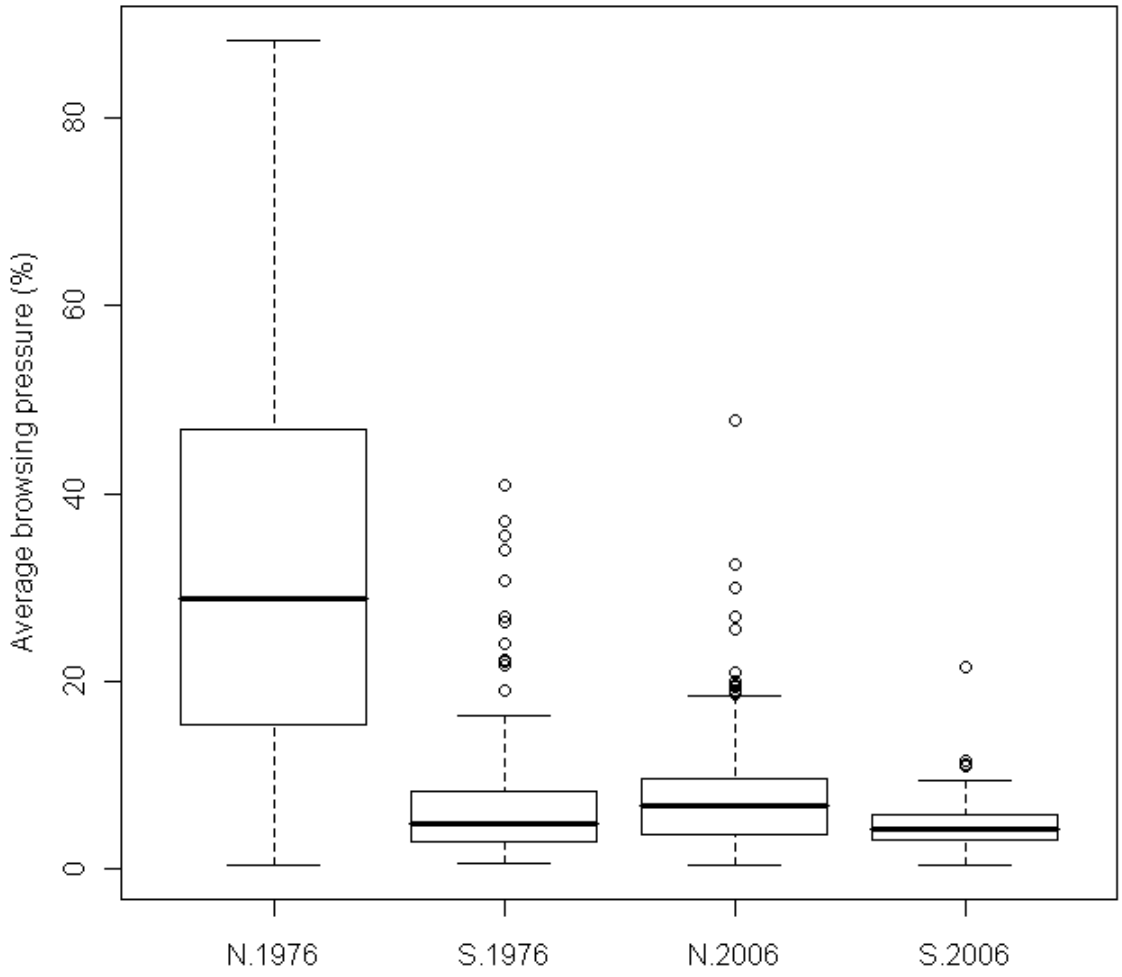


Figure II: Box-plots of the values of browsing pressure in 1976 and 2006 in the North (N) and South (S) forests.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4.8 CONCLUSION : RELATIONS ENTRE DYNAMIQUE DE FLORE ET PRESSION D'ABROUTISSEMENT

La comparaison des relevés de végétation effectués en FD d'Arc-en-Barrois (1976-2006) a révélé trois types de tendances générales :

1. Augmentation de la richesse spécifique : +5,4 espèces en moyenne sur 30 ans, attribuable d'une part à un probable effet opérateur (surfaces de relevés variable en 1976 et meilleure identification et détection d'espèces en 2006) mais aussi à des changements réels (effet de la sécheresse de 1976,particulièrement sur les espèces très sensibles à la dessication ; apport et dispersion de nouvelles espèces pendant les périodes où les populations animales étaient abondantes, voir le cas du Cynoglosse d'Allemagne analysé au chapitre suivant).
2. Eutrophisation : progression sensible des espèces nitrophiles, et modifications conséquentes dans la composition des communautés. Si cette évolution est vraisemblablement causée par les dépôts d'azote atmosphérique, le rôle du gibier ne doit pas être négligé (modification de la nature chimique de l'azote : les restes végétaux arrivent au sol sous forme d'excréments et non de feuilles ou brindilles ; ou transfert d'azote par les cervidés depuis les champs vers la forêt).
3. Fermeture des peuplements : la flore devient moins héliophile et moins thermophile, la composition des peuplements montre un net recul des espèces pionnières et une croissance forte des essences de taillis due à l'abandon de cette méthode de gestion.

Mais les changements observés dans la composition et la structuration de la végétation reflètent également les changements de régimes d'herbivorie. Les dynamiques des espèces ligneuses de part et d'autre de la limite d'abroutissement laissent voir un manque de recrutement dans la strate des arbustes hauts (croissance faible dans la strate basse durant la période de forte pression d'abroutissement) et une reprise dans la strate basse. En revanche, la comparaison des traits de vie entre les espèces gagnantes et perdantes n'a pas montré de tendance nettement attribuable à l'herbivorie. Les analyses des dynamiques d'apparition/disparition par

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

espèce ont mis en évidence une vingtaine d'espèces parmi les 80 gagnantes ou perdantes répondant aux variations des niveaux de pression d'herbivorie.

Après les facteurs édaphiques (disponiblité en eau et éléments minéraux), la pression d'abroutissement apparait comme un facteur structurant des communautés végétales ; cette relation est à nuancer par la forte corrélation avec le couvert des arbustes. Les changements de ces communautés, à 30 ans, coincident avec les changements de pression d'abroutissement. Les communautés du massif Sud, caractéristiques d'une faible pression d'abroutissement, n'ont pas changé significativement ; celles du Nord, en revanche, ont migré le long de ce gradient, les communautés les plus abrouties en 1976 devenant semblables à celles des zones peu abrouties. Les changements temporels observés suivent donc le gradient spatial identifié en 1976, ce qui tend à prouver la robustesse des liens entre pression d'herbivorie et composition de la flore. Mais ce lien s'amenuise lorsque la pression d'herbivorie baisse et en conséquence la différenciation floristique des deux massifs est moins marquée. Enfin, parmi les moteurs d'évolution des communautés végétales, si les dépôts azotés et la fermeture du couvert forestier sont des hypothèses majeures, la pression d'herbivorie et ses changements sont l'autre facteur déterminant.

Ce travail montre donc que les cervidés exercent un fort contrôle sur la structuration et la dynamique des communautés végétales ; en outre, l'exemple de la Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, aussi caricatural soit-il, montre un certaine récupération de la flore [2] consécutive à la diminution de la pression d'herbivorie.

Suite à ces observations générales sur les patrons d'évolution, une espèce a particulièrement retenu notre attention : le Cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum*). Cette espèce rare et localement protégée, de surcroît épizoochore [3], était d'abord absente en 1976, relevée sur quelques placettes en 1981 et désormais présente sur l'ensemble du massif Nord.

2. Au moins en composition. La récupération des fonctions offre un nouveau champ d'investigations.

3. Dispersée grâce à ses fruits qui s'accrochent au pelage des animaux.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5

CYNOGLOSSUM GERMANICUM : PROGRESSION SPECTACULAIRE D'UNE ESPÈCE ÉPIZOOCHORE ET RARE

Cynoglossum germanicum en fleurs, et fruits de *C. creticum*, montrant le mode de dispersion épizoochore, *photographies F. Le Driant*

Article :
Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F., Dupouey J.-L.
Deer mediated progression of a rare plant species.
soumis à *Plant Ecology*, en révision [1].

1. la version ici présentée correspond à la première soumission, la version révisée fut acceptée le 23 juillet 2010 pour publication

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

L'interprétation de phénomènes de dispersion par les animaux reste souvent du domaine de l'inférence, basée sur les caractéristiques physiques des diaspores. Rares sont les études testant les liens entre répartition des espèces zoochores et traces animales.

Le paradoxe entre la rareté à l'échelle nationale du Cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum* Jacq.) et sa fréquence élevée dans le massif Nord de la forêt d'Arc-en-Barrois ont d'autant plus attiré notre attention que, lors des relevés de terrain, son caractère épizoochore se manifestait régulièrement sur nos bas de pantalon.

Nous avons analysé l'évolution temporelle de la répartition de cette espèce puis les relations entre la pression d'herbivorie et la présence du Cynoglosse. De même que précédemment, nous avons intégré quelques variables environnementales aux modèles pour identifier, et éventuellement classer, les différents facteurs d'influence.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.2 ABSTRACT

Numerous plant colonisations have been putatively attributed to deer, based on species plant traits, fur brushing or dung analyses. But, in woodlands, direct links between the observed expansion of zoochorous plant species and ungulate presence have seldom been reported. Based on coupled floristic and browsing surveys, repeated in time, we analysed the causes of the spatio-temporal progression of the epizoochorous species *Cynoglossum germanicum* over 30 years in a network covering a 11000 ha forest area of north-eastern France. In this area, deer population reached a peak in the 1970s. Although initially rare and protected, *C. germanicum* paradoxically displayed a fast colonization rate during the last decades. *C. germanicum* progressed only in the northern part of the forest, which had the highest animal populations. Absent in the initial 1976 survey, *C. germanicum* occurred in 8% of the plots in 1981, then 46% in 2006. Logistic regression models revealed that the probability of occurrence of *C. germanicum* in 2006 increased not only with light and nitrogen indicator values, following its ecological requirements, but also with past deer browsing pressure. This result provides direct evidence for long lasting impacts of deer populations on plant species distribution. Combining two complementary traits, animal transport and herbivory avoidance, *C. germanicum* benefited from epizoochorous dispersal and, once settled, avoided deer browsing due to the presence of toxic proteins in its tissues. Due to the triggering role of ungulates, this plant species switched within a few decades from the status of rare to that of quasi-invasive.

Keywords : *Cynoglossum germanicum*, epizoochory, modelling, spatio-temporal dynamics

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.3 INTRODUCTION

Impacts of deer on woodland occur through various processes, affecting plant individuals and species communities (Russell *et al.*, 2001). Although local effects on plants - browsing or trampling for instance - are the most obvious, deer can also act at landscape scales as a vector for plant species dissemination (Gill et Beardall, 2001). Long distance seed dispersal is of major importance in plant species migration and colonisation of new sites (Cain *et al.*, 2000).

The role of large herbivores in the seed dispersal of vascular plants has already been clearly put forward (Malo et Suarez, 1998). Wild ungulates are likely to disperse species over even longer distances than domestic cattle (Bartuszevige et Endress, 2008). Seed dispersal is a multi-step process : fruiting bodies are produced by the parent plant, the animal catches the seeds, transports the seeds along game trails, the seeds are deposited at new sites where they may germinate (Wang et Smith, 2002). Wild ungulates can disperse plant diaspores through endozoochory by ingesting fruits or seeds in one place and rejecting them several kilometers away with a possibly enhanced capacity for germination (Willson et Traveset, 2000). Animals can also play a more passive role in the transport of diaspores through epizoochory (Couvreur *et al.*, 2008).

The epizoochorous dispersal of plant species by ungulates is mainly known through the analyses of seeds retention on natural (Heinken et Raudnitschka, 2002; Couvreur *et al.*, 2004; Schmidt *et al.*, 2004) or artificial (Hovstad *et al.*, 2009) animals fur. Directly correlating the observed patterns of expansion of epizoochorous species with traces of deer frequentation over large spatio-temporal scales has never been attempted. Such a correlation could be more easily detected for rare plants or exotic invaders (Almasi, 2000).

Cynoglossum germanicum Jacq. (*Borraginaceae*) is an epizoochorous biennial vascular plant, very rare in western European forests (Radcliffe, 1977; Sutory, 1988; Montserrat et Alejandre, 2005), in regression in England (Dony, 1977) and, most often, locally protected. It is botanically close to *Cynoglossum officinale* L., widespread in open habitats and invasive in North America (Dickerson et Fay, 1982) ; both species share the same type of seeds which can cling to animal furs by small hooks (glochids) on their external surface (De Jong *et al.*, 1990). *C. germanicum* is preferentially found

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

in mesic forests, nitrogen-rich sites and deer bed-sites (Rameau *et al.*, 1993). The question of a possible link between animal frequentation and the distribution of this epizoochorous species raised thanks to its remarkable abundance in the Arc-en-Barrois forest, north-eastern France.

Based on three large samplings of both vegetation and deer browsing, between 1976 and 2006, we were able to trace the colonization process of *C. germanicum* in this forest. In this paper we addressed the issue of the links between the spread of this species and wild-herbivore pressure. First we characterized the spatio-temporal dynamics of *C. germanicum*. Then, based on its epizoochorous dispersal mode, we hypothesized that the plant would settle more in highly browsed sites since they should be more frequented by herbivores. Thus, we tested whether the current distribution of *C. germanicum* depended on current or past herbivory pressure. The role of spatial variations in light and edaphic conditions was controlled for in this test.

5.4 MATERIAL AND METHODS

5.4.1 *Study site*

The national forest of Arc-en-Barrois, located in north-eastern France, is divided into two parts : the North Forest (8797 ha) and the South Forest (2191 ha). Both are deciduous boadleaved forests – mixed oak and beech stands, accompanied by hornbeam – but differ in their deer population dynamics. While large populations of red and roe deer exerted a strong pressure on vegetation in the North forest until the early 1980's, it always remained lower on the South forest (Boulanger *et al.*, 2009).

5.4.2 *Samples*

In 1976/1977 (hereafter referred as 1976), a network of 1035 plots was set up at the nodes of a regular grid (one plot per 10 ha, spaced 333 m apart). On each plot, a comprehensive inventory of the species occurring within a 400 m^2 circle was conducted in summer. Each species was assigned a cover-abundance coefficient according to the classical Braun-Blanquet (1964) scale, and woody species with shoots available to deer ($<$ 2 meter high) were assigned a

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

browsing coefficient according to the proportion of shoots browsed and the global morphology of the plants (Boulanger *et al.*, 2009). During this first inventory, soil variables were described : type of soil, rooting depth and description (texture and stoniness) of the horizons by 20-cm layers until digging was no longer possible. The network was partially resampled in 1981 (300 plots) and in 2005/2006 (hereafter referred as 2006), we resampled a subset of 326 plots (253 in the North Forest and 73 in the South Forest ; 217 in common with 1981). One of the criteria for resampling plots in 1981 and 2006 was the absence of traces of recent harvesting.

5.4.3 *Site characteristics*

We expressed local browsing pressure as a ratio between the amount of browsed versus available woody vegetation (Boulanger *et al.*, 2009). We calculated, for each site, mean indicator values for light and nitrogen using Ellenberg *et al.* (1992) species indicator values. These indicator values provide an ecological characterization of sites from the recorded vegetation (Diekmann, 2003). Multiple correspondence analyses applied to the soil variables table revealed one major axis : water constraint, i.e. dry superficial soils opposed to deeper and wetter soils with a higher water reserve (results not shown). We retained the site scores on this axis as a water constraint indicator variable.

5.4.4 *Statistical analysis*

We first aimed at testing the links between the distribution of *C. germanicum* and deer browsing pressure, and determining whether this distribution was a fact of current or past browsing pressure. We used a logistic regression to model the distribution of the species (presence-absence data) in 1981 as a function of browsing pressure in 1976 or 1981. In the same way, we modelled the distribution of *C. germanicum* in 2006, according to the browsing pressures observed in 1976, 1981 or 2006.

In a second step, if the model returned a significant effect of browsing pressure, we introduced environmental variables in the model to control for their potential confounding effects. For that, we built a multiple logistic regression to explain the distribution of *C. germanicum* as a function of

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

browsing pressure, water availability constraint and mean Ellenberg indicator values for light and nitrogen.

Because the values for browsing pressure were not normally distributed, this variable was square root transformed before running the models.

We used R version 2.8.1 (R Development Core Team, 2008) and the Design package (Harrell, 2008) for statistical computing. We standardized the explanatory variables before running the models. Statistical significance is set at $p<0.05$.

5.5 RESULTS

5.5.1 *Spatio-temporal pattern of C. germanicum distribution*

In 1976, *C. germanicum* was not recorded in the systematic survey of the vegetation. Figure 21 shows its spread from 1976 to 2006 in the Arc-en-Barrois forest. As shown, *C. germanicum* has never been recorded in the South Forest ; therefore, the following analyses considered data from the North Forest only.

The increases in frequency of *C. germanicum* between 1976 and 1981, and between 1981 and 2006 were both highly significant (Fisher's exact test $p<0.001$). In 1981, the 20 sites (8% of the sampled plots) where *C. germanicum* was recorded were aggregated and nearly all located in the north-western part of the forest. But by 2006 it occurred in 46% of the sampled plots, throughout the North Forest (Fig. 21).

5.5.2 *Relationship between C. germanicum distribution and deer browsing pressure*

Sites where *C. germanicum* was present in 1981 displayed a tendancy towards higher browsing pressure values. This difference was more conspicuous in 2006 (Fig.22).

The logistic regression model for the distribution of *C. germanicum* in 1981 showed no significant relationship with browsing either in 1976 or in 1981. The logistic regression models for the distribution of *C. germanicum* in 2006 showed significant and positive relationships with browsing in 1976 and to a lesser degree in 1981, but no relationship with browsing in 2006 (Tab.4).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 21.: Maps of the Arc-en-Barrois forest showing the location of the sampled plots in 1976, 1981 and 2006. Open circles : absence of *C. germanicum*. Black circles : presence of *C. germanicum*.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

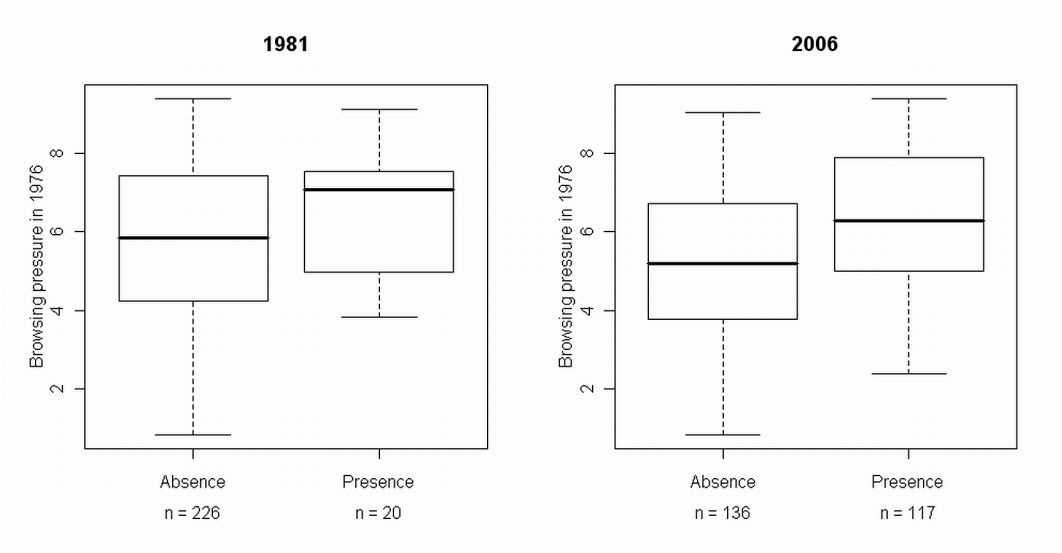


FIGURE 22.: Boxplots showing the distribution of the average (square root transformed to meet normality) browsing pressure in the plots where *C. germanicum* is either present or absent in 1981 and 2006 in the North forest.

We further analysed the model linking the distribution of *C. germanicum* observed in 2006 with browsing pressure measured in 1976 since it was based on the largest number of plots (n=253) and showed the most significant effect of browsing pressure. The distribution of *C. germanicum* in 2006 was strongly and positively correlated to mean Ellenberg indicator values for nitrogen and light, which had the highest standardized regression coefficients and the lowest P-values. Browsing pressure in 1976 still had a significant and positive effect, although slightly lower than in the previous models when it was the only predictor in the model. Water constraint did not play a significant role in *C. germanicum* distribution (Tab.4).

Given that nitrogen indicator values increased significantly between 1976 and 2006 in most of the plots, we tested whether the appearance of *C. germanicum* was related to these changes in nitrogen indicator values between 1976 and 2006, but no significant relationship was found.

5.6 DISCUSSION

As previous studies reporting the accelerating effect of deer on exotic plant invasions (Eschtruth et Battles, 2009),

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 4.: Logistic regression models of the distribution of *Cynoglossum germanicum*. Standardized regression coefficients (S.R.C.), standard error (S.E.) log-Likelihood ratio (log L.R.) and number of plots considered in the analyses (Sample size). PA : presence absence of *C. germanicum*, BP : browsing pressure, CIV-L : mean Ellenberg indicator values for light, CIV-N : mean Ellenberg indicator values for nitrogen and WaC : water constraint.

Response variable	Explanatory variable	S.R.C.	S.E.	Wald Z	P-value	log L.R.	Sample size
Model : PA1981~BP1981						0.81	246
PA1981	intercept	-2.44	0.24	-10.3	<0.0001		
	BP1981	0.21	0.23	0.9	0.37		
Model : PA1981~BP1976						2.07	243
PA1981	Intercept	-2.51	0.25	-10.06	<0.0001		
	BP1976	0.35	0.25	1.42	0.16		
Model : PA2006~BP2006						1.13	253
PA2006	Intercept	-0.15	0.13	-1.19	0.23		
	BP2006	0.13	0.13	1.06	0.29		
Model : PA2006~BP1981						8.82	177
PA2006	Intercept	0.038	0.15	0.25	0.80		
	BP2006	0.47	0.16	2.87	0.0041		
Model : PA2006~BP1976						17.68	253
PA2006	intercept	-0.15	0.13	-1.11	0.27		
	BP1976	0.55	0.14	4.05	<0.0001		
Model : PA2006~BP1976 +CIV-L +CIV-N +WAC						65.22	253
PA2006	intercept	-0.18	0.14	-1.23	0.22		
	BP1976	0.41	1.15	2.64	0.0082		
	CIV-L	0.98	0.18	5.32	<0.0001		
	CIV-N	0.69	0.17	4.15	<0.0001		
	WaC	-0.17	0.15	-1.13	0.26		

we observed a positive effect of deer on the spread of the rare *C. germanicum*. But, contrasting with other studies, we could highlight an *in situ* association between spatial variations in deer browsing pressure and the appearance of *C. germanicum*. We analysed its spatio-temporal pattern of progression over 30 years, at two different spatial scales : within and between forests.

C. germanicum appeared only in the northern forest, which had the highest browsing pressure associated to the highest deer populations. In this forest, the occurrence of *C. germanicum* today is associated with sites that used to be highly browsed. In 1981 (i.e. : during the early stage of spread), the absence of a relation between browsing pressure and the distribution of *C. germanicum* suggests a pattern of progression that has already been described by Wiser *et al.* (1998) : because of dispersal limitations in forests (wind is not as efficient as in open landscapes), an invader species settles primarily in a subset of sites with no clear pattern. We suppose that, in 1981, *C. germanicum* occurred mainly near the sites where it had been directly introduced, and was dispersed by the animals themselves moving through the area. However, we noted that the 1981 sites of appearance were either located near the borders of the forest or near disturbed areas (exotic tree plantation and abandoned agricultural lands) in agreement with the effective ecological niche of the species.

The analyses for 2006, which took nitrogen, light and edaphic factors into account, clearly underlined the nitrophilous and light-demanding character of *C. germanicum*. This suggests a possible effect of nitrogen atmospheric deposition, which remained high during the last 30 years in north-eastern France, on the spread of the species. However, we did not observe any correlation among plots between the appearance of *C. germanicum* and changes in Ellenberg nitrogen indicator values between 1976 and 2006.

Even accounting for these main components of the species' niche, browsing pressure still explain a significant part of its distribution. We also showed that past browsing pressure was more closely related to the distribution of *C. germanicum* than current browsing pressure. This suggests either that most of the dispersal events due to deer occurred in the early 80's or that deer frequentation favourably modified the habitats, but *C. germanicum* has benefitted of this effect only after a long time lag due to a slow disper-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

sal. Further interpretations of these results depend on the meaning given to the browsing pressure measured on each plot. If we assume that browsing intensity is an indicator of site frequentation by the animals, the mechanism for the expansion of *C. germanicum* is seed dispersal on the fur of deers. On the other hand, browsing pressure can be seen as an indirect indicator of various effects of deer on the ecosystem, that facilitate the settlement or maintenance of *C. germanicum* through soil or biotic disturbances (Knight *et al.*, 2009b). Selective deer herbivory is likely to modify interspecific competition within the plant community by promoting low-preference species (Horsley *et al.*, 2003). *C. germanicum*, like others species of the same genus, has a high content in pyrrolizidine alkaloids, playing a role of chemical defence towards roe deer (Mattocks et Pigott, 1990; Eigenbrode *et al.*, 2008). This chemical avoidance increases the competitive ability of *C. germanicum* in communities subjected to herbivory pressure (Côté *et al.*, 2004).

These two traits, epizoochorous dispersal mode and toxicity, very rarely occur simultaneously among forest plant species. This combination allows *C. germanicum* to escape from the evolutionary compromise between being eaten and being transported (Vellend *et al.*, 2006a) especially relevant for endozoochorous species.

Such dual effects of animal seed transport and plant competitive ability have already been shown by Eichberg *et al.* (2005) in the case of the rare epizoochorous species *Jurinea cyanoides*. They demonstrated experimentally that sheep transport the seeds and enhance their incorporation into the soil by trampling.

5.7 CONCLUSION

This study shows the positive impact of deer populations on the rare *Cynoglossum germanicum*, which is protected in three regions in France. Some combinations of plant traits appear favourable in a context of high herbivory pressure. It may be worthwhile to identify in other contexts such epizoochorous and toxic species, which make them possible candidates for invaders. Another conclusion from our work is that deer populations have long-lasting after-effects on understory plant community dynamics.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank P. Behr, T. Paul, C. Kieffer, D. ESilva, R. Chevalier, S. Barbier, G. Gougon, Y. Boscardin, J. Lenoir, M. LeCorre and M. Leclere for help during the fieldwork, H. Martin who made the maps, the *Office National des Forêts* for the lively interest they expressed in our study and V. Moore for English corrections. We also friendly thank J.-Y. Barnagaud, A. Marell, Y. Paillet and V. Pellissier for helpful comments on earlier versions of this manuscript.

This work was financially supported by the French Ministry in charge of the Environment and the *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage*.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

5.9 CONCLUSION SUR LA PROGRESSION DU CYNOGLOSSE

Le patron de progression du Cynoglosse en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois est remarquable tant spatialement que temporellement. Totalement absente en 1976, localement présente en 1981, elle est présente sur un grand nombre de placettes en 2006, et uniquement sur le massif Nord, c'est-à-dire celui ayant abrité les plus fortes populations de cervidés.

Les analyses de la répartition du Cynoglosse n'ont pas montré de tendance nette en 1981, mais en 2006, elles mettent clairement en avant (i) son caractère rudéral (nitrophile et héliophile) et (ii) une tendance à être d'autant plus présente que la pression d'abroutissement était forte.

La pression d'abroutissement semble donc, au moins en partie, déterminante pour la présence du Cynoglosse. S'ouvrent alors deux interprétations possibles :

- la pression d'abroutissement comme indicateur de la fréquentation des placettes. En considérant cette hypothèse, la dispersion par les animaux apparaît être le mécanisme par lequel le Cynoglosse a pu se répandre sur le massif Nord ; ici démontré à l'aide de données spatialement explicites. L'absence de cette espèce sur le massif Sud indiquerait soit que les cervidés ne passent pas d'un massif à l'autre, soit que le processus est en cours et n'a pas encore atteint ces zones.
- la pression d'abroutissement comme gradient de pression d'herbivorie sur la communauté végétale. La présence de molécules répulsives dans ses feuilles (les pyrolizidines) confère au Cynoglosse un avantage compétitif au sein des communautés végétales en présence de cervidés. Ainsi serait il favorisé au sein des communautés soumises à une forte pression d'herbivorie.

Finalement, il est probable que, à l'instar d'autres espèces épiezoochores, les deux mécanismes présentés ci-dessous s'ajoutent pour donner au Cynoglosse d'Allemagne un avantage évolutif considérable à l'échelle de la communauté (compétition inter-spécifique) et du paysage (dispersion).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les résultats obtenus à l'issue de ce ré-échantillonnage, à 30 ans, de la flore et de la pression d'herbivorie ont permis d'identifier les modalités de l'impact du cerf sur certains paramètres de la végétation accompagnatrice forestière. A l'aide d'un dispositif assez singulier, nous avons pu isoler les espèces les plus sujettes à l'abroutissement des plus délaissées et isoler la part attribuable à la pression d'herbivorie dans les changements de flore observés.

La forêt d'Arc-en-Barrois est cependant assez singulière de par son contexte biogéographique et ses conditions de pression d'abroutissement (reflets des évolutions de populations animales). Et les imperfections dont souffraient les données (effet opérateur notamment) ont compromis toute investigation concernant les effets des cervidés sur la diversité spécifique des communautés.

Les inventaires floristiques, rigoureusement menés et contrôlés, des placettes du réseau RÉNÉCOFOR permettent d'envisager, à l'échelle de la diversité des forêts françaises, l'analyse d'effets généraux des cervidés sur la végétation du sous bois.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6

RÉNÉCOFOR : UNE APPRÉCIATION A L'ÉCHELLE NATIONALE

Placette CHS57b, FD Amelécourt, les fleurs d'*Anemone nemorosa* sont plus abondantes en enclos, car protégées des consommations par les chevreuils, *photographie V.Boulanger*

Article :
Boulanger Vincent, Mårell Anders, Archaux Frédéric, Paillet Yoan, Heuzé Patricia, Saïd Sonia, Baltzinger Christophe & Dupouey Jean-Luc *et al.* [1]
Deer maintain high levels of ground flora diversity in French forests : indirect effects on understory light conditions.
en préparation

1. La liste d'auteurs sera complétée par la suite.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

Comme présenté dans le chapitre 2, l'enclos est un outil précieux pour comparer l'état et la dynamique de la végétation avec et sans grands herbivores.

En s'appuyant sur la comparaison des les relevés floristiques du réseau RÉNÉCOFOR, effectués en enclos et en exclos, nous analysons, à l'échelle nationale, les différenciations de la végétation entre les deux milieux sur une période de 10 ans (1995-2005). Grâce à des mesures précisément contrôlées, nous pouvons désormais envisager les effets des cervidés sur la biomasse et les diversités spécifique (particulièrement la richesse) et fonctionnelle (caractères indicateurs des espèces) des communautés. Nous analysons également les effets de la mise en défens sur l'abondance régionale des espèces (fréquence sur l'ensemble réseau).

Pour ne pas s'arrêter à une analyse binaire (avec VS sans ongulés), nous utilisons les indicateurs locaux de densité de population, définis au chapitre 2 pour (i) déterminer si les effets des ongulés sont graduels (d'autant plus marqués que les densités de populations sont élevées) et (ii) discriminer les effets des différentes espèces d'ongulés (cerf, chevreuil, sanglier, chamois ou mouflon).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.2 ABSTRACT

(308 words) The recent increase in wild ungulate populations in woodlands occurring in many industrialised countries is another aspect of the global changes currently running. Although the consequences of deer over-abundances are widely described, the effects of ungulate populations on understory plant diversity within managed forest ecosystems have never been assessed at a wide scale. We used ground vegetation censuses from the RÉNÉCOFOR network, collected in 1995, 2000 and 2005 inside and outside 82 exclosures distributed throughout France, chosen as representative of the diversity of French managed forest stands. We analyzed the differentiation in vegetation covers and diversity that occurred over 10 years, between an ungulate free zone (enclosure) and the exclosure zone, with free ranging ungulates. We linked these comparisons with local population estimations of the five main forest ungulates (Wild boar, Red deer, Roe deer, Chamois and Mouflon), according to the national hunting statistics.

Over ten years, species richness in the herbaceous layer showed greater increase outside than inside the exclosures (+3.2 species) while species richness and cover of the shrub layers showed grater increase inside than outside the exclosures. Ground-flora composition shifted progressively toward less heliophilous communities inside the exclosures. Occurring in most of the plots, *Rubus fruticosus* showed a strong progression, both in shrub and herbaceous layers when ungulates were excluded. Correlations between ungulate population estimations and differences between exclosure and exclosure vegetation parameters revealed notably positive effects of wild boar on species richness of the herbaceous layer and on the proportion of bare soil. The difference in the cover of low shrub layer increased with roe deer population. We concluded that roe deer is a important regulating factor for development of the shrub layer, thus ensures light availability for the herbaceous layer and consequently maintains higher species richness of the ground-flora.

6.3 INTRODUCTION

Herbivores affect overall plant species diversity by modifying local colonization and extinction dynamics (Olff et

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Ritchie, 1998). In forest ecosystems, large herbivores can enhance local colonization processes by introducing seeds of less common species to new sites from a regional species pool through endo- and epizoochory (Vellend *et al.*, 2003; Heinken *et al.*, 2006; Eycott *et al.*, 2007). Furthermore, forest ungulates generate small-scale disturbances (e.g. by grubbing, scraping resting sites and trampling ; Welander (2000); Adrados *et al.* (2008)) that may favor germination and seedling establishment at disturbed micro-sites, similarly to grasslands (Bullock *et al.*, 1995; Lavorel *et al.*, 1998). On the other hand, selective foraging on flowering shoots decreases current and subsequent years' reproductive input (Knight *et al.*, 2009a), reducing overall seed input at local and regional scales. Selective foraging also affects local extinction processes, either directly through the consumption of palatable plant species that increases local death rate within plant populations or indirectly by changing the inter-specific competitions (Côté *et al.*, 2004) ; when affecting rare and less common plant species, such mechanisms may lead to species extinctions (Fletcher *et al.*, 2001). The gains or losses in plant diversity in a given site will thus depend on the balance between the local colonization and extinction rates, plant resistance and tolerance given local environmental conditions as well as current and historical ungulate densities.

High deer densities in North America have changed plant community structure and composition in temperate broadleaved and coniferous forests (Waller et Alverson, 1997; Russell *et al.*, 2001; Rooney, 2009). This situation led to plant community shifts towards alternate stable states (Stromayer et Warren, 1997; Augustine *et al.*, 1998), but also caused local extirpations of native plant species (Miller *et al.*, 1992; Rooney et Dress, 1997) and reduced local plant diversity (Balgooyen et Waller, 1995; Stockton *et al.*, 2005). Situations of deer over-abundance favored the development of unpalatable or browse-tolerant plant species to the detriment of highly palatable or browse-intolerant species (Augustine et McNaughton, 1998), and caused biotic homogenization of plant communities (Rooney *et al.*, 2004). However, Stewart *et al.* (2009) showed that low to moderate levels of North American elk population densities increased plant species diversity indirectly through changes in aboveground primary productivity. Altogether, these results seem to agree with the intermediate disturbance hypothesis (Grime, 1973;

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Horn, 1975; Connell, 1978),and its adaptation to herbivore grazing systems (Milchunas *et al.*, 1988). We would therefore expect a unimodal relationship between forest plant species diversity and ungulate densities, where the maximum would fall somewhere between low and high densities, depending on the evolutionary browsing history and environmental conditions.

As in North America, populations of ungulates expanded and increased in density during the last decades in Europe (Gill, 1990; Fuller et Gill, 2001) and Asia (Kaji *et al.*, 1988). The French national hunting statistics for red deer (*Cervus elaphus* L.), roe deer (*Capreolus capreolus* L.) and wild boar (*Sus scrofa* L.) reveal that it increased fourfold over the last 20 years (source : "Réseau Ongulés sauvages ONCFS- FNC-FDC"). Consequently, high deer densities caused species-specific local damages to forest regeneration (Ballon *et al.*, 2005; Heuzé *et al.*, 2005a), and site-specific plant community changes (Kirby et Thomas, 2000; Corney *et al.*, 2008). However, to our knowledge, no study in Europe has assessed the impacts of wild ungulates on plant species diversity in managed forest ecosystems across wide environmental gradients.

High quality, long-term monitoring programs of plant community changes are rare, especially at large spatial scales and in forest ecosystems. Their success depends, as for other environmental long-term monitoring programs, on being ecologically relevant, statistically consistent and cost-effective (Caughlan et Oakley, 2001). The implementation of quality assurance and control plans throughout the monitoring period is another key-point (Shampine, 1993). In particular, forest vegetation monitoring programs are prone to identification errors and high overlooking rates (Archaux *et al.*, 2009), where long lapses of time between sampling periods may introduce biases due to changes in teams of botanists (Archaux, 2009). In France, the national long-term monitoring network of forest ecosystem (RÉNÉCOFOR, derived from the ICP Forest Level 2) has tried to overcome some of these shortcomings by implementing a quality assurance program, including regular calibration meetings. The RÉNÉCOFOR program provides, among other things, data on plant community changes over a period of ten years derived from coupled surveys inside and outside 102 exclosures distributed all over French managed forests. These data give a unique opportunity to evaluate the ge-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

neral effects of wild ungulates on ground layer vegetation across wide environmental gradients including most of the common forest types in France. Exclosure experiments have proven to be a useful tool to detect vegetation changes and impacts of large forest ungulates from plant individuals to communities (Russell *et al.*, 2001; Horsley *et al.*, 2003).

Here, we analyze changes occurring over the last ten years inside and outside exclosure plots in a subset of 82 mature forest stands distributed across France. We expected the recent development of ungulate populations to have a strong impact on vegetation structure, composition and diversity. We first aimed at assessing changes in vegetation cover, species richness and composition induced by the suppression of ungulate presence. Second, we analyzed the effects of density and presence of the five main ungulate species that occur in French forests (red deer, roe deer, chamois, mouflon and wild boar) in order to discriminate the relative importance of their impacts on forest understory vegetation.

6.4 METHODS

6.4.1 *Study area*

We used vegetation data sampled within the RÉNÉCOFOR network, a long term monitoring program of French forest ecosystems that is part of the ICP Forest Level II program (http ://www.icp-forests.org/). This network includes 102 permanent plots located in public forests and is stratified according to the major commercial tree species in metropolitan France (Figure 23). All plots were established in mature stands and include exclosures covering around 0.5 ha, were built in 1993-1994 in order to protect scientific equipment. These exlosures are constructed in wire mesh, 2m tall, so that large mammals cannot enter this area. The management regime followed standard silvicultural practices (e.g. thining) and were the same inside and outside the exclosures. Because all plots were not surveyed consistently each time (one relevé missing either in spring or in summer at one of the sampling dates, see below), or were impacted by domestic cattle or pigs (in Corsica) we restrained our analysis to 82 plots. Elevation ranges from 5 to 1700 m above sea level and a wide variety of bio-climatic conditions are represented (Alpine, Atlantic and Continental ; Lat. 42°51'N

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

- 50°10′N ; Long. 3°32′W - 7°08′E). Seventeen among those 82 plots were damaged by the storms Lothar and Martin in December 1999, removing between 10% and 100% of the total number of trees.

6.4.2 *Vegetation Data*

Vegetation was sampled in 8 subplots of 100 m^2 (50 m x 2 m) : 4 subplots inside the fenced area (treatment) and 4 subplots outside (control). At each subplot, a team of two to four observers, with at least one local botanist, recorded the abundance-dominance (Braun-Blanquet, 1964) of plant species following . All plant species were recorded, distinguishing between four vegetation layers : trees ($>$ 7 m), high shrubs (2-7 m), low shrubs (0.3-2 m), herbaceous ($<$ 0.3 m). A quality assurance program, including calibration meetings the year before and the year of sampling, was used to limit observer effects on plant censuses (Archaux *et al.*, 2009). Plots were monitored for the first time in 1995, then resampled in 2000 and 2005. Vegetation was sampled both in spring (between March 15th and April 30th) and summer (between June 15th and July 15th). We merge the samplings of spring and summer, retaining the maximum abundance-dominance coefficient so that we have all the potential flora of the year for each plot. Species names followed the Flora Europaea nomenclature (Tutin *et al.*, 1968-1993).

6.4.3 *Estimation of ungulate population densities*

We used national hunting statistics in order to estimate herbivore pressure at study plots ("Réseau Ongulés sauvages ONCFS- FNC-FDC"). Hunting statistics were available at the level of municipalities (in average 1200 ha of forested area) for wild boar (annually) and roe deer (1993, 1998, 2002 and 2007), and at the level of management units (in average 20000 ha of forested area) for red deer (1995, 2000 and 2005). Population sizes estimations, based on observations made by hunters and wildlife managers, were also available for chamois (*Rupicapra rupicapra* L. in the Alps and *Rupicapra pyrenaica* Bon. in the Pyrenées ; 2005) and mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. ; 2005).

We defined a circular buffer zone around each plot (radius = 6km), and hunting statistics were collected for all

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

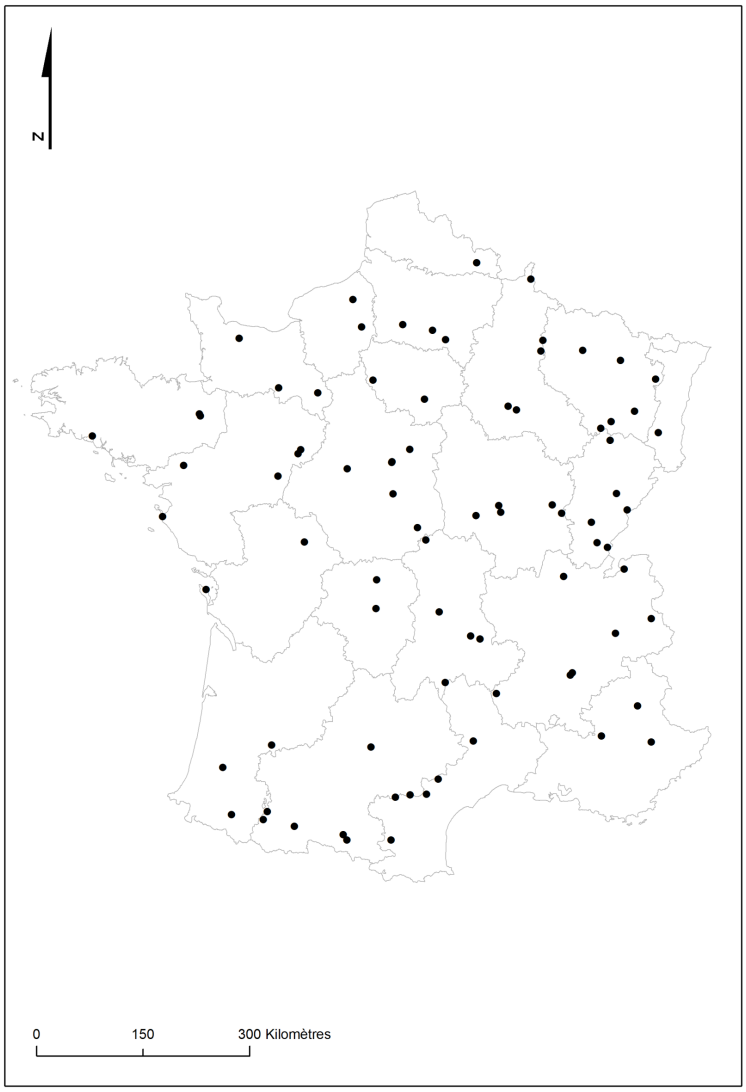


FIGURE 23.: Map showing the location of the 82 plots in France.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

municipalities or management units intercepted. For each available hunting season, we estimated ungulate densities as the ratio between the number of animals killed and the surface area of woodland of each municipality or management unit. We excluded data for(i) municipalities with less than 10% of woodland area in order to avoid aberrant density values of animals killed and (ii) management units intercepted by the buffer but for which the plot itself was not included in any management unit.

We are aware that annual hunting statistics is not an ideal descriptor of local population densities (Pettorelli *et al.*, 2007), and that this type of data may provide a poor quantitative estimate of the pressure exerted by ungulates at study plots. However, we assume that this data could allow us to discriminate between areas with low to high herbivore pressure, as we compare study plots that are distant apart and thus encompass wide environmental gradients. For example the observed harvest data for wild boar and roe deer varied up to 100-fold.

6.4.4 *Data analysis*

6.4.4.1 *Temporal effects of ungulate exclusion on vegetation changes*

VEGETATION COMMUNITY DESCRIPTORS We computed overall species richness per vegetation layer for each subplot (n=656) and sampling year (n=3) ; for the "herbaceous layer" (height<0.3m), we also computed Shannon's diversity index. To test for different responses in relation to herbivore forage preferences, we separated herbaceous plant species into five functional groups (woody browse, forbs, ferns, sgrasses and sedges) and computed the species richness for each group per subplot and sampling year.

We analyzed temporal changes in species composition between exclosure and control plots using Ellenberg indicator values for light (L), temperature (T), soil moisture (F), acidity (R) and nitrogen (N), which represent the ecological affinities of the different plant species (Ellenberg *et al.*, 1992). Ecological site characteristics were calculated at the plot level for each sampling date, as the mean of indicator values of the species present and for which an indicator value is available. The use of such technique is common in vegetation ecology to derivate site ecological characteristics

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

from vegetation relevés and interpret temporal changes in ground flora composition (Diekmann, 2003). At each date, we aggregated the relevés of the four subplots inside and the four subplots outside the exclosure. This allowed us to avoid empty subplots and compute reliable estimations of ecological site characteristics using the Ellenberg indicator values despite the robustness of these indicators to the completeness of the relevés (Ewald, 2003).

OVERALL COVER OF VEGETATION LAYERS The cover of vegetation layers was visually estimated only in 2000 and 2005. As estimates were missing for 1995, we computed the overall covers at the level of subplot as the sum of the abundance-dominance coefficients recorded in summer, previously converted into percentages (+ : 0.5%, 1 : 2.5%, 2 : 15%, 3 : 37.5%, 4 : 62.5% and 5 : 82.5%). This method led to cover estimations over 100%. As the correlations between the two methods were high (Spearman's ρ ranging between 0.83 and 0.93 for the different years and vegetation layers), we retained the computed covers, giving estimates for the three sampling years.

SPECIES OCCURRENCES AND ABUNDANCES We analyzed changes in presence and absence of the most common species, and excluded less common and rare species from analyses. The criterion was that the species was recorded at least 40 times (out of the 8 subplots x 82 plots x 3 years = 1968 units). Among the species occurring in the low shrub layer, 32 species were analysed ; in the herbaceous layer, 92 were analysed . For each species that met this criterion, we restricted analyses to the subset of plots where the species was recorded at least in one subplot during the 3 sampling years. We converted abundance-dominance coefficients into cover percentages as we did for the overall cover of vegetation layers (see above).

STATISTICAL MODELS Changes in species occurrences (absence/presence), abundances, richness and diversity, as well as overall covers of vegetation layers were analyzed using generalized linear mixed effects models (GLMM) with time ()1995, 2000, 2005), exclosure (in/out) and the interaction between time and exclosure as fixed effects, and subplot nested within plot as random effect. All data on species richness showed right-skewed distributions. In or-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

der to take into account this non-normality, we square-root transformed the data for the herbaceous layer. As the data for the low and high shrub layers contained many zeros and were over-dispersed, we specified quasi-poisson error terms in the GLMM. We also specified a binomial error term for analyses of species occurrences. Through aggregating the subplots inside and outside the exclosure for the computation of indicator values, we modified the design of the study ; so far we based our analysis on graphics showing the changes in mean indicator values per year and per treatment, and the standard error associated (Di Stefano, 2004).

6.4.4.2 *Linking exclosure effects after ten years with ungulate densities*

For wild boar, we used harvest data calculated as the average for the years (n-1), n and (n+1), where n represents the sampling year for vegetation. Similarly, we computed estimations of roe deer densities of animals killed as the averages between the two nearest values around the vegetation sampling year. Years of vegetation sampling corresponded to the data available for red deer (1995, 2000, 2005) while data for mouflon and chamois were only available in 2005 corresponding to the last vegetation sampling year. Given the large size of management units for chamois, mouflon and red deer, we only considered presence or absence of these species. We analyzed the relationships between estimated ungulate densities in 2005 and the differences (exclosure - enclosure) in (i) species richness and (ii) observed overall cover of the layers. For each plot and each variable, we computed the average of the four subplots inside on the one hand and the four subplots outside on the other hand. Given the non-normal distribution of the data, we used either Spearman's rank correlation tests for roe deer and wild boar or Wilcoxon rank-sum tests for red deer and mountain ungulates (comparing sites where they are present and sites where absent).

All analyses were done using R 2.8.1 with lme4 (Bates et Maechler, 2009) and multcomp (Hothorn *et al.*, 2009) packages. Significance tests in linear mixed effects models were computed according to the "general linear hypotheses" (Hothorn *et al.*, 2008).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.5 RESULTS

6.5.1 *Changes in species richness and diversity*

We found significant effects of of time, treatment and the interaction on species richness both in the high and low shrub layers, indicating that (i) overall species richness increased over time, (ii) species richness was higher inside than outside the exclosures and (iii) the difference in species richness between inside and outside the exclosures increased over time. After ten years of exclosure, respectively in the high and low shrub layers, there was on average 0.5 species (i.e. 21% of the standard deviation) and 1.2 species (i.e. 29% of the standard deviation) more inside than outside the exclosures.

Time, treatment and the interaction had highly significant effects on species richness of the herbaceous layer but showed an opposite pattern : species richness was always lower inside the exclosure than outside, it increased both inside and outside but species richness increased more outside than inside the exclosure (Figure 24, Table 5). The initial difference in species richness between inside and outside the exclosures was 0.4 on average (i.e. 3% of the standard deviation) ; after ten years it came to 3.2 (i.e. 23% of the standard deviation). Shannon's diversity index followed the same pattern (Table 5).

6.5.2 *Changes in species composition*

Treatment and the interaction time*treatment had significant effects on species richness of broadleaf herbs, grasses and sedges whereas they were not among the groups of woody browse and ferns. This suggests that the groups of species that mainly progressed outside were broadleaf herbs, grasses and sedges (Figure 24, Table 5).

