



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

7454456X

Université de Metz
Laboratoire Ecotoxicité, Biodiversité, Santé Environnementale
Equipe de Phytoécologie

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE - METZ	
N° inv.	2002.0505
Cote	S/M7 02/16
Loc	

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz
Mention : Sciences de la vie – Spécialité : Ecologie

Par
Patricia HEUZÉ

IMPACT A MOYEN TERME DES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES SUR LE RENOUVELLEMENT DE LA HETRAIE-SAPINIERE DES HAUTES VOSGES

Soutenue le 12 décembre 2002

Membres du jury :

J.F. DOBREMEZ

Professeur à l'université de Savoie

rapporteur

J.C. RAMEAU

Professeur à l'Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts

rapporteur

A. SCHNITZLER-LENOBLE

Professeur à l'université de Metz

directrice de thèse

B. ROMAN-AMAT

Directeur régional de l'Office National des Forêts - Région Lorraine

M. VALLANCE

Directeur des études et des re

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ

la Faune Sauvage



031 465974 7

A Dame Nature avant tout.

*A mes parents, qui m'ont toujours soutenue dans mes choix d'études
et sans qui cette thèse n'aurait jamais vu le jour.*

*A ma sœur et mes amis, qui parfois malgré la distance
ont toujours été attentifs et bienveillants.*



Université de Metz
Laboratoire Ecotoxicité, Biodiversité, Santé Environnementale
Equipe de Phytoécologie

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz
Mention : Sciences de la vie – Spécialité : Ecologie

Par
Patricia HEUZÉ

IMPACT A MOYEN TERME DES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES SUR LE RENOUVELLEMENT DE LA HETRAIE-SAPINIERE DES HAUTES VOSGES

Soutenue le 12 décembre 2002

Membres du jury :

J.F. DOBREMEZ

Professeur à l'université de Savoie

rapporteur

J.C. RAMEAU

Professeur à l'Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts

rapporteur

A. SCHNITZLER-LENOBLE

Professeur à l'université de Metz

directrice de thèse

B. ROMAN-AMAT

Directeur régional de l'Office National des Forêts - Région Lorraine

M. VALLANCE

Directeur des études et des recherches: Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

REMERCIEMENTS

Je remercie en premier lieu Annik Schnitzler avec qui j'ai eu grand plaisir à travailler, et qui m'a fait découvrir les forêts naturelles. Je remercie Serge Muller pour m'avoir accueillie dans l'équipe de phytoécologie. De l'université de Metz, je remercie aussi J.N. Beisel, J.C. Moreteau et P. Usseglio, souvent sollicités pour leurs compétences en biométrie mais qui ne ferment jamais leur porte aux étudiants en détresse. Une pensée également pour mes collègues thésards et pour les autres membres de la Phyto-team, grâce à qui ces quelques années se sont déroulées dans un climat d'entraide et de bonne humeur.

Ce travail a bénéficié de l'aide technique et financière des principaux organismes gestionnaires des Hautes Vosges que je tiens à remercier ici : l'ONCFS, l'ONF et le PNR des Ballons des Vosges.

Je remercie l'ONCFS, son personnel et ses dirigeants, pour m'avoir donné les moyens de réaliser cette thèse. Une mention spéciale pour François Klein qui m'a fait bénéficier de son expérience et de ses connaissances dans un domaine où je plongeais après un DEA sur le comportement des staggerer, souris mutantes ! Je lui suis très reconnaissante de m'avoir accordé sa confiance pour mener ce travail difficile mais passionnant. Je tiens également à remercier personnellement Eve Corda, statisticienne à l'ONCFS pour ses précieux conseils, le temps que nous avons passé sur mes données et son réel intérêt pour mon travail. Je remercie également M. Vallance d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse.

Un grand merci aux stagiaires qui m'ont aidé sur le terrain: Céline Balerin, Alexandre Bello et Geoffrey Joly, que j'ai souvent fait travaillé les week-end et sous la pluie.

Mes remerciements également aux ingénieurs, techniciens et agents de l'ONF des divisions de Remiremont et de Saint Dié pour leur précieux support technique et leur grande disponibilité tant dans les bureaux que sur le terrain. Merci également à B. Roman-Amat d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse.

Je remercie le PNR des Ballons pour sa participation, et plus particulièrement C. Michel ainsi que les membres du conseil scientifique pour leurs remarques avisées.

Merci également à la Fédération de Chasse des Vosges pour m'avoir laissé disposer de leurs archives, et à la DIREN pour son soutien financier.

Je tiens à remercier ici H. Frochot de l'INRA et les membres de l'unité Croissance, production et qualité des bois pour m'avoir aidé dans l'étude des cernes de croissance, bien qu'une partie seulement des résultats figure dans ce rapport.

Enfin, je remercie vivement J.C. Rameau et J.F. Dobremez pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
-----------------------------	---

1^{ère} partie : INTRODUCTION

<u>I. INTERACTIONS ENTRE LES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES ET LA FLORE</u>	3
I.1 Une augmentation récente et généralisée des populations d'ongulés sauvages	3
I.2 La relation entre la densité animale et l'impact sur le milieu n'est pas linéaire	4
I.3 Déterminisme de l'exploitation du milieu par les grands herbivores sauvages	4
I.4 Le cas des écosystèmes forestiers	5
I.4.A Action de l'homme sur la flore et son exploitation par les grands herbivores	5
I.4.B Action des ongulés sauvages sur la flore	6
<u>II. LE TERRAIN D'ETUDE : LES HAUTES VOSGES</u>	9
II.1 Situation géographique et géologie	9
II.2 Quelques données pédologiques et climatiques	9
II.3 La flore et les groupements végétaux	11
II.3.A La flore	11
II.3.B Les groupements végétaux et stations forestières	12
II.4 Comportement et exigences écologiques: le hêtre, le sapin et l'épicéa	13
II.5 Dynamique forestière et sylvigénèse de la hêtraie-sapinière	15
II.6 L'influence de l'homme sur la dynamique forestière dans les Vosges	17
<u>III. LES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES DES HAUTES VOSGES</u>	19
III.1 Situation dans le massif vosgien	20
III.2 Utilisation de l'espace	21
III.3 Régime alimentaire	23
III.4 Impact sur la végétation des hêtraies-sapinières vosgiennes	24

2^{ème} partie : DEMARCHE ET METHODOLOGIE

<u>I. OBJECTIFS & DEMARCHE</u>	26
<u>II. MATERIEL & METHODE</u>	27
II.1 Sites d'étude	27
II.2 Sélection et échantillonnage des zones d'études	32
II.2.A Sélection des zones	32
II.2.B Echantillonnage	33
II.3 Choix des variables et recueil des données	33
II.3.A Sites A.Fa. et A.Fo	35
II.3.B Site A.Fo.70-90	40
II.4 Traitements statistiques	42
Illustrations	45

3^{ème} partie : TROIS SITES D'ETUDE

SITE A.FA.

<u>I. ETUDE DU SITE A.FA : RESULTATS</u>	46
I.1 Typologie de la régénération	46
I.2 Les facteurs du milieu.....	49
I.2.A Etude des liens entre les facteurs	49
I.2.B Etude des liens entre les variables du milieu et les types de régénération	50
<u>II. ETUDE DU SITE A.FA : DISCUSSION</u>	56
II.1 La régénération naturelle.....	56
II.2 La régénération et les conditions écologiques.....	58

SITE A.FO

<u>I. REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU : RESULTATS</u>	62
I.1 Types de régénération.....	62
I.2 Comparaison avec la typologie A.Fa.....	65
I.2.A Distribution des types de régénération et facteurs du milieu	65
I.2.B Comparaison inter-site de la distribution des types de régénération.....	67
I.2.C Comparaison inter-site du nombre de semis par essence et hauteur	68
I.3 Distribution des types de régénération dans l'arbre de décision A.Fa.	72
<u>II. REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU : DISCUSSION</u>	75
II.1 Les effets de l'abrouissement	75
II.2 Régénération et facteurs du milieu.....	77
<u>III. ABROUISSEMENT, REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU : RESULTATS</u>	78
III.1 Définition du niveau d'abrouissement des semis de sapin	78
III.2 Régénération abroutie et facteurs du milieu	81
III.2.A Discrimination des types à majorité de hêtres.....	82
III.2.B Discrimination des types à majorité de sapins et d'épicéas.....	85
<u>IV. ABROUISSEMENT, REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU : DISCUSSION</u>	90
IV.1 Synthèse des principaux résultats	90
IV.2 Le rôle des différents facteurs du milieu	90
IV.3 Hypothèses pour le site A.Fo. 70-90.....	94

SITE A.FO.70-90

<u>I. ETUDE DES JEUNES PEUPLEMENTS DU SITE A.FO.70-90 : RESULTATS</u>	96
I.1 Types de jeunes peuplements	96
I.2 Distribution des jeunes peuplements	99
I.3 Jeunes peuplements et facteurs du milieu.....	99
I.3.A Types de stations forestières	99
I.3.B Composition du peuplement parent.....	99
I.3.C Exposition.....	100
I.3.D Exposition et composition du peuplement parent.....	100
I.3.E Ancien couvert végétal	101
I.3.F Les travaux sylvicoles.....	102
I.3.G Evolution de l'importance de l'épicéa dans les jeunes peuplements	103

II. ETUDE DES JEUNES PEUPELEMENTS DU SITE A.FO.70-90 : DISCUSSION	104
II.1 Les types de jeunes peuplements.....	104
II.2 Le rôle des facteurs du milieu	105
II.2.A Le type de stations forestières.....	105
II.2.B La composition du peuplement parent et l'exposition.....	106
II.2.C Le couvert végétal.....	106
II.3 Evolution de l'abondance de l'épicéa	108
II.4 Synthèse.....	108

4^{ème} partie : SYNTHESE - DISCUSSION - CONCLUSION - PERSPECTIVES

I. SYNTHESE	109
II. DISCUSSION	111
II.1 Les atouts du sapin face à l'abroustissement.....	112
II.1.A La nature du couvert végétal.....	113
II.1.B La reprise de la croissance	113
II.2 Exploisons le caractère sciaphile du sapin pour en assurer le renouvellement	115
II.3 Quel gestion pour la hêtraie-sapinière accueillant des grands herbivores?.....	118
III. CONCLUSION	119
IV. PERSPECTIVES	121

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	123
ANNEXES.....	138
SUMMARY	153

INTRODUCTION GENERALE

Plusieurs territoires à travers le monde connaissent depuis quelques décennies l'expansion de certaines espèces d'ongulés sauvages, notamment en milieu forestier. Cette situation a conduit nombre de biologistes et gestionnaires à s'interroger sur le maintien de la richesse végétale dans les milieux activement colonisés par ces grands herbivores. Les travaux ainsi suscités dans divers domaines montrent que les grands herbivores et les plantes sont en interaction constante, en relation avec la biologie des animaux comme des végétaux et avec leur habitat. Les prélèvements de phytomasse et leurs conséquences pour la flore sont ainsi variables dans l'espace et le temps, et l'impact des animaux sur la végétation est souvent difficile à prévoir (Huntly, 1991; Gill, 1992a ; Putman, 1994; Hobbs, 1996; Kuiters *et al.*, 1996; Gill et Beardall, 2001; Harmer, 2001). Afin d'appréhender le jeu de ces interactions et leur issue possible, il est nécessaire de mener des études qui intègrent de telles variations spatio-temporelles et évaluent leur influence sur l'évolution des communautés végétales.

Par sa vaste surface, son histoire sylvicole et cynégétique, le massif vosgien représente un terrain d'étude propice à ce type de recherches, offrant au chercheur un éventail de forêts à différents degrés de colonisation par les grands herbivores. Les changements de gestion des forêts depuis deux siècles, en faveur des résineux, et plus récemment celle des ongulés sauvages pour en augmenter les populations, ont semble-t-il rendu difficile la cohabitation entre ces deux composantes de l'écosystème forestier. En effet, depuis le début des années 70, les gestionnaires forestiers constatent une tendance à la raréfaction du sapin dans la régénération naturelle des hêtraies-sapinières et à son remplacement par des espèces moins consommées comme le hêtre ou l'épicéa. La présente étude porte sur un des principaux paramètres en jeu : la consommation du sapin par le cerf et le chevreuil. Elle a pour objectif de déterminer l'influence de cet abrouissement parmi un ensemble de conditions physiques et végétales également susceptibles d'agir sur la composition de la régénération et des jeunes peuplements qui en seront issus. Elle est menée dans des hêtraies-sapinières en cours de renouvellement, et qui accueillent différents niveaux de populations de cervidés.

Le présent rapport s'articule autour de quatre grandes parties :

- ⇒ La première est consacrée 1) aux mécanismes en jeu dans les interactions entre les grands herbivores sauvages et la flore, 2) aux Hautes Vosges et aux hêtraies-sapinières, 3) aux habitudes alimentaires et d'occupation de l'espace chez le cerf et le chevreuil en milieu forestier.
- ⇒ Sur la base de ces connaissances sur la nature des interactions, sur le milieu et sa grande faune, j'ai opté pour une approche synchronique dont la méthodologie est présentée dans la seconde partie.

- ⇒ L'étude s'est déroulée au rythme de trois saisons de terrain, réalisées dans des forêts différant par leur histoire faunistique. Les résultats sont successivement présentés et discutés dans la troisième partie.
- ⇒ Une synthèse des principaux résultats, suivie d'une réflexion globale sur la gestion et le renouvellement des hêtraies-sapinières avec cervidés sont proposées dans la quatrième partie.

1^{ère} partie

INTRODUCTION

I INTERACTIONS ENTRE LES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES ET LA FLORE

Nous verrons dans ce chapitre que la pression exercée par les grands herbivores sur la flore et les conséquences sur la composition spécifique ne dépendent pas seulement du nombre d'animaux présents, mais sont le résultat des interactions entre de nombreux éléments de l'écosystème dont ils font partie.

I.1 Une augmentation récente et généralisée des populations d'ongulés sauvages

Au cours du 20^{ème} siècle, plusieurs pays à travers le monde ont vu les populations de certaines espèces d'ongulés sauvages augmenter de manière spectaculaire. Les raisons en sont multiples. Les densités d'ongulés sauvages ont partout été manipulées par la réglementation de la chasse, l'apport de nourriture, l'introduction ou la réintroduction d'espèces, la création de réserves, ceci dans un contexte le plus souvent très appauvri en grands carnivores. De manière moins directe interviennent aussi les changements dans les pratiques agricoles et forestières depuis la dernière guerre mondiale. Elles ont globalement évolué vers une gestion plus intensive du paysage, avec l'abandon et l'enfrichement de terrains peu productifs ou isolés. Dans le nord des Etats-Unis par exemple, la conversion massive des forêts anciennes en jeunes forêts d'exploitation a créé des habitats riches en ressources alimentaires pour les grands herbivores (Jones *et al.*, 1993; Rooney, 2001). En France, tout comme dans bien d'autres forêts européennes, des conversions similaires ont eu lieu en montagne, le plus souvent à partir de forêts gérées jusque-là de manière relativement extensive (Motta, 1996). Les grands herbivores sauvages des montagnes françaises (cerf *Cervus elaphus*, chevreuil *Capreolus capreolus*, mouflon de Corse *Ovis ammon musimon*, bouquetin des Alpes *Capra ibex ibex*, chamois *Rupicapra rupicapra* et isard *Rupicapra pyrenaica*) ont aussi été favorisés par la politique d'augmentation des populations avec la création du plan de chasse en 1963 (obligatoire en 1978), les introductions et réintroductions, et la protection de certains territoires (Spitz, 1998). Dans les plaines de France, ce sont surtout les progrès réalisés en technique agricole qui ont amélioré l'environnement de la grande faune. Ainsi, les grandes cultures céréalières d'Alsace constituent des sources importantes de nourriture pour les chevreuils, cerfs, daims et sangliers. Le chevreuil s'est adapté de manière étonnante à ce nouveau type de milieu, en modifiant son organisation sociale pour adopter un mode de vie grégaire alors qu'il est plutôt solitaire en forêt (Maublanc *et al.*, 1987; Gerard *et al.*, 1995). A cela s'ajoute le caractère beaucoup plus paisible des campagnes, conséquence d'une forte diminution de la population rurale active. Placée dans des conditions si favorables, une espèce avec un taux d'accroissement potentiellement élevé, comme le chevreuil par exemple (accroissement de 35% à 40% par an d'après Roucher, 2002) constitue rapidement une population importante.

I.2 La relation entre la densité animale et l'impact sur la flore n'est pas linéaire

En nombre limité les ongulés n'entraînent pas de modifications notables du milieu végétal. Ce n'est que lorsque les densités augmentent qu'ils finissent par avoir un effet notoire sur leur habitat, et en milieu exploité par l'homme les prélèvements qu'ils effectuent sur la végétation contrarient souvent les objectifs de production agricole ou sylvicole. Il est cependant reconnu que le nombre d'ongulés sauvages n'est pas le seul élément en cause. Par exemple, certaines forêts accueillent un nombre important de cervidés sans pour autant que les jeunes arbres soient sévèrement endommagés (Welch *et al.*, 1991; Putman *et al.*, 1994), ou la santé de la population animale déclinante (Loudon, 1987 dans Gill *et al.*, 1996). Soulignons également qu'une diminution du nombre d'animaux ne réduit pas forcément d'autant la consommation des plantes les plus sollicitées (Guthörl, 1994; Gossow, 1986 dans Reimoser et Gossow, 1996). Le problème éventuel de cohabitation entre les grands herbivores et certaines espèces de plante n'est donc pas uniquement lié à l'abondance des premiers mais implique des mécanismes plus complexes, déterminant la façon dont les animaux utilisent leur habitat et en exploitent les ressources.

I.3 Déterminisme de l'exploitation du milieu par les grands herbivores sauvages

La sélectivité alimentaire qui découle de la biologie de chaque espèce est un facteur clé des interactions ongulés sauvages/milieu. Elle est directement liée à certains attributs physiologiques ou morphologiques, variables au cours de l'année : repousse des bois, gestation et lactation, croissance... Elle dépend également des besoins énergétiques liés à la masse corporelle et au type de système digestif, de la capacité à atteindre les aliments et du temps disponible pour la recherche et la consommation de nourriture (Martin et Klein, 1984 ; Senft *et al.*, 1987). Je citerai ici le travail de Hofmann (1989), souvent pris en référence pour sa classification des ruminants en fonction de traits morphologiques comme la forme et la taille des dents, du museau, des glandes salivaires, de l'appareil digestif. Il situe chaque ruminant sur une échelle allant des "brouteurs" (en anglais, *browsers*) aux "pâtisseurs" (*grazers*). Les premiers sélectionnent un matériel végétal le plus énergétique et digeste, riche en contenus cellulaires et pauvre en fibres (feuilles, bourgeons, plantes ligneuses) et les derniers sont mieux adaptés à un matériel riche en fibres et donc pauvre en énergie (herbes). Entre les deux extrêmes se situent les ongulés adaptés aux deux types de régimes et sont dits "opportunistes" (*intermediate feeders*). L'ongulé européen le plus sélectif est le chevreuil, alors que le bison et l'aurochs se situent à l'autre extrémité du classement, le cerf étant de type intermédiaire.