Mean Ellenberg values for light and nitrogen significantly differed between enclosure and exclosure. The patterns of change in light values showed that the communities inside the exclosures became more shade tolerant than the communities outside (Figure 25B), with a mean difference of 0.007 (i.e. 1% of the standard deviation) in 1995 and a mean difference of 0.083 (i.e. 12% of the standard deviation) after 10 years. Between 1995 and 2000, the mean indicator value for Light decreased more inside (from 5.14 to 5.07) than

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

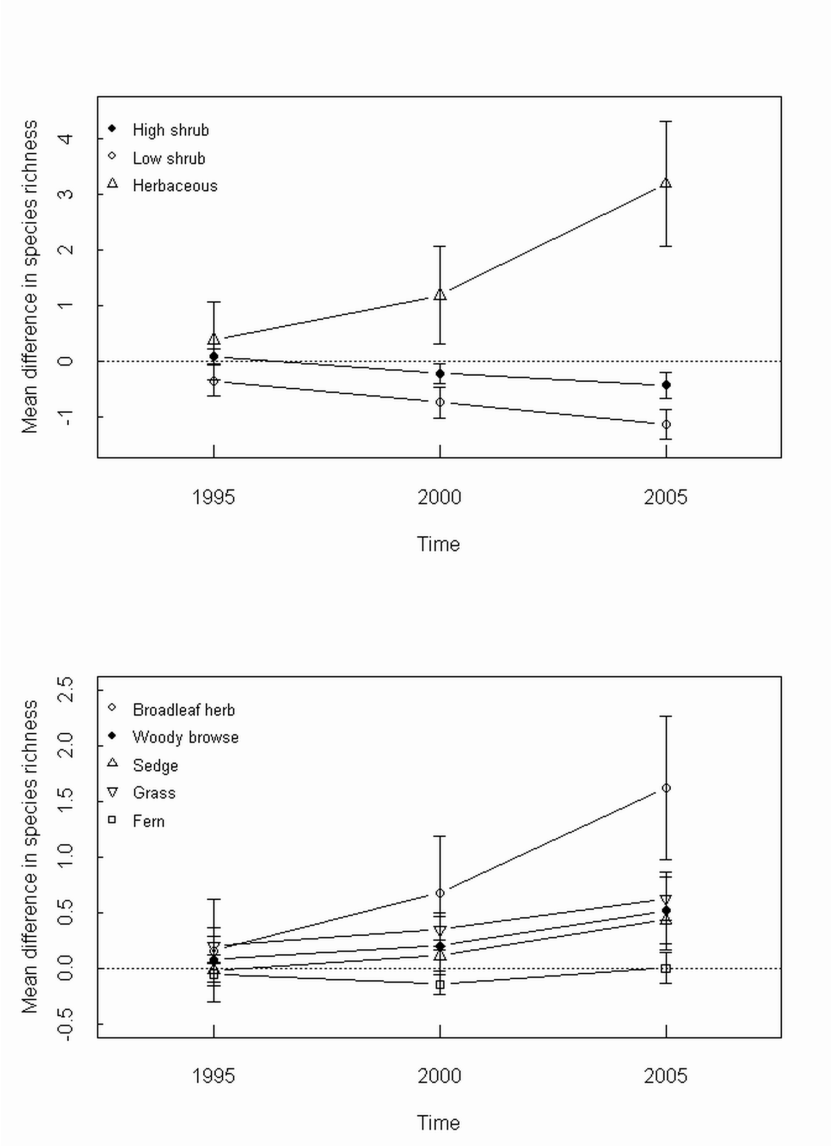


FIGURE 24.: Change in the difference in species richness between outside and inside the exclosure. A : per vegetation layer. B : per forage type in the herbaceous layer. The error bars represent the 95% confidence interval.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 5.: Linear mixed model effects of time, exclosure and their interaction on species richness in the three layers, on Shannon's diversity index of the herbaceous layer and on the species richness in the different groups of species in the herbaceous layer. Standardized regression coefficients and significance level of the multiple comparison test (***<0.001<**<0.01<*<0.05<(*)<0.1)

Layer	Index	1995		2000		2005		Intercept	Year	Treatment	Year*Treatment
		In	Out	In	Out	In	Out				
High shrub	richness	1.4	1.5	1.9	1.6	2.5	2.0	0.020 ns.	0.136 ***	0.121 ***	0.097 ***
Low shrub	richness	5.0	4.7	5.7	4.9	6.8	5.6	1.371 ***	0.075 ***	0.168 ***	0.045 **
Herbaceous	richness	17.1	17.5	17.8	18.9	20.6	23.8	4.264 ***	0.259 ***	-0.164 ***	-0.121 ***
	Shannon's diversity							2.725 ***	0.115 ***	-0.087 ***	-0.048 **
broadleaf herbs	richness	7.4	7.6	7.4	8.0	8.2	9.8	1.647 ***	0.013 ns.	0.104 ***	0.066 ***
Ferns	richness	1.4	1.3	1.5	1.3	1.6	1.6	-0.222 ns.	0.055 ns.	-0.041 ns.	0.012 ns.
grass	richness	1.9	2.1	1.8	2.2	1.9	2.6	0.394 ***	-0.005 ns.	0.183 ***	0.076 ***
sedge	richness	1.7	1.7	1.6	1.8	1.8	2.3	0.159 ns.	0.024 ns.	0.091 *	0.034 *
woody browse	richness	4.8	4.8	5.4	5.6	7.1	7.6	2.325 ***	0.196 ***	0.045 (*)	0.035 ns.

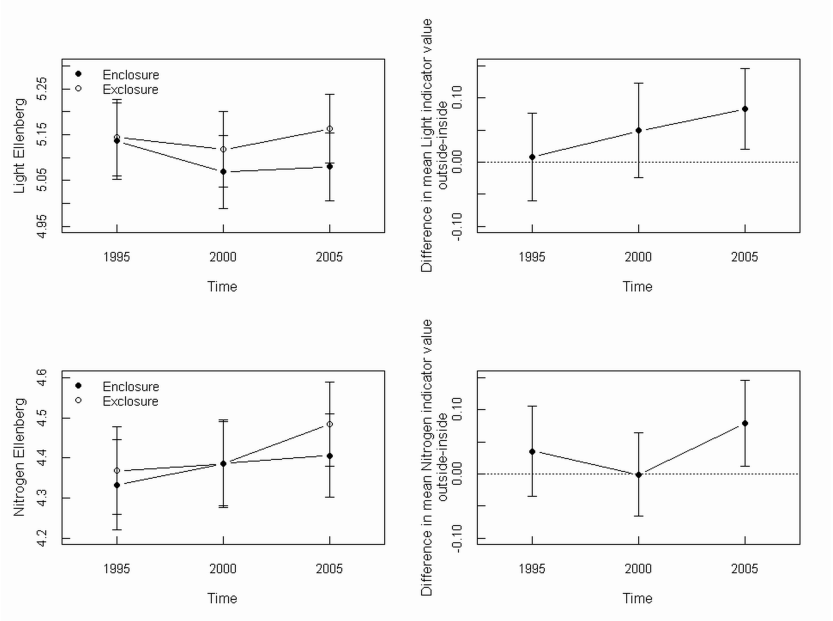


FIGURE 25.: Change in Ellenberg light (A) and nitrogen (C) indicator values inside and outside the exclosures ; temporal change in the difference between outside and inside the exclosures (B and D). The error bars represent the standard error on the mean (A and C) and the confidence interval at 95% (B and D).

outside (from 5.14 to 5.12) ; the decrease is more marked inside. Between 2000 and 2005, this indicator increased less inside (from 5.07 to 5.08) than outside (from 5.12 to 5.16) (Figure 25A). The pattern of change in Nitrogen is somewhat different. Initially, the nitrogen indicator was higher outside (mean nitrogen indicator value : 4.37) than inside (mean nitrogen indicator value : 4.33) the exclosures. Between 1995 and 2000, this indicator increased more inside (from 4.33 to 4.39)than outside (from 4.37 to 4.38), leading to no difference between inside and outside in 2000. Between 2000 and 2005, the nitrogen indicator increased sharply outside the exclosures (from 4.38 to 4.48), but less inside (from 4.38 to 4.40). Finally, after 10 years, the nitrogen indicator is higher outside than inside the exclosures (mean of the differences = 0.079, i.e. 8.42% of the standard deviation).

6.5.3 *Changes in the cover of the vegetation layers.*

Time had a significant and positive effect on the overall cover of the tree layer that increased by 6% from 1995 to

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

2005 (Table 6, Figure 26). Both the models for high and low shrub layers revealed significant effects of time (positive) and exclosure (negative) (Table 6). Covers of those layers increased over time and were always higher inside than outside the exclosures. Magnitude of temporal changes differ between inside and outside the exclosure (Figure 26). Cover of the high shrub layer increased both inside and outside but the increase was higher inside the exclosures than outside (mean differences : 1995, 1.8% representing 12.2% of the standard deviation, 2005, 3.6% representing 22.8% of the standard deviation). Overall cover of the low shrub layer remained stable outside the exclosures (Table 6) whereas it increased inside, mainly between 2000 and 2005 (by 8.2% representing 34% of the standard deviation in 2000). Cover of herbaceous layer increased over time ($p<0.001$) by 4.5% inside and by 8.2% outside the exclosures, but neither exclosure nor the interaction between exclosure and time had significant effects.

6.5.4 *Species responses to exclosures*

6.5.4.1 *Low shrub layer*

Only *Abies alba* (n=24 plots) showed significant effects of both exclosure ($Z=2.59$, $p=0.029$) and the interaction between time and exclosure ($Z=-3.61$, $p<0.001$) ; this species being more frequent outside but increasing more inside the exclosures. *Rubus fruticosus* (n=65 plots) showed only a significant effect of the interaction between time and treatment ($Z=-3.82$, $p<0.001$) and *Hedera helix* (n=41 plots) showed a marginally significant effect of the interaction between time and treatment ($Z=-2.08$, $p=0.094$). The occurrences of these two species increased more inside than outside the exclosures. The cover of *Rubus fruticosus* increased significantly more inside than outside the exclosures ($Z=-3.82$, $p<0.001$).

6.5.4.2 *Herbaceous layer*

Among the 92 species analysed, the effect of time was significant for 32 species : 29 species increased and 3 species (*Cardamine pratensis*, *Festuca altissima* and *Poa nemoralis*) decreased in frequency over time. The exclosure had a simple effect for 3 species : *Convallaria majalis* was more frequent outside than inside whereas *Epilobium angustifolium* and *Geranium robertianum* were more frequent inside than outside.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

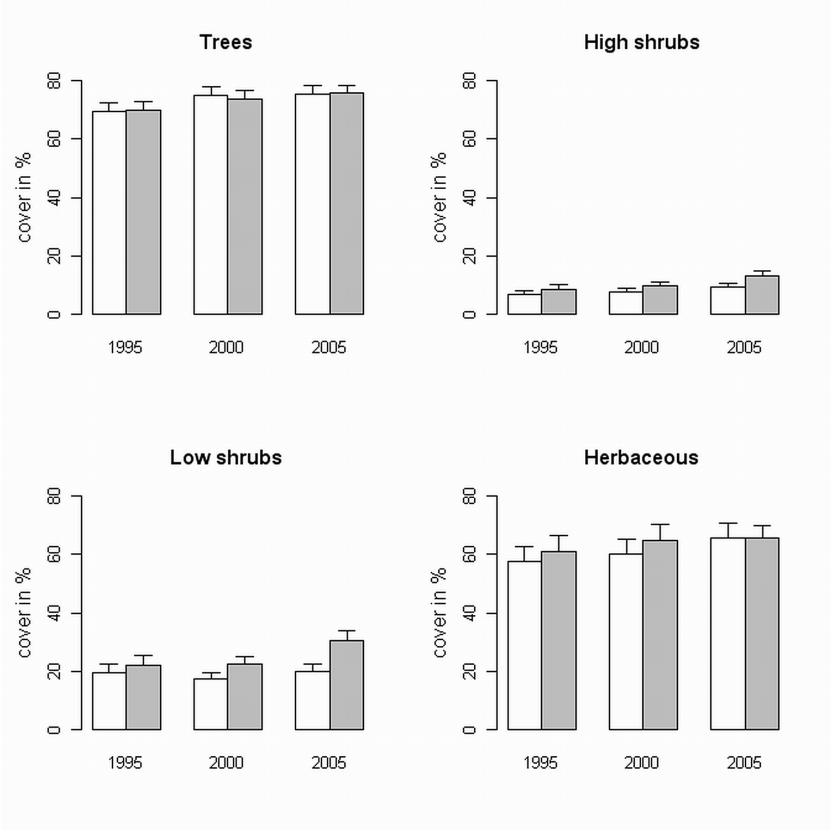


FIGURE 26.: Barplots showing the changes in cover of the 4 layers of vascular vegetation, outside (white bars) and inside (grey bars) the exclosures. The error bars represent the standard error.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 6.: Linear mixed model effects of time, exclosure and their interaction on the overall cover of the four vegetation layers. Standardized regression coefficients and significance level of the multiple comparison test (***<0.001<**<0.01<*<0.05<(*)<0.1). Values of the low and high shrub layers were log transformed, and values of the herbaceous layer were square root transformed before analysis.

Layer	1995		2000		2005		Intercept	Year	Treatment	Year*Treatment
	In	Out	In	Out	In	Out				
Trees	69.9	69.2	73.6	74.9	75.6	75.2	73.09 ***	2.45 **	-0.04 ns.	-0.10 ns.
High shrubs	8.7	6.9	9.8	7.9	13.0	9.4	1.39 ***	0.17 ***	0.15 **	0.09 (*)
Low shrubs	22.1	19.6	22.5	17.2	30.7	20.0	2.15 ***	0.09 **	0.31 ***	0.19 ***
Herbaceous	61.0	57.4	64.5	60.0	65.6	65.7	7.06 ***	0.35 **	0.20 ns.	-0.06 ns.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

The effect of the interaction between time and treatment was significant for 6 species : the frequencies of occurrence of *Cardamine pratensis*, *Galeopsis tetrahit*, *Hypericum pulchrum*, *Juncus effusus* and *Moehringia trineriva* increased outside the exclosure whereas it remained stable inside (even decreased in the case of *Juncus effusus*). In the case of *Galium rotundifolium*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, significant effects of both treatment and the interaction between time and treatment revealed similar patterns : the frequency of occurrence was higher inside than outside and increased far more outside than inside (even leading to a higher frequency of occurrence of *Pinus sylvestris* outside than inside in 2005) (Table 7).

The covers of *Anemone nemorosa* and *Deschampsia flexuosa* were significantly higher inside than outside whereas the cover of *Agrostis capillaris* was higher outside than inside the exclosure. In the cases of *Circaea lutetiana*, *Holculs mollis*, *Hordelymus europaeus* and *Veronica montana* we showed significant increases in cover outside the exclosures while remaining stable inside ; conversely, the cover of *Rubus fruticosus* increased more inside than outside the exclosures. Finally, *Galium odoratum*, *Hypericum pulchrum* and *Juncus effusus* had significantly a higher cover inside than outside the exclosure and it increased outside while decreasing inside ; conversely for the pattern of *Solidago virgaurea* (Table 7).

6.5.5 *Relationships between ungulate densities and the magnitude of the exclosure effect on vegetation.*

6.5.5.1 *Species richness*

The relative difference in species richness of the herbaceous layer - mean difference between outside and inside divided by the number of species occurring on the 8 subplots - tended to increase with estimates of wild boar densities (rho = 21, p = 0.052, n = 80), and to be lower in the plots where mountain ungulates occurred (mean in plots with mountain ungulates = 0.031, mean in plots without mountain ungulates = 0.074, p = 0.1). We did not identify any relationship between the relative difference in species richness of the low shrub layer and the ungulate population estimates (Table 8). Relative difference in species richness of the high shrub layer was lower in the plots where mountain

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 7.: Linear mixed models effects of time, exclosure and time*exclosure on the occurrence and cover of the species (only for species that showed an effect of exclosure or time*exclosure).Standardized regression coefficients and significance level of the multiple comparison test (***<0.001<**<0.01<*<0.05<(*)<0.1).

	# plots	Inside			Outside			Time	Exclosure	Time*Exclosure
Frequency (# occurrence)		1995	2000	2005	1995	2000	2005			
Convallaria majalis	15	31	31	32	37	33	34	0.13 (ns.)	2.83 (*)	-0.52 (ns.)
Epilobium angustifolium	23	25	19	23	16	12	25	-0.093 (ns.)	-1.63 (*)	0.58 (ns.)
Geranium robertianum	27	51	49	48	40	44	47	-0.21 (ns.)	-2.14 *	0.35 (ns.)
Cardamine pratensis	11	24	21	13	23	19	23	-0.88 **	-1.40 (ns.)	0.88 (*)
Galeopsis tetrahit	30	24	22	26	22	23	48	0.062 (ns.)	-0.95 (ns.)	0.65 *
Hypericum pulchrum	43	43	32	48	45	36	76	0.11 (ns.)	-0.54 (ns.)	0.48 *
Juncus effusus	37	44	44	39	47	47	72	-0.12 (ns.)	-0.74 (ns.)	0.67 **
Moehringia trinervia	36	23	29	47	24	29	70	0.73 ***	-0.69 (ns.)	0.52 (*)
Galium rotundifolium	13	28	28	25	21	21	30	-0.34 (ns.)	-3.27 *	1.30 *
Picea abies	22	40	44	51	32	36	57	0.51 *	-1.62 *	0.65 (*)
Pinus sylvestris	12	31	33	25	22	22	29	-0.55 (ns.)	-3.07 **	1.09 *
Cover (%)										
Agrostis capillaris	39	1	0.3	0.3	1.8	1	1	-0.22 (ns.)	0.92 (*)	-0.20 (ns.)
Anemone nemorosa	35	13	12	14	8	10	12	0.34 (ns.)	-5.72 **	1.43 (ns.)
Circaea lutetiana	22	0.8	0.4	0.7	0.7	0.4	1.7	-0.045 (ns.)	-0.86 (ns.)	0.56 (*)
Deschampsia flexuosa	48	3.5	3.8	1.9	2.6	3.3	3	-0.30 (ns.)	-1.39 (*)	0.48 (ns.)
Galium odoratum	22	4.8	5.5	4	3.8	3.7	6.3	-0.42 (ns.)	-3.46 *	1.67 *
Holcus mollis	36	4.2	3.1	1.2	3.9	3.7	3.7	-1.49 ***	-1.82 (ns.)	1.37 **
Hordelymus europaeus	7	3.8	7.1	5.6	2.6	12	13	0.90 (ns.)	-5.23 (ns.)	4.21 *
Hypericum pulchrum	43	0.3	0.2	0.2	0.3	0.1	0.4	-0.058 (ns.)	-0.22 (*)	0.13 **
Juncus effusus	37	1.2	0.7	0.5	0.8	0.8	1.2	-0.34 *	-0.89 *	0.54 **
Rubus fruticosus	70	12	13	14	8.9	6.7	7.7	1.18 *	-1.92 (ns.)	-1.80 *
Solidago virgaurea	28	0.4	0.3	0.6	0.8	0.4	0.4	0.10 (ns.)	0.69 *	-0.29 *
Veronica montana	28	1.2	0.3	0.5	0.8	0.4	0.9	-0.35 *	-0.80 (ns.)	0.43 (*)

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

ungulates occurred (mean in plots with mountain ungulates = 0.0068, mean in plots without mountain ungulates = 0.10).

6.5.5.2 *Covers of vegetation layers*

Difference in overall cover of the herbaceous layer increased with estimates of roe deer culls (rho=0.27, p=0.013) and were significantly lower in sites where red deer occurred (mean in plots with red deer = -0.8%, mean in plots without red deer =1.31%) as well as in sites where mountain ungulates occurred (mean in plots with mountain ungulates = -7.24%, mean in plots without mountain ungulates = 2.3%). Difference in overall cover of the low shrub layer decreased with of roe deer culls (rho=-0.34, p=0.0015) while the difference in overall cover of the high shrub layer was lower in the plots where mountain ungulates were absent (-4.8% in average) than in the plots where mountain ungulates occurred (0.28% in average). The proportion of bare soil outside the exclosures increased with wild boar population estimates (rho=0.22, p=0.047). No other significant relationship was identified between population estimates and differences in vegetation cover or richness (Table 8).

6.6 DISCUSSION

Over ten years, we showed that deer exclusion had significant effects on forest understorey vegetation in mature stands throughout a great variety of French forest ecosystems. Ungulate exclusion led to an increase in overall cover and species richness of the shrub layers, simultaneously, ground-layer flora became more shade torerant and less diversified. This proves that ungulates have negative effects on shrubs but enhance the diversity of the ground flora. These results are in accordance with studies conducted in various ecosystems already reporting positive effects of ungulate populations on the diversity of ground vegetation in various contexts (eg. Jacobs et Naiman (2008)) for african savannas, Stewart *et al.* (2009) in North America).

Since this study was conducted in a sample of stands selected as regionally representative, likely to be chosen in forests where wild ungulate populations are managed in order to ensure consistent forest regeneration and yield, ungulate densities are presumably maintained at levels far

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 8.: Relationship between the differences in (i) species richness and observed cover (outside-inside the exclosure) and (ii) indices of ungulate populations. Spearman's rank correlation tests for roe deer and wild boad, Wilcoxon rank sum tests for Red deer and Mountain ungulates. Values of the statistics and p-values.

Difference	Red deer	Mountain ungulates	Roe deer	Wild boar
Species richness				
herbaceous layer	W=820 p=0.99	W=749 p=0.1	rho=0.15 p=0.17	rho=0.21 p=0.052
low shrub layer	W=993 p=0.11	W=671 p=0.43	rho=0.11 p=0.33	
high shrub layer	W=852 p=0.21	W=324 p=0.023	rho=0.06 p=0.63	
Observed cover				
herbaceous layer	W=1051 p=0.032	W=750 p=0.097	rho=0.27 p=0.013	rho=-0.15 p=0.17
low shrub layer	W=938 p=0.28	W=542 p=0.54	rho=-0.34 p=0.0015	
high shrub layer	W=814 p=0.94	W=377 p=0.015	rho=-0.06 p=0.61	
bare soil	W=870 p=0.66	W=559 p=0.67	rho=-0.16 p=0.14	rho=0.22 p=0.047

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

below the carrying capacity (Rooney et Gross, 2003). Considering that direct consumptions of dominant and competitive plant species by herbivores enhance plant diversity, notably at local levels (Olff et Ritchie, 1998), we could have reasonably predicted a negative effect of the exclusion of herbivores on plant diversity. However, this 10 year differential monitoring of forest vegetation with and without ungulates revealed a more complicated scheme, notably involving cascading effects from shrub layers to herbaceous layers.

Ungulate exclusion led to in an increase in species richness of both high and low shrub layers that were no longer browsed by deer. The increase in species richness is due to recruitment from one layer to another that occurs faster inside the enclosure, where ungulates do not limit vertical growth of woody species (Perrin *et al.*, 2006). Cover of those shrub layers also showed higher progression inside the exclosure than outside ; this involves both vertical and horizontal growth of woody species, and indicates that ungulates regulate the general development of the shrub layer in forest. Those results meet the observations made by Augustine et Mcnaughton (2004) on the effects of browsing ungulates on the development and growth of woody species in Africa and generalize these conclusions to forest vegetation.

Inside the exclosures, the shift towards more shade tolerant communities in the herbaceous layer indicates that the development of the shrub layer no longer regulated by deer browsing and the consecutive decrease in the amount of light available for ground vegetation was strong enough to modify the composition of plant communities (Diekmann, 2003). In addition, the positive correlation between light availability and species richness (Härdtle *et al.*, 2003) suggests the decrease in ground flora diversity as a direct consequence of the increasing shade and so far as an indirect effect of deer exclusion.

This differential pattern of vegetation change with and without ungulates clearly underline that ungulates directly limit the development of the shrub layer. As a consequence, by controlling permanently the cover of shrub layers, ungulates contribute to the elevation of the amount of light available for the ground flora and hence indirectly maintain the species richness of the herbaceous layer at a higher level.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

The positive difference in species richness between outside and inside the exclosure applied to all types of vegetation apart from ferns (the small number of species in this group probably limits our ability to detect trends) independently of their palatability. This proves that herbaceous communities responded to the removal of ungulate pressure whatever the type of forage. So far, there is no evidence of the effect of selective browsing on community dynamics, contrary to the observations made by Augustine et McNaughton (1998) in contexts of heavy deer herbivory pressure. This indicates that the main mechanisms responsible for the increase in species richness are presumably both (i) trampling that increase temporarily the surface of bare soil, activates the soil seed bank and can allow the establishment of new species (Stammel et Kiehl, 2004) and (ii) the increase in light penetration due to the browsing of the shrub layers and the reduction of the cover of dominant species (Judziewicz et Koch, 1993).

More specifically, the widespread *Rubus fruticosus* (85% of the plots) displayed a strong progression inside the exclosures, both in occurrence and cover (in the low shrub and herbaceous layers). Despite the mid-low quality forage of this species (Gonzalez-Hernandez et Silva-Pando, 1999), it is one of the main resources in green material in winter and it consequently constitutes a major part of the diet of both red and roe deer during this period (Storms *et al.*, 2008). The development of this species is presumably strongly constrained by deer browsing, hence explaining its spectacular progression inside the exclosures. Kirby (1990); Kirby et Woodell (1998) clearly pointed out the negative correlation between *R. fruticosus* cover and the species richness of the ground flora. The experiments conducted by Van Uytvanck et Hoffmann (2009) in Flanders proved that cattle grazing in forests, at low to moderate intensities, would be appropriate for the reduction of *Rubus fruticosus* cover and contribute to maintain high levels of ground flora diversity. Similarly, we identified that the presence of ungulates in forests regulates the development of *R. fruticosus* and consequently maintains higher levels of diversity.

In accordance with the observations of Kirby (2001) and Watkinson *et al.* (2001), *Anemone nemorosa* cover displayed a very significant and positive effect of exclosure. This difference occurred from the first monitoring (1995) and continued in the two next resamples. This indicates an imme-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

diate effect of exclosure on its cover which contrasts with *R. fruticosus* which displays growing differences over time. Despite the toxicity of its leaves (Shirreffs, 1985), deer and notably roe deer consume leaves and flowers (Marell *et al.*, 2009). Therefore deer not only affect the vegetative development of *A. nemorosa* through trampling and herbivory (Van Uytvanck et Hoffmann, 2009), but also alters its sexual reproduction through florivory (McCall et Irwin, 2006). The immediate response of *A. nemorosa* indicates that, although suffering from ungulate predation or destruction, it is strongly resilient, probably thanks to underground organs that can support ungulate trampling as far as rhizomes are not destroyed (Shirreffs, 1985). Like bramble, wood anemone is likely to shade out many smaller species, make them decline, leading to the progressive homogenisation of ground flora inside the exclosures.

Finally, the regulation of the cover and development of shrub layers and highly covering species (like bramble and wood anemone) by ungulates is likely to increase light penetration and prevent the homogenisation of vegetation communities and consequently maintains forest ground flora diversity.

In this study, we show that the effects of wild ungulates on plant species richness are not only localized to areas with overabundances but also do occur in forested areas inhibiting low to moderate densities of wild ungulates. Our results further demonstrate differential impacts on forest plant communities where the vegetation layers respond in a different way to the wild ungulates. We also observed that the relationships between ungulate populations and species richness and overall cover in the herbaceous layer are somewhat contradictory, supported by initial analysis using linear models (not presented in this paper) suggesting that the interaction terms were stronger than species-specific effects, which indicate that the impacts of wild ungulates on plant species richness are complex and highly depend on the density as well as the composition of the ungulate assemblage present. We show that deer, chamois and mouflon most strongly affect the cover of the shrub layer. By reducing the cover of the shrub layer, they thereby indirectly affect the species cover, composition and richness of the herbaceaous layer by allowing more light to penetrate down to the ground flora. Furthermore, within our study area, wild boar seems to increase the proportion of bare soil most

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

probably through trampling and digging. This way, they are likely to create micro-sites that favor seed germination and seedling establishment and further enhance species richness of the herbaceous layer. Wild boar thereby maintains a higher rate of local colonization than extinctions events outside exclosures by trampling and grubbing the ground surface layer in concordance with the intermediate disturbance hypothesis.

6.7 ACKNOWLEDGMENTS

We thank Frédéric Gosselin for the help in data analysis and all the technicians and botanists who performed the vegetation samplings. We are also grateful for Christine Saint-Andrieux and Aurélie Barboiron for their cooperation during the extraction of hunting statistics, and the *Office National des Forêts*, local forest managers as well as the management team of the RÉNÉCOFOR program, for the lively interest they paid in this study.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.8 LES EFFETS DES CERVIDÉS DANS UNE PERSPECTIVE NATIONALE

Suivie en 1995, 2000 puis 2005, la flore des placettes du réseau RÉNÉCOFOR n'avait pas montré de différenciation nette entre les enclos et les exclos après 5 années (voir annexe 1 et Camaret *et al.* (2004b)) si ce n'est une tendance à la progression de la ronce dans les enclos, phénomène largement répandu dans les forêts tempérées d'Europe. En revanche, après 10 ans de mise en défens de la végétation, nous observons nombre de changements en termes de richesse et diversité des communautés dont les mécanismes semblent reposer essentiellement sur la disponibilité de la lumière.

L'une des différenciations majeure est la progression du couvert (et de la richesse) des arbustes à l'intérieur de l'enclos. Nous pouvons donc supposer que, en l'absence de gibier, la végétation arbustive de développe sans contrainte, ou, au moins, sans la pression d'herbivorie imposée par les cervidés qui semble être l'une de ses contraintes majeure. A l'inverse, la richesse de la strate herbacée, si elle a progressé à l'intérieur comme à l'extérieur, vraisemblablement en raison de la qualité croissante des observations, montre une augmentation bien plus marquée à l'extérieur (en présence d'ongulés) qu'à l'intérieur de l'enclos.

Simultanément, les communautés végétales apparaissent plus héliophiles à l'extérieur de l'enclos, l'évolution de cet indicateur de lumière indique que la flore est devenue moins héliophile en enclos au cours de la première période (1995-2000), peu de changements en deuxième période (2000-2005). En s'appuyant également sur les évolutions de recouvrement des différentes strates nous mettons en évidence, à l'échelle des forêts françaises, la tendance qu'ont les ongulés à limiter le développement de la strate arbustive, laissant ainsi pénétrer une plus grande quantité de lumière au niveau du sol, permettant à une flore plus diversifiée de s'installer.

La progression de la ronce en enclos s'est confirmée dans les tendances à 10 ans. Elle augmente en fréquence dans les strates arbustives (passage d'une strate vers l'autre) et en abondance dans la strate herbacée. Ainsi, la ronce apparait comme une composante clé des relations entre herbivores et végétation : ressource essentielle en hiver, elle est fortement consommée par les grand herbivores (cerf et chevreuil en

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

particulier) qui semblent réguler sa croissance et donc le recouvrement qu'elle impose aux espèces herbacées. D'autre part, on remarquera l'effet quasi immédiat de la mise en défens sur l'abondance de l'anémone des bois qui apparait alors bien plus présente en enclos qu'en exclos. L'effet des ongulés sur cette espèce ne réside pas dans la consommation des feuilles (herbivorie) mais dans celle des fleurs (florivorie) qui diminue alors les capacités de reproduction de l'anémone ; en outre, elle semble être particulièrement sensible au piétinement. Elle aussi peut fortement couvrir le sol et concurrencer les autres espèces de la communauté, avec localement des phénomènes d'exclusion par allélopathie.

Enfin, la mise en perspective de ces différences avec les estimations de densité de gibier ont montré (i) un effet très net du sanglier sur la strate herbacée et (ii) un effet du chevreuil sur les strates arbustives. Les différences sur les proportions de sol nu augmentent avec les populations de sangliers, montrant les effets du piétinement et autres grattages ; de même que la différence de richesse de la strate herbacée, suggérant un niveau de perturbation intermédiaire, favorable à la diversification. Quant aux cervidés, seul le chevreuil semble jouer sur la biomasse des strates arbustives et, par conséquent, sur la disponibilité de la lumière pour les végétaux de la strate herbacée. Néanmoins, les résultats doivent être nuancés par un échantillonnage ne visant pas à représenter la diversité des situations sylvocynégétiques.

Les résultats issus de ce réseau de suivi suggèrent donc un effet positif des ongulés sur la diversité de la flore accompagnatrice en forêt. En regard de la littérature, ces résultats sont à placer dans le contexte théorique de l'hypothèse de perturbation intermédiaire : les populations d'ongulés en présence seraient assez faibles, en tout cas pas assez fortes pour avoir des effets délétères sur les communautés végétales, comme les observations effectuées en Colombie britannique par exemple.

Terminons en observant que, si nos observations militent pour un effet positif des ongulés sur la diversité des communautés végétales en forêt, elles ne concernent pas les problématiques liées à la régénération forestière, enjeu majeur pour le maintien de l'habitat forestier sur le long terme.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Troisième partie

SYNTHESES ET CONCLUSIONS

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

7

DISCUSSION GÉNÉRALE

A travers ce travail de thèse, mon regard s'est porté sur les relations générales entre les plantes du sous-bois et les cervidés, à diverses échelles biologiques et spatiales, dans le but d'isoler quelques-uns des rôles joués par les cervidés.

7.1 L'ABROUTISSEMENT : DE LA VARIABLE ENVIRONNEMENTALE À LA PRESSION SUR LES ESPÈCES

Rarement quantifié par des mesures précises, la pression des herbivores sur la végétation du sous-bois varie considérablement dans l'espace, dans le temps et entre les espèces.

7.1.1 *Répartition spatiale de la pression d'abroutissement*

A l'échelle de la Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, il apparait une claire distinction entre les deux massifs, présentée au chapitre 3. Très marquée en 1976, elle tend à s'estomper par la suite, vraisemblablement sous l'effet de la baisse des population de cerfs du massif Nord. Notons que nos données correspondent à trois dates, ponctuelles, les évolutions inter-annuelles ne sont qu'hypothétiquement monotones, particulièrement entre 1981 et 2006 ; bien que cette hypothèse soit largement soutenue par les témoignages des gestionnaires locaux.

A l'intérieur de chaque massif la pression d'abroutissement relevée est fortement variable d'une placette à l'autre. Les tests d'autocorrélation spatiale démontrant que la répartition de la pression d'abroutissement n'est pas aléatoire, certaines zones (groupes de placettes) sont donc plus abroutie que d'autres. Ces résultats sons concordants avec les observations de Morellet et Guibert (1999) montrant que la distribution des abroutissements, c'est-à-dire la répartition de l'utilisation des ressources par les cervidés, n'est ni homogène ni aléatoire au sein d'un massif forestier. Les cer-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

TABLE 9.: Corrélations (R de Pearson) des valeurs de pression d'abroutissement (transformation racine carrée au préalable) entre les différentes campagnes de relevés en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois.

Massif	1976-1981	1981-2006	1976-2006
Nord	R=0.64*** ddl=241	R=-0.14(*) ddl=170	R=-0.02 ddl=248
Sud	R=0.26* ddl=55	R=0.06 df=46	R=0 ddl=71

vidés choisissent donc les lieux où ils vont se nourrir, choix qui peut s'opérer soit au regard de conditions biotiques (par exemple richesse et abondance d'espèces ligneuses appétentes) ou abiotiques (ex. tranquilité induisant une baisse des temps de vigilance et donc une augmentation du temps disponible pour s'alimenter). Ainsi, l'hypothèse formulée par Morellet et Guibert (1999) d'après Brown *et al.* (1995), proposant que les animaux s'alimentent de préférence dans les sites (donc ici les placettes) qui satisfont le plus leurs critères de niche, semble-t-elle cohérente.

7.1.2 *Cohérence temporelle*

Sur un pas de temps de 5 ans, les corrélations temporelles des valeurs de pression d'abroutissement sont assez élevées et significatives(table 9), montrant que les sites restent impactés de la même manière. À 25 ou 30 ans, ces corrélations disparaissent indiquant que la répartition de la pression d'abroutissement a changé au cours du temps. Ainsi, nous pourrions supposer que les cervidés changent peu de lieux de nourrissage à court terme, mais que les changements importants interviennent sur le long terme.. Ces changements seraient alors, d'après l'hypothèse formulée au paragraphe précédent, liés à des modifications de l'habitat qui deviendrait plus ou moins adapté à leurs besoins. Dans notre contexte forestier, ces modifications peuvent soit intervenir sur la structure paysagère (ouverture des peuplements résultant de la gestion sylvicole et/ou fermeture d'autres zones laissées à l'abandon) qui va modifier la vigilance nécessaire et/ou la composition de la végétation, soit directement sur la composition de la végétation, souffrant des consommations par les cervidés.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

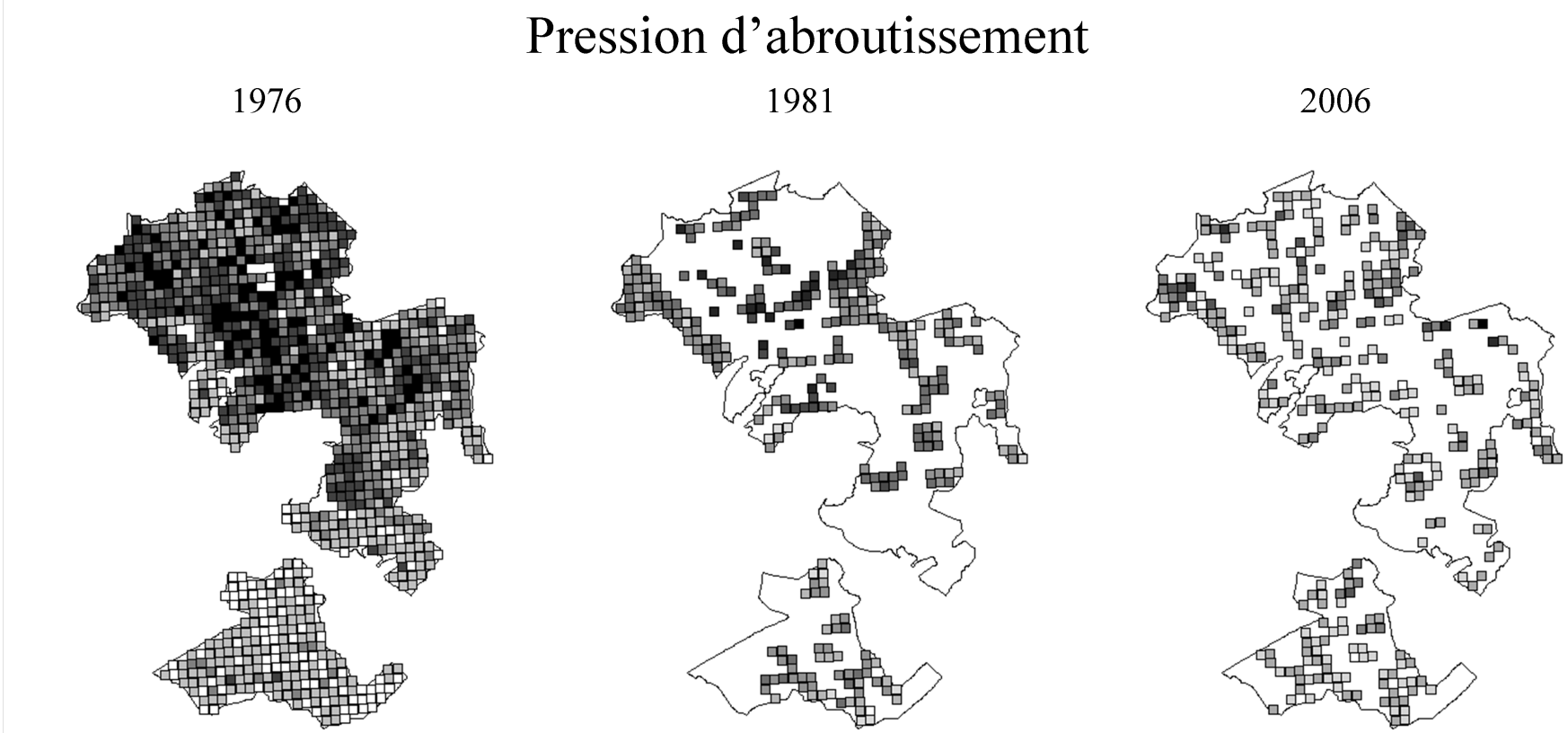


FIGURE 27.: Cartes de la répartition spatiale de la pression d'herbivorie en 1976, 1981 et 2006. L'estimateur de la pression d'abroutissement est la densité d'abroutissement (quantité consommée / quantité disponible, voir Picard (1988))

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Ces résultats viennent contredire l'hypothèse de Wallace *et al.* (1995) selon laquelle les cervidés choisiraient à grande échelle des zones préférentielles pour se nourrir, mais qu'au sein de ces zones, les cervidés s'alimentent de manière aléatoire dans un site ou un autre. Cette hypothèse du choix aléatoire des patchs est nuancée par les travaux de Fortin *et al.* (2005) montrant un fort effet saison sur les lieux de gagnage : en hiver, les cervidés exploiteraient les zones qui ne l'avaient pas trop été au cours de la saison estivale. L'absence de corrélations entre la répartition de la pression d'abroutissement de 1976 ou 1981 (mesurée en été) et celle de 2006 (mesurée en fin d'hiver) peut alors être, au moins en partie, attribuée à cet effet saison. Les corrélations entre les répartitions de 1976 et de 1981 laissent supposer un effet de l'échelle spatiale des mesures : la taille de placettes (environ 400m^2) est bien plus grande que les "patchs" de quelques mètres carrés définis par Wallace *et al.* (1995) et lisse probablement une partie des phénomènes aléatoires, et les placettes sont distantes de 330m les unes des autres, une distance bien plus grande de celle utilisée dans l'étude de Wallace et al. (grille de 30x30m). Le maillage ici utilisé pourrait alors bien plus refléter les zones choisies (la "grande échelle" de Wallace) et les placettes intégrer les patchs utilisés aléatoirement.

L'échantillonnage en FD d'Arc-en-Barrois suggère donc une échelle supérieure de choix des zones de gagnage, de grandes unités à l'échelle du massif, par les cervidés.

7.1.3 *Abroutissements et populations animales*

Nous estimons donc, en 2006, une pression d'herbivorie bien plus faible qu'elle n'a pu l'être en 1976 et 1981 pour le massif Nord, et une relative stabilité dans le massif Sud, où la pression d'herbivorie est toujours restée relativement faible. Bien que notre objectif n'ait pas été de travailler sur les populations mais sur la pression que les animaux exerçaient sur la végétation, la question des relations entre la pression d'abroutissement et les niveaux de populations de cerf et/ou de chevreuil est très légitime (Gill, 1992a).

Les seules informations quantifiées au sujet des populations animales disponibles sur le pas de temps relativement long (30 ans) que nous considérons sont les données issues de la chasse. Ces données se déclinent en deux catégories :

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

- les attributions : elles correspondent au nombre *maximum* d'animaux, par espèce, sexe et classe d'âge que les chasseurs peuvent tuer sur une zone donnée (lot de chasse).
- les réalisations : le nombre réel d'animaux tués (par espèce, sexe, classe d'âge et lot de chasse) et / ou la localisation et description des animaux tués (carnets de chasse)

L'évolution des prélèvements de chasse sur chacun des massifs de la FD d'Arc-en-Barrois sont présentés en figure 28. Gestionnaires et scientifiques interprètent souvent ces données comme indicateurs des niveaux de populations et de leurs variations spatiales (Martin et Baltzinger, 2002; Roldan et Simonetti, 2001) ou temporelles(Morellet *et al.*, 2007), posant comme postulat une relation linéaire entre nombre d'animaux présents (un paramètre de la population) et nombre d'animaux tués. L'ajustement de cet indicateur (la corrélation entre animaux présents et animaux tués) reste assez discuté, notamment selon les densités de populations (Pettorelli *et al.*, 2007). Surtout, ces inférences entre prélèvements et populations supposent que les populations sont gérées "à l'équilibre", c'est à dire avec pour objectif de maintenir les niveaux de populations d'une année sur l'autre, avec le moins de fluctuations possible (Lande et Engen, 1995; Sutherland, 2001). Or, la chasse est, en l'absence de grands prédateurs, le seul outil de régulation des populations de grands mammifères forestiers, et les données d'attribution (et *a fortiori* de réalisation) de la chasse sont alors fortement influencées par les objectifs des gestionnaires (Morellet *et al.*, 2007) qui l'utilisent alors comme un outil pour appliquer une politique. L'absence de corrélation entre les données de chasse en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois et l'intensité des abroutissements observée trouve vraisemblablement des explications dans l'application des politiques de gestion sylvo-cynégétique.

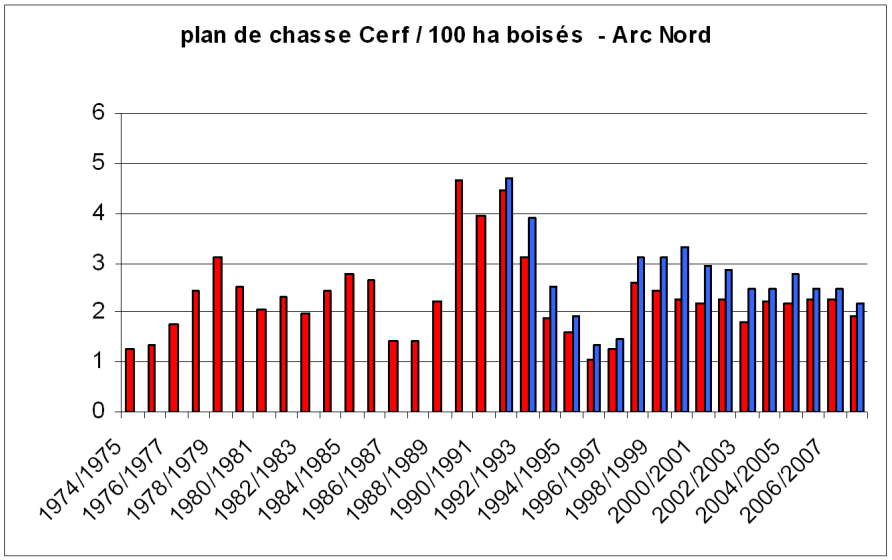
Mais ces incohérences sont plus marquées temporellement que spatialement : En 1976, les prélèvements sont à des niveaux bas sur le massif Nord (environ 1 cerf/100ha et quasi-nul pour le chevreuil) et quasiment inexistants sur le massif Sud (1 cerf et quelques chevreuils sur l'ensemble du massif). Si la différence entre les deux massifs reste co-

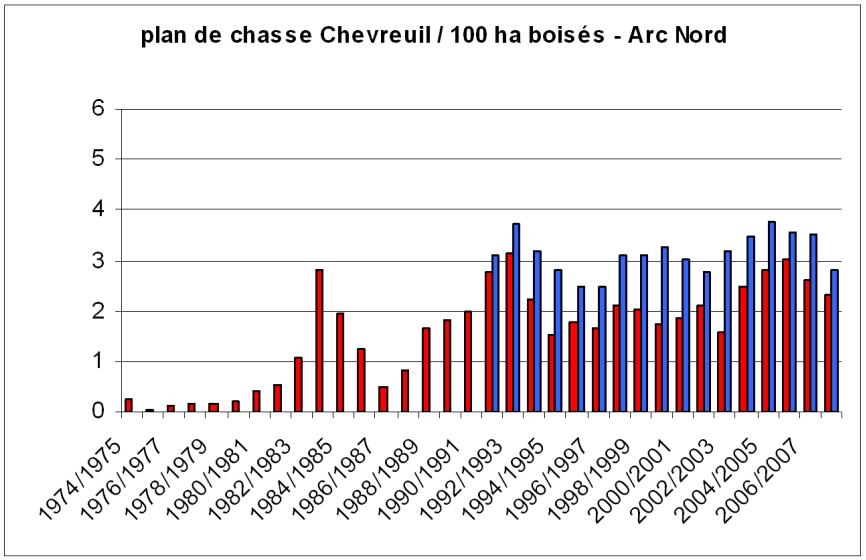
CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

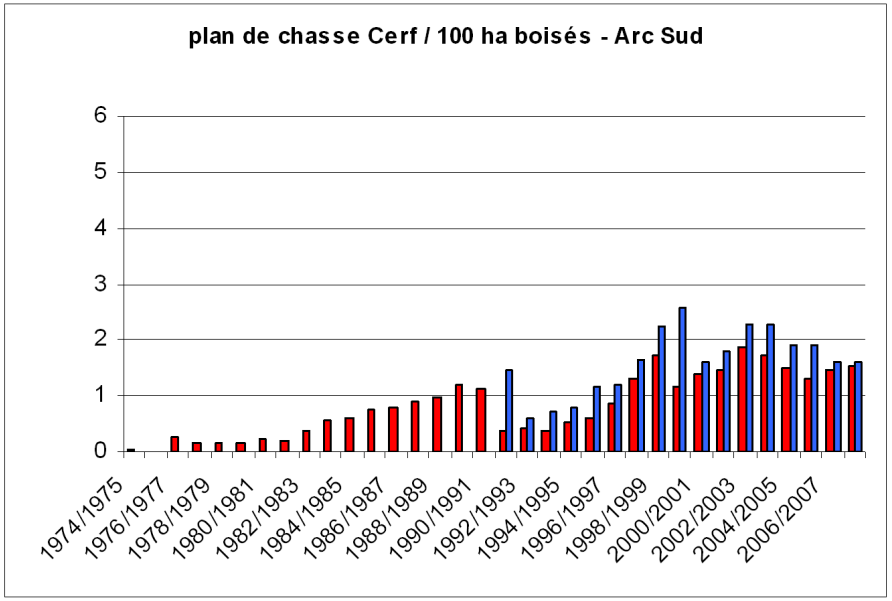
CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CERF

CHEVREUIL







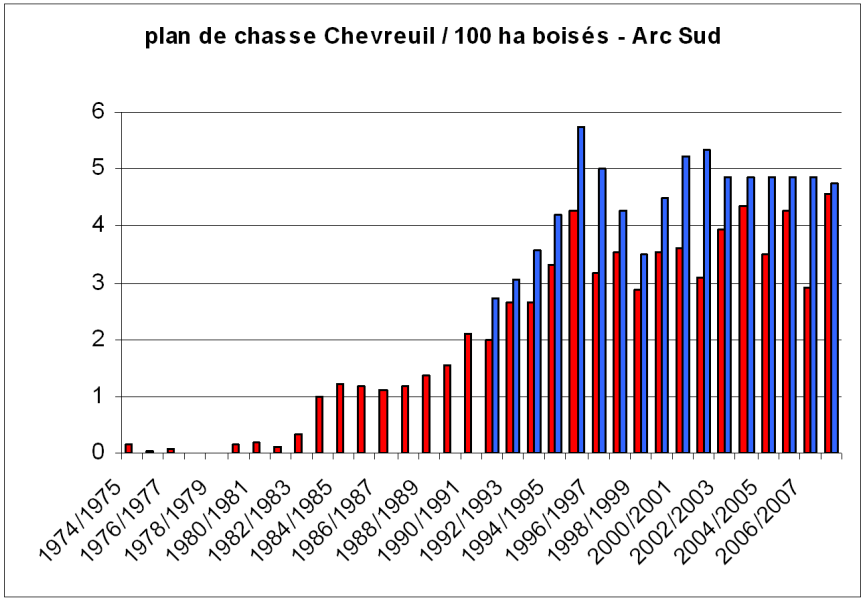


FIGURE 28.: Graphiques des évolutions des réalisations (rouge) et attributions (bleu) de chasse sur chaque massif, pour le cerf et le chevreuil. Les valeurs sont données en nombre d'animaux aux 100ha boisés. *source Office National des Forêts*

hérente avec la différence de pression d'abroutissement [1], les valeurs sont assez surprenantes.

Sur le massif Nord, l'augmentation des prélèvements (surtout de cerfs) entre 1976 et 1981, va de pair avec la baisse de la pression d'abroutissement constatée. Puis, entre 1981 et 2006, alors que la pression d'abroutissement a baissé, les prélèvements de cerfs ont eu une légère tendance à la baisse jusqu'en 1988/1989 puis ont fortement augmenté les 4 saisons suivantes avant de diminuer pour sembler se stabiliser depuis le début des années 2000. L' objectif de l'Office National des Forêts (comm.pers.) depuis la fin des années 70 a été de réduire les populations de cerfs du massif Nord pour atteindre un équilibre sylvo-cynégétique satisfaisant ; ainsi, l'augmentation des prélèvements à la fin des années 70 suggère-t-elle non pas une augmentation des populations, mais le souhait de les réduire ou, au moins, d'enrayer leur augmentation. Les fluctuations qui ont suivi correspondraient alors aux ajustements des prélèvements en fonction de la réponse constatée des populations, pour que, depuis environ 10 ans, les populations puissent être gérées à l'équilibre.

Sur le massif Sud, la pression d'abroutissement a légèrement augmenté entre 1976 et 1981 puis diminué entre 1981 et 2006, le niveau de 2006 étant comparable à celui de 1976. Les prélèvements de cerfs ont d'abord très légèrement augmenté entre 1976 et 1981, ce qui est en apparence cohérent avec la légère augmentation de la pression d'abroutissement constatée. Ces prélèvements continuent d'augmenter jusqu'au début des années 90, suggérant une augmentation des populations, comme cela fut souhaité par l'ONF dans le but d'augmenter les activités de chasse sur ce massif (comm.pers.). Brutalement abaissés lors de la saison 92/93, les prélèvements ont a nouveau augmenté au cours des années 90, pour sembler se stabiliser (fluctuation autour d'une moyenne de 1,5 cerf/100ha) au cours des années 2000. Il semblerait donc que, après une augmentation pour les activités de chasse, les populations de cerfs soient gérées autour d'un l'équilibre sylvo-cynégétique satisfaisant.

Notons que les prélèvements restent toujours d'une intensité bien inférieure au Sud par rapport au Nord, en accord avec nos observations sur la pression d'abroutissement.

1. Au moins l'ordre est respecté.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les effectifs des populations de chevreuil étaient en 1976, bien inférieurs à ceux des populations de cerf (Allain et Commeau, 1977). La prélèvements de chevreuil sont restés à des niveaux très bas jusqu'au début des années 80, dans l'objectif d'en augmenter les populations (ONF, comm.pers.) pour diversifier les activités de chasse. Puis les prélèvements ont augmenté, sur chacun des massifs, pour sembler se stabiliser depuis le milieu des années 90. L'intensité des prélèvements semblent être plus forte sur le massif Sud que sur le massif Nord, contrairement aux observations des abroutissements. Ainsi, il ne semble pas y avoir eu de volonté de diminution drastique des populations de chevreuils, qui auraient progressivement augmenté pour atteindre un niveau d'équilibre souhaité. Finalement, nous ne trouvons que peu de cohérence entre la dynamique des abroutissements constatée et celle des populations de chevreuils.

Tous ces résultats appellent une synthèse sur les hypothèses formulées sur les populations de cervidés en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois :

- Diminution des populations de cerf sur le massif Nord
- Augmentation très limitée des populations de cerfs sur le massif Sud
- Augmentation des populations de chevreuils sur chaque massif
- Conséquence : Augmentation de la proportion de chevreuil par rapport au cerf

Les variations de la pression d'abroutissement en FD d'Arc-en-Barrois semblent être largement influencées par les dynamiques des populations de cerfs, les effets du chevreuil sur la pression d'abroutissement globale seraient alors mineurs. Cependant, cet exemple illustre un cas où la chasse est utilisé comme un outil de la mise en œuvre des politiques sylvo-cynégétiques. Avant une phase de stabilisation, les données des prélèvements reflètent alors plus les souhaits des gestionnaires que les niveaux réels des populations, c'est pourquoi, on n'observe pas de patrons d'évolution similaires entre pression d'abroutissement et pression de chasse.

Toutefois, ces résultats et interprétations indiquent que spatialement, les différences dans les niveaux de prélèvements reflètent des différences réelles dans les niveaux de pression d'herbivorie. Nous pouvons donc accorder un

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

crédit suffisant aux estimations des populations animales proposées sur les placettes du réseau RÉNÉCOFOR, dérivées des données de chasse.

7.1.4 *Le niveau de sélection par les cervidés : trait de vie potentiel pour les espèces ?*

Le degré auquel les cervidés sélectionnent les espèces ligneuses au sein d'une communauté apparait comme un facteur déterminant des interactions et dynamiques végétales, il n'existe pour l'heure aucune base de donnée fournissant des informations sur la pression que les cervidés exercent sur les espèces ligneuses. A l'issue du chapitre 3, nous établissons une classification pour 20 espèces ligneuses présentes en FD d'Arc-en-Barrois, basée sur un indice de sélectivité qui indique si l'espèce est utilisée dans les mêmes proportions qu'elle est disponible, préférée (taux d'utilisation supérieur à sa disponibilité dans la communauté), évitée (inversement). Les études de Strole et Anderson 1992; Castleberry *et al.* 1999; Miller *et al.* 2009 aux États-Unis sont les rares publications scientifiques internationales à traiter cette question. Notons également les informations données par Veblen *et al.* (1989) dans le contexte néo-zélandais (cerf élaphe introduit, voir paragraphe 1.3.2).

La variabilité des contextes biogéographiques rendent les comparaisons délicates, néanmoins, il semble se dessiner quelques patrons.

STABILITÉ MALGRÉ DES VARIATIONS SAISONNIÈRES

Le régime alimentaire des cervidés varie considérablement d'une saison à l'autre, principalement en raison de la disponibilité changeante des différentes ressources dans nos écosystèmes tempérés, et plus encore dans les contextes de forêts décidues (Cornelis *et al.*, 1999; Gebert et Verheyden-Tixier, 2001). Ainsi, nous avons identifié des différences entre les niveau de sélectivité observés l'été (relevés 1976 et 1981) et ceux mesurés en fin d'hiver, majoritairement pour la ronce (*Rubus fruticosus*) évitée l'été, mais très sélectionnée dans les relevés d'hiver. Une telle saisonnalité est aussi notée par Nudds (1980) pour le cerf de virginie dont le régime alimentaire changerait de spécialiste - consommations ciblées vers quelques espèces - lorsque les ressources sont abondantes (été/automne) à généraliste - il consomme ce qu'il trouve - lorsque les ressources se tarissent.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Néanmoins, Strole et Anderson (1992) montrent des espèces que les cerfs de virginie préfèrent, délaissent ou auxquelles ils sont indifférents, et ce dans des contextes variables de peuplement forestier. Nos travaux viennent en écho, montrer que ces tendances restent assez stables si l'on fait varier les densités de cervidés - dans les gammes étudiées, c'est-à-dire hors contexte de sur-abondance.

DES SIMILITUDES BOTANIQUES !

Il est assez intéressant de mettre en parallèle notre étude et celle de Strole et Anderson (1992). Dans notre étude, trois espèces ressortent très nettement préférées : le cornouiller *Cornus sp.*, le rosier des champs *Rosa arvensis* et la ronce en hiver. Strole et Anderson identifient en Amérique du Nord les *Prunus americana*, *Rosa multiflora* et *Cornus racemosa* comme des espèces préférées ; le Chêne blanc *Quercus alba* en fait aussi partie. Nous ne manquerons pas de remarquer que les genres Cornus et Rosa sont communs, comme la famille des rosacées.

Quant aux espèces évitées, les américains identifient les *Corylus americana*, *Ribes cynosbati* et *Zanthoxylum americanum*. De même, remarquons que le coudrier *Corylus avellana* était évité en 1976 et 2006, et que les deux groseilliers *Ribes alpinum* et *Ribes uva-crispa*) étaient globalement peu consommés (Leclere, 2007).

Gardons nous toutefois de généralisations hâtives. Mais il serait vraisemblablement intéressant d'approfondir les déterminants éventuels de ces patrons.

TRAIT DE VIE OR NOT TRAIT DE VIE ?

La ou plutôt les définitions du terme *trait* sont très diverses mais Violle *et al.* (2007) se sont essayés à une harmonisation terminologique autour du rôle fonctionnel. Ainsi, ces auteurs suggèrent de réserver le qualificatif *trait* aux caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu sans référence aux conditions environnementales ou à un autre niveau d'organisation. Or, par construction, la sélectivité se réfère au niveau écosystémique : effets des herbivores sur une espèce végétale au sein d'une communauté d'espèces végétales. En cela, le terme de trait ne s'applique pas, ni même aucune de ses déclinaisons. Néanmoins, ce sont bien des caractéristiques des espèces, assez stables au sein d'un écosystème, qui sont ici décrites par le fait que l'espèce est préférée ou évitée ou consom-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

mée de manière indifférente par les herbivores. A défaut de savoir si ce caractère se range dans la catégorie des traits ou non, il constitue une information importante pour les écologues de la végétation, leur permettant d'interpréter les dynamiques de la végétation d'après des variables mesurées directement sur les espèces végétales et non d'après des études comportementales plus difficiles à mettre en oeuvre. Nous proposons que de telles informations se retrouvent dans des bases de données à grande échelle comme il s'en constitue actuellement (Julve, 2009; Kleyer *et al.*, 2008; Fitter et Peat, 1994).

7.2 RÉPONSES DES ESPÈCES À LA PRESSION DES HERBIVORES

L'abroutissement des cervidés sur les espèces ligneuses peut avoir de fortes conséquences pour leur survie et à terme impacter la composition et la structure des communautés arbustives en forêt (Alverson *et al.*, 1988). Il m'a donc semblé légitime de mettre les dynamiques observées chez les arbustes en regard des consommations de cervidés.

7.2.1 *Parallèle entre abroutissement et dynamique*

L'un des effets attendus des cervidés est la diminution de croissance des espèces ligneuses sous l'effet de l'abroutissement, et toutes les corollaires avec les variations de pression d'abroutissement.

LA CROISSANCE DES STRATES

A travers l'article présenté au chapitre 6 nous avons vu que lorsque la pression d'abroutissement était abaissée expérimentalement (installation d'un enclos) le recouvrement des strates arbustives augmentait. Derrière ce résultat assez trivial se cache néanmoins la preuve d'une certaine capacité de récupération de la végétation ligneuse qui n'est pas systématique (Tanentzap *et al.*, 2009).

Le résultat obtenu en FD d'Arc-en-Barrois est contradictoire avec cette hypothèse (voir figures 29 et 30). Le recouvrement des strates arbustives diminue considérablement au cours des trois années de relevés (1976-1981-2006) et quel que soit le massif (i.e. les niveaux de pression d'herbivorie et leurs évolutions).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

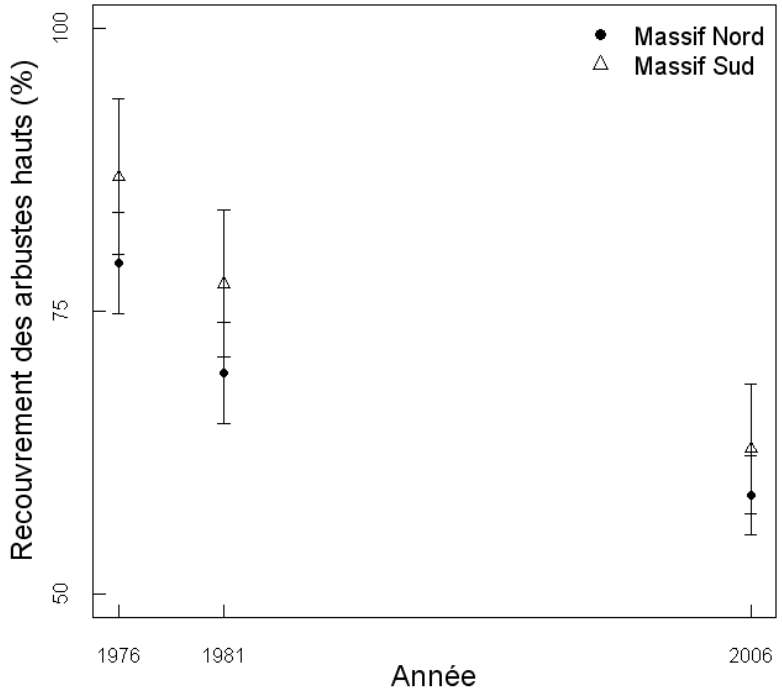


FIGURE 29.: Évolution des recouvrements de la strate arbustive haute en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, moyennes par année et par massif, les barres d'erreur correspondent à l'intervalle de confiance à 95%. Une analyse de variance sur mesures répétées a montré un fort effet temps ($F=67{,}36$, $p<0{,}001$), massif ($F=6{,}08$, $p=0{,}01$) et de l'interaction des deux ($F=8{,}62$, $p<0{,}001$)

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

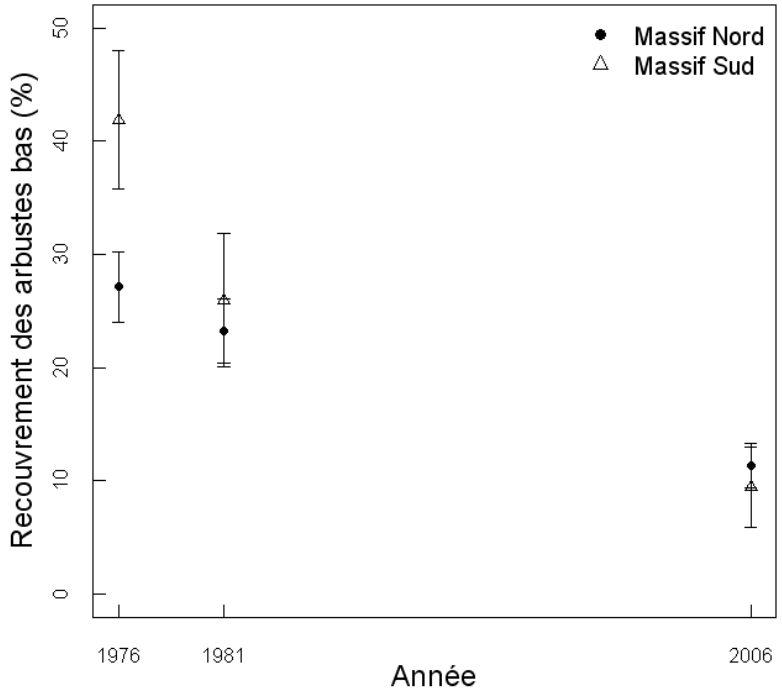


FIGURE 30.: Évolution des recouvrements de la strate arbustive basse en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, moyennes par année et par massif, les barres d'erreur correspondent à l'intervalle de confiance à 95%. Une analyse de variance sur mesures répétées a montré un fort effet temps ($F=35{,}81$, $p<0{,}001$) mais pas d'effet significatif du massif ni de l'interaction massif*temps

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

La stabilité de ces mesures entre les trois années est à nuancer, et il n'est donc pas impossible que le signal observé corresponde essentiellement à des différences dans les méthodes de notation (voir 2.3.2). En supposant qu'il n'y ait pas d'effet opérateur, une interprétation écologique suggérerait soit (i) la pression d'herbivorie, bien qu'ayant baissé, est toujours relativement élevée et donc continue de limiter le recouvrement de ces strates - hypothèse herbivorie - ou (ii) la maturation des peuplements engendre leur fermeture et donc une baisse de lumière disponible d'où des contraintes pour le développement du sous bois - hypothèse succession - ou encore (iii) les cervidés ont eu des impacts très importants dans le passé que les strates arbustives n'ont plus de potentiel pour repartir - hypothèse dégradation (voir la figure 8).

En outre on peut remarquer la différence entre le massif Nord et le massif Sud (non significative pour les arbustes bas, mais la tendance est tout de même visible sur les graphiques), avec des recouvrements plus élevés sur le massif Sud, où la pression d'abroutissement est moins forte. Voyons encore une fois ici des patrons spatiaux plus clairs que les patrons temporels.

LES RECRUTEMENTS

Même si ces évolutions temporelles de recouvrements ne sont pas très cohérentes sur le massif d'Arc-en-Barrois, la dynamique des espèces ligneuses montre clairement une capacité de récupération lorsque la pression d'herbivorie diminue. Dans le chapitre 4 nous avons discuté le recrutement des espèces ligneuses (progression dans la strate arbustive basse, mais diminution dans la strate arbustive haute par manque de recrû) et dans le chapitre 6 nous montrons que suite à la mise en place de l'enclos, les richesses spécifiques des strates arbustives augmentaient. Nous identifions donc à la fois l'effet contraignant de cervidés sur la végétation ligneuse, mais également sa capacité de récupération ainsi que les délais nécessaires pour combler des trous dans la pyramide des âges qui ont pu se créer lors d'épisodes de fortes pressions d'herbivorie.

LES DYNAMIQUES D'ESPÈCES

Il est alors intéressant de voir s'il existe des patrons cohérents entre la consommation sélective des cervidés et les dynamiques de flore observées.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Si l'on reprend les résultats du chapitre 3, les espèces préférées de manière permanente sont les cornouillers et rosier (avec la ronce en hiver), l'étude, sur le même massif des changements de flore montre que la fréquence du cornouiller mâle (*Cornus mas*) baisse entre 1976 et 2006, dans les strates arbustives basse (freq76=193, freq06=114) et haute (freq76=129, freq06=72), le cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* un peu plus préféré) progresse légèrement dans la strate arbustive basse (freq76=20, freq06=45) mais diminue légèrement dans la strate arbustive haute (freq76=14, freq06=6 - non significatif). Cela étant, la distinction des deux cornouillers reste sujette à cautions (voir au chapitre 3) Le rosier (absent en strate arbustive haute) reste très stable en fréquence (freq76=294, freq06=293). Quant aux espèces évitées, on ne note pas particulièrement une tendance à la progression en fréquence ; même plutôt une tendance à la diminution de fréquence. Les espèces ligneuses qui progressent particulièrement en strate arbustive basse sont les trois érables (champêtre *Acer campestre*, plane *Acer platanoides* et sycomore *Acer pseudoplatanus*), le cornouiller sanguin, l'aubépine épineuse (*Crataegus laevigata*), le hêtre (*Fagus sylvatica*), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le merisier (*Prunus avium*) le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le tilleul (*Tilia sp.*). Soit des espèces assez compétitrices et des espèces associées à la dynamique de succession forestière.

Sur l'ensemble du réseau RÉNÉCOFOR, les espèces dont la fréquence est plus forte en enclos après dix années de protection contre les ongulés sont - dans l'ordre décroissant de la force des effets - la ronce, le lierre (*Hedera helix*), le chêne sessile (*Quercus petraea*), le merisier, le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), le chêne pédonculé, le framboisier (*Rubus idaeus*), le sapin (*Abies alba*), la bourdaine (*Frangula alnus*), le charme (*Carpinus betulus*), le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*) et le châtaignier (*Castanea sativa*). On notera une forte progression à l'extérieur des enclos pour le sapin et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Les observations faites localement sur la flore de la FD d'Arc-en-Barrois et ce réseau national montrent des similitudes pour la dynamique du lierre (seule espèce à progresser en strate arbustive haute voir chapitre 4) du chêne pédonculé et du merisier.

Les études de J-F. Picard dans les années 80 sur les abroutissements des espèces l'amènent à émettre des hypothèses sur les dynamiques des espèces relativement à la pression d'abroutissement (Picard *et al.*, 1995). D'après lui, cer-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

taines espèces seraient favorisées dans la compétition interspécifique car peu consommées par les cervidés d'autres nettement défavorisées car très abrouties. Pour les ligneux il classe les espèces en :

- peu abrouties - favorisées lauréole (*Daphne laureola*), bois-joli (*Daphne mezereum*), sureau yèble (*Sambucus ebulus*) et houx (*Ilex aquifolium*) (+ hêtre)
- moyennement abrouties - peu d'impact sur leur dynamique érables plane et sycomore, épine-vinette (*Berberis vulgaris*), bouleau verruqueux (*Betula pendula*), clématite (*Clematis vitalba*), frêne, merisier, cerisier de Ste-Lucie *(Prunus mahaleb)*, alisier torminal (*Sorbus torminalis*), groseillier des Alpes (*Ribes alpinum*), groseillier à maquereaux (*Ribes uva-crispa*), tilleuls à petites (*Tilia cordata*) et à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*), framboisier et saule marsault (*Salix caprea*).
- bien abrouties -défavorisées érable champêtre, coudrier, aubépine, camérisier à balai (*Lonicera xylosteum*), poirier (*Pyrus communis*), viornes lantane (*Viburnum lantana*) et obier (*Viburnum opulus*), pommier (*Malus sylvestris*), chêne, ronce, troène (*Ligustrum vulgare*), tremble (*Populus tremula*), alisier blanc (*Sorbus aria*), orme champêtre (*Ulmus minor*).
- très abrouties - menacées de disparition cornouillers mâle et sanguin, prunellier (*Prunus spinosa*), nerprun (*Rhamnus cathartica*), charme, églantier et fusain (*Euonymus europaeus*).

Une hypothèse raisonnable dans le contexte que nous avons vu (baisse de la pression d'abroutissement sur les 30 ans) est que les espèces très abrouties progressent (augmentation de fréquence), la contrainte étant levée, et que les autres aient une fréquence qui soit restée stable ou ait eu une tendance à l'augmentation, rien ne les empêche de profiter de la baisse de pression d'herbivorie.

Pour ce qui concerne les espèces très abrouties, les fréquences dans la strate arbustive basse ont globalement baissé pour les cornouillers mais ces fréquences ont peu changé en 30 ans pour les cinq autres espèces. Parmi les espèces bien abrouties, certaines progressent en fréquence (érable champêtre, coudrier, ronce), d'autres baissent (camérisier à balai, troène) et les autres restent stables. Chez les espèces moyennement abrouties, on retrouve également une grande diversité de dynamique : des perdantes (bouleau, clématite), des gagnantes (érables, frêne, merisier, tilleuls,

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

framboisier) et des stables (alisier torminal, groseilliers, saule). Et chez les espèces peu consommées, le lauréole est gagnant comme le hêtre [2], le bois-joli et le génévrier sont perdantes (le dernier n'est pas relevé en 2006) et le houx reste assez stable.

Quant aux espèces ligneuses de la strate arbustive haute, si une seule ressort comme gagnante (le lierre, voir au chapitre 4), il ne se dessine pas de similitudes entre la dynamique et l'abroutissement.

On ne peut donc identifier de relations claires et généralisables entre le statut d'abroutissement d'une espèce et la dynamique qu'elle a montré sur 30 ans ; contrairement aux observations de Barrett et Stiling (2006), montrant que, lorsque les populations de cervidés diminuent, les espèces ligneuses préférées disparaissent, et inversement lorsque les cervidés sont exclus de l'écosystème. Cependant, ne connaissant pas l'état 0 de la végétation en FD d'Arc-en-Barrois (c'est-à-dire avant la présence de fortes populations) ni le moment où les populations ont atteint de tels niveaux, il n'est pas impossible que certaines espèces très abrouties aient été trop affectées sur ce massif pour pouvoir restaurer leurs populations dans les 20 ans qui ont suivi la baisse de la pression d'herbivorie. D'autre part, il serait illusoire de croire que l'herbivorie est le seul mécanisme régissant la dynamique des espèces ligneuses (Chapin III *et al.*, 1987; Hobbs *et al.*, 2007), la conversion des peuplements est un changement majeur dont les conséquences pour le sous bois peuvent être importantes. D'autre part, les capacités de résistance et de résilience des espèces ligneuses jouent un rôle majeur dans la réponse observée (Bee *et al.*, 2007).

7.2.2 *Des herbacées sensibles à la pression d'herbivorie*

Bien que Rooney et Gross (2003) militent pour une approche globale à l'aide de traits de vie associés aux espèces sensibles à la pression des cervidés, notemment pour prédire les effets des fortes populations de cervidés, l'approche espèce par espèce permet d'identifier des comportements individuels qui sont susceptibles d'avoir des répercussions à l'échelle des communautés. En outre, cela permet d'apprécier les liens effectifs entre abroutissement et dynamique

2. Attention tout de même à cette espèce dont la fréquence et l'abondance observées varient selon les années au gré des fainées.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

des espèces, pour estimer l'importance du rôle des cervidés. A travers deux approches (enclos/exclos et suivi conjoint flore/abroutissement), nous avons pu identifier des espèces herbacées dont la progression ou la régression est associée à la pression d'herbivorie et à sa dynamique.

DES ESPÈCES FAVORISÉES PAR LES CERVIDÉS

Il s'agit soit des espèces qui progressent à l'extérieur des enclos RÉNÉCOFOR, soit des espèces dont les sites d'apparition sont ceux sur lesquels la pression d'herbivorie a augmenté ou bien est restée stable (cette discussion est présentée dans le chapitre 4). Il s'agit dans le cadre de l'étude en FD d'Arc-en-Barrois des érable sycomore, laiche digitée (*Carex digitata*), cornouiller sanguin, cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum*), grande berce (*Heracleum sphondylium*) et les primevères (*Primula sp.*) ; dans le cadre des enclos RÉNÉCOFOR cardamine des prés (*Cardamine pratensis*), l'ortie royale (*Galeopsis tetrahit*), le millepertuis élégant (*Hypericum pulchrum*), le jonc épars (*Juncus effusus*), la moehringie à trois nervures (*Moehringia trinervia*) et le gaillet à feuilles rondes (*Gallium rotundifolium*).

En FD d'Arc-en-Barrois, le millepertuis hirsute (*Hypericum hirsutum*), le framboisier et de manière plus marquée, l'érable champêtre, la benoite urbaine (*Geum urbanum*) ainsi que la lampsane commune (*Lapsana communis*) (et l'anémone des bois -*Anemone nemorosa*-, mais son cas est discuté dans les effets opérateurs au chapitre 4) montrent une tendance à apparaitre préférentiellement sur les sites dont l'abroutissement a augmenté ou est maintenue. On remarquera que parmi cette liste, le cynoglosse mais également la grande berce, la benoite sont connues pour être épizoochores, et dont la dispersion est donc favorisée en présence de populations de cervidés.

DES ESPÈCES DÉFAVORISÉES PAR LES CERVIDÉS

A l'opposé, il peut s'agir d'espèces qui progressent en enclos et qui régressent en exclos. On ne trouve pas d'espèces dont la fréquence diminue sur le réseau RÉNÉCOFOR, principalement en raison des biais d'échantillonnage (Archaux *et al.*, 2008). Notons tout de même la ronce et le solidage verge d'or (*Solidago virgaurea*) dont les recouvrements progressent fortement à l'intérieur de l'enclos ainsi que l'anémone des bois et la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*) ont un recouvrement plus important à l'intérieur qu'à l'ex-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

térieur, sans changement temporel. En Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, seule la bétoine officinale (*Stachys officinalis*) a tendance à disparaitre plus fréquemment sur les placettes dont l'abroutissement a augmenté ou stagné, mettant en évidence les effets négatifs de l'abroutissement sur cette espèce.

CONDITIONÉS PAR L'ÉVOLUTION DE LA PRESSION D'HERBIVORIE

La baisse de pression d'herbivorie profite à certaines espèces : nous les observons en progression en enclos ou sur les placettes dont la pression d'herbivorie a baissé. Dans le réseau, l'épilobe en épi (*Epilobium angustifolium*) et le géranium herbe à robert (*Geranium robertianum*) sont les seules espèces plus fréquentes en enclos et aucune ne montre une tendance à apparaitre plus à l'intérieur qu'à l'extérieur. Sur les placettes rééchantillonnées de la FD d'Arc-en-Barrois, ce sont 7 espèces qui profitent de la baisse de la pression d'herbivorie (érable sycomore, laiche digitée, cornouiller sanguin, cynoglosse d'Allemagne, grande berce et les primevères). Mais parmi elles, peu étaient reportées par Picard *et al.* (1995) comme des espèces particulièrement consommées, uniquement les ligneux - érable champêtre et cornouiller sanguin à qui la baisse de pression d'herbivorie a probablement permis une reprise de croissance et de recrutement.

Les disparitions du camérisier à balai et du troène (ajoutons aussi la tendance plus marginale pour le mélampyre des prés - *Melampyrum pratense*) sont d'autant plus fréquentes que la pression d'herbivorie a baissé. L'explication vraisemblable est que les forts abroutissements dans le passé ont altéré considérablement les espèces (notées par Picard comme bien abrouties), et que, malgré une baisse de la pression d'hebivorie, les populations ont du mal à se reconstituer. Coomes *et al.* (2003) discutent de cas similaires dans le contexte des forêts Néo-Zélandaises où, malgré une réduction drastique des densités de cerfs, certaines espèces ligneuses ne se régénèrent pas. L'hypothèse d'un fort abroutissement par le passé, aux effets délétères sur ces espèces, n'est donc pas à écarter ; c'est à dire la création d'état méta-stables (voir au paragraphe 1.3.3) dans le passé.

CONSÉQUENCES DE L'ABROUTISSEMENT ?

Dans le chapitre 4, nous avons vu que les traits de vie des espèces en progression ou en régression ne montraient

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

pas de liens avec ceux associés à la pression de pâturage. En revanche, il est intéressant de mettre en relation ces résultats avec et les observations de Picard *et al.* (1995) en FD d'Arc-en-Barrois.

Avec toutes les précautions qui s'imposent pour l'interprétation des abroutissements sur les espèces herbacées (Morellet, 1998), les listes de J-F. Picard nous permettent de confronter la situation présente aux prédictions émises quelques décennies plus tôt. Même si dans le cadre de ce travail de thèse, peu d'espèces apparaissent défavorisées par les cervidés, le comportement de la ronce est probablement le plus remarquable par son large spectre ; ce qui vient en appui à de nombreuses autres études mettant en avant son comportement en l'absence de cervidés (eg Kirby et Woodell, 1998; Harmer *et al.*, 2010).

Parmi les espèces favorisées par la hausse ou le maintien de la pression d'abroutissement, il est intéressant de remarquer que certaines étaient mentionnées par Picard comme peu consommées (la benoîte), d'autres moyennement consommées (millepertuis hirsute, lampsane commune).

Ainsi, il ne ressort pas de relation de cause à effet systématique entre le niveau d'abroutissement et la dynamique d'une espèce, *i.e.* les espèces favorisées ne sont pas que des espèces peu abrouties et les espèces défavorisées ne sont pas que des espèces très abrouties. En effet, les espèces ne réagissent pas toutes de la même manière face à l'herbivorie (Moser *et al.*, 2006; Pellerin *et al.*, submitted). Cela suggère des mécanismes sous-jacents plus complexes pour expliquer ces relations, notamment des effets de l'évolution des conditions de pression d'herbivorie et des effets à l'échelle des communautés.

7.2.3 *Mécanismes indirects : de la communauté à l'espèce*

EFFET LUMIÈRE

Dans les chapitres 4 et de manière plus précise dans le chapitre 6 nous avons vu comment les cervidés pouvaient altérer la structure globale de la végétation forestière (notamment en limitant le développement et le couvert des strates arbustives). Nous avons, à travers les chapitres 4 et 6 montré des patrons similaires entre le niveau d'herbivorie (ou son évolution) et le caractère héliophile de la flore. Dans les enclos RÉNÉCOFOR, en l'absence de cervidés, la

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

flore devient moins héliophile De la même manière, alors que la pression d'abroutissement a globalement baissé en Forêt Domaniale d'Arc-en-Barrois, on a noté une progression significative des espèces de demi-ombre et un déclin des espèces de lumière. Risenhoover et Maass (1987), de même que Judziewicz et Koch (1993) mettent en évidence des effets de cascade entre les différentes strates : les cervidés diminuent le couvert des arbustes en les mangeant, modifiant ainsi les conditions environnementales pour la flore au sol.

ESPÈCES TOXIQUES À AVANTAGE COMPÉTITIF

Si nous n'avons pu mettre en évidence que quelques relations spécifiques entre la consommation d'une espèce par les cervidés et sa dynamique, les relations entre les fortes pression d'abroutissement et la remarquable progression du cynoglosse d'Allemagne (espèce épizoochore et toxique) sont présentées et discutées au chapitre 5. A travers son étude dans le parc au daims adjacent à la FD d'Arc-en-Barrois (une portion de la forêt, séparée du reste par un mur, où des daims ont été introduits), zone de très forte pression de pâturage par les daims, Royer (2006) montre une forte présence d'espèces toxiques dans les communautés végétales.

Ces deux exemples illustrent bien les mécanismes de compétition interspécifique induits par les cervidés. Derrière cette hypothèse d'augmentation du potentiel de compétition (dans une communauté soumise à l'herbivorie, une espèce évitée - car toxique - a mécaniquement un avantage compétitif), se profile une autre hypothèse, celle de l'élimination des ennemis (*Enemy release hypothesis* Keane et Crawley, 2002) pour les espèces exotiques. Trancher sur le statut d'exotique dans le cas du Cynoglosse est assez délicat. Absent de l'échantillonnage de 1976 (pourtant systématique), il est difficile de savoir si son apparition en 1981 trouve son origine dans la banque de graines du sol ou s'il fut apporté par des machines lors de travaux d'exploitation forestière. Si son statut d'exotique est discutable, le patron de sa spectaculaire progression spatiale combiné à ses traits de vie suggèrent clairement la performance de cette espèce en présence d'ongulés.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

7.3 DU POUVOIR STRUCTURANT DE L'HERBIVORIE SUR LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

7.3.1 *Structuration : du vertical au spatial*

JEUX DE LUMIÈRE

La capacité des cervidés à limiter le couvert arbustif a été démontré différentiellement à l'aide du suivi des enclos RÉNÉCOFOR (chapitre 6, rejoignant ainsi nombre d'observations déjà publiées telles que Augustine et Mcnaughton, 2004; Fuller, 2001; Gill et Beardall, 2001; Husheer *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 2010). Mais en plus, nous mettons en évidence les conséquences pour la composition de la flore à travers le caractère héliophile des espèces dans les communautés (voir au paragraphe 7.2.3).

JEUX DE COMPÉTITIONS INTERSPÉCIFIQUES

En sélectionnant les espèces qu'ils consomment, les cervidés ont le pouvoir de favoriser dans la compétition interspécifique les espèces peu consommées ainsi que les espèces tolérantes à l'herbivorie (Augustine et McNaughton, 1998).

Si dans le cadre des suivis enclos/exclos, nous n'avons pas mis en évidence de groupes particulièrement favorisés ou défavorisés par l'herbivorie comme Rooney (2009) a pu le montrer, nous identifions en revanche, en FD d'Arc-en-Barrois, que les espèces des communautés fortement abrouties en 1976 sont associées à la présence de graminoïdes (vraisemblablement tolérantes à l'herbivorie), et les communautés composées de ligneux et de joncacées (genre *Carex*) sont plutôt sur le pôle moins abrouti (voir au paragraphe 4.6.4.4). Nous voyons ainsi comment la pression d'abroutissement structure la composition des communautés de la végétation herbacée : favorise les espèces tolérantes et au contraire, limite la présence d'espèces sensibles.

Nous avons donc identifié deux mécanismes par lesquels la pression d'herbivorie structure la composition des communautés. Par un impact direct sur la structure verticale du sous-bois, l'herbivorie variable d'une zone à l'autre va alors engendrer des variations spatiales de la structure du sous bois, d'où des conditions de lumières variables et donc des variations dans la composition des communautés de la végétation herbacée. Le comportement sélectif des cervidés, allant de pair avec des réactions à la pression d'herbivorie

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

variables d'une espèce végétale, est l'autre mécanisme par lequel les cervidés façonnent la composition des communautés végétales.

Il existe nombre d'autres mécanismes par lesquels les cervidés peuvent jouer sur la composition des communautés, mais les résultats présentés dans ce travail ne permettent pas de dégager d'autres grandes tendances. L'exemple du Cynoglosse (chapitre 5) illustre leur rôle sur la dispersion des espèces, mais nous n'avons pas noté de progression plus marquée pour les espèces épizoochores (voir au chapitre 4). En outre, les cervidés ont aussi la capacité à redistribuer les nutriments entre les sites, notamment dans les contextes prairiaux (Schutz *et al.*, 2006), nous n'avions pas de données approprées pour tester cette hypothèse que nous n'avons qu'évoquéee au chapitre 4.

7.3.2 *Au delà de l'hypothèse des perturbations intermédiaires*

CERVIDÉS ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Les limites des techniques d'échantillonnage de la flore en FD d'Arc-en-Barrois (effets opérateurs sur la reconnaissance des espèces, temps et surface de relevé), ne permettent pas d'établir un suivi fiable de l'évolution de la richesse spécifique sur ces placettes. Si les effets négatifs des cervidés sur la diversité floristique et consécutivement sur l'homogénéisation des communautés sont montrés lorsque les densités de populations sont particulièrement élevées (Côté *et al.*, 2004; Rooney *et al.*, 2004), il semble, d'après les résultats du suivi de la flore forestière sur le réseau RÉNÉCOFOR que lorsque les cervidés sont à des densités plus modérées, ils aient un effet positif sur la richesse de la flore herbacée. Les enclos mis en place en FD d'Arc-en-Barrois (Picard *et al.*, 1995) et entretenus jusqu'à aujourd'hui montrent pour certains une domination de la flore à l'intérieur (absence de cervidés) par quelques espèces très couvrantes.

Les perturbations directes, au sens de l'enlèvement de biomasse, que les cervidés infligent à la végétation de la strate herbacée sont de deux types : piétinement (Roovers *et al.*, 2004) et abroutissements. Dans le chapitre 6, nous montrons que les cervidés accroissent la richesse spécifique de la strate herbacée en forêt. D'après l'hypothèse des perturbations intermédiaires appliquée aux relations plantes-herbivores (Olff et Ritchie, 1998) nous pouvons supposer que la densité d'herbivores (ou plus précisément d'ongulés)

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

forestiers est maintenue à un niveau modéré, générant des intensités de piétinement/herbivorie modérées, qui libèrent des espaces pour permettre à d'autres espèces d'émerger. Toutefois, aucune observation nous permet d'affirmer que ces mécanismes sont les seuls en jeu, les effets sur la lumière dont les conséquences sur la composition en espèces ont été présentés avant, sont aussi susceptibles d'avoir des conséquences sur la richesse spécifique des communautés végétales.

MÉDIATION PAR LA LUMIÈRE

La réduction du couvert des strates arbustives ou au moins la régulation de leur croissance par les cervidés (Augustine et Mcnaughton, 2004) augmente la quantité de lumière disponible pour la végétation herbacée. Härdtle *et al.* (2003) ont mis en évidence la corrélation positive, en condition de sous bois, entre la disponibilité de lumière (fermeture du peuplement et du milieu par les arbustes) et richesse spécifique de la strate herbacée. Ainsi, il est vraisemblable que la limitation du développement et du couvert des strates arbustives par les cervidés, en augmentant la disponibilité en lumière, contribue sinon à augmenter, au moins à maintenir à un niveau élevé, la richesse spécifique de la strate herbacée.

D'autre part, ces effets indirects ne se font pas uniquement par l'intermédiaire des strates arbustives. Nos résultats indiquent un fort augmentation du couvert de la ronce, et un couvert généralement plus important de l'anémone des bois en l'absence d'ongulés. Ces espèces, très couvrantes comme peut l'être le lierre sont susceptibles de dominer la communauté au point d'inhiber le développement des autres espèces herbacées, d'où une réduction de la richesse spécifique de la flore visible comme l'illustre la photo en figure 31.

On voit ici très bien les effets négatifs qu'une espèce, très compétitrice, exerce sur les autres espèces de la communauté. Les cervidés jouent alors un rôle de régulateur, limitant le développement de ces espèces très compétitrices, au profit d'autres espèces.

PERTURBATION INTERMÉDIAIRE DANS LES FORÊTS FRANÇAISES

Quels que soient les mécanisme sous-jacents, perturbations directes ou indirectes, les cervidés génèrent des pertur-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 31.: Cet enclos, installé à la fin des années 70 en FD d'Arc-en-Barrois a maintenu la flore à l'abri des cervidés (consommation et piétinnement) pendant plus de 30 ans. On voit à l'intérieur de l'enclos une végétation largement dominée par le lierre.

bations au sein des écosystèmes forestiers, mais dont les conséquences pour la richesse des communautés végétales herbacées apparaissent positives. Prenant ici le contrepied de Latham *et al.* 2005, p. 68-69, nous apportons ici la preuve que les cervidés peuvent avoir un effet positif sur la diversité des plantes

Cependant, il n'échappera pas que, si l'impact des ongulés sur la diversité des plantes de la strate herbacée est positif, les cervidés ont un effet négatif sur le couvert et la diversité des strates arbustives. Nous montrons ainsi que le compartiment étudié conditionne l'interprétation du niveau de pression d'herbivorie : la question de savoir si les cervidés peuvent avoir un effet positif sur la croissance et la richesse des strates arbustives n'est donc pas ici tranchée.

RÉSILIENCE À LA PRESSION D'HERBIVORIE

Si l'étude en Forêt d'Arc-en-Barrois n'a pas permis de tirer des conclusions quant à l'effet des cerfs sur la richesse spécifique, les observations sur les changements dans la composition des communautés floristiques présentent des patrons assez caractéristiques. La composition des communautés les plus abrouties en 1976 a évolué, entre 1976

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

et 2006, pour devenir semblable à celle des communautés les moins abrouties, en cohérence avec la baisse de pression d'herbivorie observée. Il est difficile de savoir si ces communautés, associées aux milieux les moins abroutis, constituent un état de référence ou souhaité, et donc, parler de résilience [3].

Néanmoins, ces observations sur la dynamique des communautés végétales, ajoutées à celles sur la progression des ligneux montrent qu'à l'échelle des communautés végétales forestières, les fortes densités de cerfs n'ont pas entrainé les communautés dans des états métastables, et que les actions de gestion cynégétique qui ont réduit les populations de cervidés permettent une reprise de croissance dans la végétation du sous-bois.

7.3.3 *Herbivorie VS les autres variables structurantes*

L'un des objectifs de cette étude était de hiérarchiser les variables structurant et agissant sur la dynamique des communautés végétales. Les résultats du suivi des enclos RÉNÉCOFOR a mis en avant le rôle majeur de la lumière et comment les cervidés pouvaient à leur tour influencer les conditions de lumière pour la végétation herbacée. L'étude floristique en FD d'Arc-en-Barrois a pour sa part montré que la structuration de la flore, avant de dépendre de la pression d'abroutissement, restait très fortement liée aux conditions édaphiques (disponibilité en eau et en minéraux). La flore forestière reste donc un bon indicateur des conditions stationnelles.

Nous avons également testé les variables infuençant la dynamique de la végétation. Les résultats ont montré une forte eutrophisation des communautés végétales, vraisemblablement due aux dépôts azotés issus des rejets de polluants dans l'atmosphère. Les analyses ont également montré les rôles importants joués par les changements dans le couvert des strates de végétation et la pression d'herbivorie. Le facteur lumière ressort donc comme l'autre moteur majeur des dynamiques végétales. Les changements dans les conditions de lumière, résultats de la fermeture de peuplements, ont des effets très importants sur la végétation herbacée

3. La résilience étant définie par la capacité d'un écosystème à récupérer les attributs structuraux et fonctionnels ayant subi des dommages causés par un stress ou une perturbation, (for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group., 2004).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

et arbustive (Decocq *et al.*, 2005; Van Calster *et al.*, 2008). Le rôle des cervidés se manifeste ici directement sur les arbustes et leurs recouvrements.

Finalement, nous pouvons identifier trois moteurs majeurs des changements de flore dans les communautés végétales que sont, dans l'ordre décroissant de l'intensité de leurs effets :

- Les dépôts atmosphériques. Bien que ne disposant pas de mesures précises de ces dépôts, la progression des espèces nitrophiles sur 30 ans laisse penser que la pollution atmosphérique joue un rôle majeur sur les changements de flore.
- La gestion forestière. La cessation de l'exploitation du taillis et la conversion vers la futaie, augmentant le couvert de la canopée diminue la quantité de lumière disponible pour la végétation herbacée et plus généralement les conditions microclimatiques pour la flore.
- Les variations du régime d'herbivorie. En contrôlant le développement des strates arbustives, les herbivores contribuent à la limitation du couvert des arbustes et des espèces très compétitrices, les variations des populations d'herbivores et donc de l'intensité des perturbations qu'ils génèrent se répecute alors sur la composition de la flore. Les effets des consommations sélectives des herbivores et de la dispersion des graines montrent des effets également sur le long terme mais aux conséquences moins marqués et plus anecdotiques sur la composition des communautés végétales.

Bien que nos dispositifs ne visent pas du tout cette problématique, nous n'observons pas de signal dû à un réchauffement climatique, ni dans le rééchantillonnage de la flore en FD d'Arc-en-Barrois, ni dans le suivi des placettes RÉNÉCOFOR.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

8

CONCLUSION

8.1 IMPLICATIONS POUR LA GESTION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Parmi l'ensemble des conclusions de ce travail, le résultat le plus frappant pour les gestionnaires restera sans nul doute le rôle positif des cervidés sur la diversité de la végétation herbacée. Néanmoins, je souhaite apporter ici quelques nuances.

- Le contexte
  Il n'échappera pas que les placettes du réseau RÉNÉCOFOR ne sont qu'un échantillon, visant à représenter la diversité des forêts de production de france métropolitaine, en aucun cas choisi pour représenter la diversité des situations d'équilibre et de déséquilibre sylvo-cynégétique. Il est donc vraisemblable que les résultats obtenus mettent en évidence les effets des ongulés dans des situations où les populations sont gérées en bon équilibre avec les objectifs sylvicoles (régénération en particulier).
- De quelle diversité parle-t-on ?
  Cet effet positif se manifeste sur la végétation herbacée, c'est à dire celle qui contribue à la plus grande part de la richesse spécifique de la végétation forestière (pour les forêts métropolitaines s'entend). N'oublions pas de remarquer que les cervidés ont un effet négatif très net sur la richesse et le couvert des strates arbustives sus-jacentes. En outre, la richesse spécifique ne peut en elle même être la seule variable caractérisant la diversité des communautés, et une observation plus pertinente des caractères de ces espèces (espèces forestières strictes, espèces rudérales) pourrait renseigner sur la qualité de cette diversité.
- L'enjeu régénération
  Les placettes de ce dispositif sont constituées de peuplements matures au sein desquels la question de la régénération des peuplements ne se pose pas. Si nous n'observons pas particulièrement de déclin des semis des essences objectif, les investigations ne sont pas

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

non plus focalisées dessus. Il serait ainsi intéressant de mettre en parallèle à ce suivi floristique des études d'impact du gibier sur les régénérations pour confronter la problématique diversité à celle de la régénération forestière.

Nous avons également montré que la pression exercée par le gibier sur la végétation structure de manière considérable les assemblages d'espèces végétales, par des effets sur la lumière (les cervidés régulent le développement de la croissance et du couvert des arbustes et des espèces compétitrices comme la ronce). Toutefois, les premiers résultats tendent à montrer que ni les niveaux ni l'historique de pression d'abroutissement (*i.e.* les populations de cervidés et leurs dynamiques) n'altèrent les propriétés indicatrices des communautés floristiques, utilisées pour la gestion forestière (typologie des stations). Des études complémentaires permettront de préciser les effets des cervidés sur la détermination des types de stations forestières.

En tant qu'outil de contrôle des populations d'ongulés en forêt, la chasse montre ses effets de deux manières. Un bon équilibre sylvo-cynégétique (comme cela semble être le cas pour les placettes du réseau RÉNÉCOFOR), garant de densités de populations modérées, contribue au maintien d'une flore forestière diversifiée. Les politiques de réduction des populations, comme cela a pu être le cas en FD d'Arc-en-Barrois, ont eu pour effets une baisse sensible de la pression d'abroutissement sur les espèces ligneuses en général ; les communautés végétales impactées par les cervidés se sont alors modifiées pour reprendre des caractéristiques semblables à celles des communautés peu impactées. De ce patron d'évolution, il ressort que (i) les communautés, certes impactées par les cervidés, conservent une capacité à se restaurer et (ii) les politiques de gestion sylvo-cynégétiques jouent un rôle majeur dans la gestion et la conservation des communautés végétales.

Enfin, et de manière plus anecdotique, nous avons montré qu'une espèce rare (le cynoglosse d'allemagne *Cynoglossum germanicum*) présente deux traits de vie qui lui permettent de tirer doublement profit de la présence des cervidés. Elle est épizoochore, c'est à dire que ses graines s'accrochent

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

au pelage des animaux, qui en se déplaçant, contribuent à sa dispersion et contient des molécules répulsives contre les cervidés, lui donnant un double avantage compétitif en présence de cervidés. Au delà de cette espèce particulière, ces deux traits de vie (épizoochore et toxique) doivent être surveillés de près, notamment dans le cas d'espèces exotiques qui pourraient rapidement devenir invasives en présence de cervidés.

8.2 LIMITES DE NOS APPROCHES

8.2.1 *Validité des rééchantillonnages*

La question des effets opérateurs a été abordée à plusieurs reprises dans ce travail : effet sur l'exhaustivité des relevés, sur l'identification des espèces, sur l'attribution de notes d'abondance et d'abroutissement, techniques et modalités des relevés. Il ressort donc que, pour le suivi temporel de la flore, et plus généralement des communautés vivantes, la stabilité dans les méthodes d'observation et de prises de données sont une pierre d'achoppement majeure.

Nous avons ici éludé le rééchantillonnage de flore effectué par F.Ningre en 1981 en FD d'Arc-en-Barrois, principalement en raison d'effets opérateurs violents, apparaissant dans les analyses initiales des données et compromettant les interprétations des changements observés. Quand on considère la rareté de ces jeux de données historiques et des suivis temporels disponibles, il est regrettable d'être contraint à de tels abandons. Par des techniques de comparaison à richesse égale (un essai de correction *a posteriori* de l'effet opérateur), nous avons tout de même identifié que les tendances observées étaient relativement robustes aux effets opérateurs, attestant la légitimité des suivis temporels ici présentés.

Enfin, à travers des comparaisons enclos/exclos, nous pouvons honnêtement espérer un effet opérateur minimisé du fait de comparaisons différentielles et non absolues. Les enclos et exclos étant échantillonnés le même jour, par la même équipe, nous pouvons donc honnêtement considérer que la technique s'affranchit de ces problèmes d'effets observateurs. En outre, le programme d'assurance qualité mis en place dans le cadre du réseau RÉNÉCOFOR assure une fiabilité aussi bonne que possible aux relevés.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

8.2.2 *Hiérarchisation des moteurs d'évolution*

De nombreuses études récentes visent à hiérarchiser les différents moteurs d'évolutions des communautés végétales ; à travers le suivi de la végétation en FD d'Arc-en-Barrois, au delà des problèmes inhérents aux rééchantillonnages, se pose le problème des données sur lesquelles construire des gradients pour en découpler les effets.

Le gradient d'herbivorie, basé ici sur une mesure originale de la pression d'abroutissement à l'échelle de la placette, est fortement corrélé aux recouvrements des strates arbustives et arborescentes (les raisons de cette corrélation sont discutées au chapitre 4) ainsi, cette colinéarité de la pression d'abroutissement et des couverts compliquent l'interprétation des patrons observés, et limitent les possibilités d'isoler la part d'évolution strictement attribuable aux cervidés. A l'échelle des massifs forestiers, l'évolution de flore est analysée dans un contexte où de nombreux paramètres changent (populations animales, gestion sylvicole, pollution atmosphérique, climat etc.) et il est presque impossible, à travers ces jeux de données, de décorréler totalement ces différentes variables (lorsqu'elles sont mesurables à l'échelle de la communauté...). Ainsi de telles observations, si elles permettent d'émettre des hypothèses et d'apporter des informations sur les changements constatés au sein des communautés, ne permettent pas de construire des scénarii d'évolution ni de tester strictement les effets d'un facteur par rapport à un autre.

8.2.3 *La détermination de la pression du gibier*

Encore une fois, notons la force du dispositif de suivi conjoint flore/abroutissement qui fournit une mesure locale de la pression des cervidés sur la végétation, et permet d'intégrer cette variable aux analyses de structure et de changement de végétation.

Le suivi de flore du réseau RÉNÉCOFOR n'intègre pas de mesure de la pression d'abroutissement sur la végétation. La seule situation connue en terme d'herbivorie est alors l'enclos (niveau 0, au moins pour ce qui concerne les cervidés), les exclos sont groupés sans discrimination des zones selon la pression de gibier. En se basant sur les réalisations de chasse au voisinage de la placette de relevé, nous avons pu reconstituer un indicateur multi-espèce, sans toutefois

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

(i) avoir l'assurance qu'il reflète fidèlement la situation sur la zone de la placette ni (ii) relativiser la densité d'animaux par la capacité d'accueil de l'écosystème.

Néanmoins, malgré les limites évoquées, ce travail original permet d'identifier les rôle structurant des ongulés pour la végétation forestière. De plus, les données issues de la chasse permettent de tenter un découplage des effets des différentes espèces d'ongulés sur la végétation forestière, ce qui n'est pas rationnellement envisageable avec des données d'abroutissement. Ainsi, en FD d'Arc-en-Barrois l'augmentation des populations de chevreuils et donc la modification de la guilde d'ongulés ne transparait pas à travers les données d'abroutissement, ni même les effets potentiellement importants des populations de sangliers sur la végétation.

Il n'est donc pas de dispositif parfait, mais la combinaison des deux approches a permis des conclusions complémentaires.

8.3 PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Ce travail de thèse aura marqué une reprise des recherches en France sur les effets des cervidés sur la diversité floristique forestière, en sommeil depuis le milieu des années 1980. Je propose ici quelques pistes pour la poursuite des recherches, puissent-elle servir aux miennes ou à celles de mes successeurs.