Toutefois, la sélectivité alimentaire ne dépend pas uniquement des caractéristiques propres à l'animal mais aussi de la composition spécifique de la flore dont il dispose (Boiseaubert et

Boutin, 1988; Holand et Staaland, 1992; Augustine et McNaughton, 1998; Hörnberg, 2000). Il a ainsi été observé que la consommation hivernale du sapin par les cerfs et chevreuils des Vosges gréseuses est liée à la raréfaction des graminées et de la ronce (Klein et St Andrieux, 2001). Le sapin est également moins abroué par le chevreuil si il se développe avec des semis de frêne, d'érable sycomore et de sorbier des oiseleurs, plutôt qu'avec des semis de hêtre ou d'épicéa (Eiberle et Bucher, 1989). Ce que propose l'environnement à l'herbivore agit donc directement sur ses choix alimentaires, mais aussi sur l'utilisation de l'habitat dans son ensemble. Les modalités d'exploitation du milieu par une espèce sont en effet le fruit de compromis entre les besoins énergétiques, sociaux, sécuritaires et thermiques auxquels il doit répondre. Ainsi, le chamois tolère des températures bien plus basses que le chevreuil et la nécessité de trouver des abris thermiques en hiver est moins contraignante pour le premier. De plus, le maintien de l'implantation du fœtus chez la chevrette dépend largement des conditions hivernales (Pépin *et al.*, 1991; Hewison, 1993 dans Putman *et al.*, 1996). Dans un autre domaine, celui des besoins hydriques, le chevreuil se contente de l'eau contenue dans la nourriture alors que le cerf a besoin de points d'eau pour s'abreuver. Plus les ongulés sont amenés à se déplacer pour rejoindre ces zones vitales et plus le coût énergétique induit doit être compensé par des prélèvements alimentaires sur la flore. Si ces endroits sont rares, les animaux ont tendance à s'y concentrer, exploitant intensivement la flore et piétinant le sol.

1.4 Le cas des écosystèmes forestiers

1.4.A Action de l'homme sur la flore et son exploitation par les grands herbivores

Il est fréquent dans les zones de montagne que les écosystèmes forestiers aient été profondément transformés par l'homme, modifiant les niveaux de ressources alimentaires pour la faune. La gestion forestière a une influence majeure sur l'habitat des ongulés car elle détermine en grande partie la qualité, la quantité et la dispersion de la nourriture, mais aussi des zones refuges nécessaires à la protection thermique et à la quiétude (Putman, 1996; Parlt *et al.*, 2002).

Tous les écosystèmes forestiers n'offrent pas les mêmes niveaux de richesse alimentaire aux ongulés, les forêts décidues ou mixtes étant trophiquement plus riches que les forêts résineuses (Homolka, 1990 dans Babad, 1997; Jedrzejewska *et al.*, 1994; Gonzalez et Pépin, 1996). Cependant, bon nombre de forêts décidues ou mixtes d'Europe ont été transformées en forêts résineuses artificielles. Un cas très fréquent, et qui concerne de près les Vosges, est celui des hêtraies-sapinières transformées en plantations d'épicéa. Ces forêts artificialisées sont sensibles à la présence de grands ongulés et on y observe davantage de dommages sur les espèces cultivées que dans le cadre d'une sylviculture moins dénaturante (Reimoser et Gossow, 1996). Dans les jeunes plantations ou les coupes à blanc, l'absence de canopée provoque le développement rapide d'une végétation variée et abondante, ce qui attire les

animaux et engendre une surexploitation de la flore herbacée comme ligneuse (Lyon et Jensen, 1980; Kay, 1993; Johnson *et al.*, 1995). Par ailleurs, cette végétation proliférante est souvent un frein à l'implantation des semis, et des travaux de préparation ou d'entretien du sol peuvent être réalisés, réduisant l'offre alimentaire alternative aux jeunes arbres (Guibert *et al.*, 1992). Même avec des pratiques sylvicoles moins brutales, les grandes surfaces en cours de régénération présentent toujours une forte valeur alimentaire et refuge, mais pour une durée relativement courte car elles évoluent rapidement vers des phases arbustives de faible intérêt (Daburon, 1974; Gill *et al.*, 1996; Kuiters *et al.*, 1996). La proportion des zones jeunes et trophiquement riches est donc limitée dans le temps et l'espace, ce qui incite les animaux à s'y concentrer.

Ces inconvénients ne se rencontrent pas dans un autre type de gestion forestière, qui est celui de la futaie irrégulière ou jardinée. Les points essentiels d'une telle gestion sont le renouvellement des forêts par voie naturelle et le prélèvement individuel ou par petits groupes des arbres matures. La nourriture, incluant les jeunes arbres, est plus abondante et dispersée que dans le système d'exploitation précédent, et la forêt plus résistante à la présence des ongulés (Mayer, 1981 dans Oldeman, 1990; Reimoser et Gossow, 1996; Klein *et al.*, 1999; Motta, 1999; Lakière *et al.*, 2001).

I.4.B Action des ongulés sauvages sur la flore

Rappelons que les grands herbivores ne sont pas les seuls à agir sur la végétation forestière en phase de renouvellement, loin de là. Dans les trouées, berceau de la dynamique forestière, les jeunes formations végétales sont soumises aux événements climatiques (gel, sécheresse, pluies), à divers phytophages attirés par la biomasse végétale (insectes, rongeurs, mammifères), et à la compétition inter et intraspécifique. Ces processus, d'autant plus discrets que la trouée est petite, peuvent susciter une mortalité importante parmi les plantes (Oldeman, 1990). Les ongulés ne sont donc qu'un facteur parmi d'autres dans l'évolution de la trouée, agissant sur le tapis végétal de diverses manières. Très en amont, ils favorisent la dissémination des propagules lors des déplacements, par zoochorie, et peuvent créer des sites de germination en piétinant et en grattant le sol. Dans les trouées, ils modifient les relations plante à plante, le plus souvent en réduisant les densités ou les facultés compétitives des plus consommées, favorisant alors les autres espèces végétales. Pour les espèces qui poussent au delà de 1,50 à 2m de hauteur, la période critique d'abroutissement est passée une fois ce seuil atteint. Les jeunes arbres peuvent alors être utilisés par les cervidés pour frotter leurs bois dans le cadre de comportements territoriaux ou pour se débarrasser de leurs velours, arrachant l'écorce voire même cassant la plante. Enfin, lorsque le diamètre de l'arbre est plus conséquent l'écorce peut être partiellement prélevée, généralement dans un but alimentaire. Ces trois activités - abroutissement, frottis et écorçage - peuvent sérieusement endommager les jeunes arbres et provoquer leur mort, réduisant l'abondance relative des espèces les plus touchées

(Gill, 1992a et 1992b). La présente étude est axée sur l'abrouissement et ses conséquences sur la composante arborescente de l'écosystème forestier.

Les revues récentes d'Augustine et McNaughton (1998) pour les forêts boréales et tempérées, de Rooney (2001) sur la situation aux Etats-Unis, et de Gill et Beardall (2001) en Europe, indiquent qu'une modification de la composition spécifique arborescente liée à la sélectivité alimentaire est un trait général des interactions plantes/ongulés sauvages. Bien qu'un abrouissement modéré puisse parfois stimuler la croissance des plantes (Verkaar, 1986; Edenius *et al.*, 1993; Putman, 1994; Papatheodorou *et al.*, 1993 dans Babad, 1997), la modification de la composition s'opère le plus souvent au détriment des espèces consommées. L'abrouissement agit au niveau de l'installation, de la croissance et de la survie des arbres. Les animaux consomment parfois la totalité du semis, entraînant ainsi sa disparition, ou bien limitent sa croissance en hauteur par abrouissement du bourgeon apical, ou encore ralentissent la production photosynthétique par abrouissement des bourgeons latéraux et des feuilles. En cas d'abrouissement non létal, les arbres, ralentis dans leur croissance, sont désavantagés dans la compétition pour les ressources et souvent étouffés par leurs concurrents. Des mécanismes de compensation entrent alors en jeu. En effet, les prélèvements de biomasse induisent souvent des changements physiologiques et morphologiques chez les plantes, variables en fonction des espèces et des conditions écologiques (Huntly, 1991; Augustine et McNaughton, 1998; Duncan *et al.*, 1998; Gill et Beardall, 2001). Dans un milieu riche, favorable à la production de biomasse, la plante tente en général de conserver son potentiel de croissance. Elle peut pour cela fabriquer des réitérats, répétition totale ou partielle de l'architecture héréditaire de la plante à partir de méristèmes restés jusque-là latents. Surtout étudiés chez les ligneux, ces réitérats présentent en général une position verticale et poussent plus rapidement qu'une branche, ce qui permet une réparation rapide des traumatismes et une reprise de la croissance (Oldeman, 1974, 1990). La plante peut également allouer davantage de carbone à ses tissus aériens (feuilles essentiellement) que souterrains. Cette réallocation des ressources permet d'augmenter le taux de photosynthèse des feuilles non prélevées, ou de produire davantage de feuilles et étendre sa couronne pour rester compétitive (Huntly, 1991). Dans un environnement peu productif, où la possibilité de remplacer la biomasse est limitée par le manque de ressources, les plantes présentent plutôt une stratégie d'évitement de l'abrouissement. Elles peuvent par exemple produire un grand nombre d'épines ou de composants secondaires qui réduisent leur digestibilité (Bryant *et al.*, 1983; Maizeret *et al.*, 1991; McArthur *et al.*, 1993). Ces réponses des plantes à l'abrouissement, et de la communauté végétale dans son ensemble - que ce soit en terme de composition ou de structure - sont en retour intégrées par les grands herbivores sauvages lors de la sélection de zones de nourrissage, d'espèces et d'individus à consommer.

La pression d'abrouissement exercée par les grands herbivores sur une espèce végétale et les conséquences sur la composition sont ainsi en relation avec de nombreux facteurs biotiques et abiotiques de l'écosystème forestier. Les principaux éléments et interactions impliqués sont représentés de manière simplifiée dans le schéma 1.

Schéma 1: Principaux éléments et interactions impliqués dans les relations entre les grands herbivores sauvages et la végétation forestière

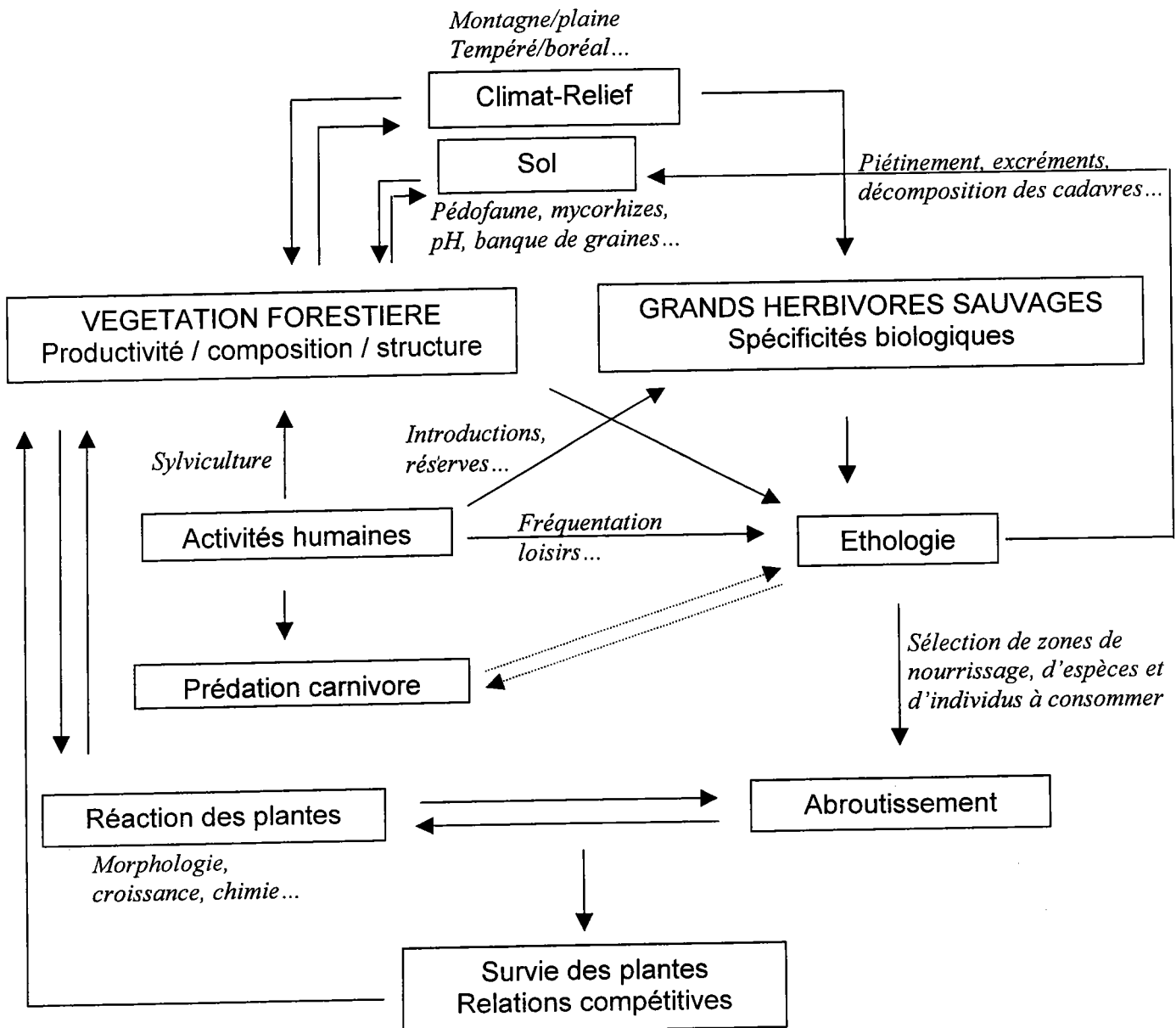


Schéma 1 : Les interactions entre les grands herbivores sauvages et la prédation par les grands carnivores sont quasi-inexistantes dans le système étudié suite à l'extermination des prédateurs (voir dans cette 1^{ère} partie le chapitre III.1).

II LE TERRAIN D'ÉTUDE : LES HAUTES VOSGES

II.1 Situation géographique et géologie

Le massif vosgien se situe au nord-est de la France (latitude 47°40 à 48°50 nord, longitude 6°40 à 7°30 est) et culmine au Ballon d'Alsace à 1424 m d'altitude. Le massif est composé de deux ensembles géologiques distincts (carte 1): les Vosges gréseuses dans sa moitié nord, incluant la région des Basses Vosges, ou Vosges du nord, et les Vosges moyennes. Les Vosges cristallines, ou granitiques, correspondant à la moitié sud du massif, sont également appelées Vosges du sud ou Hautes Vosges. La région étudiée se situe sur le versant occidental des Vosges cristallines, dans sa partie lorraine. Les recherches se sont centrées sur les territoires communaux ou domaniaux de Thiéfosse, le Thillot, Rupt sur Moselle, Cornimont, Ventron, Vologne, Anould, Gerbéal, Fraize, Plainfaing, la Haute Meurthe, Ban sur Meurthe-Clefcy et Gérardmer. Ces territoires s'inscrivent dans un trapèze de près de 760 km² (carte 1).

II.2 Quelques données pédologiques et climatiques

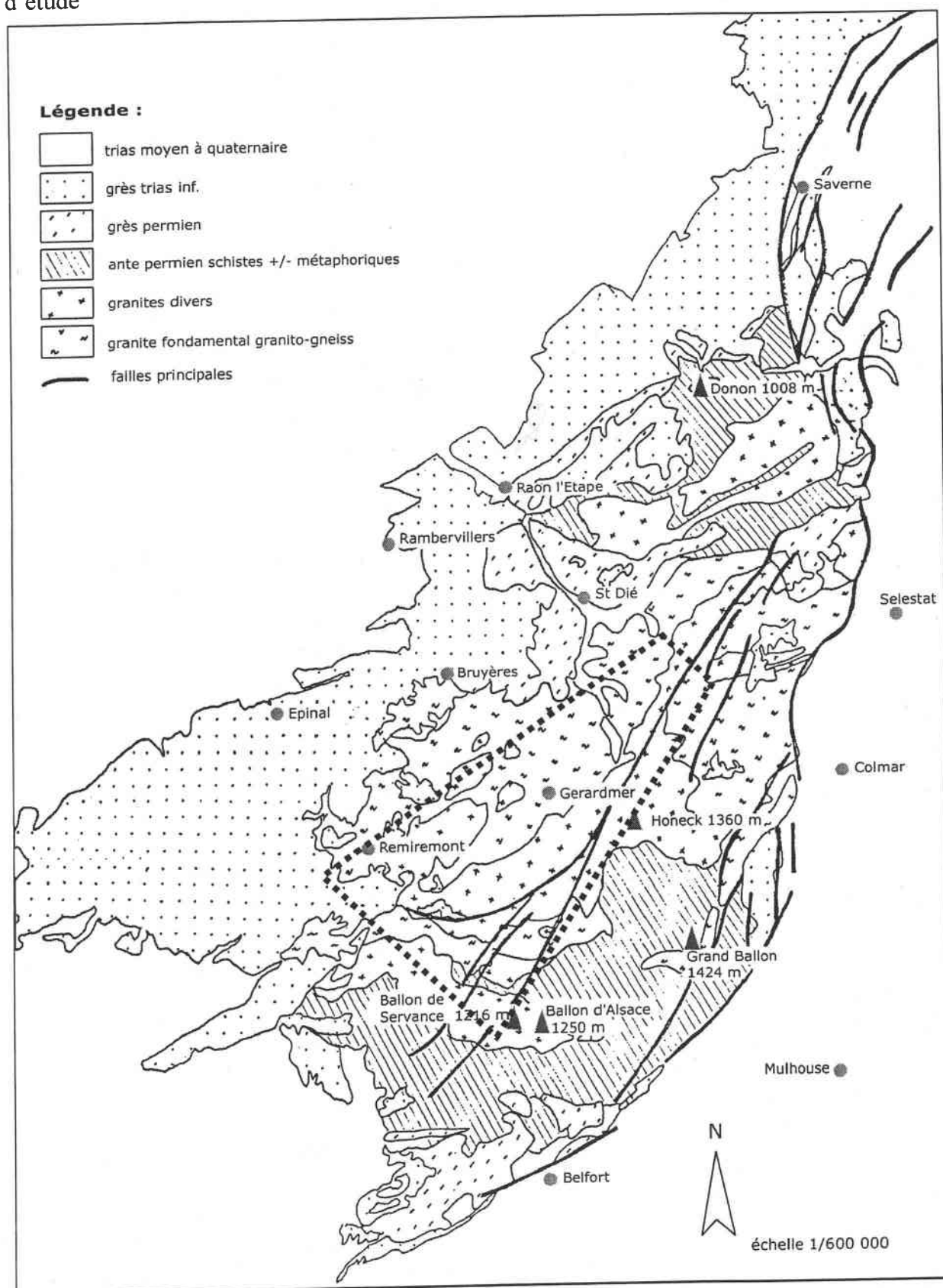
Les sols issus de l'altération du granite et des roches métamorphiques peuvent être classés en trois groupes, en fonction de leur richesse trophique (Souchier, 1971 dans Drapier, 1991). Les recherches bibliographiques de Morlot (1986) permettent de préciser leur localisation topographique :

- ⇒ les sols brunifiés, les plus riches: bruns colluviaux en bas de versant à forte pente, et bruns acides sur les pentes, très répandus dans les Vosges cristallines,
- ⇒ les sols podzolisés, appauvris en éléments minéraux et en fer par lessivage: bruns ocreux fréquents sur les plateaux et hauts de pentes, et ocres podzoliques. Ces deux types constituent la transition entre les sols brunifiés et les sols podzoliques et podzols, les plus lessivés et acides, peu représentés dans les Hautes Vosges.
- ⇒ les rankers, sols superficiels plus ou moins acides, inféodés aux fortes pentes et aux altitudes les plus élevées.

A ces trois groupes il faut ajouter les sols hydromorphes (série des gley), peu fréquents.