8.3.1 *Intégration de mesures fiables et pertinentes de la pression des ongulés*

DES ESTIMATEURS POUR LA PRESSION D'HERBIVORIE

Dans les deux volets de ce travail, nous avons utilisé des gradients de pression d'herbivorie basés soit sur des relevés des consommations des cervidés sur les espèces ligneuses, soit sur des données relatives aux nombres d'animaux tués. Nous avons discuté les avantages et limites de chacun de ces deux estimateurs, mais surtout, il s'agit là d'une approche rarement mise en oeuvre visant à coupler la composition des communautés végétales d'un site avec la pression d'herbivorie afférente. Elle permet d'intégrer une estimation de la pression d'herbivorie qui peut être utilisée pour tester une hypothèse quant aux changements ou structures des com-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

munautés. Pour ce faire, il est important que les chercheurs disposent d'outils les plus fiables possibles pour estimer la pression que les cervidés imposent à la végétation.

Ainsi, il serait intéressant d'affiner des méthodes basées sur les observations des consommations, qui à mon sens sont les seules donnant une information (i) qui relativise les populations animales et les ressources disponibles et (ii) cible la végétation. Les progrès attendus portent d'abord sur la mise au point de protocoles de relevés plus quantitatifs et plus aisément reproductibles, avec des méthodes d'analyses appropriées pour jauger quantitativement et qualitativement la pression des herbivores sur le milieu. En découlent nécessairement des études visant à mieux connaître, pour mieux contrôler, les causes d'erreurs ou d'incertitude dans la de mesures.

Mais pour minimiser ces effets opérateurs, pouvant induire un bruit considérable dans les observations, peut-être serait-il souhaitable de repenser les protocoles, et de les centrer non plus sur l'ensemble des espèces observées, mais sur certaines, particulièrement indicatrices ou suffisemment disponibles pour permettre des estimations pertinentes. Il me paraitrait donc pertinent de mener des investigations sur les rôles indicateurs - à échelle plus ou moins locale - de certaines espèces.

DES PHYTO-INDICATEURS

Aux États-Unis un des volets de la recherche sur les interactions entre cervidés et végétation vise à trouver des phyto-indicteurs, c'est-à-dire des espèces végétales dont certains attrubuts (hauteur/floraison/forme/abroutissement) sont facilement mesurables et dont les valeurs sont bien corrélées à l'intensité des impacts des cervidés sur l'ensemble de la végétation présente. Une telle espèce doit être assez ubiquiste de manière à être suffisemment fréquente pour permettre des estimations aussi souvent que souhaité, et résiliente à l'herbivorie pour persister au sein des communautés même si la pression d'herbivorie est très élevée (Kirschbaum et Anacker, 2005).

Á travers nos études, la ronce très ubiquiste et résiliente aux consommations des cervidés apparait comme un candidat possible, j'encourage donc le travail de mes collègues de Nogent-sur-Vernisson qui mènent des investigations en ce sens. De même, nous avons présenté le cas du lierre dans la discussion du chapitre 4 qui semble grimper d'autant plus

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

haut sur les arbres que la pression d'herbivore est faible. Le goût très prononcé du chevreuil pour cette espèce est même susceptible de la rendre spécifiquement indicatrice de la pression due au chevreuil.

Enfin, si l'existence d'une seule espèce phyto-indicatrice est difficile à envisager à grande échelle, il est probable que des analyses dans divers contextes biogéographiques permettent d'isoler des groupes d'espèces phyto-indicatrices, voire même d'identifier des associations végétales caractéristiques des milieux fortement et faiblement impacts, c'est-à-dire concevoir des indices multivariables de la pression d'herbivorie basés sur la flore.

8.3.2 *Découplage des effets des différents ongulés*

À travers les mesures d'abroutissement, nous avons vu qu'il était parfaitement illusoire d'espérer découpler les effets du cerf de ceux du chevreuil. Pour ce genre de problématique, il m'apparait deux options méthodologiques.

La première, expérimentale, repose sur l'utilisation d'enclos dits sélectifs, sur le modèle de ceux implantés sur le massif de la petite pierre (68). Un enclos central met la végétation à l'abris de l'ensemble des ongulés, une zone directement périphérique dont le grillage permet un accès exclusivement aux chevreuils par des portes de petite taille, et la zone externe est librement fréquentée par les deux espèces de cervidés. Les premières analyses n'ont pas donné de résultats très éloquents, vraisemblablement en raison d'un mauvais contrôle de l'état 0 (Saïd S., comm. pers.). Mais de tels dispositifs sont couteux à mettre en place, limitant par là même leur nombre et donc la puissance des observations.

La seconde, plus naturaliste, consiste à étudier la flore sur différents massifs, fréquentés par des proportions différentes de cerfs et de chevreuils (et aussi d'ongulés de montagne). Ainsi, il est possible de comparer la végétation de ces massifs en suivant un gradient multivariable (basé sur des guildes d'herbivores). Il devient donc envisageable de découpler les effets des différentes espèces sur la végétation. Néanmoins, la pierre d'achoppement de ce genre de dispositif réside dans les autres variables différenciant les massifs (gestion forestière/essences/substrat etc.). Nous avions tenté cette approche par l'échantillonnage d'un mas-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

sif voisin de ceux d'Arc-en-Barrois (la forêt des Brosses - 21), n'ayant jamais eu de population de cerf résidente. Les comparaisons de flore entre les trois massifs sont en cours d'achèvement et seront publiées par la suite.

8.3.3 *D'autres échelles d'étude*

LES POPULATIONS

Nous avons ici identifié des réactions d'espèces à la pression d'herbivorie et à ses variations. Ces résultats montrent que les cervidés peuvent avoir des effets sur la fréquence et/ou l'abondance des espèces végétales, c'est à dire des paramtères de populations. Si nos données ne fournissaient pas d'informations précises sur les populations, ces résultats encouragent des investigations à l'échelle des populations d'espèces végétales.

Se posent ici deux problématiques :

- Quels processus en jeu ? Nous avons vu la diversité des interactions plantes/cervidés : dispersion, herbivorie, piétinnement etc.
- Pour quels effets ? Chacun de ces processus est susceptible de modifier les capacités de colonisation de nouveaux sites, d'affecter la reproduction sexuée et/ou végétative et donc d'infuler sur les dynamiques de ces espèces.

Pour répondre à chaque question croisant processus et effets, un protocole *ad hoc* doit être mis en place pour garantir la robustesse des conclusions. De telles études permettront d'affiner notre connaissance des effets des cervidés sur les espèces végétales. A terme, il serait intéressant, sur le modèle de Diaz *et al.* (2007) de mettre en relation les réponses à la pression des cervidés avec les traits de vie de ces espèces végétales.

LES MASSIFS

À un niveau d'échelle spatiale supérieure, la question de la composition floristique par massif et de ses évolutions temporelles se pose également. En tirant profit des mesures d'indices de consommation (Morellet *et al.*, 2001) et éventuellement d'indicateurs de changements écologique (Morellet *et al.*, 2007) effectuées à l'échelle de massifs forestiers, la mise en parallèle des dynamiques de flore à l'échelle des massifs forestiers et de ces indicateurs ouvrent

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

la porte à des études plus globales croisant écologie végétale et équilibres sylvo-cynégétiques.

8.3.4 *Suivis à long terme*

Ces suivis à long terme sont rares, essentiellement en raison du manque de données de base (voir au chapitre 1). Ces travaux ont montré que lorsque de telles données sont disponibles, les protocoles mis en place à l'époque souffrent d'imperfection au regard des exigences scientifiques croissantes, notamment quant à leur reproductibilité ; d'où des problèmes pour comparer proprement les données anciennes à celles rééchantillonnées. En outre, même des réseaux d'observation mis en place plus récemment et avec l'objectif explicite d'être suivis dans le temps souffrent de tels problèmes d'homogénéité des observations (par exemple RÉNÉCOFOR, voir Archaux *et al.* 2008). Les scientifiques américains proposent des suivis floristiques basés sur des approches différentes de la flore, avec des relevés séparant et adaptant les mesures par groupes d'espèces, dans le but de minimiser les erreurs de mesure entre opérateurs et donc améliorer la robustesse des comparaisons temporelles (Johnson *et al.*, 2008, par exemple)).

Je suggère donc que la mise en place de nouveaux suivis à l'avenir prête attention à ces techniques, et intègre des mesures pertinentes sur la pression d'herbivorie qui permettront alors d'identifier précisément les moteurs des changements de la végétation.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

8.4 CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons, à l'aide de deux approches différentes d'un point de vue méthodologique, temporel et spatial abordé les effets des cervidés dans le contexte des forêts gérées. Notre étude en trois grands temps a d'abord montré l'utilisation inégale des différentes espèces ligneuses par les cervidés, préférant les espèces arbustives aux arborescentes. Notre deuxième conclusion porte sur le rôle des cervidés dans la structuration et la dynamique des communautés végétales : il apparait que, une fois les facteurs édaphiques pris en compte, la pression des cervidés est la seconde variable structurante pour la végétation. Le suivi à moyen-terme a permis de montrer le rôle moteur des cervidés dans les dynamiques des communautés végétales. La troisième conclusion est relative à l'effet positif des populations modérées d'ongulés sur la diversité de la végétation herbacée, notamment par effet indirect de la réduction du couvert arbustif, augmentant la luminosité en sous bois.

Finalement, il ressort de ce travail que les niveaux de populations de cervidés, contrôlés principalement par la chasse, ne mettent pas en péril la diversité de la végétation forestière. Alors, les cervidés présentent-ils une menace pour les écosystèmes forestier ? Les contextes ici étudiés montrent clairement que non. Néanmoins, avant le maintien de la diversité végétale, l'objectif central de la gestion sylvo-cynégétique reste d'assurer la pérennité de la forêt donc de garantir sa régénération dans des délais compatibles avec les objectifs des gestionnaires. Il s'agit donc, pour le gestionnaire - mon rôle de scientifique s'arrêtant là - de trouver un équilibre satisfaisant entre les populations de cervidés et les enjeux sylvicoles, fonctions sociales et rôle de protection de la forêt.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Quatrième partie

ANNEXES

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

A

CHAPITRE RAPPORT RÉNÉCOFOR FLORE

Il s'agit d'un chapitre de rapport technique rédigé avec Anders Màrell, partie d'un rapport traitant du suivi de la flore sur le réseau RÉNÉCOFOR

Référence provisoire :
Boulanger Vincent, Màrell Anders, Archaux Frédéric, Heuzé Patricia et Dupouey Jean-Luc
Dix ans de mise en défens : quels sont les effets des ongulés sauvages sur la flore ?
Article rédigé pour le Rapport RÉNÉCOFOR Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore. Ed : Office National des Forêts.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6. Dix ans de mise en défens : quels sont les effets des ongulés sauvages sur la flore ?

6.1. Préambule

Depuis l'implantation des placettes du réseau RENECOFOR dans les années 1990, les populations d'ongulés sauvages (au premier rang desquels le chevreuil, le cerf élaphe et le sanglier) ont considérablement augmenté en France et leurs aires de répartition se sont étendues (Saint-Andrieux et al. 2004 ; Saint-Andrieux et Pfaff 2008). Dans l'optique de suivi à long terme propre au réseau RENECOFOR, l'utilisation d'un dispositif de suivi couplé d'enclos (zone interdite aux ongulés sauvages) et d'exclos (zone ouverte aux ongulés sauvages) est un outil classique mais aussi performant pour étudier le comportement de la végétation forestière consécutif à l'exclusion des grands herbivores. Il permet principalement d'étudier l'évolution de la végétation pendant une phase de reconstitution et d'estimer la résilience des écosystèmes après une suppression totale de la pression d'herbivorie. Toutefois, si les enclos sont installés avant la colonisation/recolonisation par les ongulés et/ou l'augmentation des effectifs, ils renseignent alors sur la réaction de la végétation à l'augmentation de la pression d'herbivorie.

Le type et l'amplitude des impacts des ongulés sauvages sur la flore varient en fonction de facteurs tels que l'espèce ou la communauté d'ongulés, leur densité, la saison, la flore disponible pour les animaux, l'historique du site et de facteurs globaux comme le réchauffement climatique (Côté et al. 2004 ; Hester et al. 2006 ; Post et al. 2008 ; Skarpe et Hester 2008). Rooney et Waller (2003) rapportent que les impacts des cervidés se déclinent sous plusieurs formes. Parmi les effets directs on compte (i) l'abroutissement sélectif et répété sur des espèces végétales du sous-bois (strates herbacée et arbustive jusqu'à la hauteur d'abroutissement) et sur certaines parties de la plante (fruits, rhizomes, racines, bourgeons apicaux et inflorescences), (ii) la dissémination des graines via leur pelage, sabots ou fèces, et (iii) le piétinement du sol et les zones grattées ou retournées. En fonction de leur intensité, ces impacts directs peuvent être positifs (création des sites favorables de colonisation et de germination d'espèces végétales ; activation de la banque de graines du sol), ou négatifs quand l'intensité ne permet plus à la végétation de s'installer et de poursuivre son cycle de vie. Parmi les effets indirects sur la flore, on compte (i) le changement de la structure du peuplement qui modifie les conditions de lumière et la compétition interspécifique et (ii) les modifications des cycles biogéochimiques par piétinement, modifications de litière résultant des modifications de la strate arbustive, le dépôt de fèces et enfin les effets sur la microfaune du sol pouvant résulter des précédents (McInnes et al. 1992 ; Pastor et al. 1993).

La plupart des études sur l'impact écologique des cervidés montrent un effet significatif sur la strate arbustive, et notamment sur la régénération forestière (Gill 2006). En France, ces effets sur la strate arbustive ont été montrés principalement dans des études sur les dégâts en forêt à l'échelle départementale ou régionale (Ballon et al. 2005). L'impact des ongulés sauvages sur la strate herbacée en milieu forestier est jusqu'à présent moins connu, et repose sur un nombre restreint d'études scientifiques (par exemple, Kirby 2001 ; Stockton et al. 2005).

Riche d'une petite centaine de couples enclos/exclos et de la diversité des milieux forestiers qu'il inclut (forêts atlantiques, continentales, alpines et méditerranéennes selon la classification Européenne des régions biogéographiques), le réseau RENECOFOR constitue un dispositif rare. Son suivi permettra de répondre à un certain nombre de questions sur

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

l'impact des ongulés sauvages sur la flore et d'avoir des réponses générales à l'échelle nationale avec des perspectives européennes.

La première évaluation de l'évolution entre 1994/95 et 2000/01 de la composition floristique due aux ongulés sauvages ne montre pas de tendance générale tant sur la richesse que sur la diversité floristique des placettes du réseau RENECOFOR (Camaret et al. 2004) : 10 placettes sur 89 présentent un exclos plus diversifié que l'enclos, 3 placettes l'opposé. Parmi les indicateurs Ellenberg, la lumière est le seul indicateur montrant des différences significatives : supérieur en enclos pour 10 placettes sur 89. Au niveau spécifique, seule la ronce avait un recouvrement plus élevé dans les enclos.

L'objectif principal de ce chapitre est de présenter les résultats d'une comparaison de l'évolution de la flore des strates basses (herbacées, arbustes bas et arbustes hauts) entre l'enclos (la zone protégée) et l'exclos (la zone ouverte). Nous nous restreindrons à des analyses générales dans l'objectif à répondre aux questions suivantes :

(1) Les ongulés sauvages, influencent-ils la diversité spécifique de la flore ?
(2) Les ongulés sauvages peuvent-ils modifier les caractéristiques des communautés végétales ?
(3) Quelles espèces végétales répondent à la mise en défens ?

6.2. Matériel et méthodes

6.2.1. Généralités

Parmi les 102 placettes françaises et les 2 placettes luxembourgeoises du réseau RENECOFOR, nous avons choisi de travailler sur 84 placettes, excluant les placettes dont la chronologie est incomplète (CHS 57b, CHS 68, CPS 67, DOU 69, EPC 88, HET 03, HET 21, HET 52, HET 54a, HET 54b, PM40a, PS 61, PS 67a, PS 67b, PS 76, PS 89), ou dont l'organisation des sous-placettes de relevés a été modifiée (PM 40b) ainsi que les placettes soumises à des perturbations en exclos bien différentes des autres comme du surpâturage par des bovins (MEL 05) ou des porcs domestiques (PL 20 et PM 20).

6.2.2. Appariement des sous-placettes de relevés

La numérotation des sous-placettes de relevés suit la même logique pour la plupart des placettes (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Toutefois, certaines placettes ne respectent pas ce schéma général : CHS57b, CHS68, CHS57b, CPS67 et PS67a ne sont pas appariées selon le même ordre, dans les cas de PS67b et PS88, respectivement 1 et 2 sous-placettes extérieures ont été déplacées de telle sorte que leur appariement n'a plus de sens. La plupart des placettes ci-citées sont exclues de l'analyse pour des raisons de chronologie incomplète (voir paragraphe précédent), seule PS 88 est conservée.

Par **enclos** nous entendons l'ensemble des sous-placettes se trouvant à l'intérieur du grillage, à l'abri de la dent du gibier (sous-placettes F1 à F4); par **exclos**, l'ensemble des sous-placettes se trouvant à l'extérieur (F5 à F8). Nous définissons également des « couples de sous-placettes de relevés » composés d'une sous-placette de relevé en enclos et de sa contiguë en exclos : (a) F1-F5, (b) F2-F6, (c) F3-F7 et (d) F4-F8. Cet appariement est rendu nécessaire parce que les quatre sous-placettes de l'enclos sont plus proches entre elles que les quatre sous-placettes de l'exclos. Comme la végétation tend à varier graduellement dans l'espace,

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

des sous-placettes plus éloignées tendent à héberger des communautés plus différenciées : cela se traduit dans les faits par une richesse globale de l'enclos presque systématiquement moins élevée que celle de l'exclos (à la mise en place des enclos, tout au moins peu de temps après, en 1995). L'appariement d'une sous-placette de l'enclos avec sa plus proche parallèle de l'exclos permet de nous affranchir partiellement de ce problème. Nous travaillons sur un relevé synthétique regroupant l'ensemble des espèces observées au printemps et/ou en été sur chaque sous-placette ; en cas d'observation à chacune des deux saisons, l'indice d'abondance-dominance retenu est le maximum des deux.

6.2.3. Estimation de la pression des herbivores sur chaque placette

Sur chaque placette, en nous basant sur les informations de densité estimée ou de réalisation de plan de chasse lors de l'implantation des placettes en début des années 1990 (Poulin et al. 1999), nous avons construit trois classes de densité d'ongulés sauvages par espèce animale (codées de 1 à 3 par densité croissante, Tableau 1). Il n'a pas été jugé utile de reconnaître une quatrième classe de densité au vu des densités relevées au début des années 1990 (Poulin et al. 1999).
Un indice global de la pression d'herbivorie est ensuite calculé par placette en sommant les classes des quatre espèces animales. Par construction, cet indice varie de 4 à 12, mais nous observons sur nos 84 placettes un maximum à 10 (Tableau 2). Etant donnée la distribution de cet indicateur (classes 8 à 10 très peu représentées), nous avons été amenés à regrouper les classes 8 à 10. La classe 4 équivaut à une pression d'herbivorie très faible, la classe 6 à une pression faible et la classe 8-10 à une pression d'herbivorie modérée.

Tableau 1 : Critères d'attribution des classes de densité (D) pour les quatre espèces d'ongulés considérées.
Tableau 1: *Criteria used to rank plots according to density of the four large herbivores (red deer, roe deer, chamois, and wild boar).*

Classe de densité	Cerf	Chevreuil	Chamois	Sanglier
1	absent ou D < 1 ind/km²	D < 5 ind/km²	absent ou D < 1 ind/km²	< 1 sanglier tué /km²
2	1/km² ≤ D ≤ 2/km²	5/km² ≤ D ≤ 10/km²	1/km² ≤ D ≤ 2/km²	1/km² ≤ D ≤ 3/km²
3	D ≥ 2/km²	D >10/km²	D ≥ 2/km²	D > 3/km²

6.2.4. Impact sur la richesse et la diversité spécifiques

A l'issue des regroupements d'espèces et sous-espèces, nous travaillons sur un effectif de 903 taxons. Les espèces sont séparées selon la strate de végétation dans laquelle elles ont été relevées, en cohérence avec l'hypothèse d'un impact des ongulés variable selon la hauteur de la végétation. Nous avons calculé les richesses spécifiques par strate (herbacée "H", arbustive basse "AB" et arbustive haute "AH") et par sous-placette de relevé. L'indice de Shannon est calculé en logarithme naturel, basé sur le rang maximal de l'indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (r = 1 ; + = 2 ; 1 = 3 ; 2 = 4 ; 3 = 5 ; 4 = 6 ; 5 = 7) en comparant les relevés de printemps et d'été. Les différences de richesse et de diversité, par strate, entre enclos et exclos sont testées à l'aide d'un test paramétrique (test t de Student sur échantillons appariés), en utilisant la moyenne de la variable étudiée sur les quatre sous-placettes (de l'enclos ou de l'exclos).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.2.5. Impact à l'échelle de la communauté végétale

Les caractéristiques des communautés végétales sont ici abordées à travers les indices de performance écologique d'Ellenberg (L-lumière, T-température, K-continentalité, F-humidité, R-acidité, N-richesse en nutriments) et d'un indice de recouvrement global par strate. Les indices d'Ellenberg sont calculés à partir des présences des espèces de la strate herbacée par sous-placette, puis moyennés par sous-placettes de relevés encloses et excloses séparées. Le calcul n'est pas pondéré par l'abondance.
L'estimation visuelle du recouvrement végétal toutes espèces confondues strate par strate n'a été introduite qu'à partir de la seconde campagne d'échantillonnage, ce qui pose un problème pour l'appréciation d'une éventuelle différence initiale (en 1995) entre enclos et exclos. Ce problème a été contourné en construisant un indice de recouvrement global par strate basé sur le coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet de chaque taxon présent. Nous avons calculé un indice de recouvrement global par strate à l'échelle de la bande comme la somme des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (r=0,1%; +=0,5%; 1=3%; 2=15%; 3=37,5%; 4=62,5%; 5=87,5%) des taxons présentes par strate et pondéré par le nombre d'espèces. A l'échelle de la sous-placette, cet indice s'est avéré fortement corrélé à l'estimation visuelle correspondante pour les campagnes 2000 et 2005 (strate herbacée : $rho=0,72$, $p<0.0001$; strate arbustes bas : $rho=0,82$, $p<0.0001$).
Les comparaisons enclos/exclos sont également testées à l'aide du test t de Student pour échantillons appariés, en utilisant la moyenne des quatre sous-placettes de relevés.

6.2.6. Impact à l'échelle de l'espèce

Les analyses des réponses des espèces végétales à la pression d'ongulés sauvages portent sur un effectif restreint de taxons. Parmi les 903 taxons présents sur l'ensemble des 84 placettes, nous avons choisi les taxons les plus fréquents, c'est-à-dire présents au moins 40 fois sur l'ensemble des placettes (8 sous-placettes réunies) et l'ensemble des années de relevés (1995, 2000 et/ou 2005) ; en théorie, un taxon vu les trois années sur les 84 placettes serait mentionné 252 fois.

L'effet de la mise en défens sur la fréquence des espèces est testé avec le test de McNemar sur la table de contingence des présences/absences en enclos et en exclos. Nous testons donc l'effet du traitement sur la présence de l'espèce en prenant en compte l'appariement des données (enclos/exclos).
Dans le cas où l'espèce est présente simultanément sur les couples de sous-placettes de relevés, nous avons testé les différences de recouvrement en comparant les indices d'abondance/dominance avec le test de rang de Wilcoxon sur données appariées (« Wilcoxon signed rank test »).

La différence des phénomènes d'apparition et de disparition des espèces entre les enclos et les exclos est abordée en comparant l'évolution des présences/absences des espèces dans les couples de sous-placettes de relevés au cours des trois campagnes de relevés (1995, 2000 et 2005). Une apparition d'espèce correspond soit au cas où l'espèce est absente en 1995 mais présente en 2000 et 2005, soit au cas où l'espèce est absente en 1995 et 2000 mais présente en 2005 ; inversement pour les cas de disparition. Une espèce peut également montrer un caractère fugace (espèces présentes en 1995 et 2005 mais pas en 2000, espèces présentes en 2000 uniquement) ou stable (présente pendant les trois campagnes de relevés). Une partie non négligeable de ces apparitions et disparitions correspond en fait à des erreurs de détection. Les

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

comparaisons de la dynamique d'apparition et de disparition entre les enclos et les exclos sont testées avec un test du Khi-2 sur tableau de contingence.

6.3. Les ongulés sauvages influencent la diversité spécifique de la flore

Les tendances d'évolution de la flore observées lors de la première évaluation des campagnes de relevés de 1995 à 2000 se sont accentuées après dix années de mise en défens. La richesse et la diversité floristique ne sont plus les mêmes entre enclos et exclos. La richesse des arbustes bas est désormais plus élevée (+1,1 espèce en moyenne) dans l'enclos que dans l'exclos, il en va de même pour les arbustes hauts (+0,4 espèce) (Tableau 2, Figure 1) ; l'indice de diversité de Shannon indique des tendances similaires. Contrairement aux arbustes, la strate herbacée est plus riche et diversifiée à l'extérieur des enclos, avec, en moyenne, une différence de +3,1 espèces en faveur de l'exclos (Tableau 4, Figure 1).
La strate des arbustes bas apparaissait déjà plus riche et diversifiée en 1995 en enclos qu'en exclos. Cette différence peut être imputable soit à une différence dès l'état initial entre l'enclos et l'exclos, soit à une réaction très rapide des arbustes bas à la mise en défens (recrutement dans la strate arbustive par libération de la croissance) et le décalage entre l'installation de la clôture (premières placettes clôturées en 1992/1993) et les premiers relevés floristiques (1994/1995).

En excluant l'évolution des effectifs d'ongulés sauvages entre 1995 et 2005 (inconnue pour l'heure), nous observons que la pression d'herbivorie initiale (début des années 90) influence la différence de richesse spécifique de la strate herbacée : non significative à une pression d'herbivorie négligeable, d'autant plus marquée que la pression d'herbivorie est élevée (Figure 2). Les tendances sont moins évidentes pour les strates arbustives. Toutefois nous constatons l'existence de différences entre enclos et exclos pour la strate arbustes bas même à un niveau très faible, voir négligeable, de pression d'herbivorie. Cet argument étaye ainsi l'hypothèse d'une forte sensibilité et réactivité de la strate des arbustes bas à la pression des ongulés sauvages.

Nos résultats montrent que 10 années de mise en défens conduisent à une diversité et une richesse des strates arbustives plus élevée en l'absence d'herbivores (Tableau 3). D'autre part, nous observons un effet positif de la pression d'herbivorie sur la richesse et la diversité du tapis herbacé.

Les résultats relatifs à la strate arbustive sont cohérents avec d'autres études. Par exemple, l'étude Gill et Beardall (2001) de treize sites en forêt tempéré d'Europe et d'Amérique du Nord montre que les cervidés réduisent à la fois la richesse spécifique et la diversité de la strate arbustive. A l'inverse, les résultats concernant la strate herbacée sont contradictoires avec certaines études en Amérique du Nord montrant une réduction de richesse spécifique de la strate herbacée sous l'effet de la pression d'herbivorie des cervidés (Rooney 2001 ; Stockton et al. 2005 ; Griggs et al. 2006). Cette différence s'explique vraisemblablement par l'amplitude de la pression d'herbivorie observée dans le réseau RENECOFOR : absence de cas de très forte pression d'herbivorie (au sens des études en Amérique du Nord) et de cas où la pression fut forte pendant une longue durée.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

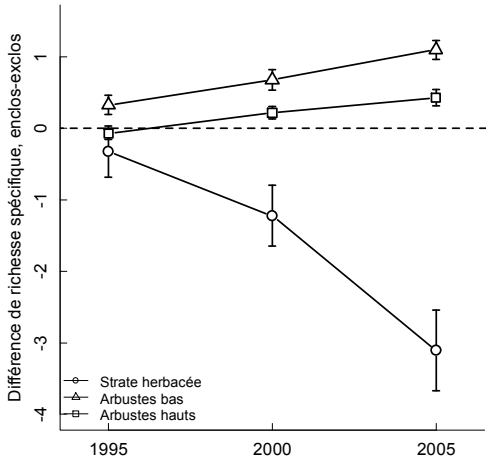


Figure 1 : Différence de la richesse spécifique entre enclos et exclos (échelle de la sous-placette de relevé) en 1995, 2000 et 2005 pour la strate herbacée (H), les arbustes bas (AB) et les arbustes hauts (AH). Tests t sur données appariées (ddl=81) : t_{H-95}=-0,9, p=0,4 ; t_{H-00}=-2,88, p=0,005 ; t_{H-05}=-5,49, p<0.001 ; t_{AB-95}=2,39, p=0,02 ; t_{AB-00}=4.71, p<0.001 ; t_{AB-05}=8,27, p<0.001 ; t_{AH-95}=-0,98, p=0,3 ; t_{AH-00}=2,44, p_{AH-00}=0,02 ; t_{AH-05}=3,77, p<0,001.

Figure 1: *Difference in species richness between fenced and unfenced plots (at the 100m² subplot scale) for the herb, lower shrub and higher shrub strata (paired t-tests).*

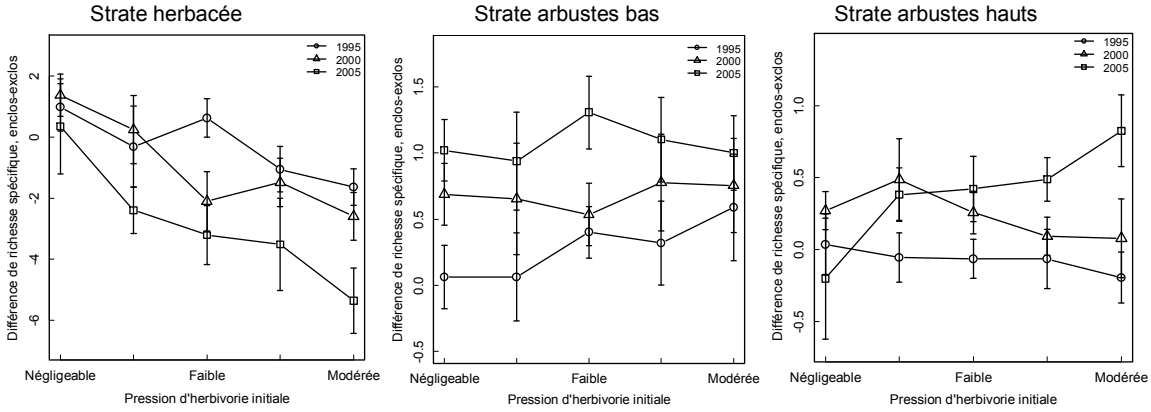


Figure 2 : Différences moyennes de richesse spécifique entre enclos et exclos, en fonction de la pression d'herbivorie initiale (estimée entre 1990 et 1994 selon les placettes), par strate et par année. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.

Figure 2: *Mean difference in species richness between paired fenced and unfenced subplots depending on the browsing pressure (estimated in 1990-1994 depending on the plots), the vertical stratum (herbs, lower shrubs, higher shrubs) and year. Error bars correspond to standard deviation.*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 2 : Comparaison de la pression d'herbivorie initiale (1995) et moyennes par placette de la richesse spécifique, de l'indice de diversité de Shannon et du coefficient de recouvrement global **pour la strate des arbustes bas**.

Tableau 2: *Comparison of initial browsing pressure (1995) and mean species richness, Shannon diversity and overall cover indices for the lower shrub layer.*

		Richesse spécifique						Indice de diversité de Shannon						Coefficient de recouvrement global					
		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005	
Site	Pression 95	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos
CHP 10	8	10.5	10.8	9.5	10.0	9.8	10.0	2.30	2.33	2.15	2.17	2.21	2.16	4.60	2.53	2.25	3.40	3.50	3.20
CHP 18	6	10.5	8.5	11.3	9.0	13.3	12.5	2.29	2.10	2.33	2.14	2.50	2.47	8.80	8.70	3.20	3.43	2.00	0.95
CHP 40	6	15.0	12.5	16.5	15.8	19.5	17.8	2.66	2.49	2.72	2.67	2.89	2.82	7.65	5.70	8.80	6.98	7.98	5.05
CHP 49	7	8.3	5.5	10.0	9.3	9.5	9.0	1.99	1.64	2.23	2.16	2.18	2.14	18.30	20.93	10.98	9.28	11.65	11.25
CHP 55	7	2.0	3.8	2.8	4.3	3.3	4.8	0.62	1.20	0.89	1.33	1.06	1.44	2.78	1.50	2.10	0.85	3.40	0.90
CHP 59	9	1.3	2.0	2.8	2.0	5.5	4.3	0.17	0.67	0.84	0.64	1.51	1.32	0.50	1.70	0.28	0.30	22.30	13.28
CHP 65	6	7.5	7.3	10.0	8.3	12.0	10.5	1.97	1.90	2.26	2.07	2.42	2.29	2.05	2.03	3.63	2.60	2.65	1.95
CHP 70	7	8.0	5.8	6.8	5.8	9.0	8.3	2.05	1.63	1.84	1.67	2.08	2.03	2.03	5.50	1.05	2.10	3.28	2.60
CHP 71	4	6.5	7.5	3.8	4.3	8.5	7.8	1.82	1.95	1.27	1.28	2.11	2.01	1.53	1.58	0.65	2.33	1.00	1.23
CHS 01	5	7.5	6.0	8.8	6.8	8.0	4.8	1.95	1.75	2.10	1.87	2.01	1.44	8.75	9.38	6.50	5.65	2.98	4.85
CHS 03	7	5.3	5.3	5.0	3.8	4.0	4.0	1.62	1.62	1.58	1.29	1.35	1.31	7.05	9.15	2.78	1.70	1.58	0.58
CHS 10	9	5.8	4.5	3.3	2.0	7.8	4.3	1.68	1.40	0.99	0.57	2.00	1.34	1.03	3.05	0.83	0.68	1.33	1.63
CHS 18	7	3.3	2.8	5.8	4.5	7.3	5.8	0.98	0.97	1.66	1.45	1.91	1.71	0.50	0.50	1.45	0.80	0.85	0.78
CHS 21	7	6.3	5.8	3.0	3.8	7.5	4.5	1.80	1.63	0.93	1.12	1.93	1.46	1.05	4.93	6.60	6.80	3.88	1.63
CHS 27	8	2.8	1.7	3.0	1.5	3.5	2.3	0.89	0.46	1.07	0.35	1.12	0.64	1.33	0.90	0.50	0.50	6.50	7.13
CHS 35	6	3.8	3.0	5.5	4.5	4.8	3.8	1.22	1.02	1.62	1.42	1.51	1.29	10.35	2.75	7.60	5.50	4.63	2.45
CHS 41	5	3.3	4.3	6.5	5.5	6.0	6.0	1.16	1.40	1.83	1.67	1.76	1.66	1.30	1.55	7.25	3.30	7.48	3.03
CHS 51	9	7.3	6.8	9.5	9.8	12.8	12.8	1.94	1.87	2.15	2.21	2.43	2.44	2.90	2.45	3.50	1.18	9.95	7.70
CHS 57a	8	5.5	5.3	4.8	5.0	5.8	5.3	1.65	1.61	1.40	1.51	1.59	1.60	3.30	5.05	4.38	1.90	2.85	0.25
CHS 58	5	4.5	3.5	2.3	1.0	5.5	4.8	1.48	1.18	0.56	0.00	1.66	1.50	1.18	3.40	3.98	0.50	0.90	1.13
CHS 60	6	5.3	5.3	5.8	5.5	9.3	5.8	1.49	1.62	1.66	1.68	2.12	1.71	0.65	0.60	0.78	0.70	5.65	2.08
CHS 61	5	6.0	5.5	5.8	5.8	6.0	4.8	1.66	1.62	1.64	1.69	1.74	1.50	9.05	9.23	7.48	2.80	5.18	2.33
CHS 72	5	5.3	4.5	6.5	4.0	7.5	5.0	1.63	1.44	1.82	1.35	1.98	1.49	2.43	2.13	2.35	1.73	2.53	2.55
CHS 81	8	8.5	11.8	9.5	10.5	11.0	8.8	2.10	2.42	2.19	2.29	2.29	2.03	7.93	3.68	5.03	3.08	1.83	0.88
CHS 86	7	3.8	2.8	2.0	2.5	5.0	5.5	1.28	0.85	0.59	0.79	1.53	1.59	2.65	1.88	13.05	5.60	2.13	3.53
CHS 88	8	5.0	3.0	4.3	3.5	4.8	3.5	1.57	1.02	1.40	1.16	1.48	1.16	3.35	4.68	2.98	2.45	3.25	2.73
CPS 77	6	2.8	2.3	5.8	4.8	6.5	4.8	0.84	0.79	1.67	1.42	1.80	1.45	0.95	0.50	3.60	2.18	3.23	1.28
DOU 23	5	4.3	5.0	2.0	1.0	3.3	2.5	1.33	1.37	0.52	0.00	0.93	0.79	1.83	3.10	1.60	0.50	1.53	0.28
DOU 34	5	3.0	4.0	6.8	5.3	8.0	7.3	0.91	1.27	1.86	1.42	1.85	1.63	1.10	2.38	1.58	1.43	9.78	8.98
DOU 61	6	0.0	0.0	1.7	1.0	1.8	1.0	0.00	0.00	0.44	0.00	0.44	0.00	0.00	0.00	0.43	0.50	0.70	0.50
DOU 65	5	7.3	7.8	7.8	10.5	8.3	8.0	1.91	2.01	1.88	2.25	2.00	1.98	1.83	1.48	8.68	6.20	3.63	3.75
DOU 71	4	1.0	1.0	2.5	1.0	2.0	1.5	0.00	0.00	0.90	0.00	0.58	0.35	0.50	0.50	0.10	0.10	0.43	0.10
EPC 08	5	0.0	1.0	1.3	2.0	1.8	2.0	0.00	0.00	0.23	0.67	0.43	0.58	0.00	0.50	0.37	3.30	3.33	2.68
EPC 34	7	2.0	1.5	2.0	0.0	2.5	0.0	0.69	0.35	0.52	0.00	0.76	0.00	3.00	1.75	1.90	0.00	1.35	0.00
EPC 39a	10	10.0	11.0	9.3	10.5	9.3	10.3	2.19	2.36	2.09	2.26	2.12	2.29	6.95	2.18	6.55	4.20	10.15	9.28
EPC 39b	7	8.5	10.5	7.0	8.3	8.0	7.0	2.13	2.33	1.92	2.08	2.03	1.93	0.83	1.05	0.73	0.83	2.15	2.30
EPC 63	7	3.0	1.7	2.0	1.0	2.5	2.7	1.09	0.46	0.55	0.00	0.75	0.75	1.30	2.17	0.53	3.00	2.23	1.80
EPC 71	6	1.8	1.5	1.0	1.0	2.0	1.0	0.52	0.35	0.00	0.00	0.66	0.00	0.50	0.50	0.50	0.23	0.20	0.10
EPC 73	6	5.3	6.0	6.0	6.0	5.0	3.5	1.60	1.77	1.68	1.69	1.47	1.12	2.95	3.75	3.53	4.08	2.18	3.08
EPC 74	9	10.3	8.8	10.8	9.5	10.3	8.3	2.26	2.14	2.31	2.21	2.21	2.05	8.05	5.50	7.08	3.78	10.45	2.28
EPC 81	6	2.0	3.0	1.0	1.3	2.0	1.5	0.61	0.90	0.00	0.22	0.55	0.32	1.63	1.03	1.13	1.73	0.30	0.20
EPC 87	4	0.0	0.0	1.0	0.0	3.0	2.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.59	0.54	0.00	0.00	0.10	0.00	1.10	5.23
HET 02	7	4.3	3.3	3.5	3.0	7.0	6.5	1.41	1.12	1.19	0.97	1.85	1.73	0.65	0.93	1.05	0.50	7.30	4.38
HET 04	6	7.8	8.3	5.8	5.8	3.5	2.8	2.00	2.06	1.67	1.67	1.19	0.96	7.65	7.38	5.68	5.70	6.75	4.53
HET 09	4	2.0	2.3	2.0	2.5	2.3	2.0	0.66	0.75	0.65	0.81	0.70	0.63	44.95	46.68	46.58	41.25	44.45	48.20
HET 14	8	2.5	2.0	3.3	3.3	4.8	5.0	0.82	0.54	1.05	1.01	1.49	1.57	8.28	2.15	4.00	0.93	12.48	2.70
HET 25	5	12.3	10.3	12.0	10.8	17.5	15.0	2.50	2.31	2.41	2.26	2.79	2.63	0.65	0.70	3.38	1.98	4.15	4.50
HET 26	9	9.0	7.8	8.3	7.5	8.8	8.0	2.16	2.00	2.08	1.99	2.12	2.05	4.20	3.73	5.33	3.53	3.45	3.78
HET 29	5	5.8	5.0	8.5	7.0	7.0	6.3	1.69	1.56	2.12	1.89	1.93	1.77	4.38	3.40	3.10	3.50	2.63	3.00
HET 30	4	1.5	1.0	3.0	1.8	3.0	1.3	0.30	0.00	1.03	0.38	0.90	0.13	28.25	38.13	7.75	22.30	7.33	28.25
HET 55	7	6.0	5.5	6.8	3.8	7.8	4.5	1.67	1.66	1.81	1.18	1.94	1.41	2.63	1.63	1.58	2.38	4.30	3.05
HET 60	7	3.3	3.3	4.0	2.8	9.0	7.8	1.14	1.16	1.35	0.96	2.14	1.95	0.65	0.85	1.13	0.95	6.93	5.48
HET 64	5	5.8	7.3	10.0	10.8	9.8	11.0	1.68	1.90	2.25	2.32	2.17	2.30	5.35	5.13	4.30	3.75	4.90	3.33
HET 65	6	1.3	1.8	5.3	4.8	5.0	5.0	0.16	0.41	1.35	1.41	1.22	1.45	24.43	10.78	9.05	5.18	6.00	8.20
HET 76	8	2.0	1.5	1.3	2.7	2.8	3.5	0.55	0.34	0.17	0.92	0.91	1.04	0.90	1.10	0.50	0.90	10.00	0.73
HET 81	4	2.5	2.3	2.0	2.3	4.3	3.8	0.88	0.68	0.62	0.69	1.30	1.26	1.70	2.50	1.53	2.95	9.65	1.38
HET 88	7	1.3	1.3	1.5	1.5	1.8	2.0	0.17	0.23	0.26	0.35	0.34	0.66	0.80	1.33	2.33	1.75	2.85	1.65
HET L1	-	5.0	3.5	7.3	4.0	5.8	4.3	1.56	1.21	1.87	1.32	1.66	1.38	3.85	4.38	7.70	5.10	9.58	10.38
HET L2	-	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	1.8	0.00	0.00	0.00	0.00	1.23	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	2.03	9.95
PL 41	6	2.3	2.0	4.8	4.0	8.5	5.3	0.69	0.59	1.26	1.28	2.01	1.63	0.65	8.25	1.83	1.70	4.28	3.43
PM 17	4	2.8	2.8	3.3	2.5	6.0	4.8	0.97	0.96	1.15	0.88	1.66	1.52	5.73	13.13	2.78	4.23	4.85	3.98
PM 40c	8	8.0	3.0	9.8	9.0	9.0	8.5	2.01	0.90	2.21	2.12	2.17	2.03	5.33	3.35	2.73	2.65	1.25	1.98
PM 72	6	5.5	5.0	5.8	6.3	5.8	4.0	1.41	1.55	1.43	1.80	1.46	1.20	2.73	4.10	2.75	1.83	3.35	1.88
PM 85	4	2.8	3.8	5.3	4.5	6.5	4.8	0.92	1.21	1.56	1.39	1.81	1.46	6.55	9.83	5.08	8.68	9.23	11.08
PS 04	6	5.5	4.3	3.8	3.8	2.0	3.0	1.59	1.32	1.24	1.17	0.50	1.05	2.25	2.43	1.20	1.80	1.40	0.63
PS 15	6	8.8	7.5	10.0	8.8	9.0	10.0	2.12	1.89	2.26	2.08	2.15	2.24	5.38	6.88	2.78	1.95	2.48	2.43
PS 35	6	4.0	3.8	5.0	5.8	6.5	4.5	1.33	1.29	1.57	1.72	1.82	1.40	2.35	1.80	3.30	2.10	4.33	3.90
PS 41	6	4.3	3.5	7.0	5.3	7.5	6.0	1.41	1.21	1.77	1.57	1.96	1.75	0.65	1.70	2.45	5.15	3.90	6.05
PS 44	7	6.8	6.0	6.8	5.8	6.3	5.0	1.87	1.74	1.88	1.68	1.77	1.48	1.93	2.20	4.15	2.00	3.73	2.95
PS 45	6	4.8	3.0	5.3	2.5	6.3	3.3	1.55	0.94	1.61	0.86	1.74	0.99	0.63	3.10	0.85	0.35	0.55	0.28
PS 63	4	11.3	12.0	10.3	10.3	11.0	10.8	2.39	2.45	2.29	2.29	2.31	2.33	5.88	5.08	2.90	3.28	1.33	2.93
PS 78	8	1.0	1.5	5.8	2.8	7.0	6.3	0.00	0.35	1.70	0.84	1.87	1.75	0.50	1.13	1.55	0.40	1.73	1.28
PS 88	4	9.5	7.5	8.5	6.8	11.5	10.0	2.19	1.94	2.06	1.84	2.35	2.18	4.90	8.23	3.93	3.83	6.30	5.70
SP 05	4	14.0	13.3	13.8	12.3	13.8	11.0	2.60	2.57	2.60	2.46	2.59	2.36	2.23	2.75	3.58	3.00	2.93	2.40
SP 07	6	6.3	6.5	7.3	5.8	5.8	4.3	1.80	1.85	1.96	1.69	1.73	1.39	4.25	5.48	1.50	2.75	1.15	4.93
SP 09	7	4.8	3.3	6.3	4.0	5.8	4.5	1.41	1.06	1.68	1.27	1.50	1.28	16.30	21.43	14.03	21.88	13.60	17.88
SP 11	7	6.3	8.3	6.8	8.3	8.3	6.0	1.81	2.06	1.86	2.06	1.99	1.73	1.00	2.10	1.13	1.70	2.70	0.83
SP 25	6	7.8	7.5	5.5	6.3	11.5	8.0	1.96	1.97	1.64	1.81	2.35	2.01	0.60	2.15	0.35	0.33	3.03	2.13
SP 26	10	5.5	6.5	8.0	5.8	8.8	6.8	1.59	1.75	2.05	1.60	2.11	1.78	6.88	2.28	3.30	2.43	2.68	1.40
SP 38	7	7.0	8.0	7.3	3.0	6.3	3.0	1.89	2.02	1.82	1.05	1.72	1.05	15.00	10.50	9.60	2.93	8.23	2.47
SP 39	6	1.0	1.7	2.0	4.0	2.0	2.5	0.00	0.46	0.66	1.33	0.53	0.48	0.50	0.50	0.20	0.20	0.65	1.10
SP 57	8	5.5	4.0	6.3	1.8	7.8	5.5	1.64	1.32	1.73	0.40	1.93	1.32	6.90	4.23	12.18	16.35	13.28	8.08
SP 63	4	5.5	5.3	5.3	4.3	5.3	5.3	1.66	1.57	1.62	1.35	1.62	1.55	15.85	14.28	5.53	9.45	6.58	6.13
SP 68	9	2.0	0.0	2.5	1.0	3.0	1.0	0.69	0.00	0.74	0.00	1.01	0.00	0.50	0.00	1.13	0.10	0.38	0.10

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 3 : Comparaison de la pression d'herbivorie initiale (1995) et moyennes par placette de la richesse spécifique, de l'indice de diversité de Shannon et du coefficient de recouvrement global **pour la strate des arbustes hauts**.

Tableau 3: *Comparison of initial browsing pressure (1995) and mean species richness, Shannon diversity and overall cover indices for the higher shrub layer.*

		Richesse spécifique						Indice de diversité de Shannon						Coefficient de recouvrement global					
		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005	
Site	Pression 95	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos
CHP 10	8	2.8	2.3	3.8	3.8	4.3	2.0	0.82	0.68	1.18	1.22	1.31	0.51	18.60	25.73	14.68	9.03	16.80	7.93
CHP 18	6	3.0	3.3	3.8	4.3	6.8	5.8	0.92	1.10	1.14	1.42	1.87	1.72	2.88	3.00	2.58	3.00	3.58	3.85
CHP 40	6	4.3	5.0	7.3	6.0	8.3	5.8	1.25	1.53	1.92	1.69	2.06	1.69	0.73	1.30	8.98	3.85	4.93	3.30
CHP 49	7	3.0	2.3	4.8	3.5	5.0	3.5	1.05	0.72	1.54	1.22	1.56	1.22	2.75	3.20	2.50	2.85	4.03	3.98
CHP 55	7	1.0	2.0	1.0	1.5	1.5	2.3	0.00	0.61	0.00	0.33	0.35	0.82	5.38	3.45	1.33	1.08	0.50	1.03
CHP 59	9	1.3	1.8	1.5	1.0	1.0	1.0	0.17	0.50	0.35	0.00	0.00	0.00	5.38	6.53	0.50	15.00	0.50	7.00
CHP 65	6	3.3	2.5	5.3	4.3	7.5	5.5	1.13	0.82	1.62	1.42	2.00	1.68	2.23	2.55	2.83	2.25	3.60	2.65
CHP 70	7	2.3	1.5	2.3	2.0	4.5	4.0	0.65	0.31	0.77	0.69	1.43	1.30	44.33	28.55	15.13	16.10	13.15	13.03
CHP 71	4	2.0	2.0	0.0	0.0	2.3	2.0	0.66	0.69	0.00	0.00	0.68	0.68	4.10	0.50	0.00	0.00	0.95	1.10
CHS 01	5	1.8	1.8	3.8	2.3	2.5	3.0	0.50	0.52	1.25	0.78	0.80	1.06	24.53	15.00	6.95	13.78	8.55	6.13
CHS 03	7	0.0	1.0	1.0	1.0	2.5	1.3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.74	0.17	0.00	3.00	3.00	3.00	6.93	0.70
CHS 10	9	2.3	1.3	1.0	1.0	3.8	1.8	0.76	0.17	0.00	0.00	1.29	0.51	5.73	17.25	0.50	0.50	1.60	7.50
CHS 18	7	1.0	1.3	2.0	2.3	2.8	2.3	0.00	0.21	0.52	0.71	0.91	0.68	0.50	2.90	8.25	10.58	2.00	2.80
CHS 21	7	2.5	1.0	1.0	1.0	2.0	1.3	0.83	0.00	0.00	0.00	0.61	0.21	16.00	0.50	26.25	15.00	11.80	4.57
CHS 27	8	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	3.00	3.00	11.00	3.00	3.00	0.00
CHS 35	6	2.0	2.3	4.0	3.5	3.8	3.0	0.67	0.68	1.32	1.16	1.26	1.06	13.00	4.93	7.58	6.40	9.38	7.18
CHS 41	5	1.5	1.7	3.3	2.0	4.5	3.0	0.33	0.37	1.13	0.60	1.45	1.01	8.05	12.83	10.78	23.83	8.83	1.63
CHS 51	9	4.0	3.5	2.0	1.0	8.3	6.3	1.33	1.22	0.50	0.00	2.02	1.65	11.80	11.83	4.30	7.75	5.98	8.33
CHS 57a	8	2.5	2.0	2.3	1.3	3.0	1.5	0.86	0.66	0.69	0.23	1.04	0.34	10.28	6.68	7.53	0.50	4.83	1.10
CHS 58	5	1.8	1.5	1.5	1.8	2.8	2.5	0.52	0.34	0.35	0.51	0.88	0.84	34.68	19.30	26.88	6.00	14.00	11.90
CHS 60	6	1.3	2.0	1.3	1.0	1.0	1.3	0.17	0.59	0.23	0.00	0.00	0.23	2.68	9.45	3.00	30.00	2.38	4.17
CHS 61	5	2.5	3.0	3.0	2.5	2.3	2.0	0.90	1.09	1.08	0.88	0.82	0.61	3.00	2.35	1.90	1.50	2.70	1.50
CHS 72	5	3.3	3.8	2.8	2.8	3.8	2.5	1.14	1.28	0.87	0.84	1.24	0.74	2.83	2.83	3.03	2.93	5.20	3.15
CHS 81	8	2.5	4.0	2.8	6.5	4.3	6.0	0.78	1.25	0.93	1.75	1.31	1.70	12.98	6.38	8.70	3.75	13.08	6.58
CHS 86	7	4.0	2.5	2.0	2.5	3.8	3.3	1.26	0.85	0.67	0.88	1.19	1.04	12.93	9.43	23.20	6.78	4.60	4.40
CHS 88	8	2.0	2.0	1.5	2.0	2.0	1.8	0.68	0.68	0.34	0.62	0.69	0.50	7.85	9.98	2.93	2.45	9.88	6.23
CPS 77	6	1.0	1.3	2.0	2.3	2.0	3.0	0.00	0.17	0.67	0.68	0.68	0.94	0.50	0.50	10.18	7.03	5.68	1.95
DOU 23	5	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00
DOU 34	5	0.0	1.0	2.3	2.0	2.5	2.0	0.00	0.00	0.62	0.59	0.89	0.59	0.00	3.00	1.13	5.87	2.78	1.87
DOU 61	6	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00
DOU 65	5	1.8	2.0	8.5	5.5	6.5	6.8	0.45	0.68	2.12	1.64	1.84	1.87	3.38	2.35	4.88	4.38	6.98	5.23
DOU 71	4	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EPC 08	5	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EPC 34	7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EPC 39a	10	1.0	2.0	3.0	2.7	4.5	4.3	0.00	0.69	1.06	0.83	1.40	1.42	0.50	0.50	0.65	0.50	3.75	4.68
EPC 39b	7	1.7	2.0	1.7	1.0	3.0	2.0	0.46	0.60	0.46	0.00	1.06	0.68	0.50	0.50	0.50	1.75	4.33	8.80
EPC 63	7	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00
EPC 71	6	1.5	1.0	1.0	1.0	2.0	1.5	0.35	0.00	0.00	0.00	0.60	0.35	0.50	0.50	0.10	0.50	3.00	3.00
EPC 73	6	1.0	1.8	1.3	2.8	1.3	2.5	0.00	0.45	0.17	0.84	0.17	0.78	11.00	6.00	5.05	3.13	4.65	4.83
EPC 74	9	2.0	4.0	2.7	4.3	3.0	3.5	0.54	1.25	0.59	1.33	0.92	1.06	5.00	3.00	3.50	2.30	2.77	3.78
EPC 81	6	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	3.00	0.00	3.00
EPC 87	4	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00	0.00	3.00
HET 02	7	1.0	1.3	1.3	1.3	1.3	1.5	0.00	0.17	0.17	0.17	0.17	0.34	2.38	2.05	3.00	1.13	1.43	2.35
HET 04	6	3.8	4.5	3.8	3.8	2.3	3.0	1.14	1.39	1.25	1.29	0.68	1.02	6.53	12.10	3.85	6.20	15.58	12.13
HET 09	4	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	12.00	9.00	7.00	3.00	11.00	15.00
HET 14	8	1.0	1.0	1.3	1.0	2.0	1.3	0.00	0.00	0.17	0.00	0.46	0.17	0.50	0.50	1.13	0.50	1.10	1.75
HET 25	5	1.0	1.0	1.0	1.3	4.8	4.3	0.00	0.00	0.00	0.17	1.48	1.38	0.50	0.50	0.50	0.50	3.00	2.38
HET 26	9	1.0	2.0	2.8	2.3	3.0	1.5	0.00	0.61	0.84	0.62	0.92	0.27	15.00	5.88	3.98	3.00	3.75	7.00
HET 29	5	3.0	3.0	4.5	4.3	4.5	4.0	1.05	1.08	1.46	1.42	1.45	1.34	2.05	3.33	4.38	6.93	5.50	4.13
HET 30	4	1.0	1.0	1.3	1.0	1.3	1.0	0.00	0.00	0.17	0.00	0.23	0.00	3.00	6.00	2.68	6.00	3.00	3.00
HET 55	7	0.0	1.0	1.0	1.0	1.8	1.3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.44	0.16	0.00	1.75	0.50	7.55	2.53	2.93
HET 60	7	1.0	1.3	1.3	1.0	2.5	1.5	0.00	0.17	0.17	0.00	0.79	0.34	5.38	4.43	2.05	3.00	2.83	2.35
HET 64	5	1.0	1.5	1.3	1.7	1.5	2.0	0.00	0.33	0.17	0.46	0.27	0.61	6.00	8.68	6.00	3.00	6.00	1.50
HET 65	6	1.0	1.3	1.0	1.0	1.8	1.5	0.00	0.17	0.00	0.00	0.48	0.34	35.75	14.30	26.25	20.25	43.28	35.75
HET 76	8	1.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00
HET 81	4	2.0	1.0	2.0	1.0	1.3	1.0	0.67	0.00	0.56	0.00	0.22	0.00	1.70	0.50	1.50	0.50	2.57	3.00
HET 88	7	1.0	1.0	1.0	1.3	1.0	1.0	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	7.75	8.38	1.33	1.73	3.00	1.75
HET L1	-	1.5	2.0	1.5	2.0	2.0	1.5	0.32	0.68	0.30	0.69	0.59	0.32	4.10	11.90	17.00	8.17	5.58	17.85
HET L2	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PL 41	6	1.3	1.0	1.8	1.3	3.3	1.0	0.23	0.00	0.51	0.23	0.95	0.00	0.50	0.50	9.00	9.00	7.58	9.00
PM 17	4	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	8.38	9.00	1.13	2.38	9.00	10.18
PM 40c	8	1.0	1.0	2.0	1.0	1.5	1.7	0.00	0.00	0.60	0.00	0.27	0.35	0.50	0.50	0.10	1.55	0.50	0.43
PM 72	6	2.8	3.3	2.8	2.8	3.0	2.5	1.00	1.02	0.96	0.99	1.03	0.75	3.00	2.75	2.45	4.00	2.78	3.60
PM 85	4	1.0	1.0	2.0	1.5	1.5	1.0	0.00	0.00	0.69	0.34	0.27	0.00	0.50	1.33	3.00	1.10	1.75	3.00
PS 04	6	1.3	1.0	1.3	1.0	1.3	1.0	0.17	0.00	0.17	0.00	0.17	0.00	13.50	9.00	4.50	3.00	4.50	0.50
PS 15	6	1.8	2.0	3.8	3.0	4.8	4.0	0.52	0.60	1.29	1.06	1.52	1.34	2.38	3.00	4.48	2.40	4.18	3.00
PS 35	6	3.8	4.3	6.0	4.8	5.0	4.8	1.28	1.40	1.71	1.50	1.57	1.51	4.23	4.13	4.80	4.05	9.85	3.55
PS 41	6	2.5	2.0	2.3	1.7	3.3	2.3	0.69	0.52	0.44	0.35	1.12	0.69	0.50	2.90	3.05	10.93	3.25	7.50
PS 44	7	2.0	1.0	2.8	1.7	3.3	2.0	0.67	0.00	0.95	0.46	1.12	0.59	1.70	0.50	2.08	1.73	5.70	2.57
PS 45	6	1.3	1.3	2.3	1.7	3.0	1.3	0.17	0.17	0.68	0.46	1.01	0.17	4.13	0.50	10.55	13.00	2.85	2.28
PS 63	4	3.3	2.3	4.0	4.0	1.5	6.0	1.14	0.71	1.28	1.32	0.34	1.70	3.75	7.30	3.85	4.55	2.68	4.60
PS 78	8	1.0	1.0	1.3	1.0	2.8	1.0	0.00	0.00	0.23	0.00	0.96	0.00	0.50	0.50	3.00	2.17	2.20	3.00
PS 88	4	3.5	3.8	4.8	3.5	5.0	4.3	1.21	1.22	1.46	1.04	1.52	1.39	11.70	7.03	3.43	3.43	8.55	5.78
SP 05	4	1.0	2.3	2.5	2.8	3.3	2.3	0.00	0.82	0.74	0.96	1.13	0.72	3.00	2.70	2.30	1.48	2.35	3.00
SP 07	6	1.0	0.0	1.0	1.0	1.3	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	1.75	0.00	9.00	3.00	5.33	9.00
SP 09	7	2.0	2.0	1.8	1.0	2.0	1.3	0.69	0.68	0.51	0.00	0.46	0.17	2.68	4.18	2.68	3.00	7.00	3.00
SP 11	7	1.3	2.8	1.0	2.0	2.0	2.3	0.22	0.96	0.00	0.61	0.59	0.72	2.57	2.50	2.38	3.45	4.70	4.00
SP 25	6	0.0	0.0	1.0	0.0	2.0	1.5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58	0.27	0.00	0.00	0.30	0.00	1.17	0.70
SP 26	10	2.3	2.3	2.8	2.3	2.7	1.5	0.79	0.79	0.79	0.72	0.83	0.34	3.00	9.50	2.55	8.50	4.00	12.00
SP 38	7	2.8	3.8	2.5	2.5	1.7	2.0	0.86	1.13	0.79	0.79	0.46	0.59	8.15	14.38	2.58	4.50	9.00	4.70
SP 39	6	1.5	0.0	0.0	0.0	1.0	2.0	0.35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	7.75	0.00	0.00	0.00	0.50	1.70
SP 57	8	1.0	1.0	1.0	0.0	2.5	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	1.75	0.50	0.10	0.00	2.45	15.00
SP 63	4	1.0	1.0	1.5	1.0	1.8	1.3	0.00	0.00	0.34	0.00	0.52	0.19	3.00	3.00	4.50	6.00	3.88	6.50
SP 68	9	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 4 : Comparaison de la pression d'herbivorie initiale (1995) et moyennes par placette de la richesse spécifique, de l'indice de diversité de Shannon et du coefficient de recouvrement global **pour la strate herbacée**.

Tableau 4: *Comparison of initial Browsing pressure (1995) and mean species richness, Shannon diversity and overall cover indices for the herb layer.*

		Richesse spécifique						Indice de diversité de Shannon						Coefficient de recouvrement global					
		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005	
Site	Pression 95	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos	enclos	exclos
CHP 10	8	8.8	10.3	12.8	15.0	16.3	30.5	2.14	2.27	2.43	2.63	2.67	3.27	2.26	2.22	3.88	1.97	6.20	2.68
CHP 18	6	18.5	18.0	21.3	19.3	29.5	32.8	2.86	2.84	2.94	2.85	3.29	3.40	5.44	5.67	3.83	3.03	3.52	3.27
CHP 40	6	49.0	42.5	35.3	48.5	45.8	57.5	3.84	3.71	3.46	3.78	3.76	3.99	5.60	5.19	6.06	4.98	3.90	3.57
CHP 49	7	11.5	16.3	14.3	20.5	18.8	22.3	2.40	2.74	2.62	2.97	2.87	3.06	6.02	4.60	3.05	4.16	4.56	5.11
CHP 55	7	20.3	26.5	21.3	27.5	17.5	25.3	2.94	3.20	2.93	3.21	2.74	3.08	3.45	3.68	3.23	3.41	3.62	3.77
CHP 59	9	19.3	17.5	19.8	21.0	20.3	26.0	2.87	2.72	2.82	2.94	2.91	3.14	7.27	7.02	5.05	3.54	3.03	5.58
CHP 65	6	27.3	31.0	21.8	30.5	22.8	33.5	3.24	3.38	2.97	3.30	2.99	3.38	7.12	5.79	7.94	6.63	5.23	4.57
CHP 70	7	25.8	25.0	16.3	17.3	35.5	42.5	3.17	3.19	2.65	2.71	3.46	3.65	4.22	1.37	6.19	5.06	3.63	3.32
CHP 71	4	19.3	20.3	19.3	19.5	23.8	27.0	2.88	2.93	2.85	2.83	3.09	3.19	7.40	6.46	6.70	5.88	7.99	7.78
CHS 01	5	23.5	26.5	23.3	22.0	20.8	25.0	3.11	3.23	3.07	3.03	2.96	3.16	6.67	6.28	7.65	6.94	4.28	2.87
CHS 03	7	5.3	6.8	7.5	10.3	9.8	15.3	1.52	1.86	1.94	2.23	2.18	2.60	9.01	4.00	1.92	1.57	4.56	1.56
CHS 10	9	14.3	14.0	14.0	13.3	19.8	17.3	2.61	2.59	2.58	2.50	2.93	2.78	3.72	3.07	2.62	2.35	4.85	3.02
CHS 18	7	13.0	12.3	13.0	15.3	12.3	14.5	2.52	2.47	2.49	2.66	2.42	2.59	3.21	2.64	6.27	2.61	7.22	3.41
CHS 21	7	18.3	12.5	10.5	11.0	17.8	38.3	2.85	2.41	2.28	2.27	2.79	3.53	2.25	2.65	3.46	2.12	4.29	2.11
CHS 27	8	15.5	16.5	10.0	10.0	5.0	11.5	2.67	2.74	2.18	2.20	1.48	2.33	4.66	3.41	6.58	2.49	11.18	2.56
CHS 35	6	10.3	9.8	9.0	9.0	7.8	10.0	2.26	2.23	2.17	2.13	2.01	2.25	3.13	2.51	2.65	2.49	3.23	3.89
CHS 41	5	12.3	12.5	11.0	12.5	12.3	16.3	2.45	2.48	2.33	2.47	2.46	2.72	4.98	4.09	6.59	6.34	6.11	4.45
CHS 51	9	10.3	11.0	30.8	40.0	18.0	23.0	2.24	2.36	3.31	3.58	2.80	3.04	6.74	4.60	2.74	1.94	3.80	3.56
CHS 57a	8	19.5	21.5	20.5	30.3	18.8	29.0	2.88	3.00	2.87	3.29	2.77	3.26	9.15	6.08	9.08	5.84	9.90	4.19
CHS 58	5	14.8	10.3	9.5	8.8	14.3	14.3	2.56	2.20	2.12	2.06	2.52	2.53	2.88	4.41	2.59	1.76	3.80	2.92
CHS 60	6	27.5	25.0	28.5	32.0	26.8	30.8	3.23	3.12	3.26	3.39	3.18	3.33	5.19	5.56	6.54	4.03	7.70	5.39
CHS 61	5	12.8	12.5	14.5	17.3	16.8	16.5	2.49	2.44	2.61	2.80	2.75	2.75	6.06	8.28	4.46	3.84	3.89	2.98
CHS 72	5	8.5	9.5	15.0	10.0	13.8	14.0	2.05	2.22	2.63	2.20	2.56	2.53	5.13	2.94	3.60	2.82	3.96	2.98
CHS 81	8	17.0	15.8	18.3	22.3	21.5	24.3	2.79	2.72	2.79	3.03	2.92	3.12	4.67	3.27	4.56	3.26	3.48	2.48
CHS 86	7	7.8	7.0	8.0	8.8	12.3	12.0	2.02	1.88	2.04	2.09	2.43	2.33	2.42	3.16	1.70	2.42	3.19	3.09
CHS 88	8	10.5	12.3	13.3	14.3	9.3	11.8	2.31	2.43	2.50	2.58	2.16	2.39	3.09	3.38	2.25	2.92	2.85	2.23
CPS 77	6	13.8	13.8	12.8	13.8	15.3	14.0	2.59	2.53	2.48	2.54	2.63	2.54	2.87	2.31	3.59	2.71	2.18	2.39
DOU 23	5	19.5	17.0	25.7	18.0	29.5	30.8	2.93	2.79	3.15	2.76	3.31	3.34	2.53	3.22	0.91	2.48	1.52	1.55
DOU 34	5	32.0	25.3	21.0	21.5	24.5	32.0	3.43	3.16	2.95	2.94	3.00	3.32	2.46	3.53	6.22	6.14	4.86	3.67
DOU 61	6	10.5	9.5	11.5	9.5	12.3	12.0	2.31	2.18	2.39	2.18	2.46	2.40	2.57	2.73	1.64	1.42	1.77	1.67
DOU 65	5	27.8	39.0	23.0	30.0	25.3	30.3	3.26	3.61	3.01	3.26	3.10	3.28	5.28	2.98	3.43	3.73	3.65	3.69
DOU 71	4	3.8	3.5	3.3	3.5	15.3	14.3	1.11	1.24	1.12	1.18	2.64	2.57	0.50	0.50	0.98	0.35	0.62	0.69
EPC 08	5	8.8	9.0	6.8	6.5	9.0	7.5	2.12	2.12	1.83	1.78	2.12	1.94	2.48	1.71	3.78	3.26	2.00	2.74
EPC 34	7	9.8	12.8	11.3	13.3	12.5	13.0	2.22	2.52	2.34	2.49	2.44	2.39	2.17	1.98	1.58	1.51	1.86	1.12
EPC 39a	10	30.3	36.0	23.0	26.0	31.0	40.5	3.37	3.55	3.05	3.18	3.34	3.64	2.41	2.16	3.88	3.72	4.36	3.99
EPC 39b	7	37.0	40.5	31.8	32.5	44.3	34.5	3.58	3.67	3.41	3.41	3.73	3.50	1.96	1.93	1.82	3.20	3.29	3.44
EPC 63	7	18.3	16.0	17.0	16.3	29.8	33.3	2.80	2.65	2.74	2.66	3.30	3.43	1.08	1.29	0.43	0.27	1.12	1.11
EPC 71	6	2.3	1.7	1.8	2.8	5.5	7.3	0.68	0.46	0.51	0.95	1.60	1.84	0.97	0.50	0.81	0.45	2.17	0.58
EPC 73	6	31.0	36.5	29.5	32.8	25.8	33.8	3.36	3.53	3.20	3.38	3.10	3.44	5.98	4.08	8.59	6.88	5.50	3.61
EPC 74	9	41.8	44.0	46.3	46.8	52.3	54.8	3.70	3.76	3.78	3.80	3.86	3.95	4.98	3.75	5.29	4.83	4.39	4.43
EPC 81	6	17.5	14.8	16.8	14.3	21.0	21.3	2.81	2.65	2.73	2.49	2.95	2.94	2.03	1.85	1.62	1.07	1.20	0.97
EPC 87	4	3.8	4.0	5.3	4.5	14.3	15.8	1.04	1.33	1.24	1.50	2.46	2.61	0.66	0.50	0.16	0.10	0.80	1.99
HET 02	7	28.0	30.3	24.8	28.3	27.8	33.3	3.26	3.34	3.15	3.29	3.24	3.43	7.33	6.01	5.74	3.84	7.38	6.68
HET 04	6	21.0	19.8	9.3	14.5	6.8	8.0	2.99	2.95	1.97	2.50	1.55	2.00	2.38	2.40	1.37	1.26	1.25	1.50
HET 09	4	1.5	1.0	2.5	2.0	2.5	1.8	0.34	0.00	0.89	0.66	0.89	0.48	2.06	3.00	2.48	2.64	1.65	1.39
HET 14	8	13.8	17.3	12.8	15.5	12.0	21.5	2.46	2.76	2.45	2.64	2.34	2.98	9.75	8.50	10.23	7.84	7.54	7.88
HET 25	5	40.8	37.5	31.8	28.3	51.0	54.0	3.67	3.60	3.38	3.25	3.85	3.91	2.30	1.77	2.63	2.81	5.15	5.03
HET 26	9	48.0	45.0	42.5	43.8	46.5	47.3	3.83	3.78	3.71	3.71	3.80	3.80	4.00	2.95	3.54	3.42	3.37	3.25
HET 29	5	7.0	9.3	10.5	13.0	9.3	10.5	1.88	2.18	2.28	2.51	2.16	2.30	11.08	4.31	7.47	3.92	7.46	5.93
HET 30	4	13.8	12.8	16.8	14.0	14.0	13.8	2.59	2.51	2.75	2.59	2.56	2.58	3.57	4.70	3.37	4.43	4.37	3.14
HET 55	7	38.5	42.8	35.5	35.3	26.5	24.8	3.60	3.71	3.47	3.47	3.18	3.12	2.75	2.42	1.88	1.53	2.21	1.71
HET 60	7	21.3	25.3	23.0	24.5	21.3	27.3	3.00	3.18	3.06	3.15	2.96	3.21	3.40	2.42	4.70	2.21	4.46	4.08
HET 64	5	19.0	22.0	21.3	22.5	22.5	26.5	2.90	3.06	2.98	3.05	3.01	3.17	3.66	3.18	3.27	3.28	2.62	3.60
HET 65	6	7.3	10.3	8.0	13.8	8.5	13.0	1.94	2.30	1.96	2.49	1.95	2.44	1.48	1.76	2.62	3.34	3.87	2.69
HET 76	8	16.0	21.5	16.8	24.3	13.8	27.0	2.71	3.02	2.72	3.15	2.48	3.22	5.77	2.92	5.83	2.22	6.00	1.73
HET 81	4	5.8	6.5	7.3	8.3	9.0	14.5	1.64	1.73	1.84	1.95	2.05	2.53	25.19	18.74	14.64	12.20	9.54	5.71
HET 88	7	4.3	5.5	5.5	4.3	4.5	4.3	1.37	1.67	1.59	1.36	1.30	1.29	3.74	1.54	1.30	1.50	3.73	2.23
HET L1	-	21.8	20.5	16.5	21.5	13.5	20.3	3.03	2.97	2.69	2.93	2.52	2.93	6.67	6.28	6.57	5.53	5.65	5.53
HET L2	-	3.8	4.5	3.0	6.5	9.0	14.0	1.10	1.28	0.72	1.64	2.07	2.55	1.46	1.39	0.37	0.47	3.75	2.24
PL 41	6	7.3	7.8	7.3	8.8	9.8	10.5	1.88	1.96	1.90	2.07	2.21	2.29	6.34	7.36	8.23	5.41	5.72	5.75
PM 17	4	9.0	9.3	11.8	11.3	12.5	13.5	2.12	2.14	2.33	2.32	2.43	2.53	6.50	9.11	3.42	3.28	2.26	2.25
PM 40c	8	16.3	18.8	13.5	15.8	19.8	20.3	2.70	2.83	2.44	2.61	2.88	2.89	9.75	9.84	7.99	9.18	6.48	6.37
PM 72	6	5.3	7.0	10.5	11.0	8.0	8.3	1.58	1.82	2.25	2.27	1.96	1.98	23.16	18.59	13.55	12.69	13.45	18.80
PM 85	4	15.3	13.8	21.5	17.0	22.0	25.5	2.69	2.58	3.01	2.78	3.03	3.19	3.06	2.28	1.91	2.40	2.26	2.03
PS 04	6	34.8	29.3	28.3	27.0	24.8	24.8	3.50	3.33	3.28	3.22	3.11	3.10	3.41	3.86	4.75	3.82	2.87	2.35
PS 15	6	14.3	14.8	20.0	32.8	25.3	32.0	2.59	2.63	2.88	3.32	3.12	3.35	6.37	5.29	3.90	2.83	3.19	2.73
PS 35	6	5.8	5.8	8.0	7.3	5.8	6.5	1.57	1.53	1.96	1.84	1.63	1.74	32.08	34.75	11.79	13.75	21.21	16.18
PS 41	6	8.5	8.0	8.0	7.0	7.3	8.3	2.06	2.00	2.01	1.87	1.91	2.08	1.32	3.30	1.74	3.48	3.32	2.17
PS 44	7	4.3	6.0	6.8	6.5	6.0	5.5	1.34	1.65	1.80	1.70	1.66	1.54	28.32	20.73	15.39	18.98	20.26	22.55
PS 45	6	7.5	7.3	8.0	10.8	8.5	11.0	1.90	1.85	1.99	2.30	2.03	2.34	6.06	7.17	4.89	2.49	5.21	2.82
PS 63	4	15.0	14.8	12.8	14.0	20.5	14.8	2.67	2.64	2.43	2.52	2.96	2.59	2.50	3.01	1.34	1.04	1.39	1.28
PS 78	8	8.5	8.8	8.5	8.3	11.5	13.3	2.04	2.03	1.99	1.97	2.27	2.43	8.51	11.11	11.58	10.85	8.77	7.24
PS 88	4	9.3	8.8	13.0	10.8	9.5	11.3	2.12	2.07	2.43	2.21	2.10	2.23	11.86	10.12	5.61	7.36	10.02	7.22
SP 05	4	63.5	54.3	68.5	61.5	70.0	55.0	4.10	3.97	4.18	4.07	4.20	3.96	2.50	2.70	3.16	2.90	2.05	1.77
SP 07	6	20.8	17.5	20.5	19.3	30.8	25.8	3.01	2.83	2.92	2.87	3.39	3.22	4.51	3.69	2.94	3.08	1.97	1.98
SP 09	7	8.5	7.8	9.0	9.3	10.0	10.3	1.93	1.93	1.96	2.11	2.16	2.13	9.80	8.00	9.29	5.89	3.28	3.21
SP 11	7	28.3	30.0	27.3	35.5	25.8	38.8	3.30	3.36	3.25	3.49	3.11	3.57	4.30	4.40	4.46	2.90	5.51	2.84
SP 25	6	44.3	38.5	34.5	32.0	52.0	65.8	3.77	3.63	3.47	3.38	3.88	4.11	1.39	1.55	2.49	1.97	3.91	4.40
SP 26	10	32.8	36.8	38.5	35.8	37.5	43.5	3.44	3.56	3.58	3.51	3.56	3.72	4.36	3.08	4.50	4.33	3.68	2.37
SP 38	7	19.0	14.8	24.0	17.3	26.0	26.5	2.77	2.56	3.00	2.74	3.09	3.21	8.60	6.09	5.57	3.62	3.12	1.21
SP 39	6	9.3	11.3	12.5	12.8	23.8	27.3	2.07	2.37	2.25	2.32	3.08	3.21	0.50	0.57	0.54	0.92	0.82	0.87
SP 57	8	18.5	24.0	18.0	21.5	17.3	22.3	2.87	3.12	2.79	2.98	2.75	2.96	6.80	4.70	7.45	2.94	5.15	4.71
SP 63	4	9.0	8.3	9.3	8.3	11.0	13.0	2.09	1.99	2.04	2.00	2.27	2.49	2.15	2.41	3.57	2.77	2.89	2.59
SP 68	9	23.0	22.5	29.8	32.0	29.0	32.3	3.09	3.04	3.29	3.37	3.27	3.36	2.92	3.21	5.93	5.08	5.30	4.79

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.4. Les ongulés sauvages modifient les caractéristiques des communautés végétales

Parmi les six indices de préférence écologique d'Ellenberg, seuls les indices de lumière (L) et d'azote (N) montrent des divergences entre les enclos et les exclos (Figure 3) : après dix ans, la flore est comparativement moins héliophile et moins nitrophile dans l'enclos. Il apparaît également que le recouvrement de la strate arbustive basse de l'enclos tend à être plus élevé que celui de l'exclos (Figure 4), indiquant une fermeture du milieu dans les enclos, ce qui corrobore l'observation faite sur l'indice de lumière d'Ellenberg.

La forte corrélation (χ^2=118, 64ddl, p<0.0001) entre les valeurs indicatrices de lumière et d'azote des espèces indique probablement que la baisse du caractère nitrophile de la végétation de l'enclos est causé par la fermeture du milieu. La mise en lumière de la litière accélère sa minéralisation. Il n'est cependant pas exclu non plus que le piétinement par les animaux favorise une dynamique plus importante du sol de surface et/ou que le dépôt de fèces d'animaux à l'extérieur de l'enclos enrichisse le sol en matières organiques facilement assimilables par les plantes. Nous observons par ailleurs un taux du sol nu plus important en exclos qu'en enclos en 2000 (t = -3,38 ; p = 0,0005) et en 2005 (t = -4,81 ; p < 0.0001), qui pourrait attester d'un effet du piétinement sur la végétation herbacée.

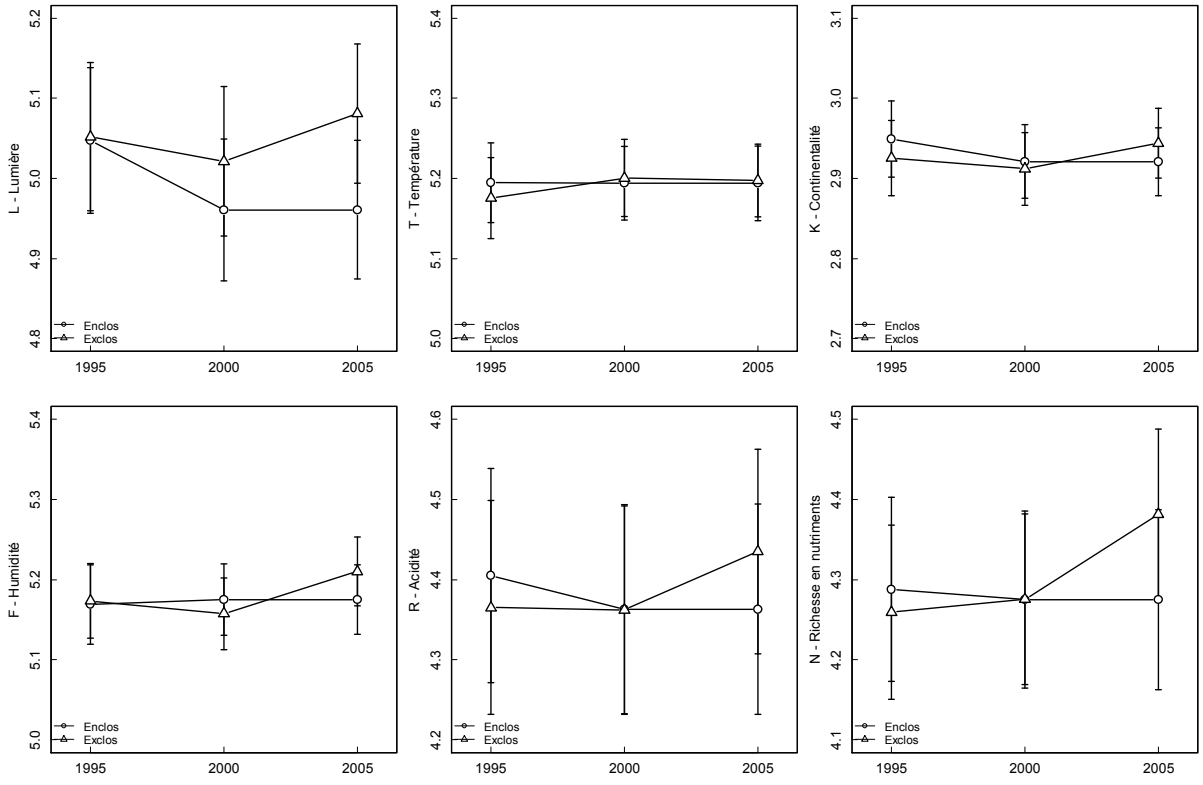


Figure 3 : Différence des indices d'Ellenberg (L : lumière, T : température, K : continentalité, F humidité, R : acidité, N : richesse en nutriments) entre enclos et exclos à l'échelle de la sous-placette de 100m² en 1995, 2000 et 2005.

Figure 3: *Difference in mean Ellenberg values (L: light, T: temperature, K: continentality, F: humidity, R: acidity, N: nutrients) between paired fenced-unfenced 100m² subplots in 1995, 2000 and 2005.*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 5 : Valeurs des tests t appariés sur les comparaisons enclos-exclos des indices Ellenberg en 1995, 2000 et 2005 (ddl : 82)

Tableau 5: *Values of the paired t-tests on the fenced/unfenced comparisons of the mean Ellenberg indices in 1995, 2000 and 2005 (df: 82)*

Indice Ellenberg	1995		2000		2005	
	t	p-value	t	p-value	t	p-value
Lumière	-0.62	0.54	-1.73	0.09	-3.32	0.001 ***
Température	1.16	0.25	-0.43	0.66	0.94	0.35
Continentalité	1.09	0.28	0.54	0.59	-0.70	0.48
Humidité	-0.12	0.91	0.88	0.38	-0.53	0.60
Acidité	1.55	0.13	0.50	0.62	-1,73	0.08
Azote	1,26	0.21	0.49	0.62	-2.56	0.012 *

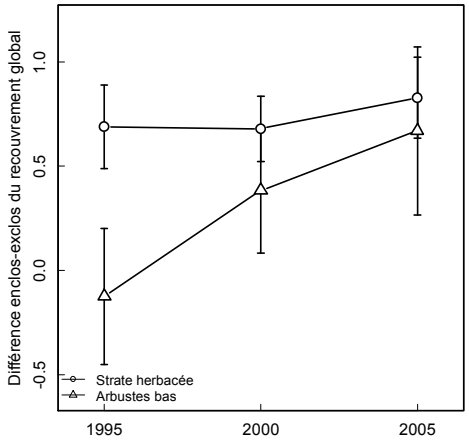


Figure 4 : Différence de l'indice de recouvrement global entre l'enclos et l'exclos à l'échelle de la sous-placette de relevé de 2 x 50 m en 1995, 2000 et 2005 pour la strate herbacée (H) et arbustes bas (AB). Tests t de Student apparié (ddl=82) : t_{H-95}=3,43, p<0,001 ; t_{H-00}=4,35, p<0,0001; t_{H-05}=4,28, p<0,0001; t_{AB-95}=-0,38, p=0,70 ; t_{AB-00}=1,28, p=0,20 ; t_{AB-05}=1,66, p=0,10.

Figure 4: *Difference in overall cover index between paired fenced-unfenced 100m² subplots in 1995, 2000 and 2005 for the herb (H), lower shrub (AB) and higher shrub (AH) layers (paired t –tests).*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 6 : Moyennes par placette des indices d'Ellenberg (N enclos, X exclos)

Tableau 6: *Mean plot Ellenberg indicator values (N fenced subplots, X unfenced subplots)*

	L - Lumière						T - Température						K - Continentalité						F - Humidité						R - Acidité						N - Richesse en nutriments					
	1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005		1995		2000		2005	
Placette	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X	N	X
CHP 10	5.73	5.16	5.36	5.44	5.26	5.72	5.38	5.44	5.35	5.31	5.34	5.30	3.13	2.88	3.33	3.44	3.34	3.40	5.45	5.60	5.08	5.12	5.17	5.52	6.24	6.27	6.37	6.40	6.34	6.15	4.82	4.69	4.92	4.88	5.11	5.26
CHP 18	5.94	5.74	5.62	5.57	5.64	5.62	5.20	5.36	5.34	5.35	5.33	5.44	3.21	3.40	3.40	3.21	3.32	3.26	5.64	5.44	5.44	5.52	5.18	5.24	5.01	5.35	5.47	5.92	5.67	5.63	3.49	3.97	3.95	4.13	4.10	4.14
CHP 40	5.31	5.33	4.90	5.38	5.30	5.53	5.48	5.49	5.21	5.35	5.42	5.43	3.06	3.06	2.98	3.01	2.99	2.97	5.58	5.57	5.65	5.63	5.53	5.64	5.69	5.76	5.75	5.81	5.98	5.80	5.23	5.09	5.33	5.24	5.05	5.12
CHP 49	4.67	4.89	4.85	4.92	4.92	4.91	5.64	5.74	5.55	5.83	5.60	5.73	2.56	2.89	2.77	2.82	2.84	2.70	5.15	5.10	5.12	5.12	5.11	5.14	6.05	6.08	5.75	5.79	5.73	5.65	5.08	5.18	4.92	5.01	4.97	5.06
CHP 55	4.67	4.61	4.55	4.65	4.33	4.65	5.30	5.30	5.34	5.30	5.30	5.33	3.21	3.30	3.28	3.18	3.26	3.37	5.46	5.44	5.36	5.43	5.51	5.38	5.78	5.96	6.02	6.09	6.08	6.26	5.31	5.33	5.32	5.47	5.40	5.58
CHP 59	4.14	3.97	4.20	4.14	4.25	4.16	5.38	5.39	5.39	5.30	5.28	5.27	3.18	3.26	3.33	3.32	3.17	3.20	6.04	5.95	6.03	5.99	6.09	5.88	5.30	5.28	5.36	5.46	5.34	5.56	5.36	5.30	5.48	5.39	5.33	5.53
CHP 65	4.95	5.32	5.01	5.29	5.11	5.24	5.47	5.35	5.43	5.49	5.38	5.54	2.80	2.96	2.94	3.01	2.87	2.98	4.97	5.00	4.93	4.97	4.93	4.94	4.43	4.63	4.48	4.64	4.45	4.66	3.86	3.92	3.92	3.90	3.91	3.95
CHP 70	4.87	4.79	4.38	4.35	4.79	5.13	5.28	5.31	5.37	5.34	5.31	5.33	3.09	3.13	3.08	2.97	3.14	3.20	5.61	5.63	5.55	5.36	5.45	5.30	5.51	5.21	5.47	5.39	5.63	5.98	5.02	4.98	5.00	4.72	5.17	5.24
CHP 71	4.48	4.35	4.52	4.28	4.53	4.25	5.23	5.11	5.23	5.15	5.17	5.16	3.17	3.10	3.00	3.11	3.19	3.11	5.43	5.54	5.22	5.41	5.45	5.55	5.57	5.76	5.66	5.54	5.82	5.70	4.82	5.04	4.81	4.95	4.90	5.28
CHS 01	4.95	4.94	4.78	4.79	4.81	4.83	5.17	5.19	5.21	5.16	5.37	5.42	3.01	2.87	2.87	2.77	2.84	2.89	5.64	5.45	5.49	5.65	5.50	5.48	3.97	4.16	4.19	3.91	4.10	4.12	3.96	4.10	4.03	4.09	3.90	4.07
CHS 03	4.96	5.35	5.08	4.83	4.76	5.25	5.52	5.33	5.16	5.25	5.14	5.25	2.42	2.46	2.25	2.44	2.48	2.59	5.17	5.18	5.16	5.03	5.24	5.13	4.03	3.93	3.75	3.93	3.52	3.64	3.99	3.98	4.10	3.96	3.77	3.83
CHS 10	5.22	5.33	5.24	5.43	5.24	5.11	5.20	5.10	5.05	5.13	5.24	5.18	2.52	2.53	2.52	2.54	2.74	2.69	4.99	5.08	5.05	5.03	5.09	5.22	3.50	3.26	3.20	3.37	3.71	3.73	3.18	3.16	3.00	3.17	3.40	3.69
CHS 18	5.20	5.31	5.31	5.26	5.31	5.19	5.38	5.41	5.45	5.46	5.12	5.46	2.69	2.58	2.66	2.69	2.48	2.61	4.98	4.91	4.98	5.02	5.06	4.93	3.85	3.97	3.58	3.71	3.38	3.81	3.59	3.65	3.39	3.57	3.49	3.71
CHS 21	4.92	4.90	4.97	4.94	4.99	5.26	5.35	5.23	5.38	5.31	5.40	5.32	2.99	2.68	2.66	2.64	2.84	3.02	5.26	5.35	5.08	5.28	5.23	5.52	5.19	4.27	4.34	4.03	4.33	5.04	4.29	3.89	4.03	3.95	3.70	4.47
CHS 27	5.14	4.81	4.83	4.63	4.81	4.16	5.23	5.39	5.24	5.42	5.75	5.22	2.80	2.66	2.73	2.62	2.60	2.64	5.66	5.66	5.85	5.54	5.17	5.87	4.21	4.12	4.03	4.11	4.13	4.14	4.74	4.67	4.62	4.21	3.88	4.47
CHS 35	4.70	4.93	4.74	4.90	4.99	4.74	5.48	5.46	5.60	5.57	5.54	5.57	2.29	2.28	2.23	2.14	2.30	2.23	5.16	5.33	5.18	5.11	5.17	5.13	3.69	3.75	3.59	3.62	3.53	3.47	3.70	3.40	3.73	3.84	3.69	3.43
CHS 41	4.95	4.92	5.06	4.95	4.97	5.07	5.57	5.57	5.58	5.56	5.51	5.51	2.28	2.47	2.28	2.40	2.31	2.32	4.74	4.76	4.72	4.85	5.11	5.17	3.52	3.51	3.34	3.51	3.29	3.21	3.59	3.71	3.55	3.71	3.51	3.51
CHS 51	4.58	4.74	5.63	5.95	5.61	5.86	5.15	5.11	4.99	5.14	5.00	5.08	2.55	2.56	2.78	2.99	2.72	2.83	4.85	5.04	5.18	5.25	5.29	5.29	4.47	3.87	4.24	4.76	3.33	3.63	4.05	4.12	5.08	5.29	4.21	4.26
CHS 57a	3.91	4.24	4.10	4.43	4.01	4.39	5.28	5.15	5.19	5.19	5.27	5.21	3.10	2.97	3.08	2.96	3.12	2.99	5.33	5.44	5.35	5.44	5.27	5.33	5.62	5.51	5.69	5.52	5.74	5.69	5.56	5.36	5.73	5.41	5.62	5.52
CHS 58	4.32	4.26	3.97	4.51	4.20	4.49	5.22	5.16	5.27	5.27	5.43	5.38	2.54	2.58	2.47	2.48	2.66	2.72	4.95	5.00	4.92	4.96	4.95	4.95	4.51	4.66	4.89	3.77	4.93	4.48	4.01	4.28	4.31	3.83	3.89	3.91
CHS 60	4.15	4.11	4.25	4.25	3.98	4.18	5.12	5.11	5.19	5.22	5.19	5.17	3.00	2.93	3.00	2.92	3.03	2.99	5.17	5.22	5.32	5.34	5.30	5.32	5.32	5.22	5.46	5.32	5.60	5.49	5.18	5.08	5.34	5.08	5.39	5.22
CHS 61	4.02	4.01	4.22	4.13	3.99	4.04	5.14	5.13	5.14	5.12	5.14	5.13	2.50	2.58	2.53	2.52	2.57	2.53	5.00	5.02	5.05	5.10	5.21	5.20	5.12	5.03	5.11	4.76	4.99	5.09	4.66	4.62	4.70	4.53	4.90	4.86
CHS 72	5.34	5.42	5.46	5.13	5.43	5.21	5.15	5.29	5.26	5.17	5.27	5.28	2.42	2.62	2.69	2.46	2.62	2.50	5.28	5.15	5.61	5.26	5.47	5.49	3.30	3.77	3.43	3.50	3.37	3.51	3.23	3.51	3.37	3.60	3.38	3.52
CHS 81	5.17	5.27	5.38	5.35	5.45	5.49	5.73	5.88	5.60	5.99	5.72	6.07	2.63	2.54	2.54	2.69	2.66	2.70	4.59	4.46	4.49	4.46	4.50	4.46	3.89	3.77	3.74	4.32	3.83	4.16	3.37	3.26	3.44	3.49	3.32	3.45
CHS 86	5.14	5.25	5.22	5.53	5.08	5.12	5.10	5.06	5.27	5.11	5.32	5.23	2.30	2.22	2.15	2.32	2.42	2.27	4.95	5.00	4.96	4.90	4.96	4.94	3.14	2.82	3.11	3.00	3.06	3.17	3.54	3.51	3.69	3.59	3.26	3.60
CHS 88	5.08	4.38	5.10	4.82	4.94	4.42	5.19	5.31	5.03	5.08	5.18	5.15	2.78	2.97	2.73	2.92	2.70	3.04	5.82	5.41	5.71	5.42	5.81	5.53	3.25	3.93	3.50	3.82	3.44	4.33	3.61	4.16	3.73	4.01	3.53	4.17
CPS 77	4.79	4.58	4.53	4.51	4.64	4.58	5.34	5.37	5.40	5.29	5.42	5.28	3.08	2.79	2.89	2.78	2.99	3.01	4.60	4.76	4.65	4.85	4.76	4.88	4.50	3.96	4.61	4.20	4.80	4.35	4.10	4.03	4.10	4.05	4.32	4.59
DOU 23	5.77	5.88	5.52	6.08	5.97	5.73	5.33	5.24	5.26	5.16	5.13	5.21	2.76	2.67	2.65	2.63	2.51	2.56	4.92	4.98	5.08	4.82	5.04	5.09	3.56	3.46	3.66	3.92	3.41	3.42	4.04	3.79	4.47	4.21	4.12	4.08
DOU 34	5.46	5.78	5.29	5.43	5.32	5.54	5.37	5.23	5.16	5.13	5.30	5.30	2.96	3.01	2.91	2.87	2.79	2.81	4.96	4.94	5.01	4.94	4.98	5.00	4.93	4.36	4.28	4.14	4.36	4.62	5.48	5.29	5.09	4.84	5.18	5.29
DOU 61	6.03	6.46	5.38	5.33	5.53	5.50	5.05	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00	2.45	2.55	2.76	2.87	2.73	2.81	5.17	5.62	5.71	5.25	5.37	5.12	3.00	3.17	2.61	3.13	2.99	3.17	3.53	3.33	3.60	3.73	4.03	4.00
DOU 65	4.90	5.22	4.89	5.13	4.70	4.94	5.00	5.13	4.98	5.12	4.97	5.00	2.72	2.81	2.68	2.86	2.81	2.91	5.59	5.55	5.64	5.74	5.67	5.81	4.68	4.92	4.17	4.54	4.60	4.59	5.07	5.03	5.12	5.14	5.08	5.12
DOU 71	6.31	5.67	6.25	5.38	5.45	6.15	5.44	4.33	5.00	5.00	5.25	4.73	2.78	2.75	2.92	2.46	2.87	2.89	4.92	5.00	4.75	4.79	5.25	5.01	3.88	3.63	3.71	3.58	4.43	4.26	4.47	3.83	4.25	3.40	5.31	5.38
EPC 08	5.51	5.83	5.39	5.90	5.59	5.46	5.00	NA	NA	NA	NA	NA	3.09	3.17	3.09	2.96	3.17	3.08	4.92	5.67	5.00	5.00	5.40	5.08	2.88	2.57	2.61	2.40	2.58	2.54	3.21	2.81	2.91	2.67	3.13	2.97
EPC 34	6.89	6.61	6.38	6.43	6.15	6.30	5.33	5.34	5.10	5.18	5.04	5.05	2.63	2.38	2.40	2.64	2.28	2.42	3.99	4.44	4.57	4.86	4.69	4.92	4.01	3.76	4.26	3.74	4.25	3.68	4.02	4.36	4.61	4.01	4.42	3.86
EPC 39a	4.24	4.41	4.04	3.95	4.39	4.45	4.88	4.80	4.86	5.01	4.83	4.82	3.35	3.31	3.18	3.31	3.31	3.27	5.56	5.52	5.54	5.53	5.86	5.59	5.50	5.90	5.41	5.61	5.44	5.46	5.59	5.36	5.51	5.58	5.65	5.59
EPC 39b	4.62	4.65	4.67	4.61	4.56	4.47	4.12	4.10	4.09	4.07	4.08	4.09	3.52	3.48	3.49	3.60	3.51	3.38	5.39	5.38	5.45	5.44	5.36	5.37	5.47	5.49	5.50	5.39	5.53	5.76	5.12	4.96	5.11	4.98	5.07	5.11
EPC 63	5.62	5.52	5.11	5.19	5.78	6.12	5.04	5.15	5.10	5.18	5.06	5.09	2.90	2.82	2.97	2.94	2.95	2.94	4.88	4.70	5.08	4.88	4.89	5.02	3.90	3.51	3.70	3.73	4.21	4.53	4.84	4.06	4.43	4.20	4.95	4.98
EPC 71	5.92	6.00	6.00	5.98	4.96	5.10	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00	5.06	2.33	2.33	2.38	2.29	3.03	2.68	5.00	5.00	5.00	4.88	5.00	5.00	2.42	2.33	2.38	2.79	2.67	2.90	3.00	3.00	3.00	3.13	3.32	3.41
EPC 73	5.74	5.80	5.75	5.99	5.65	5.96	3.62	3.86	3.60	3.65	3.77	3.65	3.98	3.68	3.90	3.74	3.88	3.71	5.08	5.13	5.04	4.94	5.03	5.01	4.24	4.43	4.13	4.45	3.93	4.17	4.14	4.36	3.66	4.13	3.82	4.06
EPC 74	4.37	4.42	4.50	4.73	4.58	4.86	4.70	4.67	4.70	4.71	4.57	4.64	3.34	3.21	3.31	3.30	3.31	3.35	5.52	5.67	5.52	5.64	5.56	5.65	5.75	5.76	5.67	5.82	5.67	5.83	5.79	5.88	5.49	5.51	5.61	5.63
EPC 81	5.50	5.56	5.06	5.34	5.41	5.61	4.98	5.18	4.95	4.94	5.06	5.00	2.53	2.56	2.61	2.64	2.44	2.42	4.69	4.64	4.92	4.79	4.75	4.72	3.58	3.77	3.78	3.63	3.62	3.50	4.13	4.30	4.38	4.20	4.63	4.90
EPC 87	6.25	6.58	4.78	6.50	6.18	6.23	5.13	4.83	4.94	4.75	5.32	5.17	2.48	2.50	2.98	2.83	2.34	2.54	4.92	4.44	4.89	4.25	4.64	4.98	2.93	3.47	3.17	3.33	3.23	3.60	2.88	3.56	3.08	3.58	4.08	4.35
HET 02	3.69	3.85	3.60	3.86	3.69	4.03	5.18	5.13	5.15	5.07	5.10	5.14	2.95	2.92	2.90	2.98	3.07	2.97	5.65	5.68	5.66	5.65	5.61	5.60	5.98	5.84	5.86	5.74	5.88	5.66	5.91	6.01	5.91	5.77	5.98	5.86
HET 04	4.71	4.74	4.46	4.57	3.70	3.87	5.40	4.88	5.44	5.17	5.10	5.05	3.41	3.53	3.19	3.32	2.83	3.13	4.80	5.07	4.63	5.07	4.98	5.06	6.15	5.96	6.58	5.90	5.73	5.84	5.01	5.45	4.27	5.48	4.73	4.97
HET 09	6.00	NA	3.75	3.00	3.75	3.00	5.00	NA	5.00	5.00	5.00	5.00	3.00	NA	2.25	2.00	2.25	2.00	5.00	NA	5.00	5.00	5.00	5.00	3.00	NA	3.00	NA	3.00	NA	3.00	NA	3.00	NA	3.00	NA
HET 14	4.51	4.78	4.51	4.45	4.54	4.45	5.14	5.14	5.16	5.10	5.19	5.32	2.53	2.69	2.71	2.60	2.52	2.56	5.24	5.31	5.35	5.14	5.18	5.21	3.88	4.06	3.94	4.13	3.65	4.06	4.38	4.58	4.46	4.48	4.05	4.61
HET 25	4.31	4.37	4.11	4.05	4.40	4.44	5.22	5.20	5.20	5.07	5.27	5.22	3.22	3.38	3.30	3.27	3.37	3.35	5.44	5.46	5.44	5.41	5.40	5.44	6.49	6.48	6.28	6.30	6.53	6.48	6.00	5.96	5.88	5.75	5.94	5.87
HET 26	4.35	4.44	4.22	4.30	4.49	4.58	4.62	4.53	4.69	4.70	4.62	4.60	3.16	3.15	3.06	3.17	3.04	3.10	5.25	5.27	5.37	5.31	5.31	5.26	6.35	6.39	6.21	6.13	6.30	6.33	6.10	6.13	6.01	5.90	6.01	5.86
HET 29	5.22	5.26	4.84	4.89	4.72	4.70	5.28	5.22	5.31	5.45	5.20	5.46	2.29	2.68	2.30	2.38	2.30	2.35	5.10	5.45	5.06	5.12	5.00	5.03	2.77	3.10	3.15	3.24	3.20	3.33	3.37	3.64	3.75	3.74	3.83	3.80
HET 30	4.53	4.66	4.59	4.75	4.69	4.65	4.62	4.58	4.77	4.61	4.66	4.58	3.41	3.34	3.21	3.18	3.33	3.18	5.02	4.90	4.94	4.91	5.08	4.95	4.16	4.26	4.29	4.06	4.07	4.13	4.66	4.55	4.58	4.56	4.52	4.61
HET 55	5.00	5.04	5.10	5.07	4.84	4.80	5.04	5.04	5.01	5.04	5.04	4.97	3.00	2.96	2.94	2.92	2.85	2.95	5.58	5.51	5.56	5.50	5.69	5.61	4.56	4.43	4.16	4.34	4.28	4.44	4.64	4.62	4.58	4.65	4.43	4.43
HET 60	4.26	4.52	4.33	4.45	4.19	4.42	5.34	5.30	5.31	5.33	5.28	5.30	2.94	3.15	3.02	3.02	2.91	3.05	5.20	5.32	5.24	5.41	5.26	5.33	5.95	6.02	6.23	5.97	6.32	6.17	6.01	5.87	5.63	5.90	5.94	5.81
HET 64	4.60	4.48	4.43	4.38	4.36	4.47	5.52	5.57	5.56	5.50	5.69	5.63	2.51	2.65	2.48	2.57	2.55	2.51	5.40	5.30	5.46	5.36	5.37	5.43	5.70	5.67	5.43	5.43	5.41	5.73	4.93	4.81	4.93	4.76	4.77	4.99
HET 65	4.83	4.37	4.81	4.63	4.70	4.56	5.24	5.00	5.88	5.23	5.90	5.24	2.48	2.36	2.83	2.52	2.58	2.57	5.33	5.18	4.72	4.92	4.58	4.93	4.63	3.68	4.79	4.15	4.12	3.95	5.15	3.88	3.96	4.18	3.65	3.85
HET 76	4.70	4.46	4.38	4.47	4.47	4.64	5.13	5.20	5.07	5.09	5.15	5.04	2.83	2.81	2.80	2.79	2.89	2.87	5.79	5.56	5.76	5.59	5.70	5.59	4.04	4.31	4.31	4.24	3.97	4.29	4.62	4.70	4.86	4.66	5.08	5.02
HET 81	5.20	5.63	4.60	4.96	4.71	5.32	5.06	4.88	5.08	4.87	5.02	5.23	2.50	2.40	2.39	2.31	2.52	2.67	4.78	4.85	4.94	4.96	4.93	4.85	3.68	3.30	3.71	3.51	4.27	3.99	4.03	3.54	3.96	3.83	4.53	4.47
HET 88	4.21	4.48	4.76	4.11	4.05	4.49	5.00	5.00	5.06	5.00	5.00	5.00	2.42	2.52	2.87	2.54	2.60	2.65	5.13	5.00	5.23	5.00	5.17	5.00	3.50	2.73	3.42	2.88	3.13	3.13	3.17	3.19	3.25	3.21	3.00	3.29
HET L1	4.23	4.23	3.81	4.19	3.77	4.04	5.14	5.07	5.04	5.17	4.96	5.04	2.81	2.84	2.88	2.96	2.83	3.02	5.15	5.13	5.16	5.10	5.27	5.17	4.69	4.80	4.67	4.72	4.69	4.82	5.58	5.52	5.35	5.58	5.34	5.53
HET L2	3.28	3.31	3.11	3.88	4.70	4.67	5.00	5.00	5.00	5.00	5.04	4.99	2.40	2.31	2.43	2.64	3.17	2.86	5.33	5.14	5.21	5.41	5.38	5.75	5.17	4.40	5.50	4.83	4.76	4.29	5.44	4.50	5.60	4.96	5.65	4.88
PL 41	5.90	6.08	5.87	6.03	5.95	5.98	5.93	5.99	5.75	5.95	5.68	5.99	1.99	2.02	1.95	2.19	2.07	2.13	4.63	4.78	4.60	4.98	4.60	5.15	2.50	2.64	2.50	2.66	2.77	2.73	2.64	2.59	2.72	3.11	3.08	2.65
PM 17	5.67	5.84	5.77	5.58	5.74	5.77	7.24	7.05	6.83	6.65	6.81	6.65	2.33	2.41	2.53	2.36	2.46	2.55	3.78	3.76	3.96	3.92	4.01	3.87	6.38	6.13	6.12	5.85	5.86	5.67	3.37	3.46	3.51	3.64	3.64	3.59
PM 40c	6.77	7.07	6.67	6.98	6.54	6.71	5.68	5.38	5.65	5.58	5.63	5.66	3.33	3.40	2.53	3.02	3.02	2.88	5.61	5.29	5.60	5.55	5.65	5.39	2.81	3.34	2.93	2.67	2.85	2.94	2.11	2.82	2.29	2.44	2.25	2.26
PM 72	6.27	6.06	6.44	6.23	6.34	6.13	5.17	5.75	5.63	5.61	5.50	5.58	2.92	3.03	2.74	2.77	2.97	2.73	6.00	5.80	5.83	5.52	5.79	5.58	3.08	3.46	2.68	2.93	3.04	3.08	3.00	3.04	2.50	2.68	2.73	2.74
PM 85	6.19	6.40	6.50	6.56	6.55	6.88	6.89	6.73	6.53	6.65	6.47	6.24	3.44	3.49	3.26	3.20	3.21	3.27	3.50	3.54	3.87	3.75	3.96	4.06	7.02	6.74	6.45	6.52	6.69	6.24	3.43	3.51	3.80	3.79	3.89	3.98
PS 04	6.34	6.15	6.25	6.28	6.34	6.30	4.72	4.83	4.79	4.68	4.86	5.00	4.12	4.22	4.04	4.08	4.05	3.92	4.23	4.22	4.24	4.18	4.10	4.18	4.57	4.64	4.51	4.50	4.79	4.71	3.23	3.10	3.13	3.01	3.12	3.29
PS 15	5.80	5.91	6.03	6.21	6.29	6.41	5.25	5.37	5.31	5.21	5.27	5.16	3.30	2.83	3.02	2.74	2.86	3.03	5.12	4.91	4.88	4.92	5.01	5.16	3.77	3.91	3.88	4.01	3.65	3.95	3.86	4.04	4.43	4.20	4.09	3.94
PS 35	6.25	6.44	6.27	6.50	5.82	6.30	5.48	5.52	5.64	5.85	5.44	5.50	3.92	3.60	4.00	3.83	3.45	3.76	5.19	5.17	5.28	4.99	5.25	5.90	2.96	2.48	3.03	3.15	3.17	2.73	2.90	2.57	2.80	2.71	3.00	2.86
PS 41	6.36	6.60	6.39	6.39	6.62	6.39	5.79	6.16	5.92	6.20	6.46	5.94	3.19	2.28	3.04	2.81	3.09	2.73	4.53	5.00	4.74	4.75	5.31	5.00	2.34	2.30	2.21	2.33	2.16	2.38	2.63	2.27	2.16	2.20	1.88	2.36
PS 44	6.88	6.50	6.62	6.75	6.69	6.71	5.00	5.21	5.29	5.54	5.42	5.46	3.50	3.79	4.00	4.19	3.44	3.93	6.00	5.79	5.75	5.92	5.92	6.00	2.25	2.67	2.50	2.58	2.42	2.67	2.13	2.50	2.56	2.31	2.31	2.25
PS 45	6.41	6.15	6.24	5.99	6.28	5.95	5.63	5.58	5.71	5.76	5.54	5.68	3.27	2.52	2.89	2.92	3.34	3.21	5.00	5.00	5.19	5.18	5.00	4.98	2.19	1.88	2.50	2.63	2.33	2.83	2.21	2.29	2.58	2.72	2.29	2.79
PS 63	5.24	5.19	5.19	5.28	5.32	5.27	5.20	5.19	5.10	5.29	5.20	5.20	3.41	3.29	3.27	3.01	3.42	3.15	4.66	4.65	4.56	4.66	4.63	4.68	3.98	3.82	3.89	3.81	4.05	3.81	3.37	3.05	3.22	3.36	3.21	3.15
PS 78	6.39	6.45	6.45	6.47	6.31	6.47	5.38	5.33	5.46	5.46	5.61	5.48	3.21	3.21	3.18	2.96	3.01	2.85	5.13	4.85	4.95	4.82	5.09	4.93	2.28	2.27	2.18	2.09	2.64	2.52	2.42	2.46	2.30	2.25	2.55	2.62
PS 88	5.62	5.60	5.94	6.35	5.94	6.13	5.19	5.06	5.18	5.13	5.00	5.00	3.85	3.74	3.52	3.42	3.30	3.81	5.98	5.83	5.52	6.01	6.06	6.30	3.29	2.88	3.16	2.58	2.70	2.56	3.04	2.76	2.68	2.78	2.68	2.92
SP 05	4.64	4.51	4.71	4.79	4.66	4.70	4.49	4.41	4.51	4.49	4.49	4.45	3.69	3.77	3.72	3.78	3.63	3.78	5.17	5.15	5.20	5.21	5.22	5.16	6.08	6.02	6.08	6.06	6.10	6.08	5.31	5.25	5.32	5.19	5.31	5.29
SP 07	4.36	4.12	4.27	3.98	4.47	4.63	4.85	4.81	4.91	4.91	4.90	4.73	3.48	3.42	3.32	3.30	3.56	3.56	4.97	4.93	4.95	4.93	5.04	4.97	4.44	4.52	4.52	4.42	4.39	4.33	4.66	4.51	4.65	4.44	4.66	4.76
SP 09	4.17	4.22	4.42	4.13	4.64	4.34	4.63	4.50	4.84	4.92	4.92	5.04	2.65	2.54	2.65	2.70	2.63	2.65	5.59	5.82	5.56	5.79	5.60	5.59	3.06	2.43	3.02	2.50	3.07	2.74	4.09	4.42	4.13	4.48	4.01	4.54
SP 11	3.75	3.90	3.86	4.11	3.73	4.11	5.11	5.13	5.09	5.25	5.05	5.26	2.93	2.96	2.90	2.95	2.90	3.00	5.37	5.30	5.32	5.14	5.39	5.10	5.42	5.82	5.50	5.80	5.42	5.86	5.32	5.45	5.52	5.34	5.56	5.30
SP 25	4.40	4.22	4.27	4.28	4.26	4.51	4.75	4.71	4.69	4.72	4.82	4.86	3.20	3.25	3.22	3.23	3.18	3.18	5.55	5.54	5.52	5.72	5.55	5.53	5.93	6.05	5.89	5.97	5.96	5.93	5.53	5.60	5.59	5.72	5.66	5.67
SP 26	4.16	4.31	4.26	4.31	4.27	4.61	4.84	4.78	4.78	4.74	4.87	4.74	3.18	3.07	3.17	3.11	3.21	3.07	5.13	5.22	5.18	5.09	5.07	5.06	5.91	5.95	5.74	5.84	5.88	5.95	5.24	5.41	5.22	5.17	5.33	5.44
SP 38	4.36	4.04	4.40	4.10	4.45	4.69	4.98	4.92	5.08	5.09	4.93	4.87	3.26	3.38	3.34	3.30	3.26	3.24	5.65	5.52	5.67	5.67	5.54	5.43	4.55	4.00	4.55	4.09	4.30	4.40	5.41	5.07	5.38	4.92	5.31	5.32
SP 39	3.65	3.62	3.80	3.78	4.09	4.41	5.14	4.99	5.05	5.16	5.19	5.12	3.28	3.24	2.87	3.16	3.33	3.31	5.54	5.40	5.37	5.39	5.34	5.30	6.79	6.06	5.65	6.47	6.19	6.38	6.51	5.70	5.62	5.98	5.96	5.76
SP 57	4.44	4.65	4.40	4.61	4.24	4.76	5.00	5.00	4.88	4.90	5.03	5.01	3.04	3.02	3.09	3.02	3.10	3.10	5.20	5.25	5.24	5.11	5.30	5.08	3.49	3.66	3.57	3.63	3.61	3.59	4.72	4.65	4.85	4.80	4.69	4.16
SP 63	4.15	3.71	3.93	3.76	3.91	4.56	4.50	4.73	4.92	4.81	4.91	4.73	3.17	3.10	3.09	3.10	3.04	3.10	5.40	5.26	5.55	5.20	5.37	5.10	3.76	3.97	3.81	3.94	3.82	3.95	5.07	4.88	4.53	4.48	4.45	4.78
SP 68	3.74	3.69	4.08	4.03	4.01	3.96	4.92	4.93	4.92	4.92	5.06	4.94	3.06	3.04	3.04	3.00	3.02	3.04	5.15	5.05	5.09	5.17	5.03	5.13	5.10	4.99	4.93	5.04	4.87	4.96	5.37	5.26	5.32	5.37	5.18	5.25