Le climat est tempéré froid avec des moyennes annuelles de température de 8,5°C à 400 m d'altitude et de 4°C à 1200 m, avec un écart de 17°C entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet). Les premières gelées apparaissent en moyenne en octobre et les dernières en avril-mai. La saison de végétation ne dure donc que quatre à cinq mois à l'étage montagnard, trois sur les crêtes. Les chutes de neige sont fréquentes de novembre à avril, d'autant plus que l'altitude est élevée. L'influence océanique est marquée par une pluviosité importante, répartie tout au long de l'année. Supérieure à 1000 mm partout dans le massif elle atteint 2000 mm sur les crêtes. Plus particulièrement pour les Hautes Vosges, je citerai Carbiener (1966) : « le climat des Hautes Vosges est plus alpestre que ne le laisserait prévoir l'altitude, et plus maritime que ne laisserait prévoir sa distance à l'océan ».

Carte 1: Carte géologique simplifiée des Vosges Moyennes et Hautes Vosges et territoire d'étude



Carte 1 : d'après Morlot (1986). Le trapèze en pointillés représente la surface approximative concernée par l'étude.

II.3 La flore et les groupements végétaux

II.3.A La flore

Au carrefour des domaines centre-européen et atlantique, le cortège floristique des Vosges répond à différentes influences, d'autant plus dans les Hautes Vosges où l'altitude permet la présence d'espèces d'affinité montagnarde, voire boréo-montagnarde. D'après Morlot (1986), on y trouve surtout des plantes dont l'aire de répartition est l'Europe tempérée, comme le charme (*Carpinus betulus*), l'érable plane (*Acer platanoides*), l'épicéa (*Picea abies*), le framboisier (*Rubus idaeus*), l'airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea*), le sureau à grappes (*Sambucus racemosa*), la canche flexueuse et cespiteuse (*Deschampsia flexuosa* et *D. coespitosa*), la grande fétuque (*Festuca altissima*), ou le millet diffus (*Milium effusum*). L'influence atlantique se traduit par la présence d'espèces telles l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le hêtre (*Fagus sylvatica*), le frêne (*Fraxinus exelcior*), la callune (*Calluna vulgaris*), la ronce (*Rubus fruticosus*), la luzule des bois (*Luzula sylvatica*), ou la fougère mâle (*Dryopteris filix-max*). Des espèces montagnardes et boréo-montagnardes sont également présentes telles le sapin (*Abies alba*), le bouleau pubescent et verruqueux (*Betula pubescens* et *B. pendula*), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), le groseillier des Alpes (*Ribes alpinum*), la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) ou l'airelle des marais (*Vaccinium uliginosum*).

La hêtraie-sapinière représente la principale formation forestière des étages montagnard inférieur et montagnard moyen (environ de 500 à 950 m d'altitude), les étages montagnards supérieur et subalpin étant principalement occupés par la hêtraie d'altitude et les landes. Le versant oriental, moins arrosé que le versant ouest, est davantage occupé par le sapin, localement avec le pin sylvestre (Ozenda, 1994). *Fagus sylvatica* et *Abies alba* n'occupent toutefois l'étage montagnard que depuis quelques millénaires, favorisées par l'océanité croissante du climat durant l'Atlantique. Le hêtre et le sapin atteignent les Vosges vers 4000 ans BP, supplantant lentement la chênaie mixte, établie depuis près de 8 000 ans BP (Woillard, 1978; Gliemeroth, 1995 dans Schnitzler et Mercier, 2001). L'agressivité du hêtre repousse les feuillus montagnards tels que l'orme des montagnes (*Ulmus glabra*), le tilleul à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*), l'érable sycomore et plane (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*) dans des zones plus marginales, comme les éboulis. Le hêtre se mélange au chêne sous 500 m d'altitude (formation de la hêtraie-chênaie), et au dessus s'installe la hêtraie-sapinière (Rameau, 2001). L'épicéa atteint les Vosges vers 2700 BP et s'établit dans les milieux où le hêtre et le sapin sont absents ou peu compétitifs : les bords de tourbières, les éboulis instables et les vallées encaissées où s'accumulent le froid et l'humidité (Ellenberg, 1988 ; Rameau, 1987).

II.3.B Les groupements végétaux et stations forestières

Le groupement végétal dominé par le hêtre et le sapin est classé dans l'ordre des *Fagetalia sylvaticae*. Dans l'alliance du *Fagion sylvaticae*, la sous-alliance *Eu-Fagenion* (Oberdorfer, 1957) décrit les hêtraie-sapinières acidoclines à neutrophiles. Dans l'alliance *Luzulo luzuloidis-Fagion sylvaticae*, la sous alliance *Luzulo luzuloidis-Fagenion sylvaticae* (Tüxen, 1954) décrit les hêtraie-sapinières acidiphiles. Les associations qui ont fourni des éléments d'étude pour ce travail sont au nombre de trois. Deux appartiennent à l'*Eu-Fagenion* : hêtraies et hêtraie-sapinières *Mercurario-Abietetum* sur sols bruns eutrophes à mésotrophes, et *Festuca altissimae-Abietetum* sur sols à mull mésotrophe à acide. La troisième appartient au *Luzulo luzuloidis-Fagenion sylvaticae*: *Luzulo luzuloides-Fagetum* évoluant sur sols à moder, dysmoder ou mull acides, filtrants et pauvres en éléments minéraux assimilables.

On trouve également à l'étage montagnard, des groupement plus marginaux localisés dans les éboulis, les anciennes tourbières, ravins et fonds de cirque glaciaires. Il s'agit des sapinières hyperacidiphiles et hygroacidiphiles à sphaignes et des pessières tourbeuses ou sur blocs (alliance du *Piceion excelsae*), des érablières sur éboulis à orme, frêne et tilleul (alliance du *Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani*), et des forêts de pins (alliance du *Deschampsio flexuosae-Pinion sylvestris*).

Une approche complémentaire à la description phytoécologique des groupements végétaux est fournie par les catalogues de stations. La station précise les conditions écologiques locales dans lesquelles sont rencontrés les différents groupements. Par définition, "une station correspond à une surface de taille variable, homogène dans ses conditions écologiques, c'est à dire la topographie, le mésoclimat, la composition et la structure verticale de la végétation spontanée, et le sol. En terme de sylviculture la station forestière peut justifier une pratique sylvicole précise avec laquelle on s'attend à une productivité comprise entre des limites connues pour une essence donnée. Un type de station forestière englobe un ensemble de stations possédant à peu près les mêmes caractéristiques floristiques, écologiques et dynamiques". Ces définitions sont issues de Rameau (1987) et toujours d'actualité.

En reprenant les typologies d'Oberti (1990) et de Morlot (1986), Madesclaire *et al.* (non daté) ont conçu un guide pour l'identification des stations dans les Vosges cristallines lorraines. Il décrit dix-neuf types de stations dont six concernent la hêtraie-sapinière:

⇒ La hêtraie-sapinière mésohygrophile (hêtraie-sapinière à hautes herbes). Peu fréquente et peu étendue, elle est restreinte aux zones de suintement ou d'écoulement, sur sol temporairement inondé et humide toute l'année. Trop peu représentée, elle n'est pas intégrée dans la présente étude.

⇒ La hêtraie-sapinière mésoneutrophile à neutrophile à Mercuriale pérenne (*Mercurialis perennis* L.) (hêtraie sapinière sur sol riche). Rare et peu étendue, elle est le plus souvent

localisée en bas de versant et sur versant en creux, sur sol profond, meuble et souvent caillouteux.

- ⇒ La hêtraie-sapinière neutroacidophile à Fétuque des bois (*Festuca altissima* All.) (hêtraie-sapinière sur sol assez riche). Très fréquente et très étendue.
- ⇒ La hêtraie-sapinière mésoacidophile à acidophile à Fétuque des bois (*Festuca altissima* All.) (hêtraie sapinière sur sol peu acide). Très fréquente et étendue, elle est localisée sur plateau, replat ou versant.
- ⇒ La hêtraie-sapinière acidophile doux à Luzule blanchâtre (*Luzula luzuloides* Lam.) à acidophile à Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa* L.) (hêtraie sapinière sur sol acide). Fréquente et étendue, elle est rencontrée dans toutes les situations de relief à l'exception des bas de versant et fonds de vallon.
- ⇒ La hêtraie-sapinière acidophile stricte à Myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.) (hêtraie sapinière sur sol très acide). Peu fréquente et peu étendue, elle est rencontrée dans toutes les situations de relief à l'exception des bas de versant et fonds de vallon.

II.4 Comportement et exigences écologiques majeures des trois principales espèces de l'étude: le hêtre, le sapin et l'épicéa

La répartition géographique et l'abondance des trois essences en Europe démontrent leur large amplitude écologique vis à vis du climat, des substrats et des sols (Ellenberg, 1988). Le principal facteur limitant leur présence est la pluviométrie, généralement supérieure à 600 mm pour le hêtre et l'épicéa, et à 800 mm pour le sapin. Des précipitations réparties de manière assez homogène tout au long de l'année sont indispensables, ces essences étant sensibles aux sécheresses estivales (Duchauffour, 1953 ; Becker, 1981). L'altitude limite le développement du sapin, traduisant sa plus grande sensibilité au gel (Rameau, 1987 ; Ellenberg, 1988).

Abies alba, *Fagus sylvatica* et *Picea abies* sont toutes trois classées par Brzeziecki et Kienast (1994) parmi les espèces *competitive stress tolerators*, groupe intermédiaire entre les espèces hautement compétitives en dehors des extrêmes climatiques et édaphiques (*competitors*), et les espèces les plus tolérantes aux stress (*stress tolerators*). Les premières – par exemple le frêne ou l'érable sycomore - monopolisent les ressources par une croissance rapide vers une grande taille et un développement aérien et souterrain prononcé. Leur hauteur et la largeur de la couronne augmentent par ailleurs la distance de dispersion des graines. Les secondes – comme l'if *Taxus baccata* ou le pin cembro *Pinus cembra* – occupent les espaces tels l'étage subalpin pour le pin, où la période de végétation est très brève et les températures hivernales extrêmes. On les trouve également dans les habitats très pauvres en ressources – eau, lumière, minéraux - et une faible vitesse de croissance est de règle, même dans de meilleures conditions environnementales. Ils vivent longtemps, notamment grâce à un investissement

important dans les mécanismes de défense contre les insectes et les champignons (cause de la surexploitation fréquente de l'if dont le bois est naturellement toxique). Le hêtre, le sapin et l'épicéa ont une croissance lente dans les premières phases de la vie, investissant beaucoup d'énergie dans le développement du système racinaire et les mécanismes de défense. Ultérieurement, ils sont capables d'accroître leur taux de croissance, et par leur grande taille à l'âge adulte et leur résistances aux agents biotiques et abiotiques, ils dominent la canopée pour de longues périodes. Selon Korpel (1982), en Slovaquie, le sapin a une durée de vie de 350 à 400 ans, l'épicéa de 300 à 350 et le hêtre de 200 à 250 ans. L'épicéa se distingue du sapin et du hêtre notamment par une moindre tolérance à l'ombre et une capacité colonisatrice des milieux ouverts supérieure. Elle lui est conférée en premier lieu par la légèreté de ses graines et les ailes dont elles sont munies. La semence de sapin est morphologiquement semblable mais la graine moins légère limite la dissémination (Tan, 1988). La dispersion des graines lourdes du hêtre est assurée uniquement par les animaux, ou la topographie en cas de forte pente. Les conditions écologiques du site d'accueil des semences déterminent les taux de germination, de croissance et de survie des semis. L'hygrométrie élevée de l'air et du sol est déterminante pour les trois espèces pendant les premières années de leur vie (Tan, 1988 ; Peters et Poulson, 1994 ; Camaret, 1997). La pluviosité élevée des Hautes Vosges leur assure globalement une alimentation suffisante sauf en cas de sécheresse, qui affecte également la croissance des arbres adultes (Drapier, 1985 ; Rolland, 1993 ; Becker *et al.*, 1994 ; Desplanques *et al.*, 1998). Le caractère davantage héliophile du jeune épicéa contrebalance toutefois son besoin en eau. Le développement de toute espèce végétale nécessite bien entendu de la lumière, mais le hêtre et surtout le sapin sont particulièrement tolérants à l'ombre et capables de vivre des décennies en sous-bois peu éclairé. Par contre, la croissance racinaire de l'épicéa souffre en sous-bois d'un manque d'ensoleillement (Camaret, 1997), et ne peut alors assurer une alimentation hydrique optimale. L'épicéa est par ailleurs le premier à maximiser sa croissance apicale avec la lumière. A l'âge de deux ans son optimum de croissance se situe en moyenne à 50% d'éclairement relatif et atteint 100% à dix ans. Pour le sapin et le hêtre, l'optimum à deux ans est de 25% et atteint 100% seulement à quinze ans chez le sapin (Aussenac et Ducrey, 1978). L'épicéa est donc plus compétitif lors de grandes ouvertures dans la canopée alors que le sapin a de meilleures performances photosynthétiques dans les petites trouées (Grassi et Bagnaresi, 2001). L'augmentation de la quantité d'eau et de lumière qui arrivent au sol suite à une ouverture dans la canopée profite également à la végétation herbacée concurrente qui s'installe rapidement. La grande Luzule ou la Canche flexueuse, espèces répandues dans la hêtraie-sapinière acidiphile, constituent souvent un tapis dense et épais que la racine des semis peut difficilement pénétrer (Drapier, 1983, 1985). La grande Fétuque peut inhiber le développement racinaire des jeunes sapins par voie allélopathique (Becker et Bennett, 1980 dans Drapier, 1985). Ces phénomènes de compétition chimique utilisent différents vecteurs (Dobremez *et al.*, 1995), et Drapier (1983) a mis en

évidence, dans les Vosges, le rôle du type d'humus dans un phénomène d'autotoxicité du sapin pour ses propres semis. Les eaux gravitaires issues des pluvio-lessivats inhibent le développement racinaire des semis dans des humus de type mull acide, phénomène non opérant dans des humus de type mor-moder. Pour l'épicéa, Pellissier (1993) et Ponge *et al.* (1994) montrent dans les Alpes une inhibition de la croissance racinaire des semis provoquée par les pluvio-lessivats de la Myrtille. Brunner *et al.* (1999) observent par ailleurs que la croissance et la survie des épicéas sont d'autant plus difficiles que l'acidité de l'humus augmente, phénomène également rapporté pour le hêtre (Le Tacon, 1981; Ljungström et Stjernquist, 1995).

L'ensemble de ces paramètres environnementaux, plus ou moins favorables aux différentes essences, s'intègrent dans le contexte bien plus large qu'est celui de la dynamique forestière.

II.5 Dynamique forestière et sylvigénèse de la hêtraie-sapinière

Une grande littérature s'est accumulée ces dernières décennies sur les mécanismes naturels de la sylvigénèse, mettant notamment l'accent sur les relations étroites liant les communautés végétales et animales aux impacts climatiques et géologiques (White, 1979; Shugart, 1984; Runkle, 1985 dans Walter, 2002; Oldeman, 1990; Peterken, 1996; Walter, 2002). C'est en effet le plus souvent à partir d'impacts tels que le vent ou l'incendie (entre autres) que se créent les chablis, moteur de la sylvigénèse. Notons toutefois que la mort d'un arbre, sans pour autant qu'il chute, est un facteur suffisant pour que la sylvigénèse se réalise. L'évolution ultérieure de ces chablis - éco-unités selon le terme d'Oldeman - dépend de leurs dimensions de départ, des relations entre les différents compartiments de l'écosystème (populations végétales, animales, fongiques et bactériennes), et de l'héritage biologique. Ce dernier englobe le potentiel végétatif - plantes ayant survécu à la chute des arbres, y compris les semis -, le potentiel séminal - contenu dans le sol sous forme de banque de graines ou venant des éco-unités voisines -, ainsi que les caractéristiques du sol, de la litière et de la pédofaune. En raison de sa complexité structurale, l'écosystème forestier peut s'appréhender à différents niveaux hiérarchiques interactifs, de l'arbre à l'éco-unité et à la mosaïque forestière. Sans détailler ici les principes de dynamique forestière, notons que l'unité de base - l'éco-unité - évolue en quatre phases majeures : innovation, aggradation, maturité, et sénescence. Cette évolution, ou sylvigénèse, est liée à des mécanismes variés de succession, largement dépendants des stratégies des espèces colonisatrices vis-à-vis des stress - ombrage, gel, sécheresse, prédation... - (Mayer, 1980 dans Oldeman, 1990; Leibenguth, 1982 dans Schnitzler *et al.*, à paraître ; Koop, 1989).

Les travaux effectués en hêtraie-sapinière primaire démontrent la complexité structurale des mosaïques forestières, en fonction des régimes locaux de perturbation, essentiellement le

vent, et des conditions de pente et d'exposition (entre autres : Zukrigl *et al.*, 1963, Korpel, 1995 dans Schnitzler *et al.*, à paraître). Dans les sites de fond de vallon protégés des vents, la mosaïque forestière est constituée d'éco-unités de petites dimensions, parfois réduites à un ou deux arbres, et généralement à longue durée de vie. Le recrutement des espèces les plus tolérantes à l'ombre (hêtre, sapin, if) se fait dans des cheminées écologiques (définies par Oldeman, 1990). Celle-ci correspondent à d'étroites zones de lumière favorables à la reprise de la croissance, créées par l'effondrement d'un arbre de la voûte ou par la lente décrépitude d'un arbre dominant qui engendre des apports progressifs de lumière. Dans les deux cas, le renouvellement se fait par auto-remplacement ; la population est recrutée à l'ombre des plantes parentales. D'après les observations de Schnitzler *et al.* (à paraître), ces petites ouvertures apparaissent au sein d'une canopée quasi continue de hêtres, surmontée de la cime grands des conifères qui dépassent de dix voire quinze mètres celle des hêtres. Selon Peters (1992) et Korpel (1995), le hêtre peut atteindre vingt cinq à trente huit mètres, le sapin et l'épicéa jusqu'à cinquante mètres, pour des âges oscillant entre deux cents et quatre cent cinquante ans. La longueur de vie des dominants, l'architecture en petites éco-unités et la rareté des grands perturbations confèrent une grande stabilité à l'édifice. La régénération des trois essences dominantes y est dispersée, en attente d'un apport de lumière et soumise à une mortalité non négligeable (Schnitzler *et al.*, à paraître ; observations personnelles dans la réserve roumaine de Slatioara, Carpates orientales). Des semis survivent cependant, grâce à des mécanismes encore peu connus de coexistence inter et intraspécifiques, de l'aptitude d'attente à l'ombre et de croissance par paliers successifs, mais aussi à des stratégies de défense contre la prédation et les pathogènes - auxquels ils sont particulièrement sensibles dans leur jeune âge, notamment à proximité des parents - (parmi de nombreux auteurs: Edelin, 1977; Fox, 1977 ; Peter, 1992).

Les hêtraies sapinières primaires des parties les plus protégées des aléas climatiques se caractérisent donc, au regard de la vie humaine, par une grande lenteur dans leurs cycles sylvigénétiques. Ce cas n'est toutefois pas général, les phases de développement des éco-unités étant plus rapides et leurs dimensions de départ plus grandes dans les situations de pente forte et de moindre protection contre les impacts climatiques, ces derniers dépendant de l'exposition, de la pente, de la géomorphologie. C'est dans les éco-unités plus grandes et lumineuses que se développent, en compagnie du hêtre et du sapin, les autres espèces arborescentes de la hêtraie-sapinière : parmi les plus importantes, épicéa, sorbier ou bouleau. La diversité naturelle des hêtraies sapinières est donc d'autant plus grande que le milieu physique est hétérogène. Ce facteur naturel d'hétérogénéité, générateur de diversité végétale, est fondamental pour les populations d'herbivores, puisqu'il détermine l'abondance et la répartition des ressources alimentaires.