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.5. Les espèces végétales qui répondent à la mise en défens

6.5.1. La ronce Rubus fruticosus

La ronce *Rubus group. fruticosus* est l'espèce pour laquelle les impacts des ongulés sauvages sont les plus marqués. Les effets se manifestent de la même manière quelle que soit la strate (herbacée, arbustive basse), tant sur sa fréquence que sur son niveau de recouvrement. Si la fréquence (Tableau 7 etTableau 9) et le recouvrement (Tableau 8 etTableau **10**, Figure 5) de la ronce sont supérieurs en enclos depuis la première campagne de relevés floristiques, les différences se sont creusées au cours du temps.

La ronce est identifiée comme une composante essentielle du régime alimentaire des cervidés (Picard et Gégout 1992 ; Storms et al. 2006, 2008), sa fréquence et son recouvrement supérieur dans les enclos peuvent donc être imputables au fait qu'elle ne soit plus mangée par les animaux. Une synthèse par Kirby (2001) montre que l'augmentation des populations de cervidés dans les îles britanniques a entraîné une régression de la ronce. Par ailleurs, Watkinson et al. (2001) rapportent que la flore herbacée souffre du couvert de la ronce.

Une pression d'herbivorie, même faible, limitant le couvert de la ronce, augmenterait l'apport de lumière au sol, favorable à l'expression d'une flore plus diversifiée. La dynamique de la ronce est donc à mettre en relation avec les évolutions de richesse et de diversité de la strate herbacée.

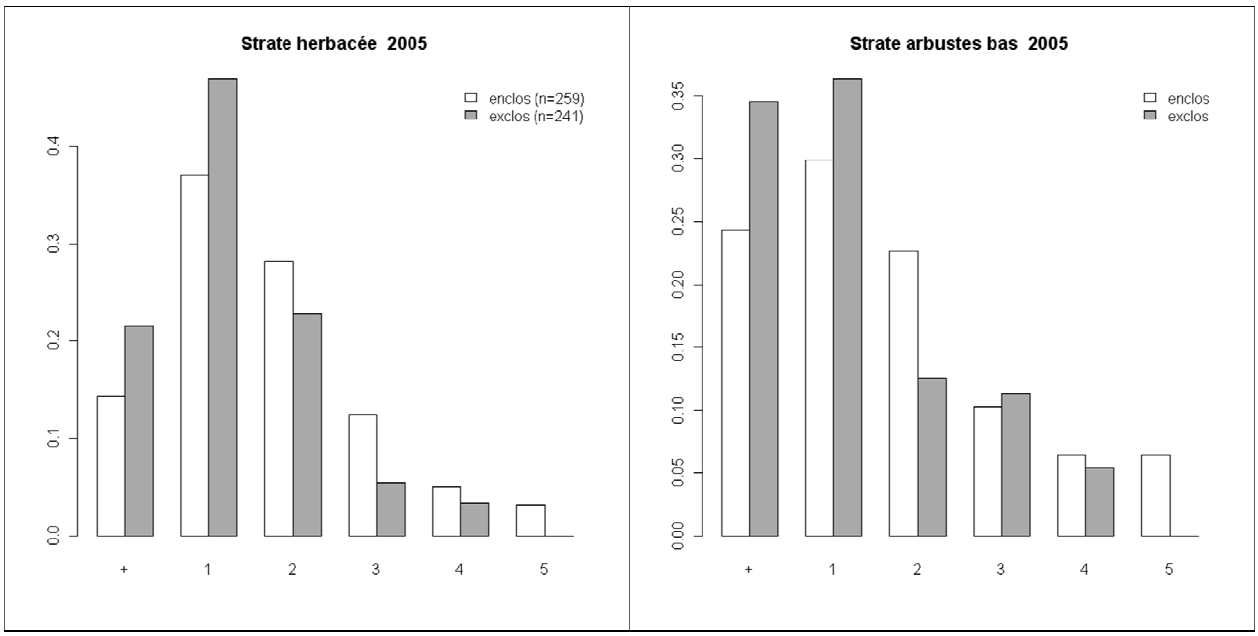


Figure 5 : Fréquences relatives des notes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet entre l'enclos et l'exclos pour la ronce, *Rubus fruticosus*, dans la strate herbacée et arbustes bas en 2005.

Figure 5: *Relative Frequency in Braun-Blanquet cover between fenced and unfenced subplots for Rubus fruticosus in herb and lower shrub layers in 2005.*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 7 : Nombre d'occurrences en 1995, 2000 et 2005 des 76 espèces de la strate herbacée les plus fréquentes, dont l'espèce est présente dans un traitement (enclos ou exclos) mais pas simultanément dans l'autre. Les données ont été appariées par couple de sous-placettes (F1-F5, F2-F6, F3-F7 et F4-F8). Statistiques des tests de McNemar.

Tableau 7: *Occurrence number in 1995, 2000 and 2005 of the 76 species most common in the herb layer where the species is present in on subplot (e.g. fenced) but absent in the paired one (e.g. unfenced). Subplots were paired (F1-F5, F2-F6, F3-F7 and F4-F8; McNemar tests).*

	1995					2000					2005				
	Fréquences					Fréquences					Fréquences				
Espèces	Enclos		Exclos	χ^2	p-value	Enclos		Exclos	χ^2	p-value	Enclos		Exclos	χ^2	p-value
Présence plus fréquentes en enclos en 2005															
Rubus fruticosus	26	>	21	0.3	0.56	18	>	16	0.0	0.86	**30**	>	**12**	**6.9**	**0.009**
Prenanthes purpurea	10	>	4	1.8	0.18	13	>	8	0.8	0.38	11	>	5	1.6	0.21
Hedera helix	20	>	14	0.7	0.39	**26**	**>**	**12**	**4.4**	**0.03**	15	>	11	0.3	0.56
Solidago virgaurea	18	>	9	2.4	0.12	12	<	16	0.3	0.57	16	>	12	0.3	0.57
Dryopteris dilatata	12	<	16	0.3	0.57	22	>	12	2.4	0.12	20	>	16	0.3	0.62
Mycelis muralis	6	<	12	1.4	0.24	9	<	10	0.0	1	11	>	8	0.2	0.65
Melampyrum pratense	11	>	9	0.1	0.82	8	<	9	0.0	1	14	>	12	0.0	0.84
Corylus avellana	9	>	4	1.2	0.27	7	<	12	0.8	0.36	18	>	16	0.0	0.86
Pteridium aquilinum	19	<	20	0.0	1	21	<	23	0.0	0.88	21	>	19	0.0	0.87
Athyrium filix-femina	24	>	15	1.6	0.20	23	>	12	2.9	0.09	25	>	23	0.0	0.89
Calluna vulgaris	6	<	12	1.4	0.24	9	>	8	0.0	1	17	>	16	0.0	1
Epilobium angustifolium	**22**	>	**9**	**4.6**	**0.03**	13	>	6	1.9	0.17	14	>	13	0.0	1
Frangula alnus	12	>	6	1.4	0.24	14	>	5	3.4	0.07	17	>	16	0.0	1
Geranium robertianum	17	>	9	1.9	0.17	15	>	11	0.3	0.56	12	>	11	0.0	1
Présence plus fréquentes en exclos en 2005															
Juncus effusus	14	<	16	0.0	0.86	17	<	20	0.1	0.74	**7**	**<**	**43**	**24.5**	**7.4E-07**
Brachypodium sylvaticum	15	>	13	0.0	0.85	11	<	12	0.0	1	**4**	**<**	**26**	**14.7**	**0.0001**
Hypericum pulchrum	17	<	19	0.0	0.87	15	<	19	0.3	0.61	**13**	**<**	**42**	**14.3**	**0.0002**
Galeopsis tetrahit	16	>	15	0.0	1	8	<	11	0.2	0.65	**8**	**<**	**33**	**14.0**	**0.0002**
Viola reichenbachiana	7	<	15	2.2	0.14	10	<	21	3.2	0.07	**5**	**<**	**26**	**12.9**	**0.0003**
Moehringia trinervia	14	>	9	0.7	0.40	12	<	15	0.1	0.70	**14**	**<**	**41**	**12.3**	**0.0005**
Holcus mollis	7	<	14	1.7	0.19	**4**	**<**	**18**	**7.7**	**0.006**	**8**	**<**	**30**	**11.6**	**0.0007**
Veronica montana	15	<	16	0.0	1	9	<	20	3.4	0.06	**4**	**<**	**21**	**10.2**	**0.001**
Fragaria vesca	13	<	19	0.8	0.38	17	<	24	0.9	0.35	**9**	**<**	**29**	**9.5**	**0.002**
Agrostis capillaris	13	<	24	2.7	0.10	**11**	**<**	**38**	**13.8**	**0.0002**	**13**	**<**	**34**	**8.5**	**0.004**
Veronica officinalis	16	<	24	1.2	0.27	**10**	**<**	**23**	**4.4**	**0.04**	**12**	**<**	**31**	**7.5**	**0.006**
Deschampsia cespitosa	11	<	18	1.2	0.27	**9**	**<**	**24**	**5.9**	**0.01**	**9**	**<**	**26**	**7.3**	**0.007**
Sambucus racemosa	5	<	7	0.1	0.77	10	>	6	0.6	0.45	**5**	**<**	**19**	**7.0**	**0.008**
Milium effusum	8	<	18	3.1	0.08	10	<	16	1.0	0.33	**8**	**<**	**23**	**6.3**	**0.01**
Stellaria holostea	12	<	15	0.1	0.70	11	<	15	0.3	0.56	**5**	**<**	**18**	**6.3**	**0.01**
Stachys sylvatica	7	<	13	1.3	0.26	6	<	15	3.0	0.08	**4**	**<**	**16**	**6.1**	**0.01**
Digitalis purpurea	12	>	9	0.2	0.66	6	<	7	0.0	1	**5**	**<**	**17**	**5.5**	**0.02**
Cytisus scoparius	10	<	18	1.8	0.19	**7**	**<**	**21**	**6.0**	**0.01**	**6**	**<**	**18**	**5.0**	**0.02**
Melica uniflora	7	<	12	0.8	0.36	8	<	13	0.8	0.38	**7**	**<**	**19**	**4.7**	**0.03**
Circaea lutetiana	11	<	13	0.0	0.84	11	=	11	0.0	1	**9**	**<**	**21**	**4.0**	**0.04**
Ajuga reptans	19	>	18	0.0	1	20	>	15	0.5	0.50	**14**	**<**	**28**	**4.0**	**0.04**
Sorbus aria	3	<	11	3.5	0.06	11	=	11	0.0	1	8	<	18	3.1	0.08
Dryopteris carthusiana	14	<	19	0.5	0.49	21	>	20	0.0	1	15	<	27	2.9	0.09
Carex sylvatica	18	=	18	0.0	1	23	<	25	0.0	0.89	16	<	28	2.8	0.10
Scrophularia nodosa	10	<	17	1.3	0.25	11	<	18	1.2	0.27	11	<	21	2.5	0.11
Viola riviniana	13	>	11	0.0	0.84	26	>	19	0.8	0.37	16	<	27	2.3	0.13
Carex pilulifera	29	>	24	0.3	0.58	23	<	33	1.4	0.23	27	<	40	2.1	0.14
Potentilla sterilis	8	<	11	0.2	0.65	7	<	13	1.3	0.26	5	<	12	2.1	0.15
Carex remota	10	=	10	0.0	1	12	>	10	0.0	0.83	10	<	18	1.8	0.19
Veronica chamaedrys	7	<	12	0.8	0.36	3	<	6	0.4	0.50	11	<	19	1.6	0.20
Euphorbia amygdaloides	11	<	17	0.9	0.34	7	<	10	0.2	0.63	8	<	15	1.6	0.21
Fraxinus excelsior	15	=	15	0.0	1	11	<	22	3.0	0.08	12	<	20	1.5	0.22
Poa nemoralis	21	>	11	2.5	0.11	8	<	18	3.1	0.08	12	<	20	1.5	0.22
Deschampsia flexuosa	10	<	21	3.2	0.07	12	<	21	1.9	0.16	14	<	22	1.4	0.24
Luzula sylvatica	6	<	12	1.4	0.24	4	<	11	2.4	0.12	5	<	10	1.1	0.30
Prunus avium	11	<	15	0.3	0.56	12	<	15	0.1	0.70	14	<	21	1.0	0.31
Carpinus betulus	15	<	19	0.3	0.61	17	<	30	3.1	0.08	13	<	19	0.8	0.38
***Quercus* sp.**	**2**	<	**12**	**5.8**	**0.02**	9	<	17	1.9	0.17	8	<	13	0.8	0.38
Luzula pilosa	20	=	20	0.0	1	16	<	22	0.7	0.42	21	<	28	0.7	0.39
Quercus petraea	9	<	12	0.2	0.66	16	>	15	0.0	1	15	<	20	0.5	0.50
Lonicera periclymenum	13	<	22	1.8	0.18	18	<	22	0.2	0.64	17	<	22	0.4	0.52
Teucrium scorodonia	17	>	12	0.6	0.46	15	>	14	0.0	1	13	<	17	0.3	0.58
Fagus sylvatica	35	>	33	0.0	0.90	26	<	41	2.9	0.09	35	<	40	0.2	0.64
Hieracium murorum	6	<	8	0.1	0.79	9	<	10	0.0	1	10	<	13	0.2	0.68
Oxalis acetosella	12	>	10	0.0	0.83	14	>	11	0.2	0.69	10	<	13	0.2	0.68
Acer pseudoplatanus	11	<	21	2.5	0.11	11	<	16	0.6	0.44	13	<	16	0.1	0.71
Carex pallescens	15	>	8	1.6	0.21	9	>	4	1.2	0.27	13	<	16	0.1	0.71
Picea abies	**17**	>	**3**	**8.5**	**0.004**	15	>	6	3.0	0.08	13	<	16	0.1	0.71
Molinia caerulea	4	<	11	2.4	0.12	9	>	6	0.3	0.61	5	<	7	0.1	0.77
Convallaria majalis	5	<	10	1.1	0.30	6	<	8	0.1	0.79	6	<	8	0.1	0.79
Lamiastrum galeobdolon	9	>	8	0.0	1	5	<	6	0.0	1	6	<	8	0.1	0.79
Anemone nemorosa	9	=	9	0.0	1	10	<	11	0.0	1	10	<	12	0.0	0.83
Polygonatum multiflorum	13	<	16	0.1	0.71	15	>	14	0.0	1	19	<	21	0.0	0.87
Ilex aquifolium	18	>	17	0.0	1	24	<	27	0.1	0.78	29	<	31	0.0	0.90
Dryopteris filix-mas	19	=	19	0.0	1	**28**	**>**	**12**	**5.6**	**0.02**	23	<	24	0.0	1
Epilobium montanum	11	>	8	0.2	0.65	15	<	18	0.1	0.73	9	<	10	0.0	1
Rubus idaeus	21	>	13	1.4	0.23	23	>	12	2.9	0.09	21	<	22	0.0	1
Sorbus aucuparia	14	>	13	0.0	1	14	<	20	0.7	0.39	19	<	20	0.0	1
Vaccinium myrtillus	6	>	3	0.4	0.50	6	>	4	0.1	0.75	6	<	7	0.0	1
Présence identique en 2005															
Abies alba	7	<	12	0.8	0.36	12	=	12	0.0	1	10	=	10	0.0	1
Galium odoratum	7	>	6	0.0	1	8	>	7	0.0	1	7	=	7	0.0	1
Quercus robur	12	<	17	0.6	0.46	4	<	8	0.8	0.39	11	=	11	0.0	1

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 8 : Médiane des classes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en 1995, 2000 et 2005 parmi les 76 espèces les plus fréquentes de la strate herbacée, dont l'espèce est présente à la fois à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos. Les données ont été appariées par couple de sous-placettes (F1-F5, F2-F6, F3-F7 et F4-F8). Statistiques des tests de Wilcoxon sur données appariées.

Tableau 8: *Median Braun-Blanquet cover classes in 1995, 2000 and 2005 for the 76 species most frequent in the herb layer where the species is present in on subplot (e.g. fenced) but absent in the paired one (e.g. unfenced). Subplots were paired (F1-F5, F2-F6, F3-F7 and F4-F8, Wilcoxon tests on paired data).*

	1995						2000						2005					
	Médiane						Médiane						Médiane					
Espèces	**Enclos**		**Exclos**	**n**	**T**	**p-value**	**Enclos**		**Exclos**	**n**	**T**	**p-value**	**Enclos**		**Exclos**	**n**	**T**	**p-value**
Recouvrement en enclos > exclos en 2005																		
Rubus fruticosus	**1**	**>**	**1**	**200**	**3805**	**2.1E-05**	**1**	**>**	**1**	**212**	**6815**	**5.9E-13**	**2**	**>**	**1**	**229**	**7063**	**3.7E-12**
Hedera helix	**1**	**>**	**1**	**134**	**867**	**0.04**	1	>	1	133	815	0.07	**1**	**>**	**1**	**161**	**2429**	**3.2E-05**
Lonicera periclymenum	1	>	1	103	829	0.09	**1**	**>**	**1**	**116**	**1240**	**0.02**	**1**	**>**	**1**	**119**	**1199**	**0.001**
Abies alba	**1**	**>**	**+**	**63**	**50**	**0.01**	1	>	1	61	60	0.62	**1**	**>**	**+**	**79**	**247**	**0.01**
Prenanthes purpurea	1	>	1	45	90	0.48	1	>	1	40	92	0.05	**1**	**>**	**1**	**48**	**156**	**0.04**
Vaccinium myrtillus	2	>	2	41	88	0.57	2	>	2	43	135	0.78	1	>	1	50	229	0.05
Carex pilulifera	+	>	+	69	340	0.23	+	<	+	83	177	0.34	1	>	+	89	532	0.16
Frangula alnus	+	=	+	9	5	1	1	=	1	9	0	-	+	>	+	10	27	0.18
Quercus petraea	1	<	1	54	100	0.86	1	>	+	56	245	0.52	1	>	1	61	221	0.20
Ilex aquifolium	1	>	+	19	4	0.77	+	<	+	30	16	0.82	+	>	+	41	99	0.24
Convallaria majalis	1	>	1	27	55	0.54	1	<	1	25	30	0.80	1	>	1	26	52	0.27
Molinia caerulea	**3**	**>**	**2**	**31**	**79**	**0.01**	2	>	2	31	122	0.27	2	>	2	34	132	0.29
Anemone nemorosa	**2**	**>**	**2**	**80**	**766**	**2.1E-04**	2	>	1/2	78	623	0.69	2	>	2	82	627	0.30
Polygonatum multiflorum	+	=	+	11	0	0.35	+	>	+	16	12	0.23	+	>	+	16	15	0.37
Teucrium scorodonia	1	>	1	39	18	0.59	1	>	1	38	45	0.67	1	>	1	41	83	0.42
Potentilla sterilis	1	<	1	19	12	0.78	+	>	+	16	8	0.42	+	>	+	18	14	0.48
Solidago virgaurea	+	<	+	24	24	0.21	+	<	+/1	20	10	0.11	+	>	+	25	54	0.55
Epilobium angustifolium	1	>	1	9	9	0.77	1	=	+/1	6	6	0.17	+	>	1	13	18	0.59
Quercus sp.	1	<	1	35	45	0.36	1	<	1	32	49	0.84	1	>	+	36	77	0.64
Sorbus aria	+	=	+	3	1	1	+	>	r	1	1	1	+	>	r/+	8	4	0.77
Epilobium montanum	+	<	+	27	12	0.78	+	>	+	22	30	0.35	+	>	+	22	25	0.79
Deschampsia flexuosa	**1**	**>**	**1**	**79**	**376**	**0.005**	1	>	1	84	451	0.77	1	>	1	89	612	1
Recouvrement en exclos > enclos en 2005																		
Holcus mollis	1	>	1	31	63	0.51	1	<	1	38	63	0.09	**1**	**<**	**1**	**42**	**17**	**5.0E-04**
Acer pseudoplatanus	+	<	+	16	14	1	+	<	+	20	15	0.35	**+**	**<**	**+**	**32**	**7**	**0.002**
Galium odoratum	1	>	1	62	357	0.06	1	>	1	55	168	0.05	**1**	**<**	**1**	**57**	**29**	**0.002**
Ajuga reptans	+	<	+	35	26	0.27	+	<	+	28	56	0.83	**+**	**<**	**+**	**37**	**6**	**0.003**
Carex sylvatica	+	<	+	63	76	0.41	1	<	1	58	91	0.22	**+**	**<**	**1**	**75**	**117**	**0.01**
Carpinus betulus	+	>	+	35	59	0.09	+	>	+	49	56	0.84	**+**	**<**	**+**	**76**	**187**	**0.02**
Milium effusum	1	>	1	50	226	0.16	1	<	1	53	100	0.20	**1**	**<**	**1**	**57**	**84**	**0.02**
Stellaria holostea	1	>	1	19	12	0.82	+	<	1	21	8	0.15	**+**	**<**	**1**	**19**	**21**	**0.03**
Dryopteris carthusiana	+	>	+	58	111	0.08	+	>	+	63	192	0.18	**+**	**<**	**+**	**75**	**122**	**0.04**
Veronica montana	1	>	1	17	32	0.28	+	>	+	19	9	0.77	**1**	**<**	**1**	**26**	**5**	**0.04**
Calluna vulgaris	+	<	+	21	22	0.17	+	<	1	31	54	0.13	+	<	1	35	38	0.05
Fraxinus excelsior	+	<	+	26	7	0.48	+	=	+	30	0	0.02	+	<	+	42	45	0.05
Fagus sylvatica	+	>	+	72	182	0.15	+	<	+	100	202	0.31	+	<	1	104	383	0.05
Euphorbia amygdaloides	+	<	+	27	25	0.82	+	<	+	30	18	0.15	+	<	+	32	21	0.06
Oxalis acetosella	1	<	1	69	116	1	1	<	1	71	204	0.76	1	<	1	63	198	0.06
Carex remota	1	>	+	35	60	1	+	<	+/1	28	43	0.55	1	<	1	36	51	0.06
Veronica chamaedrys	1	=	1	8	3	0.35	+	<	1	11	8	0.30	+	<	1	8	4	0.07
Hypericum pulchrum	+	=	+	26	11	1	+	>	+	17	24	0.41	+	<	+	35	36	0.08
Juncus effusus	1	>	1	31	79	0.08	1	<	1	27	26	0.51	+	<	1	33	45	0.09
Agrostis capillaris	1	<	1	41	138	0.18	+	<	+/1	36	35	0.07	1	<	1	42	28	0.10
Digitalis purpurea	1	>	+/1	14	8	0.42	+	<	+	11	12	0.41	+	<	+	25	24	0.11
Sorbus aucuparia	1	>	+	38	25	0.79	+	<	+	46	121	0.86	+	<	+	55	135	0.15
Melica uniflora	1	<	1	31	27	0.05	1	<	1	35	85	0.08	1	<	1	34	47	0.15
Prunus avium	+	=	+	13	2	1	+	=	+	10	2	1	r	<	+	22	9	0.18
Galeopsis tetrahit	+	<	1	13	3	0.23	+	<	+	16	12	0.20	+	<	+	18	15	0.18
Cytisus scoparius	1	>	1	25	18	0.13	+	<	+	26	17	0.29	1	<	1	39	33	0.19
Deschampsia cespitosa	1	=	1	38	68	1	+/1	>	1	38	112	0.80	1	<	1	34	81	0.20
Brachypodium sylvaticum	+	<	+	21	11	0.34	+	<	1	18	43	0.88	+	<	1	22	12	0.21
Mycelis muralis	1	>	+	26	44	0.07	+	<	1	21	21	0.85	1	<	1	22	30	0.26
Dryopteris dilatata	+	<	+	37	8	0.30	**+**	**<**	**+**	**33**	**31**	**0.04**	+	<	+	45	125	0.26
Pteridium aquilinum	1	>	1	87	493	0.80	1	>	1	85	599	0.91	1	<	1	92	753	0.28
Luzula sylvatica	+/1	<	1	28	43	0.88	**+/1**	**<**	**1**	**28**	**63**	**0.02**	1	<	1	31	63	0.29
Corylus avellana	+	=	+	4	0	-	+	=	+	6	0	1	+	<	+	20	22	0.31
Picea abies	1	<	1	30	12	0.78	+/1	>	+	30	72	0.05	+	<	+	24	15	0.35
Viola reichenbachiana	1	>	1	51	110	0.85	+	<	1	42	35	0.13	1	<	1	55	84	0.38
Fragaria vesca	+	<	+/1	38	18	0.33	1	>	+/1	36	60	0.62	+	<	1	49	60	0.39
Moehringia trinervia	1	>	1	21	16	0.78	+	<	1	17	21	0.90	+	<	+	34	40	0.40
Rubus idaeus	1	>	1	32	30	0.35	+	>	1	47	156	0.86	+	<	1	56	104	0.40
Poa nemoralis	+	<	1	19	4	0.13	+	>	+	10	8	0.42	+	<	1	7	3	0.42
Dryopteris filix-mas	+	>	+	59	110	0.51	+	<	+	56	115	0.68	+	<	+	63	163	0.49
Athyrium filix-femina	1	>	1	70	291	0.18	1	>	1	73	212	0.58	1	<	1	78	364	0.50
Viola riviniana	1	>	+	42	33	0.57	+	<	+	32	9	0.18	+	<	+	40	60	0.64
Geranium robertianum	+/1	>	+/1	34	72	0.84	+	>	+	34	41	0.90	1	<	1	36	68	0.67
Stachys sylvatica	+	=	+	7	0	0.35	+	=	+	3	0	-	+	<	+	5	2	0.77
Sambucus racemosa	+	<	+	9	3	0.42	+	=	1	7	0	1	+	<	+	19	20	0.79
Hieracium murorum	1	>	1	27	59	0.09	1	>	+	29	63	0.18	1	<	1	26	16	0.82
Melampyrum pratense	1	>	1	21	23	0.53	+	>	+	22	33	0.64	+	<	+	18	9	0.82
Circaea lutetiana	1	=	1	17	28	1	+	<	+	18	13	0.86	1	<	1	21	49	0.84
Quercus robur	1	>	1	19	14	0.48	+	>	+	23	42	0.39	+	<	+	31	49	0.84
Luzula pilosa	1	>	+	31	42	0.39	+	<	+	34	39	0.64	+	<	+	26	57	0.85
Lamiastrum galeobdolon	1	>	1	30	36	0.85	1	<	1	30	57	0.85	1	<	1	27	38	0.97
Veronica officinalis	+/1	<	+/1	32	9	0.82	+	>	1	35	115	0.70	1	<	+	40	85	1
Recouvrement identique en 2005																		
Scrophularia nodosa	+	=	+	7	0	-	+	=	+	4	0	1	r	=	+	5	0	0.17
Carex pallescens	1	<	1	7	2	0.77	+	>	+	13	14	0.48	+	=	+	7	0	0.35

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 9 : Nombre d'occurrences en 1995, 2000 et 2005 des 76 espèces de la strate arbustive basse les plus fréquentes, dont l'espèce est présente dans un traitement (enclos ou exclos) mais pas simultanément dans l'autre. Les données ont été appariées par couple de sous-placettes (F1-F5, F2-F6, F3-F7 et F4-F8). Statistiques des tests de McNemar.

Tableau 9: *Occurrence number in 1995, 2000 and 2005 of the 76 species most common in the lower shrub layer where the species is present in on subplot (e.g. fenced) but absent in the paired one (e.g. unfenced). Subplots were paired (F1-F5, F2-F6, F3-F7 and F4-F8; McNemar tests).*

	1995					2000					2005				
	Fréquences					Fréquences					Fréquences				
Espèces	**Enclos**		**Exclos**	χ^2	**p-value**	**Enclos**		**Exclos**	χ^2	**p-value**	**Enclos**		**Exclos**	χ^2	**p-value**
Présence plus fréquentes en enclos en 2005															
Rubus fruticosus	**34**	**>**	**11**	**10.8**	**0.001**	**59**	**>**	**7**	**39.4**	**3.4E-10**	**74**	**>**	**8**	**51.5**	**7.1E-13**
Hedera helix	5	>	2	0.6	0.45	17	>	8	2.6	0.11	**47**	**>**	**14**	**16.8**	**0.00004**
Quercus petraea	**32**	**>**	**12**	**8.2**	**0.004**	**38**	**>**	**14**	**10.2**	**0.001**	**45**	**>**	**14**	**15.3**	**9.4E-05**
Prunus avium	20	>	9	3.4	0.06	**21**	**>**	**4**	**10.2**	**0.001**	**25**	**>**	**6**	**10.5**	**0.001**
Sorbus aucuparia	**22**	**>**	**9**	**4.6**	**0.03**	**31**	**>**	**7**	**13.9**	**0.0002**	**30**	**>**	**11**	**7.9**	**0.005**
Quercus robur	13	>	8	0.8	0.38	12	>	13	0.0	1	**22**	**>**	**7**	**6.8**	**0.01**
Rubus idaeus	13	=	13	0.0	1	26	>	13	3.7	0.05	**28**	**>**	**11**	**6.6**	**0.01**
Abies alba	6	<	12	1.4	0.24	15	>	10	0.6	0.42	**19**	**>**	**6**	**5.8**	**0.02**
Frangula alnus	14	>	8	1.1	0.29	13	>	10	0.2	0.68	**20**	**>**	**7**	**5.3**	**0.02**
Carpinus betulus	28	>	17	2.2	0.14	**22**	**>**	**8**	**5.6**	**0.02**	**22**	**>**	**9**	**4.6**	**0.03**
Lonicera periclymenun	20	>	11	2.1	0.15	16	>	17	0.0	1	**31**	**>**	**16**	**4.2**	**0.04**
Castanea sativa	15	>	7	2.2	0.14	**18**	**>**	**5**	**6.3**	**0.01**	16	>	6	3.7	0.06
Acer pseudoplatanus	9	<	10	0.0	1	8	>	10	0.1	0.81	15	>	7	2.2	0.14
Vaccinium myrtillus	5	<	8	0.3	0.58	6	>	5	0.0	1	12	>	5	2.1	0.15
Ilex aquifolium	31	>	21	1.6	0.21	**37**	**>**	**20**	**4.5**	**0.03**	38	>	27	1.5	0.21
Calluna vulgaris	12	>	7	0.8	0.36	10	>	9	0.0	1	14	>	8	1.1	0.29
Betula pendula	9	<	12	0.2	0.66	11	>	10	0.0	1	17	>	11	0.9	0.34
Corylus avellana	19	>	15	0.3	0.61	18	>	24	0.6	0.44	12	>	18	0.8	0.36
Crataegus monogyna	8	>	6	0.1	0.79	10	>	9	0.0	1	13	>	8	0.8	0.38
Sambucus racemosa	11	<	13	0.0	0.84	21	>	10	3.2	0.07	16	>	12	0.3	0.57
Sorbus aria	11	<	12	0.0	1	12	>	13	0.0	1	18	>	14	0.3	0.60
Cytisus scoparius	13	>	10	0.2	0.68	10	>	10	0.0	1	19	>	15	0.3	0.61
Fraxinus excelsior	15	>	13	0.0	0.85	14	>	12	0.0	0.84	12	>	15	0.1	0.70
Fagus sylvatica	31	<	35	0.1	0.71	41	>	35	0.3	0.57	36	>	39	0.1	0.82
Picea abies	9	<	11	0.1	0.82	7	>	6	0.0	1	9	>	8	0.0	1

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 10 : Médiane des classes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en 1995, 2000 et 2005 parmi les 76 espèces les plus fréquentes de la strate arbustive basse, dont l'espèce est présente à la fois à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos. Les données ont été appariées par couple de sous-placettes (F1-F5, F2-F6, F3-F7 et F4-F8). Statistiques des tests de Wilcoxon sur données appariées.

Tableau 10*: Median Braun-Blanquet cover classes in 1995, 2000 and 2005 for the 76 species most frequent in the lower shrub layer where the species is present in on subplot (e.g. fenced) but absent in the paired one (e.g. unfenced). Subplots were paired (F1-F5, F2-F6, F3-F7 et F4-F8, Wilcoxon tests on paired data).*

	1995						2000						2005					
	Médiane						Médiane						Médiane					
Espèces	Enclos		Exclos	n	T	p-value	Enclos		Exclos	n	T	p-value	Enclos		Exclos	n	T	p-value
Recouvrement en enclos > exclos en 2005																		
Rubus fruticosus	**1**	**>**	**1**	**107**	**797**	**0.001**	**1**	**>**	**1**	**165**	**2209**	**4.5E-09**	**1**	**>**	**1**	**234**	**5348**	**5.8E-12**
Lonicera periclymenum	**1**	**>**	**+**	**58**	**241**	**0.02**	1	>	1	78	331	0.07	**1**	**>**	**1**	**112**	**561**	**6.3E-05**
Acer pseudoplatanus	+/1	<	1	36	9	0.77	+	>	+	35	44	0.31	**+**	**>**	**+**	**45**	**117**	**0.03**
Crataegus monogyna	+	<	+	29	12	0.41	**+**	**<**	**+**	**23**	**21**	**0.02**	**+/1**	**>**	**+**	**26**	**32**	**0.04**
Hedera helix	**1**	**<**	**1**	**21**	**0**	**0.04**	+	<	+	50	5	1	+	>	+	114	285	0.10
Ilex aquifolium	**1**	**>**	**+**	**78**	**154**	**0.01**	1	>	+	80	227	0.07	+	>	+	80	130	0.14
Quercus petraea	+	<	+	67	39	0.64	**+**	**>**	**+**	**71**	**47**	**0.04**	+	>	+	76	108	0.29
Carpinus betulus	+	<	+	74	137	0.47	+	>	+	79	273	0.86	1	>	+	95	520	0.35
Sorbus aucuparia	1	>	1	63	48	0.15	**+**	**>**	**+**	**72**	**115**	**0.01**	+	>	+	71	114	0.41
Fagus sylvatica	1	>	1	168	765	0.18	1	>	1	169	805	0.75	1	>	1	174	1268	0.52
Calluna vulgaris	1	<	1	29	8	0.15	1	>	+/1	35	51	0.34	1	>	1	39	62	0.56
Vaccinium myrtillus	1	<	1	25	12	0.78	**1**	**<**	**1**	**30**	**0**	**0.02**	1	>	1	38	27	0.61
Corylus avellana	**+**	**<**	**1**	**62**	**23**	**0.02**	+	<	+	58	90	0.84	+/1	>	+	60	144	0.86
Recouvrement en exclos > enclos en 2005																		
Picea abies	1	>	+	26	8	0.15	+	<	+/1	25	17	0.23	**+**	**<**	**1**	**30**	**24**	**0.02**
Betula pendula	**+**	**<**	**1**	**26**	**0**	**0.05**	+	<	+	34	46	1	+	<	+	40	30	0.26
Fraxinus excelsior	+	<	+	41	7	0.48	+	>	+	43	16	0.78	+	<	+	51	84	0.38
Rubus idaeus	1	>	1	54	149	0.08	1	<	1	64	134	0.41	+	<	1	70	185	0.46
Castanea sativa	+	>	+	30	8	0.42	+/1	<	1	36	12	0.41	1	<	1	35	5	0.57
Prunus avium	+	<	+	25	0	-	+	>	r/+	23	3	0.35	+	<	+	32	2	0.59
Cytisus scoparius	+	<	+	22	5	1	+	<	+	19	5	0.57	+	<	+	40	33	0.59
Quercus robur	+	>	+	30	9	0.77	+	>	+	32	39	0.63	+	<	+	47	30	0.80
Sorbus aria	+	<	+	24	2	1	+	<	+	27	11	1	+	<	+	32	9	0.82
Abies alba	1	<	1	54	105	0.70	1	<	1	58	60	0.39	1	<	1	71	102	0.90
Frangula alnus	+	<	1	42	18	0.15	1	>	1	38	20	0.82	+	<	+	46	53	1
Sambucus racemosa	+	<	1	29	12	0.79	+	>	+	28	12	0.23	+	<	+	26	2	1

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.5.2. Les autres espèces favorisées par la mise en défens

Comme la ronce, certaines espèces ont tendance à être plus fréquentes lorsque la végétation est à l'abri de la dent du gibier. Il s'agit essentiellement d'espèces de la strate arbustive (Tableau 8 àTableau 12). Le chèvrefeuille *Lonicera periclymenum* et le lierre *Hedera helix* sont des espèces qui constituent une partie importante du régime alimentaire des cervidés (Picard et Gégout 1992 ; Cornelis et al. 1999 ; Gebert et al. 2001 ; Storms et al. 2008) et qui montrent une tendance à être plus fréquentes et plus couvrantes à l'intérieur qu'à l'extérieur des enclos. Nous observons également que la présence et l'abondance des essences dominantes telles que le chêne pédonculé *Quercus robur*, le chêne sessile *Quercus petraea* et le sapin pectiné *Abies alba* sont favorisés dans les strates basses (herbacées et arbustes bas) de l'enclos par rapport à l'exclos, et donc pour lesquelles l'absence de pression d'herbivorie a un effet bénéfique (et/ou inversement, la pression d'herbivorie entrave leur développement).

Trois herbacées sont plus fréquentes en enclos qu'en exclos (l'anémone sylvie *Anemone nemorosa*, la molinie *Molinia caerulea* et la prénanthe pourpre *Prenanthes purpurea*), mais cette différence ne s'observe qu'en 1995, ce qui ne permet pas de conclure à un effet véritablement négatif des grands herbivores pour ces espèces.

6.5.3. Les espèces défavorisées par la mise en défens

Il s'agit des espèces qui, après 10 années de mise en défens, sont plus présentes en exclos qu'en enclos. Parmi elles, on trouve surtout des graminées telles que la houlque molle *Holcus mollis*, le millet diffus *Milium effusum* et l'agrostide vulgaire *Agrostis capillaris* ainsi que d'autres plantes herbacées telles que le bugle rampant *Ajuga reptans* et la stellaire holostée *Stellaria holostea*. Ces espèces échappent à la pression des ongulés sauvages par divers mécanismes : certaines croissent à partir de méristèmes basaux, d'autres de modes de reproduction, ou d'autres produisent des substances qui les rendent peu appétentes. D'autres études européennes montrent la même tendance avec une abondance plus importante des graminées en enclos (Kirby 2001).

6.5.4. La dynamique des espèces

La dynamique des espèces semble plus élevée en présence d'ongulés sauvages à l'extérieur de l'enclos. A l'issue des trois campagnes de suivi, nous observons que i) les phénomènes d'apparition des espèces sont plus fréquemment observés en exclos qu'en enclos ii) le nombre d'espèces montrant une stabilité est plus élevé en enclos qu'en exclos (Tableau 12) iii) le nombre d'espèces qui disparaissent est plus élevé en enclos qu'en exclos (Figure 6).

En outre, ces résultats nous montrent également que le phénomène de disparition des espèces en enclos comme en exclos est un processus important dans la succession végétale, qui apparaît donc masqué dans les analyses d'évolution de la richesse spécifique. Une partie néanmoins de cette dynamique est artificielle, causée par les erreurs de détection (en moyenne lors d'un passage, près d'une espèce sur cinq est ratée ; cette proportion doit être sensiblement plus basse à l'issue des deux visites, de printemps et d'automne).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 11 : Définition des cas de dynamique des espèces (P : présence ; A : absence).
Tableau 11*: Definition of the different dynamics of the species (P: presence; A: absence).*

Année	Cas 1	Cas 2	Cas 3	Cas 4	Cas 5	Cas 6	Cas 7
1995	P	P	P	A	A	A	P
2000	P	P	A	A	P	P	A
2005	P	A	A	P	P	A	P
Interprétation	stable	disparition	disparition	apparition	apparition	indéterminé	indéterminé

Tableau 12 : Le nombre d'occurrences d'apparition et de disparition pendant la période 1995-2005 parmi les 76 espèces les plus répandues de la strate herbacée, ainsi que le nombre d'occurrences dont l'apparition/disparition est incohérente ou stable pendant la même période (test global du χ^2 de Pearson, tableau 4 x 2 : χ^2_{3ddl}=39, p<0.0001).