Afin d'augmenter le nombre d'arbres sains et à forte valeur marchande, l'exploitation forestière supprime les phases de fin de maturité et de sénescence. Elle opère en outre une sélection sévère parmi les semis, tant au niveau des densités que de la composition spécifique. La multiplication des coupes forestières augmente les apports de lumière dans le sous-bois, autorisant une dégradation plus rapide de la litière, une stimulation de la pédofaune et une croissance accélérée des végétaux. C'est pourquoi l'architecture des hêtraies-sapinières gérées est très différente de leur équivalent naturel. Les grands ongulés doivent s'accommoder de ces « nouvelles » forêts où leur présence n'est que trop récemment prise en compte.

II.6 L'influence de l'homme sur la dynamique forestière dans les Vosges

Pour comprendre la hêtraie-sapinière telle qu'elle se présente aujourd'hui dans les Vosges, il faut considérer son histoire sylvicole au cours des deux derniers siècles. Cette période est marquée par l'augmentation de la surface boisée et l'intensification de la gestion forestière. Les populations animales ont également évolué sous l'action de l'homme, avec l'augmentation du nombre de cervidés et l'extermination de leurs principaux prédateurs : l'ours, le loup et le lynx.

C'est dans le but de restaurer les forêts surexploitées et dégradées par les défrichements et le pâturage, que se développent au début du 19^{ème} siècle des systèmes de suivi forestier stricts avec la mise en réserve des parcelles les plus jeunes dont l'usage est interdit. Vers 1830 le jardinage (exploitation par pied d'arbre et maintien d'un couvert forestier permanent) est interdit dans les Vosges, mode d'exploitation alors qualifié d'anarchique et laxiste (Schütz, 2001). La loi du 28 juillet 1860 sur les reboisements de montagne est à l'origine des nombreuses plantations de conifères dans les Vosges, notamment d'épicéas. La chasse au hêtre menée en parallèle contribue à la transformation des forêts (Husson, 1988) : elles évoluent vers des peuplements largement dominés par les résineux, souvent régénérés par coupes rases pratiquées à grande échelle. Profitant des multiples ouvertures effectuées pour renouveler activement la forêt, et apprécié par les forestiers pour sa croissance rapide et sa masse de tronc importante par rapport aux branches, l'épicéa se répand dans la hêtraie-sapinière. Entre la fin du 19^{ème} et le milieu du 20^{ème} siècle, période de guerres successives dans le nord-est français, le ralentissement de l'activité sylvicole, ainsi que l'absence d'un réseau routier bien développé en forêt, entraînent le délaissement et le vieillissement de nombreux peuplements matures (Heim, 1984 ; Drillon, 1987). Après la deuxième guerre mondiale, la France entreprend une seconde vague de reboisement avec la création du Fonds forestier national en 1946. Elle est suivie, dans les années 60, d'une grande campagne de rajeunissement des forêts, confiée à l'Office National des Forêts qui voit le jour en 1966. A cette même époque plusieurs mesures d'introduction ou réintroduction d'espèces d'ongulés sauvages, de protection, de nourrissage, et de contrôle de la chasse, sont adoptées afin de favoriser, dans les Vosges, le développement des populations de cerfs, chevreuils et chamois.

L'ouverture massive des peuplements et des routes au profit de la régénération s'accompagne du développement de la végétation herbacée et semis ligneuse. Ces forêts offraient donc aux grands herbivores une végétation nourricière abondante, ce qui a dû largement contribuer à l'augmentation parfois impressionnante de leurs populations dans les Hautes Vosges.

La gestion forestière actuelle s'oriente vers le retour du mélange entre feuillus et résineux - tant que possible le sapin - par voie de régénération naturelle ; elle montre également un intérêt croissant pour le traitement irrégulier. La futaie régulière reste néanmoins le mode de gestion le plus répandu dans les Vosges, et l'héritage sylvatique sera long à contrebalancer. La hêtraie-sapinière n'a bien souvent plus que son nom pour rappeler la composition arborescente potentielle de l'étage montagnard des Hautes Vosges. En effet, nombreux sont les peuplements purs de sapin ou d'épicéa (en plantations de tous âges), ou mélangés sapin-épicéa, et le hêtre est rarement parmi les arbres dominants en dehors des étages montagnard supérieur et subalpin. Des peuplements à structure irrégulière et davantage diversifiés occupent toutefois certains secteurs, et les zones les moins accessibles offrent des reliquats de forêts naturelles.

Le paragraphe suivant présente succinctement au lecteur non familier des pratiques sylvicoles les principes des deux modes de gestion concernés par l'étude; d'après Dubourdieu (1997).

Les principes de la futaie régulière et irrégulière :

En futaie régulière, le cycle sylvicole est grossièrement composé de deux phases : celle de la régénération dont l'objectif est d'assurer le renouvellement du peuplement, et celle de l'amélioration dont l'objectif est d'amener les jeunes arbres jusqu'à leur âge ou diamètre d'exploitabilité. Lors de la phase de régénération, les coupes consistent à ouvrir le peuplement par le prélèvement de gros volumes d'arbres adultes. Ces mises en lumière permettent soit de provoquer l'installation des semis, soit d'accélérer leur croissance. Les arbres adultes sont progressivement récoltés et à la fin de la phase de régénération il ne reste sur la parcelle que les jeunes arbres. Ils atteignent alors généralement 2 à 3 m de hauteur, mais des groupes d'arbres peuvent localement être encore inférieurs à 1m50. L'unité de gestion passe alors en amélioration, phase de croissance jusqu'à ce que le peuplement atteigne les critères d'exploitabilité. Le cycle est alors terminé, la récolte des arbres s'intensifie et la parcelle repasse en régénération. Dans le cas d'un traitement jardiné, le principe est le même mais les coupes sont réalisées sur des surfaces plus petites : à l'échelle de l'arbre pour le jardinage pied par pied, 30 à 50 ares pour le jardinage par bouquet et plus d'un hectare pour le jardinage par parquets. A l'échelle de l'unité de gestion le peuplement présente une structure où toutes les classes d'âge et de diamètre sont représentées. Lorsque certaines classes font défaut, la structure est qualifiée d'irrégulière plutôt que jardinée. Par opposition, l'âge des arbres d'un peuplement à structure régulière est sensiblement le même pour tous. (figure 1).

Figure 1: Illustration de la futaie régulière et irrégulière

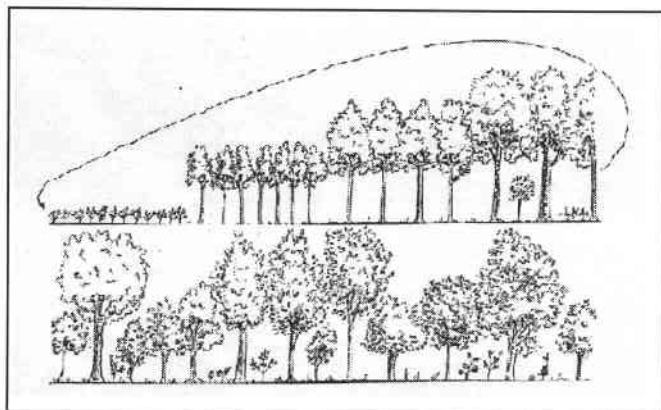


Fig. 1: En haut, la futaie régulière, en bas la futaie irrégulière, repris de Carbiener (1995).

III LES GRANDS HERBIVORES SAUVAGES DES HAUTES VOSGES

Trois espèces de grands herbivores sauvages habitent les forêts vosgiennes: le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf (*Cervus elaphus*). Le chamois a été introduit en 1956 dans la vallée de la Thur (Haut Rhin, Alsace) d'où il a colonisé la partie sommitale des Hautes Vosges (Labarrière et Quiquerez, 1986). Cantonné essentiellement à la région des crêtes et aux forêts des plus hautes altitudes, il n'est pas (ou très peu) présent dans les hêtraie-sapinières étudiées.

Le sanglier (*Sus scrofa*) est également présent dans les Hautes Vosges. Il n'est pas pris en compte dans cette étude car il est omnivore et les végétaux ne constituent qu'une partie de son alimentation. De plus, il n'abonde pas dans ces forêts de montagne résineuses, notamment en raison d'une nourriture arborescente inappropriée. En effet le sanglier consomme essentiellement des organes d'espèces feuillues : diaspores, feuilles et racines (Gérard *et al.*, 1991).

Ainsi, les deux espèces concernées par ce travail sont le cerf et le chevreuil.

Le nombre d'animaux prélevés lors de la campagne de chasse 2000/2001 permet d'approcher dans une certaine mesure la répartition des populations françaises de cerfs et chevreuils (figure 2). En effet, l'absence de plan de chasse dans un département ne signifie pas pour autant que l'espèce y est totalement absente, et un plan de tir important peut traduire la volonté de limiter l'accroissement d'une population même si elle peu développée.

Figure 2: Réalisation des plans de chasse cerf et chevreuil par département en 2000/2001

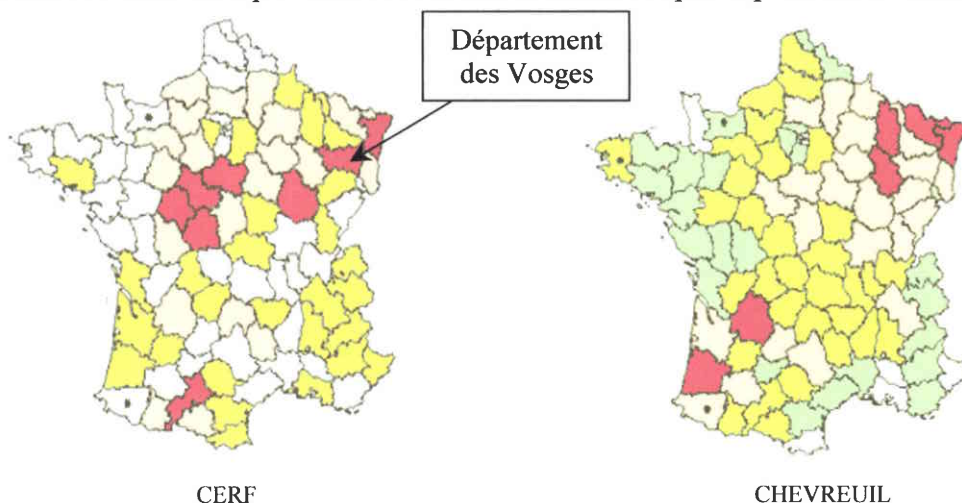


Fig. 2: Cerf : en blanc : pas de plan de chasse, en bleu : moins de 100 individus tirés, en jaune : de 101 à 500, en rose : de 501 à 1000, en rouge : de 1001 à 2500.

Chevreuril : en blanc : pas de plan de chasse, en bleu : moins de 1000, en vert : de 1001 à 3000, en jaune : de 3001 à 6000, en rose : de 6001 à 10000, en rouge : de 10001 à 18000.

D'après les informations sur le site web : <http://www.oncfs.gouv.fr>

III.1 Situation dans le massif vosgien

L'histoire récente du **cerf** dans le massif vosgien est étudiée par Jung (1990). Favorisés par les forestiers allemands depuis 1870, les cerfs sont localisés, avant la première guerre mondiale, dans quelques massifs du versant alsacien, ou oriental, du massif vosgien et du versant mosellan, occidental, des Vosges moyennes. Ces populations ont éclaté pendant la guerre, et le cerf est mentionné pour la première fois dans les aménagements de plusieurs forêts des Hautes Vosges, versant lorrain, vers 1930. La création de réserves et plus tard l'instauration du plan de chasse permettent l'essor des populations de cervidés. Dès 1960 certaines populations atteignent un niveau incompatible avec les pratiques sylvicoles. En 1962 l'inspecteur des Eaux et Forêts écrivait à propos de l'Alsace et de la Moselle : "trop dense, le gros gibier est un obstacle à la sylviculture intensive qu'il est nécessaire de généraliser dans les Vosges" (Badre, 1962). A cette époque les populations du versant lorrain des Hautes Vosges cristallines sont discrètes mais en augmentation rapide. La population de cerf la plus importante se trouve alors dans la réserve de chasse de Belbriette. Créée en 1956 pour favoriser l'implantation de l'espèce, elle remplit son rôle en une quinzaine d'années et le territoire est ouvert à la chasse en 1978. Le nombre de cerfs continue cependant d'augmenter et la flore forestière est soumise à une pression croissante de la part des grands herbivores. En 1995 des comptages d'animaux avec une méthode innovante révèlent des densités observées d'une dizaine de cerfs pour 100 ha. En conséquence, le nombre de cerfs à prélever par la

chasse est presque triplé en l'espace de quelques années. Le niveau de la population semble aujourd'hui stabilisé, avec 7 à 7.5 cerfs / 100 ha comptés au cours des trois dernières années.

La présence du **chevreuil** dans les Vosges est mentionnée parmi les premiers aménagements forestiers de 1860 (Jung, 1990), mais l'histoire de son expansion est peu documentée. Il a pu bénéficier de la quiétude et des affouragements dans les réserves destinées au cerf puis coloniser les forêts voisines. Il est aujourd'hui omniprésent dans les Hautes Vosges, à des densités plus ou moins élevées en fonction de son histoire locale. Dans la réserve de Belbriette, mentionnée plus haut et étudiée pour la thèse, les comptages montrent une stabilité de la population de chevreuil depuis 1995 avec 1.5 à 2 individus comptés / 100 ha chaque année.

Notons que la prédation par les grands carnivores est rare, en raison de l'absence de l'ours et du loup, dont les populations vosgiennes ont été décimées entre le 17^{ème} et le début du 20^{ème} siècle, tout comme celle du lynx (Lefranc, 1980). Ce dernier a bénéficié de plusieurs programmes de réintroduction depuis les années 70 mais la population ne comprendrait aujourd'hui que quelques individus. Le nombre restreint de lynx est loin de suffire pour qu'il puisse participer à la régulation des populations d'ongulés sauvages, même localement étant donné son mode de vie solitaire. Une tentative de colonisation des Vosges par le loup a avorté en 1994, lorsqu'une femelle provenant d'une population sauvage italienne a été abattue au cours d'une chasse (Taberlet *et al.*, 1996).

III.2 Utilisation de l'espace

L'espace utilisé par le **cerf** diffère en fonction des individus, du sexe et du milieu. Le domaine vital annuel des biches couvre en moyenne 700 à 1500 ha alors que les mâles peuvent utiliser plus de 5000 ha, avec une moyenne de 2000 à 2500 ha dans les Vosges du nord (Bonnet et Klein, 1991 ; ONCFS et ONF, non daté). Les domaines vitaux sont moins étendus en milieu montagnard et les animaux se déplacent au sein de leur domaine au rythme des saisons (revues bibliographiques de Teillaud *et al.*, 1991 et Gonzalez et Pépin, 1996). Certains animaux, voire l'ensemble d'une population, peuvent utiliser deux domaines vitaux distincts: un domaine estival et un domaine hivernal (Bonnet et Klein, 1991).

Les biches mettent bas d'un faon au printemps. Les femelles, très attachées à leur lieu de naissance, restent toujours proches de leur mère. Par conséquent, les domaines entre mères, filles et sœurs se chevauchent largement. Les femelles circulent souvent en groupes familiaux de quelques individus avec leurs descendants mâles de moins de trois ans. Les plus grands groupes, ou hardes de biches et jeunes mâles se forment en hiver et au printemps et sont de

taille variable. Lors de comptages nocturnes de cervidés en début de printemps, j'ai pu voir dans les Hautes Vosges des hardes de plus de vingt animaux. Lors de ces mêmes comptages des rassemblements d'une quarantaine d'individus sont parfois observés. En hiver, et tout au long de l'année dans les zones ouvertes comme les prairies, la faible densité du couvert végétal expose les animaux à la prédation. Les biches se rassemblent alors, ce qui assure une meilleure vigilance pour l'ensemble du groupe et réduit la probabilité individuelle d'être la cible du prédateur, tout en laissant à chaque individu le temps nécessaire à l'alimentation. La grégarité, maximale en hiver et en début de printemps, crée des zones de concentration en fonction de la richesse trophique (Lowe, 1966; Bonnet et Klein, 1991; Proudhon *et al.*, 1995). L'utilisation de l'espace par *Cervus elaphus* est également déterminée par la recherche d'abri contre le vent et le froid en hiver, la chaleur en été, les précipitations ou encore la prédation (Staines, 1977; Merrill, 1991 dans Gonzalez et Pépin, 1996), ainsi que l'éloignement aux perturbations créées par les routes, villages, zones de chasse intense... (Allain *et al.*, 1978; Edge, 1987 dans Gonzalez et Pépin, 1996; Morellet *et al.*, 1997).

Les mâles quittent leur mère à l'âge de deux parfois trois ans pour former de petits groupes de jeunes mâles en périphérie des femelles et deviennent de plus en plus solitaires avec l'âge. Ils ne rejoignent les groupes de femelles que pendant la période du rut.

La vie sociale des cerfs est donc schématiquement organisée autour d'un noyau central composé de groupes de femelles qui se rassemblent temporairement dans des zones d'intérêt, les mâles vivant en périphérie en petits groupes ou solitaires.

L'organisation sociale et spatiale du **chevreuil** en milieu forestier est différente de celle du cerf (je ne parlerai pas ici du chevreuil de plaine). Le domaine vital annuel des mâles comme des femelles s'étend sur une cinquantaine d'hectares (Boutin, 1989). Dans une population de peu d'individus les domaines vitaux des femelles peuvent être totalement distincts et les chevrettes se rencontrent rarement (Vincent *et al.*, 1983). Lorsque la densité augmente leurs domaines se chevauchent et des groupes de femelles de même lignée peuvent se former. Avec une densité croissante les mâles vont plutôt réduire la taille de leur domaine (Bideau *et al.*, 1993). Ils ne feront que se croiser en bordure de leurs domaines respectifs dans le cadre des comportements territoriaux précédant le rut. Par contre les domaines d'un mâle et d'une femelle peuvent se chevaucher voire se superposer quelque soit le niveau de la population, et les animaux circulent parfois ensemble (Vincent *et al.*, 1983). Comme le cerf, le chevreuil fréquente préférentiellement différents secteurs de son domaine au cours de l'année. Il utilise une surface réduite en hiver et limite fortement ses déplacements, minimisant les dépenses énergétiques (Bideau *et al.*, 1983). A titre d'exemple, Vincent *et al.* (1983) ont suivi sept femelles, réalisant 55% des radiolocalisations hivernales sur seulement

21% de leur domaine annuel, soit 12 ha en moyenne. Avec l'apparition du comportement territorial au printemps le mâle circule activement sur l'ensemble de son domaine. Les femelles se cantonnent dans des zones de petite taille et les plus fermées pour la mise bas et pendant le mois suivant. Chaque année la chevrette met au monde un à trois faons qui la quittent le printemps suivant pour s'installer sur leur propre domaine souvent limitrophe ou chevauchant partiellement celui de leur mère.

L'unité de base dans l'organisation sociale du chevreuil est donc constituée d'une femelle et ses jeunes de l'année, souvent accompagnés d'un mâle adulte pendant l'automne et l'hiver (Boiseaubert et Boutin, 1988; Vincent *et al.*, 1983). En forêt, le chevreuil n'est pas une espèce grégaire comme peut l'être le cerf et il est rare de rencontrer des groupes de plus de huit individus (Bideau *et al.*, 1983; Bramley, 1970 dans Hewison *et al.*, 1998).

III.3 Régime alimentaire

Classé parmi les ruminants à régime opportuniste¹, le **cerf** exploite pleinement la flore forestière aux différentes saisons de l'année. En forêt de résineux le régime est surtout composé d'herbacées et dans une moindre mesure de semi-ligneux² - tels que la ronce, le framboisier ou la myrtille - , de fruits forestiers et de petits arbres tels les sorbiers, les alisiers ou les saules. Les résineux sont consommés en hiver quand la végétation basse est couverte par la neige et pendant le débourrement, avant que les herbacées soient de nouveau disponibles. Le sapin est le plus consommé des résineux. Le cerf s'alimente également en dehors de la forêt : les cultures de colza, maïs, betteraves, pommes de terre, carottes, haricots... sont fréquentées toute l'année (Bonnet et Klein, 1991). Une revue de dix-neuf études européennes sur le régime du cerf (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001) montre l'importance des herbacées puisqu'en forêt de feuillus comme de résineux ou dans les landes, elles constituent toujours près d'un tiers du régime annuel. En milieu forestier les conifères représentent 11% du régime annuel avec une moyenne plus forte en hiver qu'au printemps. Dans les forêts de résineux, callune et myrtille représentent 23% du régime annuel.

Une seule étude détaillée du régime alimentaire est disponible pour les Vosges. Elle est basée sur l'analyse de cent vingt-cinq contenus stomacaux de cerfs récoltés sur un cycle annuel dans la réserve de La Petite Pierre dans les Vosges gréseuses (Klein et Saint-Andrieux, 2001). Les herbacées représentent annuellement 1/3 du régime, soit plus de 50% de l'alimentation au printemps et 20 % en hiver. Cette réduction saisonnière est compensée surtout par la consommation de semi-ligneux (lierre, ronce, framboisier, myrtille et callune) qui passe de

¹ Voir dans cette partie le chapitre I.3.

² Terme utilisé dans ce travail pour qualifier les végétaux de petite taille même adultes (accessibles aux cervidés), à tige ramifiée dès la base, et à rameaux lignifiés mais souples. Typiquement les *Rubus* ssp., *Lonicera* ssp., *Vaccinium* ssp., le lierre ou la bruyère.

10% du régime printanier à 20-25% le reste de l'année. Les arbres feuillus sont utilisés surtout en été et représentent alors 10 à 15 % du régime. Les bourgeons et épines de résineux sont essentiellement consommés en hiver, constituant alors 35 à 40 % du régime.

De par sa petite taille, le **chevreuil** a besoin d'une alimentation plus énergétique et plus digeste que le cerf (Tixier *et al.*, 1997; Duncan *et al.*, 1998). En milieu forestier les feuilles des espèces ligneuse et semi-ligneuses sont prépondérantes dans son régime tout au long de l'année (Boiseaubert et Boutin, 1988; Maublanc *et al.*, 1991). Graines et fruits sont également largement consommés lorsqu'ils sont disponibles (Tixier et Duncan, 1996).

Dans les Vosges moyennes Birkenstock et Maillard (1989) ont analysé le contenu de soixante et onze estomacs récoltés d'octobre à mars et de juin à août. Les semis-ligneux constituent non loin de 40 % du régime tout au long de l'année. Les ligneux feuillus représentent près de 25% du régime estival et automnal. Lorsque les feuilles caduques ne sont plus disponibles elles sont remplacées par les résineux qui représentent 45% du régime hivernal, avec un pic de consommation associé à l'enneigement. Selon les saisons ce régime est complété par la consommation de glands, feuilles mortes, fruits forestiers, fougères ou plantes herbacées.

III.4 Impact sur la végétation des hêtraies-sapinières vosgiennes

Quelques études d'enclos réalisées dans les Vosges moyennes permettent de compléter les connaissances sur l'alimentation des cervidés (cerf et chevreuil confondus) et surtout les effets de leur présence, ou de leur exclusion, sur la dynamique de la végétation de ces hêtraie-sapinières. Les enclos sont construits dans des secteurs parmi les plus fréquentés par les cervidés. Ce choix est justifié puisque les études font suite à l'augmentation récente des populations et à l'absence de connaissances objectives sur les conséquences pour la végétation. Gardons toutefois à l'esprit que ces études portent sur des secteurs où la végétation est particulièrement exploitée par les grands herbivores.

Après deux ans et demi de suivi, Picard (1975 et 1976) observe, à l'extérieur de l'enclos, une baisse de l'importance relative du sapin, de la canche (*Deschampsia flexuosa*) et de la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) au profit de la grande Luzule (*Luzula maxima*). L'étude de l'abroustissement indique que ces variations sont liées à la consommation hivernale et en début de printemps des espèces en régression, alors que la grande Luzule est peu consommée tout au long de l'année. L'épicéa et le hêtre sont plus rarement consommés que le sapin. L'épicéa est même totalement délaissé durant le premier hiver, plus tardif et plus court que l'hiver suivant. L'alisier blanc (*Sorbus aria*), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), le saule marsault (*Salix caprea*) et le framboisier (*Rubus idaeus*) sont les espèces les plus sollicitées.

D'avantage axés sur la régénération naturelle, des travaux de Picard *et al.* (1988), toujours en hêtraie-sapinière, suggèrent que le développement rapide de la végétation herbacée suite aux coupes sylvicoles peut, à elle seule, empêcher l'installation des semis. Une étude est donc entreprise dans une sapinière à grande Fétuque (*Festuca altissima*) par Picard *et al.* (1994) afin de dégager le rôle respectif des cervidés et de la compétition herbacée sur l'installation des semis naturels de sapin. A l'abri des enclos, la disparition des semis de l'année varie de 22% (décapage de la végétation et de la litière) à 58% (sur tapis de grande Fétuque) démontrant le rôle non négligeable de la grande Fétuque. A l'extérieur des enclos la disparition concerne 64 à 82% des semis. Ces résultats rejoignent ceux de Maillard (1989) pour les Vosges du nord, qui avait estimé la disparition des sapins de l'année due à l'abroustissement par les cerfs et chevreuils, également par enclos-exclos, entre 30 et 40%. On ne peut généraliser ces résultats à l'ensemble de la hêtraie-sapinière puisqu'ils sont obtenus dans des situations très localisées, sous une pression d'abroustissement particulièrement forte, et dans des conditions déjà défavorables à la régénération du sapin avec la grande Fétuque³. Ces résultats mettent toutefois en évidence l'impact potentiel très précoce des cervidés sur la régénération de sapin.

³ Voir dans cette partie le chapitre II.4.

2^{ème} partie

DEMARCHE ET METHODOLOGIE

I OBJECTIFS & DEMARCHE

Pour étudier les conséquences de l'abroustissement à moyen terme, l'idéal serait de suivre la régénération pendant un laps de temps suffisant pour en observer l'évolution. Faute de pouvoir opter pour cette approche diachronique dans la durée d'une thèse, l'approche synchronique est la seule qui permette une vision globale du phénomène. Il s'agit alors de comparer la composition d'une régénération actuellement soumise à une forte pression d'abroustissement avec celle de peuplements ayant connu une pression comparable dans le passé. Ces peuplements sont alors considérés comme le reflet de ce qu'il adviendra de la régénération abrutie. Dans cette optique les observations doivent être réalisées dans des contextes écologiques très comparables. Les forêts étudiées sont similaires du point de vue de leurs caractéristiques écologiques globales (climat, étage altitudinal, expositions, roche mère et types de sols) et des pratiques sylvicoles. Elles sont géographiquement proches et se situent toutes dans la région des Hautes Vosges.

Ce travail de recherche comprend trois étapes successives. Il débute par l'étude de hêtraies-sapinières où les grands herbivores sont faiblement représentés et la flore peu abrutie. Cette première étape permet d'analyser la composition de la régénération naturelle en relation avec différentes conditions écologiques rencontrées dans ces forêts, le facteur "grands herbivores" étant écarté. La seconde étape consiste à se replacer dans les mêmes conditions écologiques mais avec des animaux plus nombreux et la régénération naturelle soumise à une forte pression d'abroustissement. La comparaison de ces deux situations permet de dégager l'effet à court terme de l'abroustissement sur la composition de la régénération. Ce n'est qu'une fois cette connaissance acquise que des hypothèses sur l'évolution de la régénération à plus long terme peuvent être proposées. Ces hypothèses sont testées lors de la troisième étape, qui concerne des hêtraies-sapinières où la pression d'abroustissement est forte depuis les années 70. Dans ces forêts, les peuplements étudiés sont aujourd'hui hors d'atteinte des cervidés mais se sont installés dans un contexte d'abroustissement croissant. Le pas de temps pris en compte est donc d'une trentaine d'années.

Les forêts d'étude ne font pas l'objet d'un échantillonnage systématique sur l'ensemble de leur surface. L'objectif est en effet d'analyser la relation entre un certain nombre de paramètres du milieu et la composition spécifique arborescente, ce qui nécessite que les arbres soient effectivement présents en nombre suffisant sur le lieu de relevé. J'ai donc cherché des situations fournissant des données sur la régénération et sur des peuplements issus d'une régénération accessible aux grands herbivores après le début des années 70. Le travail est ainsi réalisé là où les arbres se sont durablement installés, impliquant que les conditions stationnelles nécessaires à leur établissement et leur croissance sont acquises. Le choix des zones à étudier est justifié uniquement par la présence de régénération naturelle, ou de jeunes arbres, sans présumer de la composition spécifique, ni du niveau d'abroustissement. L'échelle spatiale de ces zones d'étude est celle de la parcelle ou de la sous-parcelle pour les futaies

régulières, et le travail en futaie irrégulière a focalisé sur les plages les plus jeunes. Une fois les zones d'étude définies, leur échantillonnage est réalisé de manière systématique. Chacun des trois sites d'étude couvre une grande surface (de 30 à 160 km²) de telle sorte que ces zones soient dispersées, évitant le biais d'un facteur local qui peut déterminer la présence des animaux ou la régénération d'une essence particulière.

II MATERIEL & METHODE

II.1 Sites d'étude

Les campagnes de terrain sont réalisées entre début mai et fin septembre des années 1999, 2000 et 2001. Elles portent sur trois ensembles différents de forêts, appelés sites d'étude (carte 2). Le terme "forêts" désigne ici des unités de gestion administratives, surfaces forestières appartenant à l'état (forêts domaniales) ou à des communes (forêts communales). Il s'agit de forêts de productions gérées par l'Office National des Forêts. Les sites d'étude diffèrent par l'histoire de la grande faune ; les attributions de chasse pour les deux espèces de cervidés sont présentées figure 3.

Figure 3: Comparaison des attributions cerf et chevreuil entre les trois sites d'étude

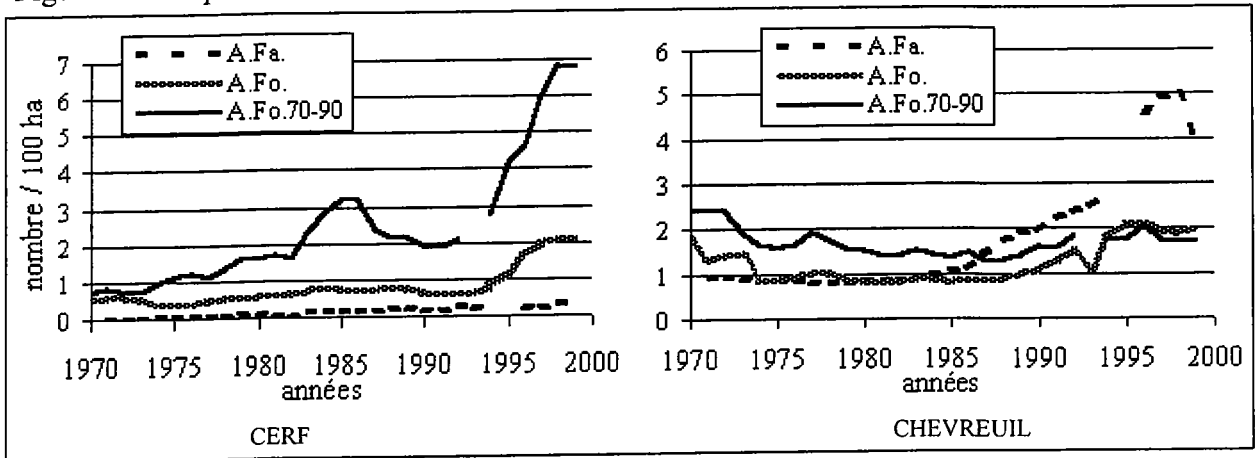
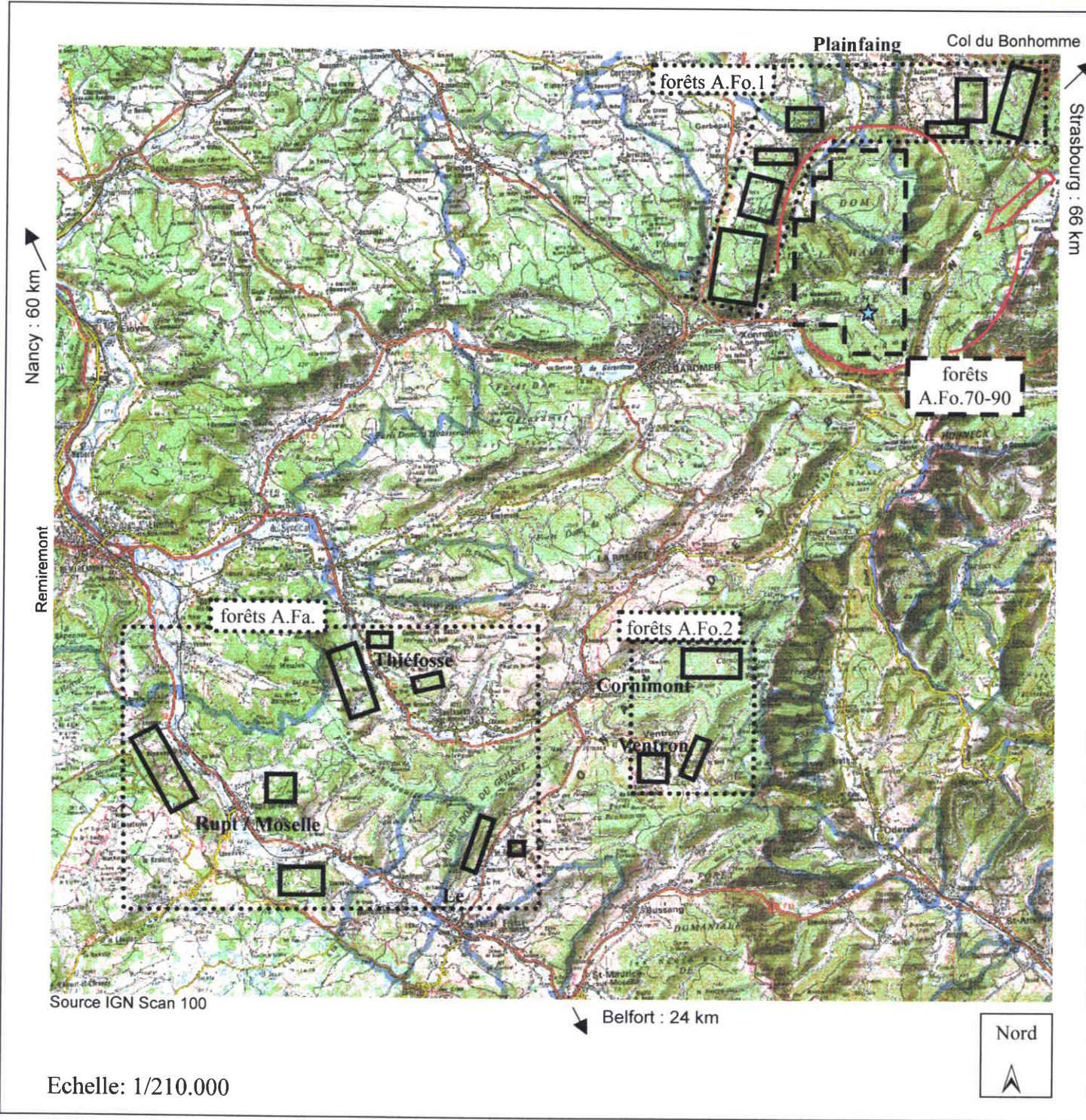


Fig. 3 : Site A.Fa: forêts où la régénération est soumise à un Abrouissement Faible, A.Fo., à un Abrouissement Fort, A.Fo. 70-90, à un Abrouissement Fort entre les années 70 et 90.

La présentation des forêts constituant les différents sites d'étude est basée sur les données les aménagements forestiers. Toute forêt soumise au régime forestier (gérée par l'ONF) fait l'objet d'un aménagement, document revu tous les dix à vingt-cinq ans et qui fournit une description détaillée de chaque parcelle et une analyse du milieu naturel (description des stations forestières, de la flore et de la faune).

Carte 2: Localisation des sites d'étude



Carte 2: Dans les encadrés, les forêts et parties de forêts échantillonnées. Les arcs rouge en haut à droite représentent les limites approximatives du noyau de la population de cerf occupant les forêts A.Fo.1 et A.Fo.70-90. Les flux d'animaux à l'ouest sont limités par une zone de crête et au sud par les versants abrupts plongeant dans les lacs de Longemer et Retournermer, bordés d'une route assez fréquentée. La ligne de crête des Vosges à l'est, et les habitations à proximité de la nationale 415 au nord constituent également des zones butoires. Selon toute vraisemblance, les individus à l'origine de cette population viennent d'Alsace par le nord-est, *via* la lande du Gazon du Faing (en blanc, au niveau de la queue de la flèche). L'étoile bleue indique l'étang de Belbriette, point central de la réserve de chasse de Belbriette lorsqu'elle est créée en 1956.

⇒ Premier site d'étude: A.Fa.

Ce site est appelé A.Fa. pour "Abroutissement Faible". Il inclut les forêts de Thiéfosse, du Thillot et de Rupt sur Moselle, qui s'inscrivent dans un rectangle de 160 km² (carte 2).

Les grands herbivores sauvages rencontrés sont surtout des chevreuils. Le cerf est également présent sans être abondant, et le chamois est occasionnel sur les plus hautes altitudes. Les aménagements forestiers actuels mentionnent que le niveau des populations de cervidés ne contrarie pas le renouvellement forestier. L'évolution des attributions cerf et chevreuil pour chacune des trois forêts est présentée en annexe I-1.

Ces forêts s'étendent entre 500 et 1100 m d'altitude sur les versants et hauts versants des vallées de la Moselotte et de la Moselle. Le traitement sylvicole depuis la fin du 19^{ème} siècle est la futaie régulière sur plus de 70% de leur surface. Au 19^{ème} siècle, les forêts de Thiéfosse et du Thillot étaient pour moitié constituées de sapins, les hêtres et autres feuillus occupant plus d'un tiers de la surface. Planté depuis le début du 20^{ème} siècle, l'épicéa est aujourd'hui aussi important que le sapin. La forêt de Rupt sur Moselle est davantage feuillue, les essences caducifoliées occupant l'essentiel de l'espace forestier au 19^{ème} siècle. En conséquence du boisement des terres agricoles et de la recherche constante de régénération de résineux, hêtres, sapins, et épicéas occupent aujourd'hui chacun près d'un tiers de la surface.

⇒ Deuxième site d'étude: A.Fo.

Ce site est appelé A.Fo. pour "Abroutissement Fort". Il comprend les forêts de Vologne partie est, d'Anould, Gerbépal, Fraize, Plainfaing + Cornimont et Ventron. Les cinq premières se situent en périphérie de l'ancienne réserve de chasse de Belbriette mentionnée en introduction¹, et s'inscrivent dans un "L" de 75 km². Les deux dernières s'inscrivent dans un rectangle de 22 km² (carte 2).