Tableau 12: *Occurrence number of colonisation and extinction cases between 1995 and 2005 for the 76 most common plant species in the herb layer (+ number of cases of incoherent colonisation/extinction and of no change; Pearson global χ^2 tests).*

	Évolution observée	Enclos	Exclos	Total	Test partitionné	
					χ^2	p
	Apparition (A)	1334	1745	3079	30.2	<0.001
	Disparition (D)	844	788	1632		
Sous-total	*Apparition ou disparition (A+D)*	***2178***	***2533***	***4711***	1.1	0.30
	Évolution incohérente (I)	718	785	1503		
Sous-total	*Évolution variable (A+D+I)*	***2896***	***3318***	***6214***	7.8	0.005
	Stable, pas d'évolution (S)	2615	2699	5314		
Total	(A+D+I+S)	**5511**	**6017**	**11528**		

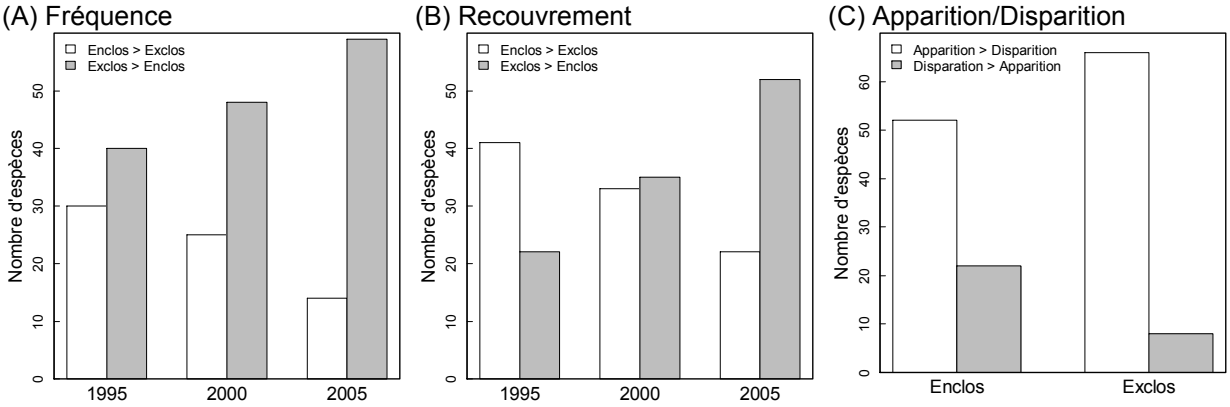


Figure 6 : Nombre d'espèces en 1995, 2000 et 2005 parmi les 76 les plus répandues de la strate herbacée selon qu'elles sont plus fréquentes (A), plus recouvrantes (B) en enclos ou en exclos, et selon la proportion relative de cas d'apparition et de disparition à l'échelle de la sous-placette (C). Test du χ^2 de Pearson avec la correction de continuité de Yates : χ^2_2(A)=9,49, p<0,01 ; χ^2_{2ddl}(B)=17,2, p<0,001 ; χ^2_{1ddl}(C)=7,07, p=0,008.

Figure 6: *Number of plant species in 1995, 2000 et 2005 among the most common 76 ones depending on whether they are more frequent (A), more covering (B) in fenced than in unfenced subplots (and vice versa), and depending on the relative proportion of apparent extinction and colonisation cases (C). Pearson χ^2 with Yates continuity correction.*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

6.6. Conclusions sur la mise en défens

Après dix années de mise en défens de la végétation, il ressort des comparaisons des relevés floristiques que :

1. la richesse et la diversité spécifique de la strate herbacée sont moins élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur,
2. la richesse et la diversité spécifique des strates arbustives sont plus élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur,
3. la flore est moins héliophile et nitrophile à l'intérieur qu'à l'extérieur,
4. les espèces ligneuses et semi-ligneuses ont profité de la mise en défens (espèces plus fréquentes en enclos),
5. les espèces profitant de la pression d'herbivorie sont principalement des herbacées non ligneuses.

Ainsi, il apparaît que la flore a suivi des trajectoires différentes entre les enclos et les exclos. A l'abri du gibier, la végétation arbustive s'est développée (enrichissement et augmentation du recouvrement de quelques espèces dominantes), diminuant la quantité de lumière parvenant au sol. Pour la strate herbacée, ces différences de conditions de lumière ont pour conséquences (i) une différence de richesse/diversité spécifique entre les enclos et les exclos (ii) des communautés devenues moins héliophiles et moins nitrophiles (le contrôle de la diversité dans la strate herbacée par les strates arbustives et arborée a déjà été noté au paragraphe **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**[1]).

D'autre part, la divergence observée sur la richesse spécifique de la strate herbacée est d'autant plus marquée que la pression d'herbivorie (niveau des populations) à l'extérieur était élevée lors de l'installation du dispositif. Ainsi, la présence d'ongulés sauvages à des niveaux modérés peut avoir un effet positif sur la diversité de la strate herbacée.

Ce scénario soutient ainsi l'hypothèse selon laquelle les grands herbivores affectent directement les espèces de la strate arbustive (consommation) alors que l'impact sur la strate herbacée mêle probablement effets directs (espèces sélectionnées) et indirects par modification des règles de la compétition interspécifique (espèces mangées, accès à la lumière).

Toutefois, l'absence de mesures précises et suivies des niveaux des populations des grands herbivores à proximité des placettes pose des limites à l'interprétation des résultats, d'autant plus que ces effectifs peuvent varier considérablement dans le temps et dans l'espace. La maîtrise totale du niveau de pression d'herbivorie d'une façon expérimentale est en effet indispensable pour découpler l'effet de l'herbivorie d'autres variables telles que la zone biogéographique, le type de peuplement, la station forestière et le climat. Présentement, si de telles manipulations ne sont pas possibles, l'analyse des évolutions des prélèvements sur chacune des forêts serait une source d'information majeure pour préciser des résultats basés, pour l'heure, sur l'état initial.

En outre, des études complémentaires liant la dynamique de population des espèces végétales et l'herbivorie permettraient un approfondissement des connaissances sur les mécanismes par lesquels les ongulés sauvages modifient la flore. En faisant varier la pression d'herbivorie expérimentalement ou en suivant un gradient naturel de la pression d'herbivorie, il serait

[1] Voir rapport jaune complet, note personnelle *a posteriori*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

possible de déterminer des seuils à partir desquels les effets sont notables sur certaines espèces.

Finalement, ce suivi de végétation permet de voir que les herbivores présents en densité modérée régulent le développement des espèces herbacées dominantes et des arbustes, permettant au tapis herbacé d'exprimer une diversité plus grande sans pour autant dégrader les communautés végétales. Enfin, notons l'effet positif de la mise en défens sur la régénération des essences dominantes.

6.7. Bibliographie[2]

Ballon P., Hamard J.-P. et Klein F. (2005) Importance des dégâts de cervidés en forêt. Principaux acquis et recommandations suite à la mise en place d'un observatoire national. *Revue Forestière Française* 57, 399-412.

Camaret S., Bourjot L. et Dobremez J.F. (2004) *Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif*. Fontainebleau: Office National des Forêts, Direction Technique.

Cornelis J., Casaer J. et Hermy M. (1999) Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (Capreolus capreolus): a review. *Journal of Zoology* 248, 195-207.

Côté S., Rooney T., Tremblay J., Dussault C. et Waller D. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113-147.

Gebert C. et Verheyden-Tixier H. (2001) Variations of diet composition of Red Deer (Cervus elaphus L.) in Europe. *Mammal Review* 31, 189-201.

Gill R. (2006) The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Danell, K., Duncan, P.,Bergström, R., Pastor, J. (Eds.). Cambridge: Cambride University Press, pp. 170-202.

Gill R. et Beardall V. (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74, 209-218.

Griggs J., Rock J., Webster C. et Jenkins M.A. (2006) Vegetative legacy of a protected deer herd in Cades Cove, Great Smokey Mountains National Park. *Natural Areas Journal* 26,126-136.

Hester A., Bergman M., Iason G. et Moen J. (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Danell, K., Duncan, P., Bergström, R., Pastor, J. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 97-141.

Kirby K.J. (2001) The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74, 219-229.

McInnes P.F., Naiman R.J., Pastor J. et Cohen Y. (1992) Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73, 2059-2075.

Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., Mcinnes P.F. et Cohen Y. (1993) Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of isle royale national park. *Ecology* 74 (2), 467-480.

Picard J.-F. et Gégout J.-C. (1992) L'alimentation du cerf (Cervus elaphus) en hiver dans une forêt feuillue de plaine. *Gibier Faune Sauvage* 9, 127-136.

Post E. et Pedersen C. (2008) Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 12353-12358.

[2] Bibliographie ajoutée *a posteriori*, initialement incluse dans la bibliographie générale de l'ouvrage dont est extraite la présente partie.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Poulin F., Ulrich E. et Lanier M. (1999) *Évolution des densités du gibier de 1980 à 1994*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.

Rooney T. et Waller, D. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181, 165-176.

Saint-Andrieux C., Klein F., Leduc D., Landry P. et Guibert B. (2004) La progression du cerf élaphe en France depuis 1985. *Faune sauvage* 264, 19-28.

Saint-Andrieux C. et Pfaff E. (2008) *Les enquêtes tableaux de chasses départementaux et communaux depuis 1975. Réseau des correspondants Cervidés-sanglier", ONCFS et Fédération Nationale des Chasseurs.*

Skarpe C. et Hester, A. (2008) Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. In *The ecology of browsing and grazing. Ecological Studies*, Gordon, I., Prins, H.H.T. (Eds.). Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, pp. 217-261.

Stockton S., Allombert S., Gaston A. et Martin J.-L. (2005) A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation* 126, 118-128.

Storms D., Aubry P., Hamann J., Said S., Fritz H., Saint-Andrieux C. et Klein F. (2008) Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer Cervus elaphus and roe deer Capreolus capreolus. *Wildlife Biology* 14, 237-250.

Storms D., Said S., Fritz H., Hamann J., Saint-Andrieux C. et Klein F. (2006) Influence of hurricane Lothar on red and roe deer winter diets in the Northern Vosges, France. *Forest Ecology and Management* 237, 164-169.

Watkinson A.R., Riding A.E. et Cowie N.R. (2001) A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands. *Forestry* 74, 231-239.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

B

ENCLOS/EXCLOS : QUELS OUTILS POUR LA GESTION DES ÉCOSYSTÈMES

Il s'agit d'un article co-rédigé avec les membres de l'équipe cervidés à la demande de l'ONF. Je me suis permis de remettre en page ce travail pour l'inclure dans ce mémoire.

Référence provisoire :
Màrell Anders, Ballon Philippe, Hamard Jean-Pierre, Boulanger Vincent
Les dispositifs de type enclos-exclos : des outils au service de la gestion et de la recherche.
Article rédigé pour le numéro spécial *Équilibre Forêt-Cervidés* des *Rendez-vous techniques de l'ONF*.

La mise en forme est propre à ce manuscrit de thèse, en attente d'une version définitive publiée par l'Office National des Forêts.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

B.1 INTRODUCTION

En milieu forestier, les changements temporels de la flore et la régénération des peuplements sont souvent lents et progressifs. En conséquence, les variations observées à des pas de temps courts peuvent être le reflet de phénomènes aléatoires, imputables à des variations climatiques ou de micro-perturbations. La mise en évidence de ces changements nécessite des suivis à long terme. De nombreux facteurs autres que les ongulés sauvages peuvent également influer la végétation et le renouvellement des peuplements, tels que le changement climatique et la gestion forestière. Lors d'une expérience scientifique, il est possible de mettre en place une méthode permettant de déterminer le rôle de différents facteurs. Il s'agit de contrôler un facteur (dont on peut faire varier le niveau) tout en fixant les autres facteurs. Le facteur qui nous intéresse, « **la pression d'herbivorie** » (consommation de la flore par les ongulés sauvages) peut être scindé facilement en deux modalités. En grillageant un périmètre donné, les animaux n'ont plus accès à la flore - « **l'enclos** » ainsi défini correspond donc à une pression d'herbivorie nulle. Par opposition, à l'extérieur du grillage (« **l'exclos** ») les animaux conservent un accès total à la flore (pression naturelle).

B.2 DIFFÉRENTS TYPES D'ENCLOS ET LEURS USAGES EN FRANCE

Présent depuis 1283 dans la langue française, le terme enclos désigne de manière très générale une espace entouré d'une clôture [1]. Jusqu'à la Révolution Française, les « **garennes, réserves** » (forestes) ou « **breuils** » étaient des espaces clos par des palissades de branches, à l'intérieur desquels étaient maintenues de fortes populations de gibier pour l'exercice de la chasse. Parallèlement, avec l'importance du cheptel d'animaux domestiques présent en forêt, le pacage était canalisé voire interdit par l'installation de pâlis ou treillages autour des « **parcelles à régénérer** ». Tour à tour, l'enclos pouvait donc servir à maintenir de fortes populations de gibier ou, au contraire, à empêcher la fréquentation par la faune domestique de certaines zones fragiles. De nos jours, la concentration d'ongulés au sein

1. Ph. de Beaumanoir, Coutumes Beauvaisis, éd. A. Salmon, §699

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

d'enclos de chasse est toujours pratiquée bien que l'implantation d'enclos soit principalement réservée à la protection des régénérations forestières à l'encontre des dommages occasionnés par les ongulés sauvages.

Avec le fort accroissement des populations d'ongulés sauvages, tant en Europe qu'en Amérique du Nord, les enclos deviennent des outils potentiels pour évaluer l'impact de ces populations sur le milieu forestier en comparant les évolutions de végétation avec et sans herbivores. En France, suite à la mise en œuvre du plan de chasse et au constat d'une augmentation de la pression des herbivores sauvages sur le milieu forestier, l'installation de dispositifs reposant sur un couple d'« **enclos-exclos** » a été développée par l'ONF à la fin des années 1970. Ces dispositifs, dénommés également « **enclos-témoins** », sont constitués d'une zone protégée de la dent des animaux par une clôture hermétique (généralement de 25 m x 25 m) et d'une surface équivalente accessible aux animaux dite « **zone témoin** ». En 1989, une circulaire conjointe des Ministères de l'agriculture et de l'environnement, relative à la mise en œuvre du plan de chasse et à la caractérisation des équilibres sylvo-cynégétiques a encouragé la mise en place de ces dispositifs pour établir des constats contradictoires de l'impact du grand gibier sur les régénérations. Ainsi, de nombreux enclos-exclos ont été mis en place dans la plupart des grands massifs forestiers abritant des populations de cervidés conséquentes (ex. Picard *et al.* (1988)). Ces dispositifs avaient un but essentiellement démonstratif ; de ce fait, peu de résultats scientifiques ont pu être publiés. Un petit nombre de ces dispositifs sont encore existants (Arc en Barrois, Donon, Petite Pierre, Tronąis . . .).

Des enclos dits de « **recherche** » ont été installés ultérieurement pour répondre à des questions précises ; par exemple évaluer l'impact des populations de cervidés sur la régénération naturelle du sapin pectiné (Picard *et al.*, 1994). D'autres dispositifs à but de recherche ont permis d'affiner les observations ; la mise en place d'« **enclos sélectifs** » Maillard (1989) a permis d'étudier l'impact relatif d'une espèce (Cerf) par rapport à une autre (Chevreuil) sur la régénération du sapin. Plus récemment, le réseau national de suivi des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) mis en place en 1992 permet d'apporter des réponses quant à

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 32.: Enclos installé en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois(52). Colonisation de l'enclos par le lierre (*Hedera helix* L.). *Vincent Boulanger, Cemagref*

l'influence des cervidés sur la diversité floristique. Enfin, en forêt privée, de nombreux dispositifs de cette nature ont été installés ces derniers temps pour éclairer les gestionnaires sur l'impact supposé des ongulés.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les « enclos-exclos » de la Forêt Domaniale de Tronçais (03)

LE DISPOSITIF : 4 enclos-exclos à vocation démonstrative rescapés d'un ensemble de 11 dispositifs installés à la fin des années 80. Emprise respective des enclos et des exclos : 25 m x 25 m.

L'OBJECTIF DU BILAN ÉTABLI EN 2005 : évaluer, avec le recul d'une quinzaine d'années, les conséquences de l'abroutissement par les cervidés sur le développement de régénérations naturelles de Chênes sessiles (Hamard, 2008).

LA NATURE DU SUIVI : Les mesures ont porté sur l'évaluation :
- des caractéristiques dendrométriques et architecturales des chênes
- de la distribution spatiale et de la densité des chênes
- de l'abondance d'essences secondaires

LES PRINCIPAUX RÉSULTATS : la hauteur des tiges dominantes se révèle systématiquement plus faible pour les chênes accessibles aux cervidés. Cette différence entre enclos et exclos, probablement conséquence de l'abroutissement, se traduit par une perte équivalente à 4 années de croissance pour une classe de fertilité donnée. L'abroutissement n'a pas induit le développement de fourches. Dans les exclos, la branchaison des chênes (branchettes, branches, grosses branches) s'avère plus abondante que celle observée en enclos. Toutefois, ce sont les ramifications mortes qui ont été déterminantes pour établir cette discrimination d'où semble-t-il la possibilité pour les chênes abroutis de restaurer progressivement leur architecture par un élagage naturel. Il n'y a pas eu, par rapport aux enclos, d'altérations notoires des exclos en ce qui concerne la densité et de distribution spatiale des chênes dominants. Enfin, l'abroutissement au sein des exclos n'a pas facilité l'apparition d'essences secondaires aux dépens des chênes. Ces résultats tendent à corroborer les capacités de résilience du Chêne sessile à l'égard de l'abroutissement.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Le réseau RÉNÉCOFOR

LE DISPOSITIF : 102 sites répartis sur le territoire national, choisis comme représentatifs de la diversité des forêts françaises. 1 enclos (1/2 ha) sur chaque site installé initialement pour protéger les matériels de mesure. Relevés de flore en 1995, rééchantillonnés en 2000 et 2005, en enclos et en exclos (ie : respectivement sans et avec grands mammifères).

LES OBJECTIFS : apprécier les différenciations qui s'opèrent au cours du temps entre une flore en enclos et en exclos pour estimer les effets des herbivores sur la végétation forestière.

LES PRINCIPAUX RSULTATS APRÈS 10 ANS DE SUIVI : la flore herbacée est plus riche dans les exclos alors que la richesse en arbustes est plus grande dans les enclos (Archaux et al., 2008). La ronce devient, dès la première année, plus fréquente et plus couvrante dans les enclos.

L'INTERPRÉTATION : Les arbustes semblent tirer profit de l'absence des cervidés : ils ne souffrent plus des consommations des herbivores. La ronce est une source principale de nourriture pour les cervidés, nous supposons que son développement important dans les enclos est attribuable à l'absence de consommation par les animaux. Son couvert important limite la lumière au sol et par là même, la diversité de la strate herbacée. Ces résultats, significatifs à l'échelle de l'ensemble du réseau, ne reflètent pas forcément les observations locales. Ils sont toutefois de grande valeur scientifique car validés sur un ensemble de points répartis sur un très grand territoire, représentatifs de la variabilité de ses milieux.

B.3 RECOMMANDATIONS POUR LA MISE EN PLACE ET LE SUIVI DES DISPOSITIFS DE TYPE ENCLOS-EXCLOS

Le schéma joint synthétise les points qui doivent d'être vérifiés avant la mise en place d'un dispositif de type enclos-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

FIGURE 33.: Placette CHS 57a du réseau RENECOFOR en forêt d'Amélécourt (57). Floraison et recouvrement plus importants de l'anémone des bois (*Anemone nemorosa* L.) à l'intérieur de l'enclos. *Vincent Boulanger, Cemagref*

exclos ; il dresse, par ailleurs, la chronologie des étapes à valider pour mener le projet à son terme.

B.3.1 *Avant toute chose : Définir des objectifs précis*

Le premier élément à définir précisément concerne l'objectif du dispositif. S'agit-il d'évaluer l'impact des cervidés sur les régénérations forestières ou d'apprécier l'effet de la pression d'herbivorie sur la dynamique de la flore ? A ce stade et en fonction de la durée envisagée du projet, il convient de s'assurer impérativement des possibilités

- de garantir l'intégrité et l'entretien des installations
- de maîtriser la gestion sylvicole au niveau de l'emprise du dispositif
- de collecter et de gérer les informations recueillies

En l'absence de garanties matérielles et financières nécessaires à la gouvernance du projet, il est préférable de surseoir à des investissements insuffisants pour pallier d'inévitables déconvenues.

La seconde phase concerne la construction du plan d'expérience d'après l'objectif fixé. Les variables à expliquer dépendent des hypothèses formulées (exemple : l'abroutis-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

sement induit une perte de la croissance en hauteur des régénérations de Chênes). Elles pourront donc porter soit sur le niveau de la régénération (densité et distribution spatiale des semis), soit sur la croissance et la qualité sylvicole des tiges (hauteur totale, dominance apicale, fourchaison ...) ou sur la flore (nombre d'espèces présentes, recouvrement des espèces ...). Les variables explicatives sont, quant à elles, à l'origine des effets observés - ce sera notamment le cas des espèces animales étudiées.
Les contingences matérielles concernent l'ampleur du dispositif et la nature des clôtures à installer. Le dispositif type est constitué d'un enclos et d'un exclos (de surface et de forme identique) situé à proximité de ce dernier ; une cinquantaine de mètres correspond à la distance généralement retenue. La plupart des enclos actuels couvrent une surface de 625 m^2 (25 m x 25 m). Cela étant, dans un objectif de suivi des régénérations forestières, la taille du dispositif dépend du mode de régénération et plus précisément du nombre d'individus à mesurer pour étudier les hypothèses posées. En plantation, la taille de l'enclos doit permettre de recruter un nombre minimal d'une trentaine de tiges par modalité étudiée. En phase d'acquisition d'une régénération naturelle, l'implantation d'un minimum de 25 placettes de rayon 1,4 m constitue la référence à privilégier (Hamard, 2009).
Le type de clôture s'avère primordial puisqu'il détermine les espèces animales que l'on souhaite exclure (cerf, chevreuil, sanglier, lagomorphes, rongeurs ...). L'implantation de l'enceinte s'accompagne de la pose d'un système de communication ad hoc (porte, saut-de-loup, échelle ...). Enfin, l'aménagement d'une zone tampon en périphérie de l'enclos doit permettre de réduire les effets induits par le grillage (brise-vent, accumulation ...) et faciliter l'entretien du dispositif comme l'accès aux entités à mesurer ; une largeur de 2 m constitue un accommodement pragmatique.

B.3.2 *Relevés, suivis et maintenance*

Le géo-référencement de l'enclos-exclos mais également le repérage précis et durable des objets sur lesquels porteront les observations (placettes, semis, plants ...) garantissent la fiabilité des mesures répétées.
Une programmation des suivis est à envisager dès la concep-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

tion du projet (réalisation de l'état initial, périodicité des observations, type de mesures ...).
Afin de ne pas marginaliser le traitement de l'enclos-exclos par rapport à celui appliqué au peuplement adjacent, la réalisation des travaux, des dégagements ou des éclaircies sera conduite de manière indifférenciée, sous réserve des contraintes précisées par le protocole expérimental.
Il convient de garder à l'esprit que les réponses attendues de ces suivis s'échelonnent sur des périodes longues couvrant au minimum une dizaine d'années ; les modes d'acquisition des données, leur format et leur stockage constituent de fait des risques d'achoppement à ne pas sous-estimer.

B.4 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les enclos-exclos se révèlent être un moyen, en apparence simple, pour évaluer l'incidence de la pression d'herbivorie que les ongulés sauvages exercent sur l'écosystème forestier. Une définition précise des objectifs à atteindre conditionne l'ampleur du projet mais également son succès. Sous réserve d'une planification et d'une mise en œuvre rigoureuses, les enclos-exclos constituent donc une alternative aux études dispendieuses et contraignantes réalisées à partir d'animaux élevés en captivité. Contrairement à ces dernières, ils ne permettent pas, cependant, de contrôler le gradient d'herbivorie. L'absence de consommation (enclos) s'oppose à un niveau de consommation (exclos) souvent mal connu et sujet à des fluctuations difficilement interprétables dans un système ouvert et sur un long pas de temps. Ces dispositifs apportent, par ailleurs, des réponses locales. Une généralisation de leurs enseignements à l'échelle d'un massif ou d'une région forestière nécessite donc d'envisager leur réplication dans l'espace. Au cas spécifique de l'absence ou de la disparition des jeunes semis dans les régénérations naturelles, les enclos-exclos restent, toutefois, l'approche à privilégier pour fournir des résultats que les méthodes d'évaluations des dégâts ne sont pas toujours à même de produire. L'exemple le plus flagrant concerne l'abroutissement du Sapin pectiné au stade de sa germination ; passé quelques jours, la plantule consommée disparaît inéluctablement interdisant toute quantification ultérieure des dégâts.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

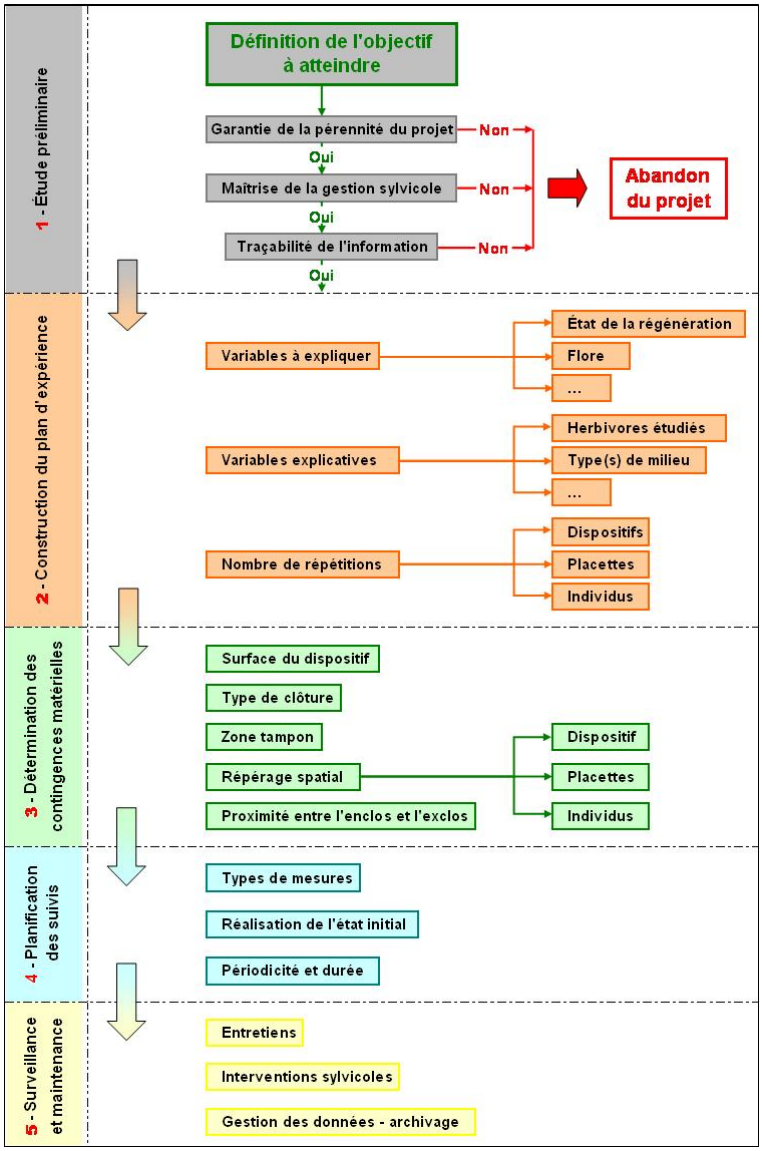


FIGURE 34.: Référentiel des phases nécessaires au cadrage de l'implantation et de la valorisation des dispositifs de type enclos-exclos.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Figure 35.: Enclos installé en forêt domaniale de Bercé (72). Croissance en hauteur et densité des chênes plus importantes à l'intérieur de l'enclos. Philippe Ballon, Cemagref

Figure 36.: Enclos de protection installé sur une régénération naturelle (massif du Donon - Vosges du nord). Apparition de feuillus divers à l'intérieur de l'enclos. Jean-Pierre Hamard, Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Nous souhaitons informer les lecteurs du lancement par le Cemagref d'une enquête auprès de l'ONF et des CRPF sur les dispositifs de type enclos-exclos. L'équipe Cervidés du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson s'interroge actuellement sur l'importance des dispositifs de type enclos-exclos installés par des gestionnaires, et aux possibilités d'utiliser ces dispositifs à des fins scientifiques. Nous nous adressons aux gestionnaires des forêts publiques et privées ayant installé des enclos ou grillagé des zones de faible taille en milieu forestier afin qu'ils nous transmettent des informations sommaires quant à leur existence. Nous sommes en particulier intéressés par des enclos associés à des exclos sur lesquels des mesures ont été faites avant ou peu de temps après l'installation, et ceux où l'évolution de la flore (plantes ligneuses, semi-ligneuses ou herbacées) a été suivie dans le temps. Pour de plus amples informations sur cette enquête, veuillez contacter Anders Mårell (anders.marell@cemagref.fr).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C

RELEVÉS D'ABROUTISSEMENT : ALDOUS *VS* PICARD

Cette partie est extraite du rapport de stage de M.Leclère, effectué entre mars et juin 2007, pour l'obtention d'une **Licence Professionnelle Espaces naturels**, *option Biologie Appliquée aux Écosystèmes Exploités* (Université de Pau et des pays de l'Adour).

J'ai extrait du rapport les sections relatives aux différences méthodologiques entre deux techniques de relevés d'abroutissement testées lors des campagnes de mars 2006 et mars 2007.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C.1 COURTE INTRODUCTION *v.boulanger*

L'un des objectifs de ce stage était d'analyser les différences entre deux méthodes de relevés de pression d'abroutissement. La première, utilisée en 1976 et 1981, publiée en 1988 par J.-F. Picard, est effectuée sur la même surface que les relevés floristiques (soit environ 400m^2) a été employée pour établir un suivi temporel fiable. La seconde, issue des travaux de Aldous (1944) et utilisée dans une forme légèrement différente par le Cemagref, a l'avantage d'être validée [1] et d'être plus rapide à mettre en oeuvre (surface de 40m^2).

Les analyses des différences ont porté sur (i) les estimations globales de pression d'herbivorie (rapport entre quantité consommée et quantité disponible) et (ii) les notes d'abroutissement affectées aux différentes espèces, pour voir si, selon la méthode, les appréciations à l'échelle de l'espèce changent.

J'ai ci dessous extrait du travail de Mathieu Leclère les parties traitant de ces comparaisons.

C.2 LES DEUX TECHNIQUES DE RELEVÉS

C.2.1 *Mise en place et inventaire des placettes 400 m2 (méthode "Picard")*

Voir les chapitres 2 et 3.

C.2.2 *Mise en place et inventaire des placettes 40 m2 (méthode "Aldous-Cemagref")*

Le centre de ces placettes est implanté à 5m au Nord de l'arbre-centre de la placette 400m^2 (cette localisation élimine l'effet "houppier", permet d'inventorier une flore plus hétérogène subissant moins la dispersion de l'arbre), et il est matérialisé par un jalon à partir duquel est défini un cercle de 3,57m de rayon. Si la direction Nord amène à se trouver sur une aire non propice à la réalisation d'un relevé correct, c'est à dire ne représentant pas bien le milieu dans lequel on se trouve, une autre direction est choisie et reportée sur la fiche de terrain.

1. Des études ont montrer les relations entre la pression mesurée et les densités de populations de cervidés.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les espèces ligneuses et semi ligneuses présentes dans le cercle de 40m^2 sont affectées d'une note relatant leur recouvrement et leur taux d'abroutissement sur la placette. Les significations de ces notes sont résumées dans les tableaux n°10 et 11.

C.3 EXPLICATION DES INDICATEURS D'ABROUTISSEMENT PROVENANT DE LA MÉTHODE "ALDOUS-CEMAGREF" UTILISÉS LORS DE CETTE ÉTUDE

De nombreux indices ont été mis au point à partir de la méthode Aldous-Cemagref, ramenés soit à l'échelle de la placette, soit à l'espèce. Cependant, un seul a été utilisé lors de cette étude ; il s'agit de l'Abroutissement moyen des espèces par placette AMOY dont la formule est :

$$AMOY = \frac{\sum_{i=1}^{n} a_{ij} * d_{ij}}{\sum_{i=1}^{n} d_{ij}}$$

Où, n=nombre d'espèces

d_{ij}= taux de recouvrement de l'espèce i sur la placette j (la valeur prise est la médiane de l'intervalle correspondant, cf. tableau n°10).

Et a_{ij}= taux d'abroutissement subi par l'espèce i sur la placette j (la valeur prise est la médiane de l'intervalle correspondant, cf. tableau n°11) Les autres indicateurs d'abroutissement sont indiqués en annexe.

C.4 COMPARAISON *a priori* DES DEUX MÉTHODES D'INVENTAIRE D'ABROUTISSEMENT

Durant la campagne 2006-07, les inventaires d'abroutissement ont été réalisés suivant deux méthodes différentes :

- la méthode "Aldous-Cemagref", qui relève toutes les espèces présentes sur un disque de 40 m2.
- la méthode "Picard-INRA", qui inventorie sur un disque de surface dix fois plus important (400 m2).

La méthode Aldous est largement utilisée par le Cemagref pour des massifs contenant essentiellement du chevreuil (les relations avec des méthodes de comptages directs tels que le Capture-Marquage-Recapture, en cours d'étude par le Cemagref sur le territoire d'expérimentation de Trois Fontaines, Marne, semblent montrer de fortes corrélations). C'est une méthode semiquantitative : les notes de recouvrement et d'abroutissement sont affectées en calculant un

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Table 10.: Description des différentes classes de recouvrement affectées aux espèces présentes sur les placettes 40 m2)

Classe	Taux de recouvrement (%)	Recouvrement équivalent associé (m^2)	Valeur médiane associée (%)
1	<1	<0,4	0,5
2	1-5	0,4-2	3
3	5-20	2-8	12,5
4	20-50	8-20	35
5	50-75	20-30	62,5
6	75-100	30-40	87,5

TABLE 11.: Description des différentes classes d'abroutissement affectées aux espèces présentes sur les placettes 40 m2)

Classe	Taux d'abroutissement (%)	Fraction associée	Valeur médiane associée (%)
O	0	<1/100	0
A	1-5	1/100-1/20	3
B	5-20	1/20-1/5	12,5
C	20-50	1/5-1/2	35
D	50-75	1/2-3/4	62,5
E	75-100	3/4-1/1	87,5

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

ratio simple de proportion (exemple pour l'abroutissement : nombre de pousses consommées/nombre de pousses totales par espèce).

En revanche, la méthode Picard n'a été utilisée que localement par l'INRA de Nancy pour les travaux de 1976 et 1981 sur Arc-en-Barrois et est testée sur deux massifs proches. Aucune étude liant cette méthode et les comptages cerfs n'a été menée ; ceci est principalement dû aux difficultés des comptages du cerf qui est une espèce davantage mobile et grégaire que le chevreuil.

Les estimations d'effectifs sont donc beaucoup plus délicates. De plus, la méthode "Picard-INRA" est une mesure plutôt qualitative ; la surface d'échantillonnage étant plus grande, le niveau d'impact est apprécié de manière plus globale. Elles poursuivent toutes les deux le même but : déterminer la pression exercée par les grands herbivores sur les massifs forestiers.

La méthode Aldous est plus facile à mettre en place en termes de temps et de coût de main d'oeuvre, puisqu'elle s'effectue sur une surface dix fois plus petite que la méthode Picard (40 m2 au lieu de 400 m2). En réalité, la méthode "Aldous-Cemagref" n'est qu'un sous-échantillon de la méthode "Picard-INRA".

La méthode "Picard-INRA" définit 8 classes d'abroutissement, alors que la méthode "Aldous-Cemagref" n'en définit que 6. Les classes supplémentaires correspondent aux faibles taux d'abroutissement et permettent aux relevés Picard d'être plus précis à cette échelle. Pour des taux d'abroutissement inférieurs à 20 %, la méthode "Picard-INRA" possède effectivement cinq classes d'abroutissement contre trois pour la méthode "Aldous-Cemagref".

Dans un premier temps, la corrélation entre densité d'abroutissement D (indice provenant de la méthode "Picard-INRA", voir au chapitre3) et l'abroutissement moyen par placette AMOY (indice provenant de la méthode "Aldous-Cemagref") est étudiée, puis nous comparons les diagrammes de fréquences d'abroutissement par espèces obtenus par les deux méthodes.

C.5 RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

(...)

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

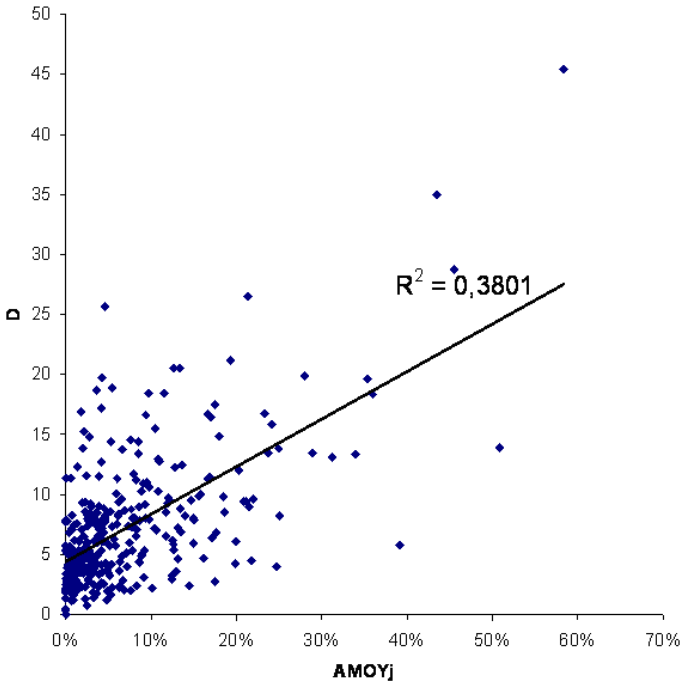


FIGURE 37.: Graphique représentant la Densité d'abroutissement (D, calculé à partir des relevés Picard) en fonction des abroutissements moyens sur les espèces lignifiées de chaque placette (AMOY, calculé à partir des relevés Aldous)

C.5.1 *Corrélation des indicateurs provenant des relevés sur 400 m2 et sur 40 m2*

L'indice D (densité d'abroutissement provenant de la méthode "Picard-INRA") et l'indice AMOY (Abroutissement moyen provenant de la méthode "Aldous-Cemagref") se correspondent exactement en terme de formulation. L'hypothèse de départ est qu'il existe un lien entre les valeurs des indices Aldous et Picard.

Cette hypothèse se traduit mathématiquement par : DPicard = f(AMOYAldous)

La valeur du coefficient de corrélation (R^2) est égale à 0,38 (cf. fig. n°37). Cette valeur montre qu'il existe un lien entre les deux indices ; cependant, cette corrélation n'est pas très forte.

De plus, si on retire la placette 361 (AMOY = 58,3 % et D = 45,5 %), le R^2 baisse de 0,38 à 0,31, soit 18 % de sa valeur. Ainsi le coefficient de corrélation est très dépendant des valeurs extrêmes ce qui montre que la corrélation entre D et AMOY n'est pas du tout évidente. D'autre part, l'allure du

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

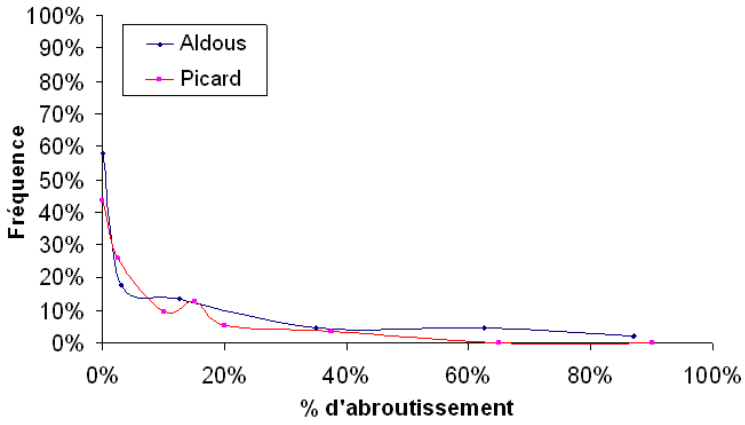


FIGURE 38.: Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour le Prunellier (*Prunus spinosa*). Les taux d'abroutissements sont en abscisses, les fréquences respectives sont en ordonnées.

nuage de points ne nous a pas orienté vers un autre modèle qui aurait pu être mieux ajusté. Nous ne pouvons donc pas utiliser AMOY pour prédire D. Au vu de ce résultat, la substitution d'une méthode par l'autre semble donc assez hasardeuse, cependant d'autres analyses sont nécessaires pour affiner la comparaison. La comparaison des profils d'abroutissement des espèces lignifiées obtenus à partir de chacune des méthodes s'avère donc intéressant à analyser.

C.5.2 *Comparaison des profils d'abroutissement des espèces lignifiées provenant des relevés 40 m2 et 400 m2 en 2006-07.*

Afin d'avoir des comparaisons fiables, seules les espèces possédant une fréquence supérieure ou égale à 10% sur l'ensemble des placettes Aldous ont été étudiées. Ces plantes seront rassemblées dans les analyses suivantes sous le terme de « Cortège floristique restreint ». Trois espèces ont été sélectionnées (figures n°38, 39 et 40) ; elles représentent l'ensemble des profils des différentes espèces lignifiées du cortège floristique restreint. Ces graphiques permettent de savoir si les placettes Aldous sont de bonnes représentations des relevés Picard.

1ER PROFIL : LE PRUNELLIER (*prunus spinosa*)

Les différences entre les deux méthodes sont peu marquées pour ce profil. Quelques petites différences subsistent

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

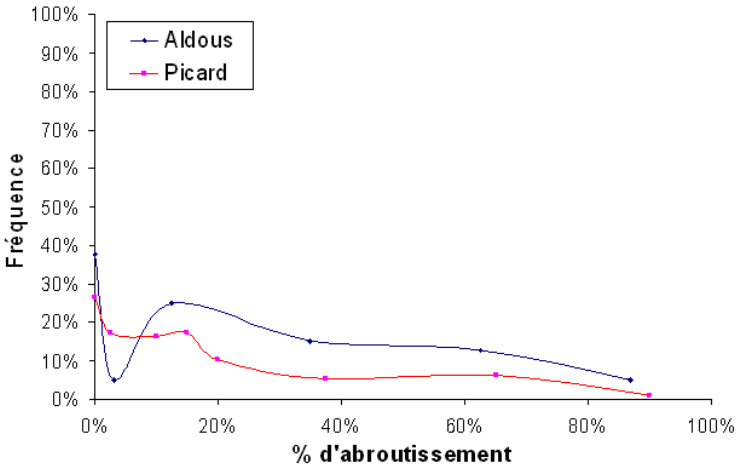


FIGURE 39.: Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour le Fusain d'Europe (*Euonymus europaeus*). Les taux d'abroutissements sont en abscisses, les fréquences respectives sont en ordonnées.

pour les faibles taux d'abroutissement. Néanmoins, les méthodes donnent des résultats équivalents pour ce profil d'espèce. Ce profil se retrouve pour la plupart des espèces du cortège floristique restreint ; il s'agit des espèces suivantes : le Hêtre (*Fagus sylvatica*), le Cornouiller mâle (*Cornus mas*), l'Erable champêtre (*Acer campestre*), le Chêne (*Quercus* sp. *robur* et *petraea*), le Charme (*Carpinus betulus*), le Lierre (*Hedera helix*) et l'Aubépine (*Crataegus* sp. *monogyna* et *laevigata*).

Ce sont pour la plupart, des espèces qui ne semblent pas subir de fortes pressions d'abroutissement en 2006-07 (courbe de type décroissance exponentielle).

2E PROFIL : LE FUSAIN D'EUROPE (*euonymus europaeus*)

La courbe correspondant aux relevés sur 40m2 se trouve toujours au-dessus de celle correspondant aux relevés Picard. Deux hypothèses peuvent justifier ces différences :

1. le nombre de classes de chaque méthode : la méthode "Aldous-Cemagref" en possédant moins que la méthode "Picard-INRA", les proportions entre les taux d'abroutissements seraient plus élevées chez Aldous que chez Picard.
2. "l'imprécision" de la méthode "Aldous-Cemagref" : un échantillonnage sur 40 m2 ne permet pas d'avoir suffisamment d'individus par espèce pour espérer calculer un taux d'abroutissement moyen représentatif du milieu.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

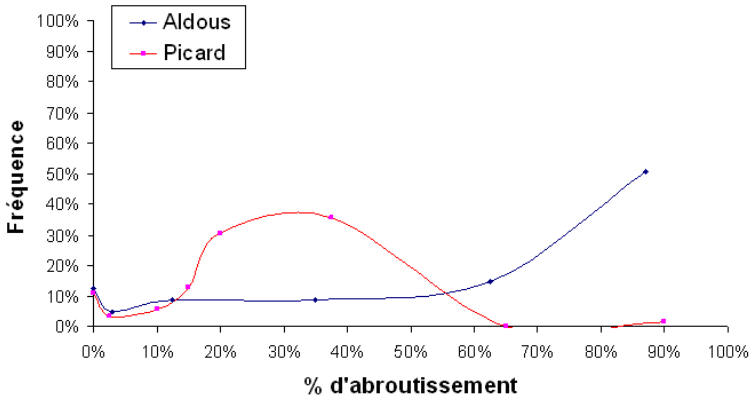


FIGURE 40.: Représentation des abroutissement observés sur les relevés Picard et Aldous pour la Ronce des bois (*Rubus fruticosus aggr.*). Les taux d'abroutissements sont en abscisses, les fréquences respectives sont en ordonnées.

Néanmoins, les deux méthodes donnent encore à peu près des résultats semblables. Seul le Troène (*Ligustrum vulgare*) possède ce même profil

3E PROFIL : LA RONCE DES BOIS (*rubus fruticosus* AGGR.)

Les différences d'abroutissements entre les relevés Aldous et Picard sont très marquées. Les taux d'abroutissements entre 20 et 55 % sont moins fréquents sur Aldous que sur Picard. Au delà de 55 %, on observe la tendance inverse (cf. figure n°40).

Le Rosier des champs (*Rosa arvensis*) présente globalement le même type de profil. Ceci peut s'expliquer en partie par le refus de noter les espèces semi-ligneuses, telles que les Ronces (genre *Rubus*) et les Rosiers (genre *Rosa*), au-dessus de la classe 4 sur les relevés Picard (cette classe correspond à 37,5 % d'abroutissement). En effet, dans les classes 5 et 6, la notion de survie de l'individu rentre en jeu ; or, pour les espèces semi-ligneuses, cette caractéristique n'intervient pas forcément, car ce sont des espèces vivaces qui drageonnent et se marcottent aisément, d'où une survie à l'abroutissement améliorée comparée à celles des espèces purement ligneuses (arbres et arbustes).

Ainsi, la méthode "Picard-INRA" semble sous estimer les abroutissement subis par les espèces semi-ligneuses comparativement à la méthode "Aldous-Cemagref".

En résumé, d'après ces graphiques, les deux méthodes semblent globalement correspondre pour la plupart des espèces. Les deux méthodes semblent donner les mêmes

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

résultats pour des espèces qui possèdent le même profil que le Prunellier (*Prunus spinosa*), c'est à dire des espèces qui sont faiblement ou pas abrouties (classe d'abroutissement dominante : [0 ; 20 %]).

Pour les espèces semi-ligneuses, il existe de gros décalages au niveau des classes d'abroutissements moyen à fort. Enfin, certaines espèces (exemple du Fusain d'Europe) ont des profils similaires. Les différences observées peuvent s'expliquer par une redistribution des proportions entre classes plus faible pour les relevés sur 400 m2 que sur 40 m2 et/ou par une surestimation des taux d'abroutissement de la part de la méthode "Aldous-Cemagref" (s'effectuerait sur une surface trop petite pour être représentative du milieu).

La méthode "Picard-INRA" représente logiquement mieux les variations d'abroutissement sur les différentes placettes, car elle inventorie l'ensemble des individus de chaque espèce sur les placettes, contrairement à la méthode Aldous qui n'est réalisée que sur un dixième de cette surface. De plus, le maillage présent sur la forêt d'Arc-en-barrois équivaut à une placette pour 10 ha. Or, échantillonner 40 m2 pour représenter 10 ha peut paraître faible comparativement aux placettes de 400m2.

C.6 CONCLUSION SUR LES ANALYSES D'ORDRE MÉTHODOLOGIQUE

(...) Par ailleurs, la comparaison des deux méthodes utilisées en 2006-07 ("Aldous-Cemagref" et "Picard-INRA") a montré qu'il existait peu de différences. Seules les espèces semi-ligneuses présentent des profils d'abroutissement franchement distincts. Ces différences peuvent en partie expliquer la corrélation très moyenne entre D et AMOY (la méthode Picard pourrait être améliorée afin de permettre la notation des consommations des espèces semi-ligneuses à leurs justes valeurs).

En revanche, la méthode "Aldous-Cemagref" semble inventorier une surface trop faible pour être représentative de l'ensemble des milieux rencontrés, contrairement à la méthode "Picard-INRA" qui inventorie sur une surface de 400 m2 (surface globalement retenue pour la réalisation d'un inventaire phytosociologique en milieu forestier).

Il est possible que la méthode "Aldous-Cemagref" puisse remplacer la méthode "Picard-INRA", cependant, cette com-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

paraison devra être reconduite à de futures prospections et dans des contextes différents, pour affiner le lien entre ces deux méthodes.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

BIBLIOGRAPHIE

C. Adrados, C. Baltzinger, G. Janeau et D. Pépin : Red deer cervus elaphus resting place characteristics obtained from differential gps data in a forest habitat. *European Journal of Wildlife Research*, 54(3):487–494, 2008.

S.E. Aldous : A deer browse survey method. *Journal of Mammalogy*, 25(2):130–136, 1944.

R. Allain et A. Commeau : Etude des relations entre stations et cervidés en foret domaniale d'arc-en-barrois (haute-marne). Mémoire de D.E.A., ENITEF, Juil 1977.

R. Allain, A. Commeau et J.F. Picard : Etude des relations forêt-cervidés en forêt domaniale d'arc-en-barrois (haute-marne). *Revue Forestière Française*, XXX:333–352, 1978.

S. Allombert, A.J. Gaston et J.-L. Martin : A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation*, 126(1):1–13, 2005.

K.N. Almasi : A non-native perennial invades a native forest. *Biological Invasions*, 2(3):219–230, 2000.

W.S. Alverson, D.M. Waller et S.L. Solheim : Forests too deer : edge effects in northern wisconsin. *Conservation Biology*, 2(4):348–358, 1988.

C. Ammer : Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the bavarian alps. *Forest Ecology and Management*, 88:43–53, 1996.

J. Andersen : Analysis of a danish roe deer population based upon the extermination of the total stock. 1953.

R. C. Anderson et A. J. Katz : Recovery of browse-sensitive tree species following release from white-tailed deer odocoileus virginianus zimmerman browsing pressure. *Biological Conservation*, 63(3):203–208, 1993.

F. Archaux : Could we obtain better estimates of plot species richness from multiple-observer plant censuses ? *Journal of Vegetation Science*, 20(4):603–611, 2009.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

F. Archaux, S. Camaret, J.-L. Dupouey, E. Ulrich, E. Corcket, L. Bourjot, A. Brêthes, R. Chevalier, J.-F. Dobremez et Y. Dumas : Can we reliably estimate species richness with large plots ? an assessment through calibration training. *Plant Ecology*, 203:303–315, 2009.

F Archaux, J.-L. Dupouey et P. Heuzé : La flore dans le réseau renecofor : avancées méthodologiques et premières tendances sur 10 ans. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, hors série n°4:95–98, 2008.