La population de cervidés qui s'est développée dans la réserve, créée en 1956, s'est progressivement étendue aux forêts alentour. Le chamois est rarement observé. L'évolution des plans de chasse depuis le début des années 70 (figure 3) est détaillée par forêt en annexe I.2. Les gestionnaires de ces forêts périphériques observent, parallèlement à l'augmentation des populations de cervidés, une pression d'abrutissement croissante sur la régénération. Au début des années 90, les aménagements forestiers mentionnent des densités de cervidés à ne pas dépasser, voire à diminuer. Aujourd'hui les populations sont plus importantes et les forestiers craignent le remplacement du sapin par l'épicéa, la régénération du premier étant presque impossible à obtenir dans les secteurs très fréquentés par les animaux en hiver. D'après les observations des forestiers, la forte augmentation des plans de chasse depuis 1995 devient visible au niveau de l'abrutissement. Depuis deux ou trois ans la régénération du

¹ Voir dans la 1^{ère} partie, le chapitre III.1.

sapin semble être moins abrutie dans certaines parcelles, mais dans l'ensemble les prélèvements par les animaux restent importants.

Les forêts de Cornimont et Ventron, situées à une vingtaine de kilomètres, connaissent les mêmes difficultés de régénération liées à la présence des cervidés, mais c'est le hêtre qui tendrait à remplacer le sapin.

Les plans de chasse sont plus ou moins importants pour chaque espèce de cervidé, suggérant que le niveau de leurs populations respectives est variable entre les forêts (annexe I.2). L'impact des cervidés est donc appréhendé ici de manière globale. Rappelons que cerf et chevreuil présentent les mêmes habitudes alimentaires concernant les essences ligneuses étudiées : ils consomment le sapin en hiver, préférentiellement au hêtre et à l'épicéa.

Le choix des forêts a d'abord porté sur la périphérie de l'ancienne réserve en raison de l'histoire faunistique liée à la présence même de la réserve. Il s'est avéré que cette partie des Hautes Vosges est particulièrement pauvre en feuillus, et deux forêts ont du être ajoutées en dehors de la zone principale d'étude: les forêts de Ventron et de Cornimont.

Dans la forêt de Cornimont, le hêtre occupe 16% de la surface, sapin et épicéa se partageant le reste. A Ventron, les proportions sont : 28% de hêtre, 56% de sapin et 8% d'épicéa. Elles s'étendent entre 650 et 1200 m d'altitude entre les vallées de la Moselle et de la Moselotte, à une vingtaine de kilomètres au sud des cinq premières (carte 2, forêts A.Fo.2). Elles sont traitées en futaie jardinée sur la moitié de leur surface, depuis 1935 pour Cornimont et au moins depuis le début du 20^{ème} siècle pour Ventron.

Les forêts autour de la réserve culminent à plus de 1100 m d'altitude mais les hêtraies ont été remplacées par des plantations de résineux. Les feuillus occupent aujourd'hui 0 à 5 % de la surface selon les forêts, le sapin de 50 à 60% et l'épicéa de 30 à 50%. Les pratiques sylvicoles ont alterné le traitement régulier et irrégulier, façonnant des peuplements aujourd'hui d'âges plutôt homogènes et dans l'ensemble traités en futaie régulière. Des peuplements plus hétérogènes sont néanmoins rencontrés sur les reliefs accidentés. Seule une partie de la forêt d'Anould, sur versants abrupts, est traitée en futaie jardinée depuis plusieurs aménagements.

⇒ Troisième site d'étude : A.Fo.70-90

Ce site est appelé A.Fo.70-90 car les arbres des peuplements étudiés ont été soumis à une forte pression d'abrutissement au stade de régénération entre les années 70 et 90. Il correspond pour l'essentiel à la forêt de la Haute Meurthe, où se trouvait la réserve de Belbriette, et des parties adjacentes des forêts de Gérardmer (partie nord-est) et de Ban sur Meurthe-Clefcy. Il couvre 30 km² d'un seul tenant (carte 2).

La réserve de Belbriette a été créée en 1956 pour encourager l'extension du cerf sur un lot de chasse qui n'est pas pris en adjudication. Elle couvre alors 540 ha sur lesquels forestiers et

chasseurs encouragent l'implantation des cerfs et biches de passage en leur fournissant du foin, des framboisiers séchés, des betteraves ou du grain. Aux adjudications suivantes, en 1968, la surface de la réserve est doublée de façon à intégrer des altitudes inférieures et des expositions plus chaudes. Dix ans plus tard, au moment d'établir les propositions de lotissement de chasse, le gestionnaire forestier demande la suppression de la réserve en précisant que celle-ci a rempli son rôle dans le développement de la population de cerf, et que les dégâts y sont devenus insupportables. Le territoire de la réserve est alors ouvert à la chasse.

La lecture des aménagements forestiers et autres documents de l'ONF permet d'apprécier les effets de l'augmentation des populations de cervidés sur la flore, à travers l'œil du forestier. L'aménagement de la Haute Meurthe de 1978 ainsi qu'un rapport du technicien chef de l'époque (Heim, 1984) retracent l'histoire de la réserve. On peut lire dans ces documents: "En 1970 le cheptel cerf explose littéralement sans que personne ne l'ait pressenti et les forestiers découvrent les premiers dégâts : abroutissement du sapin et du hêtre avec des dégâts vite catastrophiques et une régénération compromise là où il y a peu de semis; disparition du sorbier des oiseleurs, alisier blanc et sureau habituellement présents dans les clairières et peuplement entrouverts; myrtille, framboisier et ronce ramenés au niveau du sol et ne fructifient plus". Dans les zones limitrophes, les aménagements mentionnent: "Les plans de chasse sont trop faibles et incomplètement réalisés. Des dégâts apparaissent depuis deux ans [...]. La réserve de la Haute Meurthe [Belbriette] doit être réaménagée." (aménagement Gérardmer, 1975). Quelques années plus tard: "des dégâts insupportables nécessitant la mise en œuvre de moyens de lutte contre l'écorçage et l'abroutissement. Il faut un rééquilibrage faune-forêt pour que le niveau des investissements induits reste dans le domaine de l'admissible." (aménagement Clefcy, 1982). En 1978 les premiers enclos témoins sont construits pour montrer l'impact de l'abroutissement aux chasseurs qui refusent l'augmentation des attributions. Cette démonstration est confortée par les résultats de comptages de cervidés au printemps 1980², et les plans de chasse commencent à augmenter en 1983 (annexe I.3). En 1986, bien que les comptages d'animaux révèlent une densité au moins aussi importante qu'en 1980³, les attributions redescendent à un niveau à peine plus élevé qu'en 1982. La population de cerfs continue de s'accroître jusqu'au niveau actuel.

Il apparaît ainsi que les effets de l'abroutissement sur la flore sont notables dès 1970 avec, localement, disparition de certaines espèces feuillues, absence de fructification des semi-ligneux, et difficulté d'obtention de la régénération naturelle souhaitée. Très rapidement

² 1980: les comptages par approche et affûts combinés aboutissent à une estimation de 4,5 cerfs et biches /100 ha avant les naissances. Deux fois plus de femelles que de mâles sont comptées et 30% des animaux ont moins d'un an.

³ 1986: les comptages sont réalisés sur une surface deux fois plus importante qu'en 1980 et la densité estimée est de 4 à 5,5 animaux / 100 ha, avec un sexe ratio de 1/2,3 en faveur des femelles et 31% des animaux comptés ont moins d'un an.

les forêts limitrophes sont colonisées, et l'effort de chasse trop bref n'a pu limiter l'accroissement de la population de cerfs.

L'abroustissement du sapin est suffisamment ancien dans ces forêts pour pouvoir aujourd'hui en observer les conséquences sur la composition arborescente. Les peuplements étudiés sont aujourd'hui hors d'atteinte des cervidés et ont connu, au stade de régénération, une forte pression d'abroustissement, de même que la régénération actuelle des forêts du site A.Fo.

Les forêts de ce site s'étendent entre 600 et 1140 m d'altitude. En 1960, le sapin représentait 70 à 80% des peuplements adultes, l'épicéa de 15 à 20% et le hêtre moins de 10%. L'épicéa est surtout issu des compléments de régénération et des plantations réalisées au cours du 18^{ème} siècle. Ces dernières sont principalement situées autour de 1000 m d'altitude, sur un plateau au centre de la zone d'étude. Le traitement sylvicole de la forêt de Ban sur Meurthe Clefcy est la futaie régulière depuis au moins la fin du 19^{ème} siècle et les différentes séries de la forêt de la Haute Meurthe ont été alternativement traitées en futaie régulière et irrégulière selon les aménagements. Les versants les plus accidentés, notamment dans la zone du défilé de Straiture, et exposés aux vents ont cependant toujours porté des peuplements à structures hétérogènes.

II.2 Sélection et échantillonnage des zones d'études

II.2.A Sélection des zones

La sélection a d'abord eu lieu par consultation des aménagements forestiers afin d'écarter les peuplements hors hêtraie-sapinière (érablaies ou pessières sur éboulis, tourbières), et de repérer les parcelles d'intérêt pour l'étude.

Pour l'étude de la régénération, il s'agit typiquement des parcelles classées en "régénération à entamer" ou "à poursuivre", ou des plages classées dans la catégorie "0-30 ans", les plages plantées étant exclues. Le choix des parcelles a ensuite été discuté avec les forestiers de terrain, car certaines d'entre elles peuvent en réalité être dépourvues de régénération (par exemple quand les coupes prévues n'ont pas encore été réalisées), ou bien la régénération peut être trop haute pour l'étude. J'ai ensuite visité chaque parcelle pré-sélectionnée avant d'en retenir soixante dans le site A.Fa., et soixante douze dans le site A.Fo. La sélection des parcelles A.Fo. était également dépendante des résultats obtenus dans l'étude du site A.Fa. ; nous y reviendrons dans le chapitre concerné.

Le choix des parcelles pour le site A.Fo.70-90 a également été fonction des résultats des sites précédemment étudiés, et réalisé par consultation des aménagements puis visite sur le terrain. Pour la pré-sélection je me suis basée sur la date de la première coupe de régénération (coupes d'ensemencement comprises) en focalisant sur la période 1965-1980. Certaines parcelle

classées en traitement jardiné ont également été retenues quand une coupe réalisée dans cette période représente un volume comparable à une coupe de régénération et prélevé dans les gros bois.

II.2.B Echantillonnage

Les modalités d'échantillonnage sont définies en fonction du temps imparti à chaque campagne de terrain, et du temps nécessaire à la réalisation d'un relevé. L'échantillonnage est réalisé sur des cartes fournies par l'ONF à l'échelle 1/10.000.

Dans le site A.Fa. les parcelles sont échantillonnées suivant des transects altitudinaux tous les 50 m, avec un point tous les 200 m, en évitant les limites de parcelles, les chemins et les plages inappropriées à l'étude (plantations, régénération trop haute ou absente, zones de chablis, éboulis, enclaves privées). L'échantillonnage du site A.Fo. s'est basé sur les résultats de la saison de terrain A.Fa. où 147 relevés ont été réalisés sur une surface échantillonnée de 557 ha. Avec une meilleure connaissance du terrain et l'aide d'un stagiaire, l'objectif de la deuxième partie de l'étude (site A.Fo.) a été doublé et fixé à 300 relevés. Il aurait fallu alors disposer de $(557/147) \times 300 = 1136,7$ ha à échantillonner. Les 72 parcelles sélectionnées couvrant seulement 798 ha, un échantillonnage plus serré que dans le premier site était nécessaire. De plus, la tempête de décembre 1999 s'est produite entre les deux campagnes de terrain et des chablis risquaient d'empêcher la réalisation de certains relevés. Afin d'obtenir un nombre suffisant de relevés malgré ces contraintes, les points ont été placés tous les 100 m au lieu de 200 m, sur des transects altitudinaux toujours à 50 m d'écart ; 262 relevés ont finalement été réalisés. Pour les mêmes raisons de faible surface d'intérêt pour l'étude et de possibilité de chablis, le maillage serré de 50x100 m a été conservé pour l'échantillonnage du troisième site. 158 relevés ont été effectués pendant les trois mois imparti à cette dernière campagne (5 mois pour les deux premières).

II.3 Choix des variables et recueil des données

La sélection des facteurs écologiques à étudier – ou facteurs du milieu - est motivée par leur influence potentielle sur la composition spécifique de la régénération et l'activité des grands herbivores⁴ ainsi que sur leur « fixité temporelle ». L'étude s'inscrivant dans une durée de plusieurs dizaines d'années avec une description ponctuelle (un seul passage par point de relevé), ces facteurs doivent être relativement fixes pendant cette période. Ils doivent sinon pouvoir être connus *a posteriori* grâce à des mesures antérieures, par exemple celles des inventaires forestiers, ou pouvoir être estimées de manière indirecte, les souches par exemple nous informent sur les arbres anciennement présents.

⁴ Voir l'introduction, 1^{ère} partie.

Huit variables décrivant **les conditions écologiques** physiques et végétales sont retenues. L'altitude est connue a priori puisqu'elle est la base de l'échantillonnage. Elle influence la répartition des essences, et des grands herbivores qui peuvent migrer vers les basses altitudes en période hivernale. L'exposition renseigne entre autres sur les conditions globales d'ensoleillement et de chaleur, d'importance pour les grands herbivores en hiver, et pour les espèces végétales selon leur affinité pour la lumière et leur sensibilité à la perte d'eau par évapotranspiration. Toutefois, la lumière, ainsi que l'eau, qui arrivent aux semis sont fortement modulées, dans un premier temps, par le degré d'ouverture de la canopée, puis par la végétation présente autour et au dessus de la régénération. En forêts gérées, ces modalités sont en grande partie conditionnées par le traitement sylvicole⁵. Enfin, le type de station forestière ainsi que les semenciers localement présents (composition du peuplement) jouent un rôle déterminant sur la composition du tapis végétal et son attrait pour les grands herbivores.

Le **facteur « cervidés »** est estimé par le degré d'abroustissement des semis de sapin dans le site A.Fo. Nous avons vu en introduction que l'intensité de l'abroustissement hivernal du sapin est en relation étroite avec l'abondance d'espèces appréciées par les grands herbivores. Pour une localisation donnée, l'abondance de ces espèces fluctue au rythme des ouvertures et fermetures de la canopée, et leur disponibilité hivernale est fonction de l'épaisseur de la neige (Lartiges, 1974; Gonzalez et Pépin, 1996; Schmidt, 1992; Babad, 1997; Morellet et Guibert, 1999). Je n'ai donc pas cherché à évaluer la présence ou la disponibilité d'une alimentation alternative au sapin car il serait peu réaliste de vouloir intégrer une variable si fluctuante dans une étude qui porte sur une longue période et qui s'appuie sur une unique campagne d'observations par forêt.

Enfin, la régénération dans les sites A.Fa. et A.Fo. et les jeunes peuplements du site A.Fo.70-90 sont bien entendus étudiés sur chaque point de relevé.

L'ensemble des variables pré-cités n'est pas systématiquement mesuré dans chaque site en fonction des résultats aux analyses successives. Un tableau récapitulatif des variables étudiées par site est d'abord présenté, puis les méthodes d'évaluation sont détaillées pour chaque variable, certaines étant illustrées par des photos en fin de partie.

⁵ Voir 1^{ère} partie, chapitre II.5, figure 1.

Tableau 1: Récapitulatif des données recueillies par site d'étude

		Trois sites d'étude		
		A.Fa	A.Fo	A.Fo.70-90
	Altitude (*)	X	X	X
	Exposition (4)	X	X	X
F	Composition du peuplement parent (5)	X	X	(X)
A	Ouverture canopée (3)	X	X	
C	Végétation autour des semis (5)	X	X	
T	Végétation au dessus des semis (*)	X	X	(X)
E	Type de station forestière (5)	X	X	X
U	Nature des coupes sylvicoles (3)	X	X	
R				
S	Ancienneté des coupes (2)	(X)		
	Travaux sylvicoles - souches (*)	(X)		X
	Abrouissement du sapin (*)		X	
	Composition spécifique jeunes arbres (*)	X	X	X
	Surface	16 m ²	16 m ²	150 m ²
	Nombre de relevés	147	262	158

Tableau 1: Le chiffre entre parenthèses après le nom du facteur indique le nombre de modalités, (*) : la variable est quantitative, (X) : l'estimation de la variable n'est pas directement réalisée sur le terrain mais connue par des documents ou indirectement évaluée à travers une autre donnée.

II.3.A Sites A.Fa. et A.Fo.

II.3.A.a Les facteurs du milieu

Plusieurs facteurs étudiés sont des variables qualitatives. Les analyses statistiques ont souvent tendance à mettre en avant les variables qui comprennent le plus grand nombre de modalités, puisque ce sont celles qui présentent la grande variabilité. Pour éviter ce biais, j'ai limité le nombre de modalité entre trois et cinq pour tous les facteurs étudiés.

II.3.A.a.1 Altitude et exposition

Le cheminement le long des transects altitudinaux se fait à l'aide d'un altimètre et l'exposition du versant est estimée avec une boussole.

II.3.A.a.2 Composition du peuplement adulte

Le dénombrement des arbres par essence entourant le plateau est réalisé à l'aide du relascope à chaîne, utilisé lors des inventaires forestiers. Cet outil permet d'évaluer en quelques minutes et de manière standardisée la composition du peuplement dans un cercle de 45 m de diamètre minimum autour du point de relevé (description dans CRPF-ONF, 2000).

Une essence est considérée majoritaire quand elle représente au moins 70% des arbres dans le cas de deux essences, sinon sa proportion doit être au moins deux fois plus grande que chacune des autres essences. Cette convention se réfère à celle des aménagement forestiers du site A.Fo.70-90. Dans ce site d'étude les arbres du peuplement parent ne sont plus présents, et la composition est connue grâce aux anciens aménagements, où une essence est majoritaire lorsqu'elle représentait plus de deux tiers du peuplement.

Si un nombre important d'arbres adultes ont déjà été prélevés (cas de quelques parcelles étudiées en fin de phase de régénération), c'est la composition de la parcelle, ou de la plage, décrite dans l'aménagement précédant les coupes qui est retenue.

Cinq modalités sont ainsi définies:

- ⇒ peuplement à majorité de sapins,
- ⇒ peuplement à majorité d'épicéas,
- ⇒ peuplement à majorité de feuillus; les feuillus correspondent essentiellement à du hêtre, mais il peut également s'agir de frêne (*Fraxinus excelsior* L.), d'érable (*Acer pseudoplatanus*) ou de sorbier de oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), et moins souvent de bouleau (*Betula pendula* et *B. pubescens*), de charme (*Carpinus betulus*) ou de chêne (*Quercus robur* et *Q. petraea*),
- ⇒ peuplement mélangé sapins-épicéas,
- ⇒ peuplement mélangé sapins-feuillus.

II.3.A.a.3 Ouverture de la canopée

Le degré d'ouverture de la canopée est estimé à l'œil nu grâce à la part de ciel visible dans le champ de vision de l'observateur, tête levée et dos à la pente:

- ⇒ part inférieure à 25% de son champ de vision : canopée fermée,
- ⇒ entre 25 et 50% : canopée en partie ouverte,
- ⇒ plus de 50% : canopée ouverte.

II.3.A.a.4 Végétation autour de la régénération : visibilité latérale

Cette mesure vise à prendre en compte l'éclairement arrivant aux semis de manière latérale, d'un puits de lumière provoqué par une petite trouée, même si la canopée est dite fermée. La densité de la végétation présente autour de la régénération, et modulant la quantité de lumière qui arrive aux semis, est mesurée par la profondeur du champ de vision de l'observateur. Celui-ci reste sur le point de relevé et regarde dans quatre directions opposées : vers le haut de la pente, le bas, et sur la courbe de niveau. Si il ne peut voir à plus de 10 m il

note 1; généralement cela signifie qu'il est face à de la régénération haute (au moins 2 m) et dense ou, moins souvent, à un gros rocher ou aux branches basses d'un arbre (voir les photos en fin de partie). S'il peut voir à plus de 10 m mais sans distinguer clairement ce qu'il y a au-delà de cette distance, il note 2. Si la visibilité est bonne sur plusieurs dizaines de mètres au moins mais que de jeunes arbres ou arbustes (comme du sureau ou du houx) l'empêchent de distinguer clairement les troncs des arbres de la canopée, il note 3. Enfin, si la visibilité n'est pas gênée et qu'il distingue tous les troncs, il note 4.⁶

Ces données sont ensuite classées en cinq catégories, de la situation la plus fermée à la plus ouverte :

- ⇒ 1 : les quatre notes sont des 1 ou des 2 : la visibilité est la plus faible observée et l'environnement latéral de la régénération très fermé,
- ⇒ 2 : trois des notes sont des 1 ou 2 : il y a un côté ouvert par lequel la lumière peut arriver,
- ⇒ 3 : deux notes sont des 1 ou des 2 : la visibilité est moyenne avec deux côtés ouverts et deux fermés,
- ⇒ 4 : trois notes sont des 3 ou 4 : trois côtés sont ouverts,
- ⇒ 5 : les quatre notes sont des 3 ou des 4 : c'est la situation la plus ouverte observée.

II.3.A.a.5 Végétation au dessus de la régénération : couvert bas végétal

Cette variable sert à prendre en compte la présence d'un feuillage bas empêchant la lumière incidente d'atteindre les semis. Elle concerne la végétation qui se trouve directement au-dessus de la régénération et en contact avec les semis les plus hauts. Il s'agit en général d'une branche basse surplombant le plateau ou des couronnes d'arbres supérieurs à 1,5 m et qui par conséquent ne sont pas pris en compte dans la régénération (voir les photos en fin de partie). Le couvert bas végétal correspond à la surface obtenue par projection verticale de ce couvert surplombant les semis, exprimée en pourcentage de la surface du plateau étudié (soit 16 m², voir plus loin).

II.3.A.a.6 Type de station forestière

Pour la reconnaissance des types de stations⁷ je me suis appuyée sur le Guide pour l'identification des stations (C.R.P.F, E.N.G.R.E.F. et O.N.F, 1995) mentionné en introduction.

⁶ Ayant réalisé la première campagne seule, la méthode de la mire n'est pas utilisée pour des raisons pratiques de transport du matériel et de faisabilité sur le terrain.

⁷ Voir 1^{ère} partie, chapitre II.3.B.

Les stations prises en compte vont des pôles mésoneutrophile à acidiphile strict et font partie de cinq types:

- ⇒ La hêtraie-sapinière mésoneutrophile à neutrophile à Mercuriale pérenne (*Mercurialis perennis* L.), type n° 10 du guide.
- ⇒ La hêtraie-sapinière neutroacidicline à Fétuque des bois (*Festuca altissima* All.), type n° 11 du guide.
- ⇒ La hêtraie-sapinière mésoacidiphile à acidicline à Fétuque des bois (*Festuca altissima* All.), type n° 12 du guide.
- ⇒ La hêtraie-sapinière acidiphile doux à Luzule blanchâtre (*Luzula luzuloides* Lam.) à acidiphile à Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa* L.), type n° 13 du guide.
- ⇒ La hêtraie-sapinière acidiphile stricte à Myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.), type n° 14 du guide.

II.3.A.a.7 Données relatives aux pratiques sylvicoles

II.3.A.a.7.1 Nature des coupes

Le traitement sylvicole

L'aménagement forestier stipule le classement de chaque unité de gestion (parcelle ou sous-parcelle) en fonction du traitement sylvicole appliqué. Les parcelles échantillonnées sont classées en coupe de régénération, d'amélioration, ou de jardinage. Cependant la réalité de terrain ne correspond pas toujours à ce qui est prévu par l'aménagement. Ainsi, certaines parcelles peuvent être classées en régénération mais la première coupe n'ayant pas encore eu lieu au moment de l'étude, le stade dans le cycle sylvicole est encore celui de l'amélioration. D'autres parcelles, à cause de leur allure très régulière et/ou en fonction du potentiel exploitable, font l'objet de coupes régulières malgré un classement en futaie jardinée. Une discussion avec les forestiers permet de connaître la vraie nature des coupes réalisées.

La date du dernier passage en coupe

Les dates de passage en coupe sont recherchées dans les archives de l'ONF et la date du dernier passage est associée au type de coupe. Cette information est complémentaire aux variables traduisant l'apport de lumière dans le peuplement. Par exemple en fin de phase d'amélioration, on s'attend à observer une canopée fermée; si la dernière coupe est ancienne, le peuplement est dans l'état depuis longtemps, et une espèce sciaphile comme le sapin peut s'y être développées davantage qu'une espèce héliophile. Si la date de la dernière coupe est proche, il y a eu un apport récent de lumière, bénéfique à l'émergence ou au développement des essences les plus héliophiles. Pour les coupes de jardinage, la date n'est pas prise en compte à cause du faible effectif qui ne permet pas de scinder en deux cette modalité. Par

ailleurs, les fluctuations d'apport de lumière sont en principe moins brutales en futaie jardinée, la structure plus ou moins irrégulière du peuplement assurant un apport minimum permanent.

La variable "coupe" comprend cinq modalités:

- ⇒ coupe de régénération récente: passage en coupe dans les quatre dernières années,
- ⇒ coupe de régénération ancienne: passage en coupe il y a plus de quatre ans (dans ces forêts, les coupes de régénération ont lieu théoriquement tous les six à huit ans),
- ⇒ coupe d'amélioration récente: passage dans les sept dernières années,
- ⇒ coupe d'amélioration ancienne: passage il y a plus de sept ans (les coupes d'amélioration ont lieu théoriquement tous les dix à douze ans),
- ⇒ coupe de jardinage (passage théoriquement tous les huit à dix ans).

II.3.A.a.7.2 Travaux sylvicoles

Des travaux sont parfois réalisés pour aider à la mise en place ou au développement de la régénération. Ces travaux peuvent influencer directement les variables mesurées, qu'il s'agisse de la régénération elle-même ou de facteurs du milieu tels que la végétation présente autour ou au dessus des semis. En étudiant les documents relatifs à ces interventions, il s'avère que peu de travaux ont été réalisés dans les parcelles étudiées et qu'il est difficile de connaître leur localisation et étendue exactes. Etant donné le faible nombre de relevés pour lesquels des travaux de diverses natures (relevés de couvert, dégagements de semis, dépressages ⁸) ont assurément été réalisés, la variable ne sera pas intégrée dans les analyses.

II.3.A.a.8 Abroutissement du sapin

Cette donnée ne concerne que le site A.Fo. Pour chaque semis de sapin inventorié le nombre de fourches sur l'axe principal ou de marques d'abroutissement du bourgeon terminal est noté. Le nombre de fourches ou marques est réparti en quatre catégories (voir les photos en fin de partie) :

- ⇒ Pour les semis < 10 cm : 0 et 1 fourche, 2 fourches, 3 fourches, 4 et plus.
- ⇒ Pour les semis > 10 cm : 0+1 fourche, 2+3, 4+5, 6 et plus.

⁸ « Opérations consistant à favoriser des semis des essences recherchées aux dépens des espèces végétales concurrentes, [...] à réduire la densité des semis pour accroître la croissance et la vigueur des jeunes peuplements, [...] à éliminer les sujets tarés ou mal conformés. » Dubourdieu, 1997.

Dans le cas de prélèvements répétés du bourgeon terminal, il arrive que le semis ne présente plus un axe principal bien différencié. Dans ce cas il est classé dans la catégorie correspondant au plus fort niveau d'abrouissement : 4 et plus ou 6 et plus.

II.3.A.b La régénération

Les données sont recueillies sur des placeaux de 16 m² (4mX4m). Les travaux de Picard *et al.* (1994) montrent que l'inventaire des semis de sapin sur une telle surface permet de montrer des différences de densité dans plusieurs conditions de végétation et d'abrouissement. Le relevé est réalisé lorsque plus de six semis supérieurs à 10 cm sont présents sur cette surface, sinon cette condition est recherchée au plus près du point prévu par l'échantillonnage. Il faut par ailleurs que la majorité de la régénération étudiée soit accessible aux cervidés, et si le point de relevé tombe dans une régénération comprenant des semis de plus d'1m50, le nombre d'arbres inférieurs à cette hauteur doit être plus important pour réaliser le relevé.

Pour chaque semis du placeau, l'observateur note :

- ⇒ son essence : sapin, épicéa, hêtre ou autre feuillu,
- ⇒ son appartenance à une des quatre classes de hauteurs : < 10 cm, 10-30 cm, 31-70 cm ou 71-150 cm.

Ces classes de hauteur sont définies selon Saint Andrieux *et al.* (1999) qui ont montré dans les Vosges du nord que ces limites (10, 30 et 70 cm) correspondent à différents seuils d'abrouissement par le cerf et le chevreuil. Sous 10 cm les abrouissements sont l'effet du chevreuil, entre 10 et 70 cm, les deux espèces interviennent avec le chevreuil abrouissant surtout sous 30 cm. Au dessus de 70 cm les abrouissements sont le plus souvent l'effet du cerf. Au delà d'1m50 la probabilité d'abrouissement par les cervidés est faible.

II.3.B Site A.Fo.70-90

Puisqu'il s'agit ici d'étudier la composition de peuplements accessibles aux grands herbivores vers 1970, il fallait en premier lieu vérifier que les arbres qui les composent étaient bien inférieurs à 1m50 à cette date. Pour cela des carottages ont été réalisés. Parmi les arbres présents sur les points de relevés (placettes de 10 x 15 m), les cinq sapins et cinq épicéas qui semblent avoir passé 1m50 depuis le plus longtemps sont repérés. Cette estimation se fait en comparant les arbres sur la base de l'espacement entre les étages de branches formés par la croissance rythmique et annuelle de ces résineux. Pour une hauteur donnée, plus les espacements sont petits au dessus d'1m50 et plus le nombre d'années écoulées depuis qu'il a

dépassé cette hauteur est grand. Lorsque cela est possible le nombre d'années écoulées est estimé en comptant le nombre d'étagements de branches au dessus d'1m50. Le plus souvent il faut avoir recours à la tarière pour carotter les arbres à 1m50 et compter le nombre de cernes. Un cerne est élaboré chaque année, et une carotte qui présente plus de 30 cernes indique que l'arbre a dépassé 1m50 après 1970. Le comptage se fait sur place et à l'œil nu ou à l'aide d'une loupe, ce qui implique une certaine marge d'erreur, quoique les cernes sont bien différenciés sur les carottes de sapin et d'épicéa (voir les photos en fin de partie).

Si tous les arbres sondés présentent plus de trente cernes et que le peuplement est homogène quant à l'espacement entre les étages de branches, le relevé n'est pas réalisé car le peuplement trop vieux. Si ces arbres se démarquent des autres et paraissent nettement plus âgés, l'opération de sondage est renouvelée sur de nouveaux arbres selon la même méthode, et le relevé est réalisé seulement si ces derniers présentent moins de trente cernes.

II.3.B.a Les facteurs du milieu

Un nombre limité de descripteurs du milieu est pris en compte dans ce site, leur choix étant basé sur les résultats des sites A.Fa. et A.Fo. Nous y reviendrons dans le chapitre concerné.

II.3.B.a.1 Altitude, exposition et type de station

L'altitude est connue puisqu'elle constitue la base de l'échantillonnage, et mesurée grâce à un altimètre. Sur le lieu du relevé l'exposition est mesurée à la boussole et le type de station forestière défini grâce au Guide pour l'identification des stations (C.R.P.F, E.N.G.R.E.F. et O.N.F, 1995).

II.3.B.a.2 Composition du peuplement parent

Elle est connue par consultation des anciens aménagements forestiers.

II.3.B.a.3 Estimation de l'ancien couvert bas et travaux réalisés dans le passé

Les arbres supérieurs à 1m50 vers 1970 (plus de trente cernes) nous renseignent sur la présence, à l'époque, d'un couvert bas. Il n'est bien sûr pas possible de relier directement le nombre d'arbres identifiés supérieurs à 1m50 en 1970 et le pourcentage de couvert végétal tel qu'il a été observé dans les deux autres sites (surface correspondant à l'espace occupé par le feuillage > 1m50 et ramenée à 16m²). Mais nous disposons, grâce aux sondages à la tarière, d'une information sur un gradient de couvert, défini selon la part d'arbres supérieurs à 1m50 en 1970. Les arbres sondés sont actuellement présents et l'étaient assurément à l'époque. Par

contre, des arbres peuvent avoir été enlevés lors de travaux sylvicoles et la régénération aurait, au moins en partie, été couverte pendant une certaine durée. Afin de prendre en compte cette éventualité, le nombre de souches présentes sur la placette est noté.

II.3.B.b Description des jeunes peuplements

Chaque arbre de la placette est inventorié en fonction de son essence et de son statut. Un arbre est considéré dominant lorsque la partie haute de sa couronne se distingue nettement de celle de ses voisins. Seuls quelques arbres de la placette peuvent avoir ce statut. Etant donné l'aspect régulier des peuplements la couronne de la plupart des arbres se trouve dans le même étage appelé "strate du milieu". Lorsqu'un arbre ne fait pas partie de cette strate car la majeure partie de sa couronne se trouve dessous, il est dominé.

Afin de connaître l'époque à laquelle les derniers arbres ont dépassé 1m50, les cinq sapins et cinq épicéas les plus petits sont repérés et le nombre d'étages de branches au dessus d'1m50 est compté.

II.4 Traitements statistiques

II.4.A Analyse factorielle des correspondances et classification hiérarchique

Les variables du milieu du site A.Fa sont étudiées avec une Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM) car les variables sont pour la plupart qualitatives.

Les données sont souvent traitées par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), suivie d'une Classification Hiérarchique Ascendante (CHA), technique classiquement utilisée dans la réalisation de typologies (Legendre and Legendre, 1998). Elle permet de définir des types de régénération et de jeunes peuplements, ainsi que les niveaux d'abroustissement du sapin.

Logiciels utilisés: Xlstat et Statistica.

II.4.B Le redressement d'échantillons

Cette technique est utilisée lorsque la distribution des modalités de la variable explicative diffère entre les échantillons. Elle permet d'approcher la distribution de la variable dépendante qui serait obtenue avec un échantillonnage identique des variables explicatives

(Deroo et Dussaix, 1980). Les principes de calcul seront détaillés en s'appuyant sur les exemples concrets de l'étude.

Ne nécessite pas de logiciel de traitement des données.

II.4.C Analyse discriminante par arbre de décision

Ce type d'analyse permet de rechercher parmi un ensemble de variables (dites prédictives) celles qui permettent le mieux de prévoir l'affectation d'individus (ou relevés) à un groupe prédéfini (ou type).

Pour l'étude des relations entre les facteurs du milieu et les types de régénération ou de jeunes peuplements, c'est l'analyse discriminante selon la méthode de recherche exhaustive de segmentations univariées style CART (Classification And Regression Trees) qui est utilisée (Breiman *et al.*, 1984, Ripley, 1996). Pour chaque variable prédictive et à chaque étape de l'analyse, toutes les segmentations possibles (division de l'échantillon basée sur une variable prédictive) sont examinées pour trouver celle qui permet d'isoler au mieux un type de régénération, ou de jeune peuplement, en se basant sur le test du χ^2 . Plusieurs ensembles de successions possibles de segmentations sont ainsi définis sous la forme d'arbres de décision. Ces arbres sont ensuite testés par la méthode de la validation croisée. Des sous échantillons sont construits par division aléatoire de l'échantillon total et introduits dans les arbres pour calculer le coût de mauvais classement. Si un individu qui suit les embranchements définis par les règles de construction de l'arbre n'aboutit pas dans le groupe qui lui correspond, il contribue à augmenter la valeur du coût de mauvais classement associé à l'arbre. L'arbre de décision sélectionné est celui pour lequel le coût de mauvais classement est minimum (Celeux et Nakache, 1994).

Cette analyse présente en outre l'avantage de traiter des variables qualitatives et quantitatives en même temps.

Logiciel utilisé: Statistica.

II.4.D Le test de permutation

Ce test permet de savoir si les différences observées entre deux distributions sont statistiquement significatives. Il compare les différences observées et les différences théoriques, obtenues avec des distributions aléatoires des échantillons. La répétition de ce procédé permet de définir la fréquence, et donc la probabilité, avec laquelle la différence observée apparaît.

Logiciel utilisé: Spad.

II.4.E Le test du χ^2

L'analyse des données dans cette étude fait souvent appel au χ^2 .

Dans le cas d'un tableau de fréquences 2x2, un test du χ^2 est utilisé quand l'échantillon total $n \geq 40$, et le χ^2 corrigé de Yates quand $20 \leq n < 40$. Le test exact de Fischer est utilisé pour $n < 20$, ou lorsque l'échantillon est plus grand, mais la valeur de certains effectifs théoriques comprise entre 1 et 5 (Scherrer, 1984).

Quand le tableau est plus grand que 2x2, il est communément admis que le test du χ^2 est valide malgré des effectifs théoriques proches de 1, si 80 % d'entre eux dépasse la valeur de 5 (Scherrer, 1984). Les résultats seront interprétés en ayant ces règles de validité présentes à l'esprit. Un test dont le résultat est significatif mais basé sur un effectif théorique < 1 sera considéré non significatif.

Logiciel utilisé: Statistica pour les tableaux 2x2, les tableaux plus grands sont traités "à la main" avec Excel.

II.4.F Le test U de Mann-Whitney

Les comparaisons de nombres d'arbres sont réalisées à l'aide du test U de Mann-Whitney car l'hypothèse d'une distribution gaussienne des données n'est pas toujours vérifiée. Le niveau de significativité du test correspond à la probabilité associée à la valeur z quand les effectifs sont inférieurs à vingt et à la valeur z ajustée quand les effectifs sont supérieurs.

Logiciel utilisé: Statistica.

II.4.G Le test de Spearman

Ce test de corrélation est parfois utilisé pour l'analyse des données A.Fo.70-90. Non paramétrique, il est basé sur les rangs et permet d'analyser la relation entre deux variables ordinales ou semi ordinales. Il est valide quelque soit la distribution des variables et peut mettre en évidence une relation qui ne suit pas un modèle linéaire.

Logiciel utilisé: Statistica.

Végétation autour et au dessus de la régénération



Piquet de 1m50. Photo de gauche la visibilité latérale vers le haut de la pente (sens de la flèche) est minimum (notée 1), photo du milieu, visibilité maximum (notée 4). A droite, branches d'arbres >1m50 formant un couvert végétal au dessus des semis.

Trois niveaux d'abrouissement du sapin



De gauche à droite : une marque d'abrouissement, trois marques et plus de six marques.

Exemples de jeunes peuplements et carotte



Photo de gauche, les arbres dépassent peu le piquet et ont donc récemment passé 1m50. A droite les arbres sont plus grands et le carottage à 1m50 (tarière en rouge) est nécessaire pour s'assurer qu'ils étaient <1m50 vers 1970.



3^{ème} partie

TROIS SITES D'ETUDE

ETUDE DU SITE A.FA.

I ETUDE DU SITE A.FA : RESULTATS

147 relevés sont réalisés, soit 8883 semis inventoriés.

I.1 Typologie de la régénération

I.1.A AFC et CHA

L'analyse factorielle est réalisée sur un tableau à 16 colonnes (4 essences x 4 hauteurs) et 147 lignes.

La moitié de l'inertie du jeu de données est expliquée par les trois premiers axes. Les pôles sont bien visibles sur la figure 4, avec les hêtres sur l'axe 1, les épicéas sur l'axe 2, les autres feuillus que le hêtre constituant l'axe 3. Les autres feuillus sont essentiellement des sorbiers, frênes, érables, et moins souvent des ormes, charmes et chênes. Les sapins ne sont pas tant constitutifs d'un axe et ils se trouvent plus souvent mélangés avec les autres essences. Par ailleurs, le nuage de point de l'AFC (figure 4) révèle une organisation de la régénération suivant un gradient de hauteur. Les semis d'épicéas et de hêtres les plus petits se trouvent à l'extrémité de leurs axes respectifs et les plus grands vers le centre du nuage de point. Pour le sapin l'organisation des classes de hauteur est inverse et les petits semis de sapin peuvent se trouver sous les grands semis des autres essences.