F. Archaux, F. Gosselin, L. Bergès et R. Chevalier : Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17:299–306, 2006.

N.H. Augustin, R.P. Cummins et D.D. French : Exploring spatial vegetation dynamics using logistic regression and a multinomial logit model. *Journal of Applied Ecology*, pages 991–1006, 2001.

D. J. Augustine et D. DeCalesta : Defining deer overabundance and threats to forest communities : From individual plants to landscape structure. *Ecoscience*, 10:472–486, 2003.

D. J. Augustine et S. J. McNaughton : Ungulate effects on the functional species composition of plant communities : Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62:1165–1183, 1998.

D.J. Augustine, L.E. Frelich et P.A. Jordan : Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. *Ecological Applications*, 8:1260–1269, 1998.

D.J. Augustine et S.J. Mcnaughton : Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on east african rangeland. *Journal of Applied Ecology*, 41:45–58, 2004.

L. Baeten, B. Bauwens, A. De Schrijver, L. De Keersmaeker, H. Van Calster, K. Vandekerkhove, B. Roelandt, H. Beeckman et K. Verheyen : Herb layer changes (1954-2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12 (2):187–197, 2009.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C.P. Balgooyen et D.M. Waller : The use of clintonia borealis and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant communities in northern wisconsin, usa. *Natural Areas Journal*, 15(4):308–318, 1995.

P. Ballon, J.-P. Hamard et F. Klein : Importance des dégâts de cervidés en forêt. principaux acquis et recommandations suite à la mise en place d'un observatoire national. *Revue Forestière Française*, 57(5):399–412, 2005.

A. Balmford, R.E. Green et M. Jenkins : Measuring the changing state of nature. *Trends In Ecology & Evolution*, 18:326–330, 2003.

M.A. Barrett et P. Stiling : Effects of key deer herbivory on forest communities in the lower florida keys. *Biological Conservation*, 129:100–108, 2006.

M.A. Barrett et P. Stiling : Relationships among key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecological Research*, 22:268–273, 2007.

A.M. Bartuszevige et B.A. Endress : Do ungulates facilitate native and exotic plant spread ? seed dispersal by cattle, elk and deer in northeastern oregon. *Journal of Arid Environments*, 72(6):904–913, 2008.

D. Bates et M. Maechler : Linear mixed-effects models using s4 classes, 2009. URL `http://lme4.r-forge.r-project.org/`.

E.W. Beals et G. Cottam : The forest vegetation of the apostle islands, wisconsin. *Ecology*, 41:743–751, 1960.

M. Becker : Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie. *Plant Ecology*, 40(3):155–161, 1980.

J.N. Bee, G. Kunstler et D.A. Coomes : Resistance and resilience of new zealand tree species to browsing. *Journal of Ecology*, 95(5):1014–1026, 2007.

T.L. Blockell et D.G. Long : *A check-list and census catalogue of British and Irish bryophytes.* British Bryological Society, Cardiff, 1998.

R. Bobbink, M. Hornung et J.G.M. Roelofs : The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

natural and semi-natural european vegetation. *Journal of Ecology*, 86(5):717–738, 1998.

J. Bodin : *Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XXh century : role of climate and land-use changes*. Thèse de doctorat, Université Nancy 1 / Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover, 2010.

C Bonenfant, JM Gaillard, T Coulson, M Festa-Bianchet, A Loison, M Garel, LE Loe, P Blanchard, N Pettorelli et N Owen-Smith : *Advances in Ecological Research*, volume 41, chapitre 5. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores, pages 313–357. Academic Press, 2009.

V. Boulanger, C. Baltzinger, S. Saïd, P. Ballon, J.-F. Picard et J.-L. Dupouey : Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management*, 258(7):1397–1406, 2009.

T.A. Brandner, R.O. Peterson et K.L. Risenhoover : Balsam fir on isle royale : effects of moose herbivory and population density. *Ecology*, 71(1):155–164, 1990.

J. Braun-Blanquet : *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien, New York, 1964.

J.H. Brown, D.W. Mehlman et G.C. Stevens : Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76(7):2028–2043, 1995.

D. S. Buckley, T. L. Sharik et J. G. Isebrands : Regeneration of northern red oak : Positive and negative effects of competitor removal. *Ecology*, 79(1):65–78, 1998.

J.M. Bullock, B.C. Hill, J. Silvertown et M. Sutton : Gap colonization as a source of grassland community change : effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, 72(2):273–282, 1995.

C.E. Burns, S.L. Collins et M.D. Smith : Plant community response to loss of large herbivores : comparing consequences in a south african and a north american grassland. *Biodiversity and Conservation*, 18:2327–2342, 2009.

M.L. Cain, B.G. Milligan et A.E. Strand : Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9):1217–1227, 2000.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

S. CAMARET, L. BOURJOT et J.-F. DOBREMEZ : Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif. Rapport technique, Fontainebleau : Office National des Forêts, Direction Technique., 2004a.

S. CAMARET, L. BOURJOT et J.F. DOBREMEZ : Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif. Rapport technique, Office National des Forêts, 2004b.

W.K. CARTER et T.S. FREDERICKSEN : Tree seedling and sapling density and deer browsing incidence on recently logged and mature non-industrial private forestlands in virginia, usa. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3):671–677, 2007.

C. CASABON et D. POTHIER : Impact of deer browsing on plant communities in cutover sites on anticosti island. *Ecoscience*, 15(3):389–397, 2008.

S.B. CASTLEBERRY, W.M. FORD, K.V. MILLER et W.P. SMITH : White-tailed deer browse preferences in a southern bottomland hardwood forest. *Southern Journal of Applied Forestry*, 23(2):78–82, 1999.

L. CAUGHLAN et K.L. OAKLEY : Cost considerations for long-term ecological monitoring. *Ecological indicators*, 1 (2):123–134, 2001.

G. CAUGHLEY : *The deer wars : the story of deer in New Zealand*. Heinemann, Auckland, 1983.

F.S. CHAPIN III, A.J. BLOOM, C.B. FIELD et R.H. WARING : Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37(1):49–57, 1987.

S. CHAUCHARD : *Dynamique d'une forêt de montagne méditerraneenne dans un monde changeant*. Thèse de doctorat, Université Montpellier 2, 2007.

J. CHAVE, H.C. MULLER-LANDAU et S.A. LEVIN : Comparing classical community models : theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159:1–22, 2002.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

M. Chytry et Z. Otypkova : Plot sizes used for phytosociological sampling of european vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14(4):563–570, 2003.

J.H. Connell : Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335):1302–1310, 1978.

D.A. Coomes, R.B. Allen, D.M. Forsyth et W.G. Lee : Factors preventing the recovery of new zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology*, 17(2):450–459, 2003.

T. Cordonnier : *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat, ENGREF, 2004.

J. Cornelis, J. Casaer et M. Hermy : Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (capreolus capreolus) : a review. *Journal of Zoology*, 248:195–207, 1999.

P.M. Corney, K.J. Kirby, M.G. Le Duc, S.M. Smart, H.A. McAllister et R.H. Marrs : Changes in the field-layer of wytham woods - assessment of the impacts of a range of environmental factors controlling change. *Journal of Vegetation Science*, 19(3):287–U15, 2008.

P.M. Corney, M.G. Le Duc, S.M. Smart, K.J. Kirby, R.G.H. Bunce et R.H. Marrs : Relationships between the species composition of forest field-layer vegetation and environmental drivers, assessed using a national scale survey. *Journal of Ecology*, 94(2):383–401, 2006.

S. D. Côté, T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault et D. M. Waller : Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35:113–147, 2004.

M. Couvreur, B. Christiaen, K. Verheyen et M. Hermy : Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science*, 7(2):229–236, 2004.

M. Couvreur, K. Verheyen, M. Vellend, I. Lamoot, E. Cosyns, M. Hoffmann et M. Hermy : Epizoochory by large herbivores : merging data with models. *Basic and Applied Ecology*, 9(3):204–212, 2008.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

P. DAGNELIE : *Principes d'expérimentation : planification des expériences et analyse de leurs résultats.* Presses agronomiques, Gembloux, 2003.

K. DANELL, P. DUNCAN, R. BERGSTRÖM et J. PASTOR, éditeurs. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation.* Cambridge University Press, Cambridge., 2006.

M.J. DANIELS : Estimating red deer cervus elaphus populations : an analysis of variation and cost-effectiveness of counting methods. *Mammal Review*, 36:235–247, 2006.

T. DE JONG, P.G.L. KLINKHAMER et L.A. BOORMAN : Cynoglossum officinale l. *Journal of Ecology*, 78:1123–1144, 1990.

A.L. de la CRETAZ et M.J. KELTY : Establishment and control of hay-scented fern : A native invasive species. *Biological Invasions*, 1(2):223–236, 1999.

D.S. DECALESTA et S.L. STOUT : Relative deer density and sustainability : a conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin*, 25(2):252–258, 1997.

G. DECOCQ, M. AUBERT, F. DUPONT, J. BARDAT, A. WATTEZ-FRANGER, R. SAGUEZ, B. de FOUCAULT, D. ALARD et A. DELELIS-DUSOLLIER : Silviculture-driven vegetation change in a european temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*, 62:313–323, 2005.

R. DELPECH, G. DUMÉ, P. GALMICHE et J. TIMBAL : *Vocabulaire : typologie des stations forestières*. Ministère de l'Agriculture, Direction des Forêts, 1985.

V. DEVICTOR, R. JULLIARD et F. JIGUET : Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117 (4):507–514, 2008.

J. DI STEFANO : A confidence interval approach to data analysis. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3):173–183, 2004.

J.E. DIAMOND : Laboratory, field and natural experiments. *Nature*, 304:586–587, 1983.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

S. Diaz, S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark et B. D. Campbell : Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2):313–341, 2007.

J.R. Dickerson et P.K. Fay : Biology and control of houndstongue (cynoglossum officinale). *In Proceedings of the Western Society of Weed Science*, volume 35, pages 83–85, 1982.

M. Diekmann : Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology*, 4(6):493–506, 2003.

J.G. Dony : Change in the flora of bedfordshire, england, from 1798 to 1976. *Biological conservation*, 11(4):307–320, 1977.

S. Dray, D. Chessel et J. Thioulouse : Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84 (11):3078–3089, 2003.

S. Dray et A.B. Dufour : The ade4 package : Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4):6–6, 2007.

M. Drexhage et F. Colin : Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. *Annals of Forest Science*, 60(2):173–178, 2003.

K. Duncan et R. Holdaway : Footprint pressures and locomotion of moas and ungulates and their effects on the new zealand indigenous biota through trampling. *New Zealand Journal of Ecology*, 12:97–101, 1989.

J.-L. Dupouey, L. Bourjot, J.-F. Dobremez, F. Forgeard, J.-F. Picard et J. Touffet : Oxalis project. final report. study of sampling frequency and comparison of cover estimation methods for ground vegetation assessment in the french renecofor network. accessible sur demande viaPRODINRA.

J.L. Dupouey, E. Dambrine, J.D. Laffite et C. Moares : Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83(11):2978–2984, 2002.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C EICHBERG, C STORM et A SCHWABE : Epizoochorous and post-dispersal processes in a rare plant species : jurinea cyanoides (l.) rchb.(asteraceae). *Flora*, 200(5):477–489, 2005.

S.D. EIGENBRODE, J.E. ANDREAS, M.G. CRIPPS, H. DING, R.C. BIGGAM et M. SCHWARZL
"ANDER : Induced chemical defenses in invasive plants : a case study with cynoglossum officinale l. *Biological Invasions*, 10(8):1373–1379, 2008.

H. ELLENBERG, H.E. WEBER, R. DULL, V. WIRTH, W. WERNER et D. PAULISSEN : *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa 2nd ed.*, volume 18. Scripta Geobotanica 18. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen., 1992.

A.K. ESCHTRUTH et J.J. BATTLES : Acceleration of exotic plant invasion in a forested ecosystem by a generalist herbivore. *Conservation Biology*, 23(2):388–399, 2009.

J. ESTES, K. CROOKS et R. HOLT : Predators : the ecological role of. *Encycolpedia of Biodiversity*, 4:857–878, 2001.

J. EWALD : The sensitivity of ellenberg indicator values to the completeness of vegetation releves. *Basic and Applied Ecology*, 4(6):507–513, 2003.

A.E. EYCOTT, A.R. WATKINSON, M.R. HEMAMI et P.M. DOLMAN : The dispersal of vascular plants in a forest mosaic by a guild of mammalian herbivores. *Oecologia*, 154:107–118, 2007.

A.H. FITTER et H.J. PEAT : The ecological flora database. *Journal of Ecology*, 82(2):415–425, 1994.

D.J. FLETCHER, L.A. SHIPLEY, W.J. MCSHEA et D.L. SHUMWAY : Wildlife herbivory and rare plants : the effects of white-tailed deer, rodents, and insects on growth and survival of turk's cap lily. *Biological Conservation*, 101 (2):229–238, 2001.

Society for ECOLOGICAL RESTORATION INTERNATIONAL SCIENCE & POLICY WORKING GROUP. : The ser international primer on ecological restoration. Rapport technique, Society for Ecological Restoration International., 2004. www.ser.org.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

D.M. Forsyth, D.A. Coomes, G. Nugent et G.M.J. Hall : Diet and diet preferences of introduced ungulates (order : Artiodactyla) in new zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 29(4):323–343, 2002.

D. Fortin, J.M. Morales et M.S. Boyce : Elk winter foraging at fine scale in yellowstone national park. *Oecologia*, 145(2):334–342, 2005.

R.P. Freckleton, A.R. Watkinson et M. Rees : Measuring the importance of competition in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(3):379–384, 2009.

H. Fritz et A. Loison : *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, chapitre 1 Large herbivores across biomes, pages 19–49. Cambridge University Press, 2006.

R.J. Fuller : Responses of woodland birds to increasing numbers of deer : a review of evidence and mechanisms. *Forestry*, 74(3):289–298, 2001.

R.J. Fuller et R.M.A. Gill : Ecological impacts of increasing numbers of deer in british woodland. *Forestry*, 74(3):193–199, 2001.

J.-M. Gaillard, P. Duncan, D. Delorme, G. Van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard et G. Renaud : Effects of hurricane lothar on the population dynamics of european roe deer. *Journal of Wildlife Management*, 67:767–773, 2003a.

J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, N.G. Yoccoz, A. Loison et C. Toigo : Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1):367–393, 2000.

J.-M. Gaillard, O. Liberg, R. Andersen, A.J.M. Hewison et G. Cederlund : *The european roe deer : the biology of success*, chapitre 13. Population dynamics of roe deer, pages 309–335. Scandinavian university press, 1998.

J.-M. Gaillard, A. Loison et C. Toigo : *Animal Behavior and Wildlife Conservation*, chapitre 8. Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management., pages 115–132. Island Press, Washington, DC., 2003b.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

C. GEBERT et H. VERHEYDEN-TIXIER : Variations of diet composition of red deer (cervus elaphus l.) in europe. *Mammal Review*, 31(3):189–201, 2001.

R.M.A. GILL : Monitoring the status of european and north american cervids. *In GEMS Information Series Global Environment Monitoring System. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.*, 1990.

R.M.A. GILL : A review of damage by mammals in north temperate forests .1. deer. *Forestry*, 65(2):145–169, 1992a.

R.M.A. GILL : A review of damage by mammals in north temperate forests : 3. impact on trees and forests. *Forestry*, 65(4):363–388, 1992b.

R.M.A. GILL et V. BEARDALL : The impact of deer on woodlands : the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*, 74(3):209–218, 2001.

F.S. GILLIAM : Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6):1176–1191, 2006.

F.S. GILLIAM : The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57(10): 845–858, 2007.

M.P. GONZALEZ-HERNANDEZ et F.J. SILVA-PANDO : Nutritional attributes of understorey plants known as components of deer diets. *Journal of Range Management*, 52:132–138, 1999.

I.J. GORDON : Browsing and grazing ruminants : are they different beasts ? *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):13–21, 2003.

I.J. GORDON et H.H.T. PRINS, éditeurs. *The ecology of browsing and grazing. Ecological Studies*. Springer-Verlag, Heidelberg., 2008.

J.P. GRIME : Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242:344–347, 1973.

J.P. GRIME : *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, 2002.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

B. GUIBERT : Etude sylvocynégétique du massif forestier de vibraye (sarthe). Rapport technique, Cemagref, 1990.

J.P. HAMARD : Impact des abroutissements de cervidés sur les régénérations naturelles de chênes : Développement d'un outil de diagnostic et d'aide à la gestion sylvicole de ces peuplements. Mémoire de D.E.A., Ecole Pratique des Hautes Etudes - Section des Sciences de la Vie et de la Terre., 2008.

J.P. HAMARD : Diagnostic de l'impact sylvicole des abroutissements de cervidés sur les régénérations naturelles de chênes : méthode d'évaluation. *Rendez vous Techniques de l'ONF*, soumis, 2009.

R. HARMER, A. KIEWITT, G. MORGAN et R. GILL : Does the development of bramble (rubus fruticosus l. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage ? *Forestry*, in press, 2010.

F.E.Jr. HARRELL : *Design : Design Package*, 2008. URL `http://biostat.mc.vanderbilt.edu/s/Design,http://biostat.mc.vanderbilt.edu/rms`. R package version 2.1-2.

R. HAVEMAN et J.A.M. JANSSEN : The analysis of long-term changes in plant communities using large databases : The effect of stratified resampling. *Journal of Vegetation Science*, 19(3):355–362, 2008.

C.D. HECKEL, N.A. BOURG, W.J. MCSHEA et S. KALISZ : Indirect effects of abundant deer drive unbrowsed plant species decline in temperate forests. *In The 94th ESA Annual Meeting*, 2009.

T. HEINKEN et D. RAUDNITSCHKA : Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central european forests by epizoochory ? a case study in ne germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121(4):179–194, 2002.

T. HEINKEN, M. SCHMIDT, G. VON OHEIMB, W.U. KRIEBITZSCH et H. ELLENBERG : Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and Applied Ecology*, 7(1):31–44, 2006.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

A.J. Hester, L. Edenius, R.M. Buttenschon et A.T. Kuiters : Interactions between forests and herbivores : the role of controlled grazing experiments. *Forestry*, 73(4):381–391, 2000.

P. Heuzé, A. Schnitzler et F. Klein : Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the southern vosges mountains : Implications for forest management. *Annals of Forest Science*, 62 (2):175–181, 2005a.

P. Heuzé, A. Schnitzler et F. Klein : Is browsing the major factor of silver fir decline in the vosges mountains of france ? *Forest Ecology and Management*, 217(2-3):219–228, 2005b.

N.T. Hobbs : Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 60(4):695–713, 1996.

N.T. Hobbs : *Large herbivore ecology, ecosystems dynamics and conservation*, chapitre 9. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems, pages 261–288. Cambridge University Press, 2006.

R.J. Hobbs et D.A. Norton : Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology*, 4:93–110, 1996.

R.J. Hobbs, S. Yates et H.A. Mooney : Long-term data reveal complex dynamics in grassland in relation to climate and disturbance. *Ecological Monographs*, 77(4):545–568, 2007.

S.A. Holmes, C.R. Webster, D.J. Flaspohler et R.E. Froese : Death and taxus : the high cost of palatability for a declining evergreen shrub, taxus canadensis. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(7):1366–1374, 2009.

H.S. Horn : *Ecology and evolution of communities.*, chapitre Markovian properties of forest succession., pages 196 – 211. Belknap Press, Cambridge., 1975.

S.B. Horsley, S.L. Stout et D.S. DeCalesta : White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications*, 13(1):98–118, 2003.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

T. HOTHORN, F. BRETZ et P. WESTFALL : Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50(3):–, 2008.

T. HOTHORN, F. BRETZ, P. WESTFALL et R.M. HEIBERGER : multcomp : Simultaneous inference for general linear hypotheses, september 2009.

A.F. HOUGH : A twenty-year record of understory vegetational change in a virgin pennsylvania forest. *Ecology*, pages 370–373, 1965.

K.A. HOVSTAD, S. BORVIK et M. OHLSON : Epizoochorous seed dispersal in relation to seed availability-an experiment with a red fox dummy. *Journal of Vegetation Science*, 20(3):455–464, 2009.

S.W. HUSHEER, D.A. COOMES et A.W. ROBERTSON : Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of new zealand nothofagus forests. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):99–117, 2003.

W. HÄRDTLE, G. von OHEIMB et C. WESTPHAL : The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern germany (schleswig-holstein). *Forest Ecology and Management*, 182(1-3):327–338, 2003.

S.M. JACOBS et R.J. NAIMAN : Large african herbivores decrease herbaceous plant biomass while increasing plant species richness in a semi-arid savanna toposequence. *Journal of Arid Environments*, 72(6):891–903, 2008.

H. JACQUEMYN, R. BRYS et M.J. HUTCHINGS : Biological flora of the british isles : Paris quadrifolia l. *Journal of Ecology*, 96(4):833–844, 2008.

C.M. JANIS : An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. *In* D.E. RUSSELL, J.P. SANTORO et D. SIGOGNEAU-RUSSELL, éditeurs : *Teeth revisited : Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology*, pages 367–387. Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle, 1988.

W. JEDRZEJEWSKI, B. JEDRZEJEWSKA, H. OKARMA, K. SCHMIDT, K. ZUB et M. MUSIANI : Prey selec-

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

tion and predation by wolves in bialowieza primeval forest, poland. *Journal of Mammalogy*, 81:186–202, 2000.

W. JEDRZEJEWSKI, K. SCHMIDT, J. THEUERKAUF, B. JEDRZEJEWSKA, N. SELVA, K. ZUB et L. SZYMURA : Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in bialowieza primeval forest (poland). *Ecology*, 83(5):1341–1356, 2002.

M. JENKINS, R. E. GREEN et J. MADDEN : The challenge of measuring global change in wild nature : Are things getting better or worse ? *Conservation Biology*, 17(1):20–23, 2003.

S.E. JOHNSON, E.L. MUDRAK, E.A. BEEVER, S. SANDERS et D.M. WALLER : Comparing power among three sampling methods for monitoring forest vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(1):143–156, 2008.

A.C. JOYS, R.J. FULLER et P.M. DOLMAN : Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland england. *Forest Ecology and Management*, 202(1-3):23–37, 2004.

E.J. JUDZIEWICZ et R.G. KOCH : Flora and the vegetation of the apostle island national lakeshore and madelin islands, ashland and bayfield counties. *Michigan Botany*, 32:43–18, 1993.

P. JULVE : Baseflor. index botanique, écologique et chorologique de la flore de france., janvier 2009. URL `http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm`.

K. KAJI, T. KOIZUMI et N. OHTAISHI : Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on nakanoshima island, hokkaido. *Acta theriologica*, 33:187–208, 1988.

R.M. KEANE et M.J. CRAWLEY : Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:164–170, 2002.

C.H. KILLMASTER, D.A. OSBORN, R.J. WARREN et K.V. MILLER : Deer and understory plant responses to a large-scale herd reduction on a georgia state park. *Natural Areas Journal*, 27(2):161–168, 2007.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

K.J. Kirby : Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear gell, group fells and a coppiced block. *Forestry*, 63:241–249, 1990.

K.J. Kirby : The impact of deer on the ground flora of british broadleaved woodland. *Forestry*, 74(3):219–229, 2001.

K.J. Kirby et R.C. Thomas : Changes in the ground flora in wytham woods, southern england from 1974 to 1991 - implications for nature conservation. *Journal of Vegetation Science*, 11(6):871–880, 2000.

K.J. Kirby et S.R.J. Woodell : The distribution and growth of bramble (rubus fruticosus) in british semi-natural woodland and the implications for nature conservation. *Journal of Practical Ecology and Conservation*, 2:31–41, 1998.

C.D. Kirschbaum et B.L. Anacker : The utility of trillium and maianthemum as phyto-indicators of deer impact in northwestern pennsylvania, usa. *Forest Ecology and Management*, 217(1):54–66, 2005.

M. Kleyer, R.M. Bekker, I.C. Knevel, J.P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein et P. Poschlod : The leda traitbase : a database of life-history traits of the northwest european flora. *Journal of Ecology*, 96(6):1266–1274, 2008.

T.M. Knight, H. Caswell et S. Kalisz : Population growth rate of a common understory herb decreases non-linearly across a gradient of deer herbivory. *Forest Ecology and Management*, 257(3):1095–1103, 2009a.

T.M. Knight, J.L. Dunn, L.A. Smith, J. Davis et S. Kalisz : Deer facilitate invasive plant success in a pennsylvania forest understory. *Natural Areas Journal*, 29(2):110–116, 2009b.

A.T. Kuiters, G.M.J. Mohren et S.E. VanWieren : Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 88(1-2):1–5, 1996.

R. Lande et S. Engen : Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction. *The American Naturalist*, 145(5):728–745, 1995.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

R.E. Latham, J. Beyea, M. Benner, C.A. Dunn, M.A. Fajvan, R.R. Freed, M. Grund, S.B. Horsley, A.F. Rhoads et B.P. Shissler : Managing white-tailed deer in forest habitat from an ecosystem perspective : Pennsylvania case study. Rapport technique, Deer Management Forum for Audubon Pennsylvania and Pennsylvania Habitat Alliance, Harrisburg, 2005.

S. Lavorel, B. Touzard, J.D. Lebreton et B. Clément : Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, 19(3):227–240, 1998.

M. Leclere : Impact et évolution, à court et moyen termes, de l'abroutissement des cervidés sur la végétation, en for darc-en-barrois (haute-marne). Mémoire de D.E.A., Université de Pau et des pays de l'Adour Licence professionnelle Espaces naturels, 2007.

J. Lenoir : *Impacts d' un rechauffement rapide du climat sur la distribution des especes vegetales forestieres le long du gradient d'altitude*. Thèse de doctorat, AgroParisTech ABIES, 2009.

J. Lenoir, J.C. Gegout, P.A. Marquet, P. de Ruffray et H. Brisse : A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320: 1768, 2008.

A. Leopold : Deer and dauerwald in germany : I. history. *Journal of Forestry*, 34(4):366–375, 1936.

A. Leopold : The excess deer problem. *Audubon*, 45:156–157, 1943.

J. Loh, B. Collen, L. McRae, S. Holbrook, R. Amin, M. Ram et J.E.M. Baillie : Living planet report. Rapport technique, World Wildlife Fund, 2000.

W.M. Lonsdale : Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5):1522–1536, 1999.

B.G. Lovegrove et L. Haines : The evolution of placental mammal body sizes : evolutionary history, form, and function. *Oecologia*, 138(1):13–27, 2004.

P.W. Lucas, I.M. Turner, N.J. Dominy et N. Yamashita : Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, 86 (5):913–913, 2000.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

J.J. MAGNUSON : Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, pages 495–501, 1990.

D. MAILLARD : Impact des cervidés sur la régénération naturelle du sapin pectiné (abies alba) dans les vosges du nord. bilan d'une première année d'expérimentation. *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse*, 141:14–17, 1989.

J.E. MALO et F. SUAREZ : The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in a mediterranean ecosystem. *Ecography*, 21 (2):204–211, 1998.

A. MARELL, F. ARCHAUX et N. KORBOULEWSKY : Floral herbivory of wood anemone (anemone nemorosa l.) by roe deer (capreolus capreolus l.). *Plant Species Biology*, 24:209–214, 2009.

J.-L. MARTIN et C. BALTZINGER : Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(7):1254–1264, 2002.

J.L. MARTIN, S.A. STOCKTON, S. ALLOMBERT et A.J. GASTON : Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests : lessons from a deer introduction. *Biological Invasions*, 12(2):353–371, 2010.

A.R. MATTOCKS et C.D. PIGOTT : Pyrrolizidine alkaloids from cynoglossum germanicum. *Phytochemistry*, 29(9): 2871–2872, 1990.

A.C. MCCALL et R.E. IRWIN : Florivory : the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9(12):1351–1366, 2006.

D.R. MCCULLOUGH : *White-tailed deer ecology and management*, chapitre Lessons from the George reserve, Michigan, pages 211–242. L.K. Halls, 1984.

S. MCINTYRE et R. HOBBS : A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation biology*, pages 1282–1292, 1999.

M.L. MCKINNEY et J.L. LOCKWOOD : Biotic homogenization : a few winners replacing many losers in the next mass

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

extinction. *Trends In Ecology & Evolution*, 14(11):450–453, 1999.

G.K. MEFFE, C.R. CARROLL et S.L. PIMM : *Principles of Conservation Biology*, chapitre Community- and ecosystem-level conservation : species interactions, disturbance regimes, and invading species., pages 236–267. Sinauer Associates, Sunderland., 1997.

D.J. METCALFE : Hedera helix l. *Journal of Ecology*, 93(3):632–648, 2005.

D.G. MILCHUNAS, O.E. SALA et W.K. LAUENROTH : A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132(1):87–87, 1988.

B.F. MILLER, T.A. CAMPBELL, B.R. LASETER, W.M. FORD et K.V. MILLER : White-tailed deer herbivory and timber harvesting rates : Implications for regeneration success. *Forest Ecology and Management*, 258(7):1067–1072, 2009.

S.G. MILLER, S.P. BRATTON et J. HADIDIAN : Impacts of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. *Natural Areas Journal*, 12(2):67–74, 1992.

S.R. MOE et P. WEGGE : Effects of deposition of deer dung on nutrient redistribution and on soil and plant nutrients on intensively grazed grasslands in lowland nepal. *Ecological Research*, 23(1):227–234, 2008.

P. MONTSERRAT et J.A. ALEJANDRE : Los cynoglossum," germanicum, pustulatum & dioscoridis", pirenaico-cantábricos. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 141:31–35, 2005.

M.D. MORECROFT, M.E. TAYLOR, S.A. ELLWOOD et S.A. QUINN : Impacts of deer herbivory on ground vegetation at wytham woods, central england. *Forestry*, 74 (3):251–257, 2001.

N. MORELLET : *Des outils biométriques appliqués aux suivis des populations animales : l'exemple des cervidés. "Vers un indice de consommation de la flore lignifiée"*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, 1998.

N. MORELLET, S. CHAMPELY, J.-M. GAILLARD, P. BALLON et Y. BOSCARDIN : The browsing index : new tool uses

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, 29(4):1243–1252, 2001.

N. Morellet, J.-M. Gaillard, A.J.M. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein et D. Maillard : Indicators of ecological change : new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44(3):634–643, 2007.

N. Morellet et B. Guibert : Spatial heterogeneity of winter forest resources used by deer. *Forest Ecology and Management*, 123(1):11–20, 1999.

B. Moser, M. Schutz et K.E. Hindenlang : Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees : The role of food availability and species quality. *Forest Ecology and Management*, 226:248–255, 2006.

B.W. Moser et G.W. Witmer : The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, birds, and small mammals of the bridge creek wildlife area, oregon. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 45(3-4):151–157, 2000.

E.L. Mudrak, S.E. Johnson et D.M. Waller : Forty-seven year changes in vegetation at the apostle islands : effects of deer on the forest understory. *Natural Areas Journal*, 29 (2):167–176, 2009.

N. Myers et A.H. Knoll : The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10):5389–5392, 2001.

A. Mysterud : Cover as a habitat element for temperate ungulates : effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2):385–394, 1999.

T.D. Nudds : Forage" preference" : theoretical considerations of diet selection by deer. *The Journal of Wildlife Management*, 44(3):735–740, 1980.

G. Nugent, W. Fraser et P. Sweetapple : Top down or bottom up ? comparing the impacts of introduced arboreal possums and 'terrestrial' ruminants on native forests in new zealand. *Biological Conservation*, 99(1):65–79, 2001.

M.A. Nuñez, J.K. Bailey et J.A. Schweitzer : Population, community and ecosystem effects of exotic herbivores :

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

A growing global concern. *Biological Invasions*, 12(2):297–301, 2010.

J.R. Obeso : The induction of spinescence in european holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecology*, 129 (2):149–156, 1997.

H. Okarma, W. Jedrzejewski, K. Schmidt, R. Kowalczyk et B. Jedrzejewska : Predation of eurasian lynx on roe deer and red deer in bialowieza primeval forest, poland. *Acta Theriologica*, 42:203–224, 1997.

J.D. Olden et T.P. Rooney : On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology & Biogeography*, 15 (2):113–120, 2006.

H. Olff et M.E. Ritchie : Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends In Ecology & Evolution*, 13(7):261–265, 1998.

K.N. Paige et T.G. Whitham : Overcompensation in response to mammalian herbivory : the advantage of being eaten. *American Naturalist*, 129(3):407–407, 1987.

Y. Paillet, L. Bergès, J. Hjältén, P. Ódor et C. et al. Avon : Biodiversity differences between managed and unmanaged forests : meta-analysis of species richness in europe. *Conservation Biology*, 24(1):101–112, 2010.

R.T. Paine, M.J. Tegner et E.A. Johnson : Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems*, 1 (6):535–545, 1998.

J. Pastor, Y. Cohen et N.T. Hobbs : *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, chapitre The role of large herbivores in ecosystem nutrient cycles., pages 289–325. Cambridge University Press, Cambridge., 2006.

M. Pellerin, S. Saïd, E. Richard, J-L. Hamann, C. Dubois-Coli et P. Hum : Impact of deer on temperate forest vegetation, and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *Forest Ecology and Management*, submitted.

S. Pellerin, J. Huot et S.D. Côté : Long term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. *Biological Conservation*, 128(3):316–326, 2006.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

P.M. PERRIN, D.L. KELLY et F.J.G. MITCHELL : Long-term deer exclusion in yew-wood and oakwood habitats in southwest ireland : Natural regeneration and stand dynamics. *Forest Ecology and Management*, 236(2-3):356–367, 2006.

N. PETTORELLI, S.D. CÔTÉ, A. GINGRAS, F. POTVIN et J. HUOT : Aerial surveys vs hunting statistics to monitor deer density : the example of anticosti island, québec, canada. *Wildlife Biology*, 13(3):321–327, 2007.

J.-F. PICARD : Evaluation de la charge en gibier par analyse floristique. *Revue Forestière Française*, XL:77–84, 1988.

J.-F. PICARD, P. BALLON, G. COLIN et H. FROCHOT : Incidence des populations de cervidés sur la régénération du sapin dans les vosges. *Revue Forestière Française*, 56:137–151, 1994.

J.-F. PICARD, P. BALLON et L. HUBERT : L'impact du gibier sur la végétation : évaluation à l'aide d'enclos témoins. *Arborescences*, 15:8–12, 1988.

J.-F. PICARD, S. BRANDT, P. BALLON et F. KLEIN : Alimentation du cerf et impact sur la végétation, in le cerf à arc-en-barrois. Rapport technique, Cemagref, CNER, INRA-CRF, MAE, ONC, ONF, ULP, 1995.

J.-F. PICARD et J.-C. GEGOUT : L'alimentation du cerf (cervus elaphus) en hiver dans une forêt feuillue de plaine. *Gibier faune sauvage*, 9:127–136, 1992.

G. PIGNARD : Evolution récente des forêts françaises : surface, volume sur pied, productivité. *Revue Forestière Française*, Numéro spécial changements climatiques:27–36, 2000.

F. POTVIN, P. BEAUPRE et G. LAPRISE : The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on anticosti island, quebec : A 150-year process. *Ecoscience*, 10(4):487–495, 2003.

F. POULIN, E. ULRICH et M. LANIER : Renecofor : Evolution des densités de gibier de 1980 à 1994. Rapport technique, RENECOFOR, Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale, Département des Recherches Techniques, 1999.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

M.D. Powers et L.M. Nagel : Pennsylvania sedge cover, forest management and deer density influence tree regeneration dynamics in a northern hardwood forest. *Forestry*, 82(3):241, 2009.

R Development Core Team : R : A language and environment for statistical computing, 2008. URL `http://www.R-project.org`. ISBN 3-900051-07-0.

O. Rackham : Ancient woodlands : modern threats. *New Phytologist*, 180(3):571–586, 2008.

B.R. Radcliffe : A new site for the green hondstongue, cynoglossum germanicum, in surrey. *London Naturalist*, 56:20–21, 1977.

J.L. Rambo et S.H. Faeth : Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology*, 13(5):1047–1054, 1999.

J.-C. Rameau, D. Mansion et G. Dumé : *Flore Forestière Française : Guide écologique illustré. I : Plaines et Collines.* Institut pour le développement forestier, Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, Paris, 1989.

J.-C. Rameau, D. Mansion et G. Dumé : *Flore Forestière Française. Guide écologique illustré. II. Montagnes*. Institut de développement forestier, Paris, 1993.

J.A. Ramos, M.N. Bugalho, P. Cortez et G.R. Iason : Selection of trees for rubbing by red and roe deer in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 222(1-3):39–45, 2006.

C. Raunkier : *The life forms of plants and statistical plant geography*. The Clarendon Press. Oxford, UK, 1934.

J.V. Redfern, P.C. Viljoen, J.M. Kruger et W.M. Getz : Biases in estimating population size from an aerial census : a case study in the kruger national park, south africa. *South African Journal of Science*, 98:455 – 461, 2002.

M.A. Relva, M.A. Nuñez et D. Simberloff : Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species : evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions*, 12(2):303–311, 2010.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

A. Requardt, J. Poker, M. Kohl, A. Schuck, G. Janse, R. Mavsar et R. Paivinen : Feasibility study on means of combating forest dieback in the european union. Rapport technique, Final Technical Report, EC DG ENV Contract, Brussels, 2007. URL http://ec.europa.eu/environment/forests/fpolicies.htm.

T.C.G. Rich et E.R. Woodruff : Recording bias in botanical surveys. *Watsonia*, 19(2):73–95, 1992.

W.J. Ripple et R.L. Beschta : Linking wolves and plants : Aldo leopold on trophic cascades. *BioScience*, 55(7), 2005.

W.J. Ripple, T.P. Rooney et Beschta R.L. : *Trophic Cascades*, chapitre Large predators, deer, and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems. Island Press, Washington D.C., 2009 in press.

K.L. Risenhoover et S.A. Maass : The influence of moose on the composition and structure of isle royale forests. *Canadian journal of forest research*, 17(5):357–364, 1987.

M.E. Ritchie et H. Olff : Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400(6744):557–560, 1999.

C.T. Robbins, S. Mole, A.E. Hagerman et T.A. Hanley : Role of tannins in defending plants against ruminants : reduction in dry matter digestion ? *Ecology*, 68(6):1606–1615, 1987.

A.I. Roldan et J.A. Simonetti : Plant-mammal interactions in tropical bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology*, 15(3):617–623, 2001.

T.P. Rooney : High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology*, 202:103–111, 2009.

T.P. Rooney et W.J. Dress : Species loss over sixty-six years in the ground-layer vegetation of heart's content, an old-growth forest in pennsylvania usa. *Natural Areas Journal*, 17(4):297–305, 1997.

T.P. Rooney et K. Gross : A demographic study of deer browsing impacts on trillium grandiflorum. *Plant Ecology*, 168(2):267–277, 2003.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

T.P. Rooney et D.M. Waller : Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):165–176, 2003.

T.P. Rooney, S.M. Wiegmann, D.A. Rogers et D.M. Waller : Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18(3):787–798, 2004.

P. Roovers, K. Verheyen, M. Hermy et H. Gulinck : Experimental trampling and vegetation recovery in some forest and heathland communities. *Applied Vegetation Science*, 7(1):111–118, 2004.

J.-M. Royer : Une végétation façonnée par les daims, la végétation du parc de châteauvillain (plateau de langres - haute-marne). *Bulletin de la société botanique du centre-ouest*, 37:509–540, 2006.

F. L. Russell, D. B. Zippin et N. L. Fowler : Effects of white-tailed deer (odocoileus virginianus) on plants, plant populations and communities : A review. *American Midland Naturalist*, 146(1):1–26, 2001.

M. Scheffer : Searching explanations of nature in the mirror world of math. *Ecology and Society*, 3(2):11., 1999.

M. Scheffer, S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke et B. Walker : Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413 (6856):591–596, 2001.

M. Scheffer et S.R. Carpenter : Catastrophic regime shifts in ecosystems : linking theory to observation. *Trends In Ecology & Evolution*, 18(12):648–656, 2003.

L. Schley, M. Dufrêne, A. Krier et A.C. Frantz : Patterns of crop damage by wild boar (sus scrofa) in luxembourg over a 10-year period. *European Journal of Wildlife Research*, 54(4):589–599, 2008.

M. Schmidt, K. Sommer, W.U. Kriebitzsch, H. Ellenberg et G. von Oheimb : Dispersal of vascular plants by game in northern germany. part i : Roe deer (capreolus capreolus) and wild boar (sus scrofa). *European Journal of Forest Research*, 123(2):167–176, 2004.

M. Schutz, A.C. Risch, G. Achermann, C. Thiel-Egenter, D.S. Page-Dumroese, M.F. Jurgensen et P.J. Edwards :

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Phosphorus translocation by red deer on a subalpine grassland in the central european alps. *Ecosystems*, 9 (4):624–633, 2006.

W.J. SHAMPINE : Quality assurance and quality control in monitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment*, 26(2):143–151, 1993.

D. SHEIL et D.F.R.P. BURSLEM : Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1):18–26, 2003.

D.A. SHIRREFFS : Anemone nemorosa l. *Journal of Ecology*, pages 1005–1020, 1985.

F.J. SINGER et K.A. SCHOENECKER : Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling ? *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):189–204, 2003.

J.C.R. SMART, A.I. WARD et P.C.L. WHITE : Monitoring woodland deer populations in the uk : an imprecise science. *Mammal Review*, 34(1-2):99–114, 2004.

W.P. SOUSA : The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1):353–391, 1984.

H. SPIECKER, K. MIELIKÄINEN, M. KÖHL et J.P. SKOVSGAARD : *Growth trends in european forests*. Springer, Berlin, 1996.

B. STAMMEL et K. KIEHL : Do hoof prints actually serve as a regeneration niche for plant species in fens ? *Phytocoenologia*, 34(2):271–286, 2004.

K.M. STEWART, R.T. BOWYER, J.G. KIE, B.L. DICK et R.W RUESS : Population density of north american elk : effects on plant diversity. *Oecologia*, 161:303–312, 2009.

S.A. STOCKTON, S. ALLOMBERT, A.J. GASTON et J.-L. MARTIN : A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation*, 126(1):118–128, 2005.

D. STORMS, P. AUBRY, J.L. HAMANN, S. SAÏD, H. FRITZ, C. SAINT-ANDRIEUX et F. KLEIN : Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer cervus elaphus and roe deer capreolus capreolus. *Wildlife Biology*, 14(2):237–250, 2008.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

S.Y. STRAUSS et A.A. AGRAWAL : The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends In Ecology & Evolution*, 14(5):179–185, 1999.

S.Y. STRAUSS, J.A. RUDGERS, J.A. LAU et R.E. IRWIN : Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6):278–285, 2002.

N. STROH, C. BALTZINGER et J.-L. MARTIN : Deer prevent western redcedar (thuya plicata) regeneration in old-growth forests of haida gwaii : Is there a potential for recovery ? *Forest Ecology and Management*, 255(12):3973–3979, 2008.

T.A. STROLE et R.C. ANDERSON : White-tailed deer browsing : Species preferences and implications for central illinois forests. *Natural Areas Journal*, 12(3):139–144, 1992.

K.A.K. STROMAYER et R.J. WARREN : Are overabundant deer herds in the eastern united states creating alternate stable states in forest plant communities ? *Wildlife Society Bulletin*, 25(2):227–234, 1997.

K.N. SUDING, K.L. GROSS et G.R. HOUSEMAN : Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1):46–53, 2004.

W.J. SUTHERLAND : Sustainable exploitation : a review of principles and methods. *Wildlife Biology*, 7(3):131–140, 2001.

K. SUTORY : Variability and distribution of cynoglossum germanicum jacq. (boraginaceae) in western and central europe. *Casopis Moravian Museum Brne*, 1-2:149–167, 1988.

M. SUZUKI, T. MIYASHITA, H. KABAYA, K. OCHIAI, M. ASADA et T. TANGE : Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the boso peninsula, japan. *Ecological Research*, 23(1):151–158, 2008.

A.J. TANENTZAP, L.E. BURROWS, W.G. LEE, G. NUGENT, J.M. MAXWELL et D.A. COOMES : Landscape-level vegetation recovery from herbivory : progress after four decades of invasive red deer control. *Journal of Applied Ecology*, 46:1064–1072, 2009.

K. TAVERNA, R. K. PEET et L. C. PHILLIPS : Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

of the north carolina piedmont, usa. *Journal of Ecology*, 93 (1):202–213, 2005.

A. THIMONIER, J.-L. DUPOUEY, F. BOST et M. BECKER : Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in northeast france. *New Phytologist*, 126(3):533–539, 1994.

A. THIMONIER, J.-L. DUPOUEY et J. TIMBAL : Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the lorraine plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55(1-4):149–167, 1992.

H. TIXIER et P. DUNCAN : Are european roe deer browsers ? a review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 51, 1996.

H. TIXIER, C. MAIZERET, P. DUNCAN, R. BERTRAND, C. POIREL et M. ROGER : Development of feeding selectivity in roe deer. *Behavioural Processes*, 43(1):33–42, 1998.

A. TRAVESET, A.W. ROBERTSON et J. RODRIGUEZ-PEREZ : *Seed dispersal : theory and its application in a changing world.*, chapitre 4. A review on the role of endozoochory on seed germination, pages 78–103. CABI Publishing,Wallingford, UK, 2007.

T. G. TUTIN, V. H. HEYWOOD, N. A. BURGES, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS, D. A. WEBB et D. M. MOORE : *Flora Europaea. Second edition. 5 Volumes*. Cambridge University Press, 1968-1993.

H. VAN CALSTER, L. BAETEN, K. VERHEYEN, L. DE KEERSMAEKER, S. DEKEYSER, J.E. ROGISTER et M. HERMY : Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 256(4):519–528, 2008.

J. VAN UYTVANCK et M. HOFFMANN : Impact of grazing management with large herbivores on forest ground flora and bramble understorey. *Acta Oecologica*, 35(4):523–532, 2009.

T.T. VEBLEN, M. MERMOZ, C. MARTIN et E. RAMILO : Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern patagonia. *Journal of Applied Ecology*, 26(2):711–724, 1989.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

M. VELLEND, T.M. KNIGHT et J.M. DRAKE : Antagonistic effects of seed dispersal and herbivory on plant migration. *Ecology Letters*, 9(3):319–326, 2006a.

M. VELLEND, J.A. MYERS, S. GARDESCU et P.L. MARKS : Dispersal of trillium seeds by deer : Implications for long-distance migration of forest herbs. *Ecology*, 84(4):1067–1072, 2003.

M. VELLEND, K. VERHEYEN, H. JACQUEMYN, A. KOLB, H. VAN CALSTER, G. PETERKEN et M. HERMY : Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, 87(3):542–548, 2006b.

H. VERHEYDEN, P. BALLON, V. BERNARD et C. SAINT-ANDRIEUX : Variations in bark-stripping by red deer cervus elaphus across europe. *Mammal Review*, 36(3):217–234, 2006.

H. VERHEYDEN-TIXIER, P.C. RENAUD, N. MORELLET, J. JAMOT, J.M. BESLE et B. DUMONT : Selection for nutrients by red deer hinds feeding on a mixed forest edge. *Oecologia*, 156 (3):715–726, 2008.

G.J. VERMEIJ : Ecological avalanches and the two kinds of extinction. *Evolutionary Ecology Research*, 6(3):315–337, 2004.

C. VIOLLE, M.L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL et E. GARNIER : Let the concept of trait be functional ! *Oikos*, 116(5):882–892, 2007.

R. VIRTANEN, G.R. EDWARDS et M.J. CRAWLEY : Red deer management and vegetation on the isle of rum. *Journal of Applied Ecology*, 39(4):572–583, 2002.

P.M. VITOUSEK, H.A. MOONEY, J. LUBCHENCO et J.M. MELILLO : Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277(5325):494–499, 1997.

G. von OHEIMB, M. SCHMIDT, W.U. KRIEBITZSCH et H. ELLENBERG : Dispersal of vascular plants by game in northern germany. part ii : Red deer (cervus elaphus). *European Journal of Forest Research*, 124(1):55–65, 2005.

G. VOURC'H : *Interactions entre plantes longévives et grands mammifères : Défenses chimiques du thuya géant et herbivorie*

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

par le cerf-à-queue-noire en Colombie Britannique (Canada). Thèse de doctorat en biologie, physiologie des organismes et des populations., Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 2001.

L.L. Wallace, M.G. Turner, W.H. Romme, R.V. O'Neill et Y. Wu : Scale of heterogeneity of forage production and winter foraging by elk and bison. *Landscape Ecology*, 10 (2):75–83, 1995.

D.M. Waller : Tracking plant diversity across forest landscapes : indicators and drivers. *In UNESCO conference Biodiversity Science and Governance*, 2005.

D.M. Waller et W.S. Alverson : The white-tailed deer : a keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin*, 25(2):217–226, 1997.

D.M. Waller et T.P. Rooney : Nature is changing in more ways than one. *Trends In Ecology & Evolution*, 19(1):6–7, 2004.

G.R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg et F. Bairlein : Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879):389–395, 2002.

B.C. Wang et T.B. Smith : Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8):379–386, 2002.

A.I. Ward : Expanding ranges of wild and feral deer in great britain. *Mammal Review*, 35(2):165–173, 2005.

A.R. Watkinson, A.E. Riding et N.R. Cowie : A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands. *Forestry*, 74(3):231–239, 2001.

A. Watson : Eighteenth century deer numbers and pine regeneration near braemar, scotland. *Biological Conservation*, 25:289–305, 1983.

C.R. Webster, M.A. Jenkins et G.R. Parker : A field test of herbaceous plant indicators of deer browsing intensity in mesic hardwood forests of indiana, usa. *Natural Areas Journal*, 21(2):149–158, 2001.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

P.J. WEISBERG et H. BUGMANN : Forest dynamics and ungulate herbivory : from leaf to landscape. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):1–12, 2003.

J. WELANDER : Spatial and temporal dynamics of wild boar (sus scrofa) rooting in a mosaic landscape. *Journal of Zoology*, 252:263–271, 2000.

P.S. WHITE et A. JENTSCH : The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany*, 62:399–450, 2001.

P.S. WHITE et S.T.A. PICKETT : *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.*, chapitre Natural disturbance and patch dynamics, an introduction., pages 3–13. Academic Press, New York., 1985.

O. WIDMER, S. SAID, J. MIROIR, P. DUNCAN, J.M. GAILLARD et F. KLEIN : The effects of hurricane lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management*, 195:237–242, 2004.

S.M. WIEGMANN et D.M. WALLER : Fifty years of change in northern upland forest understories : Identity and traits of "winner" and "loser" plant species. *Biological Conservation*, 129(1):109–123, 2006.

C.E. WILLIAMS, E.V. MOSBACHER et W.J. MORIARITY : Use of turtlehead (chelone glabra l.) and other herbaceous plants to assess intensity of white-tailed deer browsing on allegheny plateau riparian forests, usa. *Biological Conservation*, 92(2):207–215, 2000.

M.F. WILLSON et A. TRAVESET : *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities.*, chapitre The ecology of seed dispersal, pages 85–110. CABI Publishing, 2000.

S.K. WISER, R.B. ALLEN, P.W. CLINTON et K.H. PLATT : Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, 79(6):2071–2081, 1998.

S. ZERBE et D. KREYER : Influence of different forest conversion strategies on ground vegetation and tree regeneration in pine (pinus sylvestris l.) stands : a case study in ne germany. *European Journal of Forest Research*, 126 (2):291–301, 2007.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

« Nous n'héritons pas de la terre de nos ancêtres, nous l'empruntons à nos enfants »
Antoine de St-Exupéry

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

COLOPHON

Impression par le service reprographie du *Cemagref* d'Antony.

Cette thèse a été mise en page avec LaTeX 2ε

Le style typographique est inspiré de l'ouvrage de Bringhurst (2002), *The Elements of Typographic Style* Celui-ci est disponible pour LaTeX via CTAN sous le nom `classicthesis`. Ce package est développé par M. André Miede.

Version finale compilée le 7 septembre 2010 à 15:11.