Figure 4: Représentation du nuage de point de l'AFC sur les deux premiers axes et valeurs propres

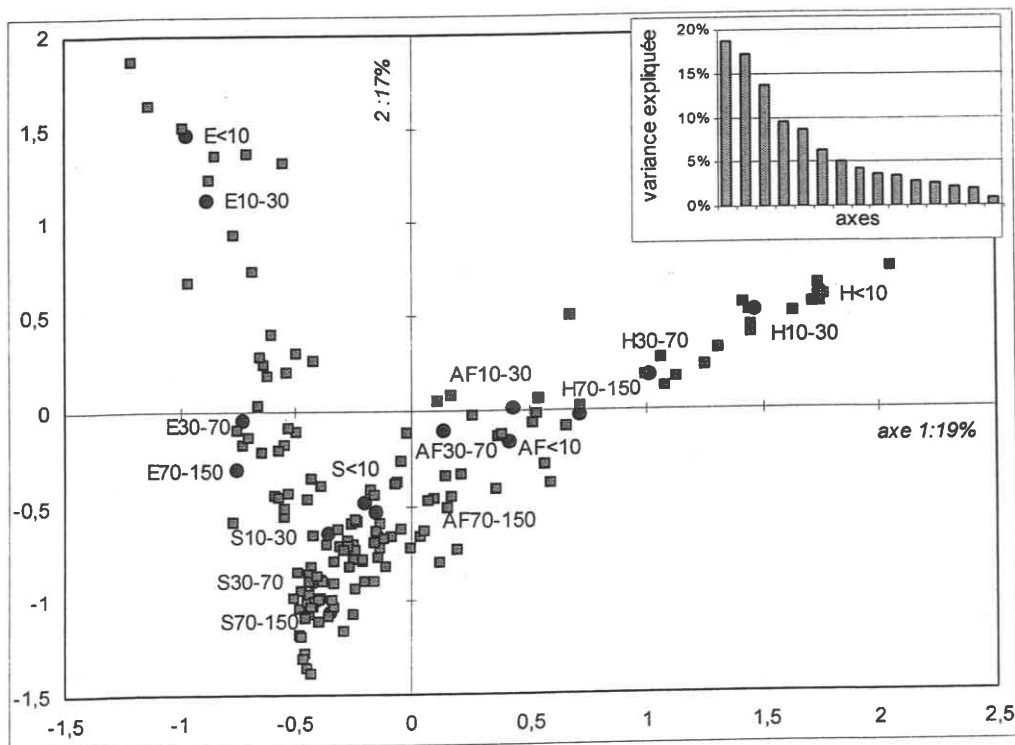


Fig. 4: Les carrés représentent les relevés et les ronds les modalités des variables. E: épicéas, S: sapins, H: hêtres, AF: autres feuillus que le hêtre, <10: semis inférieurs à 10 cm, 10-30: semis mesurant 10 à 30 cm, 30-70: semis 31 à 70 cm, 70-150: semis mesurant 71 à 150 cm.

La classification hiérarchique est appliquée aux coordonnées des points sur les axes et met en évidence sept types de régénération. Ces types étant construits sur la base des résultats de l'AFC nous retrouvons la même organisation. La plupart des types sont en effet définis en fonction de l'essence dominante, un seul sur les sept correspondant à une situation de mélange. Le gradient de hauteur mis en évidence par l'AFC pour chaque essence ne ressort dans la typologie que pour les relevés à majorité de sapins. L'ensemble de relevés où le sapin est dominant est suffisamment grand pour permettre sa subdivision basée sur la répartition des semis dans les différentes classes de hauteur.

Les types de régénération sont décrits figure 5 où les graphiques indiquent la valeur médiane et l'étendue de 90 % des relevés dans chaque classe de hauteur. Le nombre de semis par relevé (entre 6 et 200) et par classe de hauteur (entre 0 et 200) étant très variable, les étendues sont généralement assez importantes. Une essence est dite majoritaire dans une classe de hauteur quand l'étendue du nombre de semis des autres essences ne dépasse pas (ou peu) la valeur médiane de l'essence considérée.

I.1.A.a Les types à majorité de sapins

- ⇒ SAP 0-30 cm : ce type regroupe les relevés où le sapin est l'essence majoritaire dans les classes de hauteur < 10 et 10-30 cm, les valeurs médianes étant respectivement 15 et 13 semis de sapins. Les autres essences sont peu représentées quelque soit la hauteur considérée (médiane maximum = 1).
- ⇒ SAP 10-70 cm : lorsque les semis de sapins de 10 à 30 cm sont accompagnés de sapins mesurant 31-70 cm et pas tant de sapins de moins de 10 cm, alors le relevé est classé dans le type SAP 10-70 (médiane sapins <10 cm =3, 10-30 cm =15, 31-70 cm =9).
- ⇒ SAP 30-150 cm : lorsque les sapins de 31-70 cm sont accompagnés de sapins >70 cm, le relevé est classé en type SAP 30-150 cm (médiane sapins 10-30 cm = 1, 31-70 cm =4, 71-150 cm =7).

I.1.A.b Les types à majorité d'épicéas

- ⇒ EPI : ce type est essentiellement constitué de relevés où l'épicéa est majoritaire dans les classes de hauteurs < 30 cm (médiane épicéas < 10 cm =56, 10-30 cm =17) et la valeur médiane la plus forte pour les autres essences est celle du nombre de sapins 10-30 cm = 4.
- ⇒ EPI-SAP : lorsque les semis d'épicéas sont en majorité supérieurs à 30 cm, ils sont accompagnés de sapins mesurant 10-30 et 31-70 cm, mais l'épicéa reste l'essence dominante. Médianes 10-30 cm sapin = 3 et épicéa = 5, 31-70 cm sapin =2 et épicéa = 11, 71- 150 cm sapin =0 et épicéa = 1.

Figure 5: Sept types de régénération A.Fa.

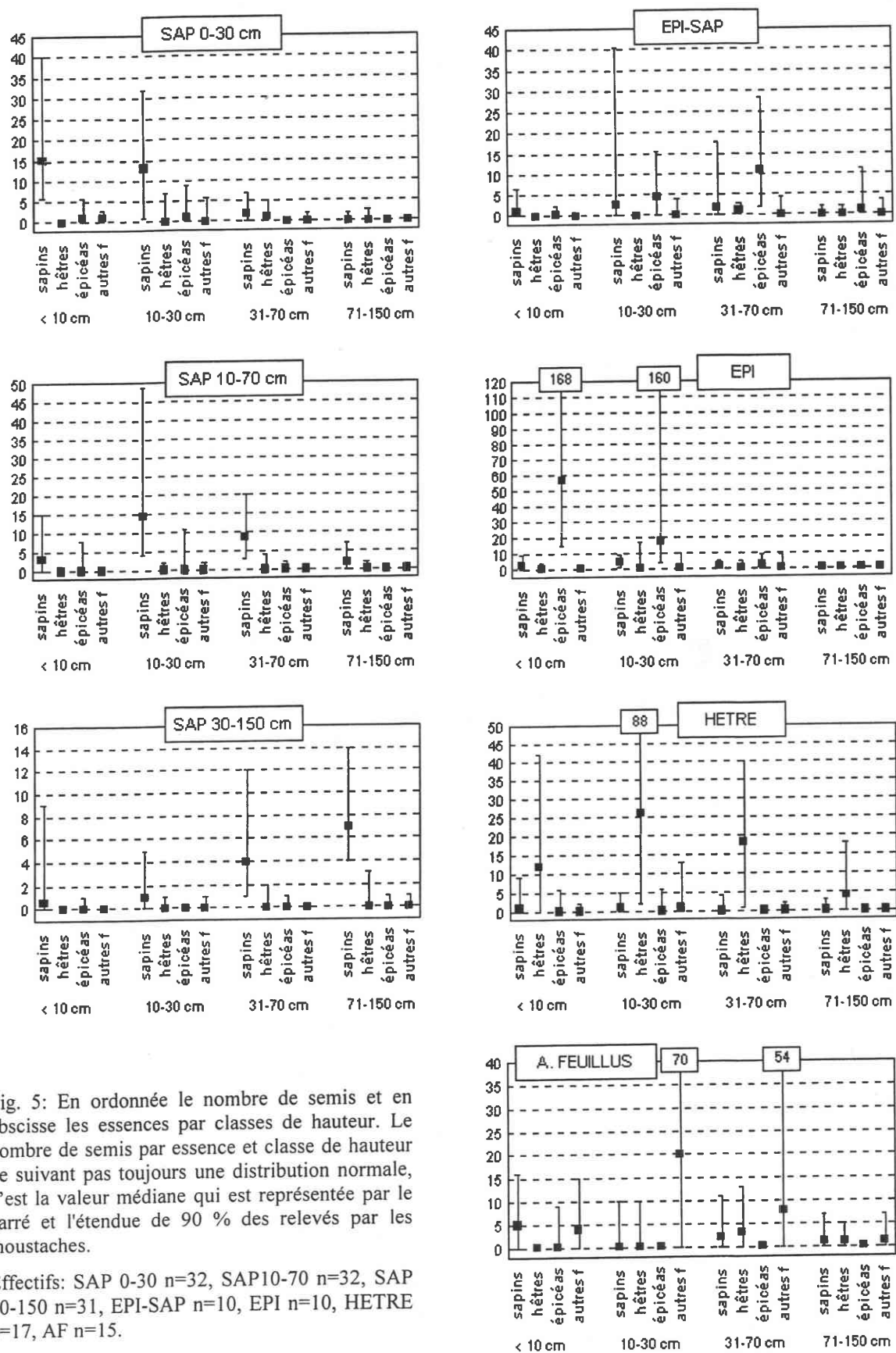


Fig. 5: En ordonnée le nombre de semis et en abscisse les essences par classes de hauteur. Le nombre de semis par essence et classe de hauteur ne suivant pas toujours une distribution normale, c'est la valeur médiane qui est représentée par le carré et l'étendue de 90 % des relevés par les moustaches.

Effectifs: SAP 0-30 n=32, SAP10-70 n=32, SAP 30-150 n=31, EPI-SAP n=10, EPI n=10, HETRE n=17, AF n=15.

I.1.A.c Les types à majorité de feuillus

⇒ HETRE : le hêtre est majoritaire dans toutes les classes de hauteur avec des médianes : $<10 \text{ cm} = 12$, $10-30 \text{ cm} = 25$, $31-70 \text{ cm} = 18$, $71-150 \text{ cm} = 4$, et toutes les autres médianes sont égales à 0 ou 1.

⇒ AF : les autres feuillus rencontrés sont le plus souvent le frêne et l'érable sycomore, parfois l'érable plane et le sorbier des oiseaux, et plus rarement l'alisier blanc, l'orme des montagnes, le tilleul à grande feuille et le chêne sessile. Ces feuillus sont majoritaires dans les classes de hauteur 10-30 cm et 31-70 cm (médianes respectives = 20 et 8). Le sapin et le hêtre sont souvent présents avec des médianes comprises entre 1 et 4 dans toutes les hauteurs excepté dans la classe 10-30 cm.

I.2 Les facteurs du milieu

Les distributions des modalités pour chaque variable du milieu sont disponibles en annexe II.1.

I.2.A Etude des liens entre les facteurs

L'analyse est réalisée sur un tableau à 34 colonnes (nombre de modalités) et 147 lignes (nombre de relevés).

La part de variance expliquée par les premiers axes est assez faible et décroît progressivement, nous indiquant que le jeu de données traité par l'AFCM est peu structuré (figure 6). L'étude des contributions aux deux premiers axes montre qu'ils sont construits avec des modalités correspondant aux effectifs les plus petits (altitude $>900\text{m}$, stations à Mercuriale et à Myrtille, coupe d'amélioration récente). Ce sont donc les points "exceptionnels" qui structurent le nuage de point de la figure 6, plus que l'existence de liens entre certaines modalités. L'analyse des variables telles qu'elles sont décrites ici ne permet pas définir des types de milieu caractéristiques des forêts étudiées.

Figure 6 : Représentation du nuage de point de l'AFCM sur les deux premiers axes et valeurs propres

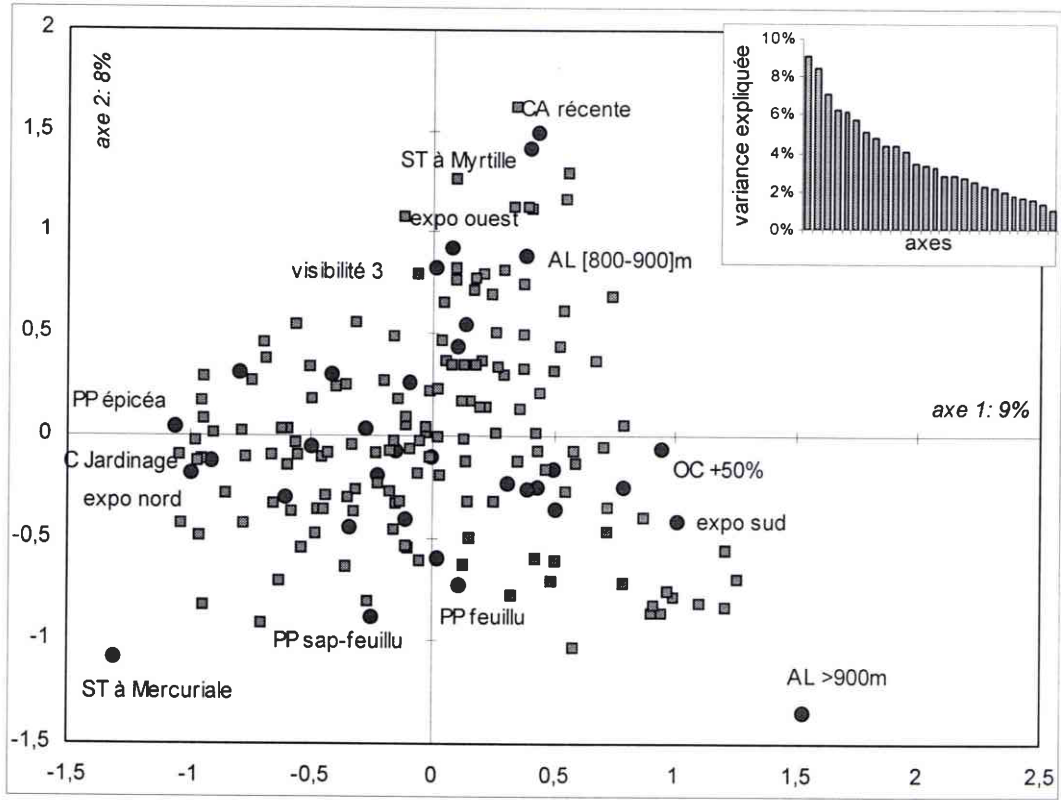


Fig. 6: Les carrés représentent les relevés et les ronds les modalités des variables. Pour une meilleure lisibilité seules les modalités les plus pertinentes (en périphérie du nuage) sont représentées.
ST: station, PP: peuplement, CA : coupe d'amélioration, AL : altitude, OC : ouverture de la canopée.

I.2.B Etude des liens entre les variables du milieu et les types de régénération

I.2.B.a Résultats de l'analyse discriminante

La variable du milieu qui permet en premier lieu de discriminer un type de régénération est la composition du peuplement (figure 7). 80% des relevés du type EPI sont associés à un peuplement à majorité d'épicéas. Dans ces peuplements la régénération peut également être composée de sapins avec sept des dix-huit relevés du nœud correspondant à un type SAP (soit 39 % de la composition du nœud). Le second niveau de segmentation est encore basé sur la composition du peuplement, associant la régénération à majorité de feuillus à un peuplement feuillu ou mélangé sapins-feuillus. 88 % des relevés de type HETRE et 66% des relevés de type AF se trouvent dans ce nœud terminal. Ici aussi la régénération de sapin tient une part importante avec 40 % des relevés effectués dans ces peuplements qui sont de type SAP.

Le troisième et dernier niveau de segmentation, qui concerne les peuplements de sapins et mélangés sapins-épicéas, est basé sur les coupes sylvicoles, indépendamment de leur ancienneté. Le type SAP 30-150 cm est associé aux coupes d'amélioration et le type EPI-SAP

aux coupes de jardinage et de régénération. 74 % des relevés de type SAP 30-150 cm du nœud intermédiaire supérieur sont issus de parcelles au stade de l'amélioration et 100 % des relevés de type EPI-SAP (n=8) se trouvent dans des parcelles au stade de la régénération ou en traitement irrégulier. Les types SAP 0-30 cm et SAP 10-70 représentent une part importante de ces deux derniers nœuds terminaux mais ils participent de manière équivalente à leur composition.

Figure 7: Résultat de l'analyse discriminante: l'arbre de décision

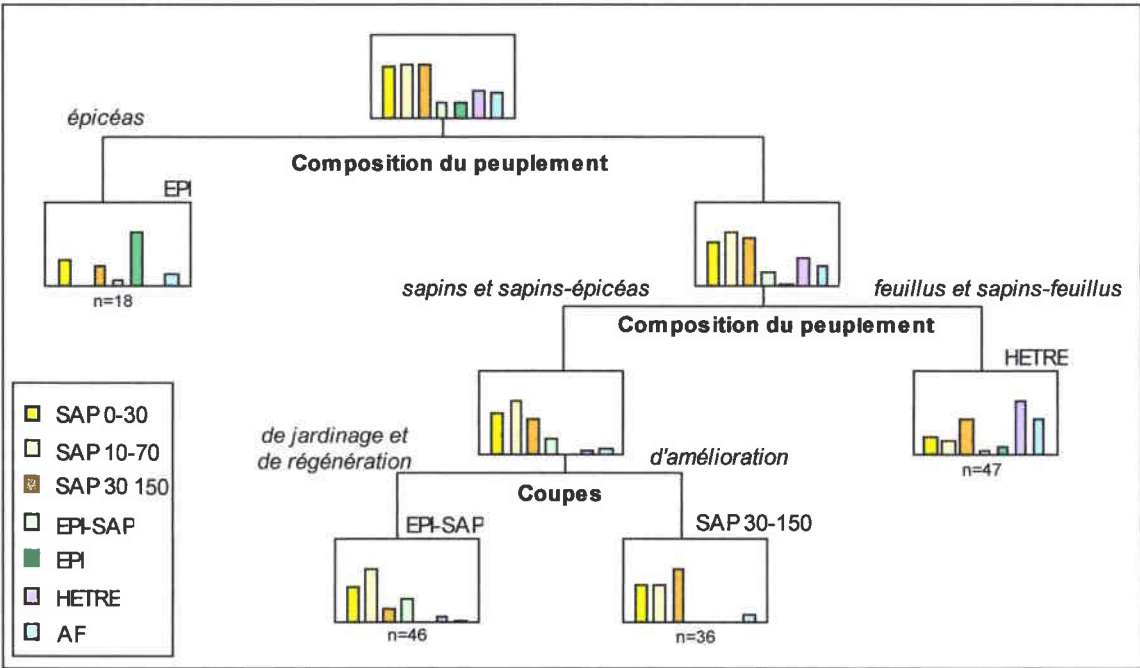


Fig. 7: En gras les variables permettant la segmentation et en italique les modalités. Les cadres en bout de branche indiquent qu'il n'y a plus de segmentation possible de l'échantillon et sont appelés « nœud terminal » de l'arbre de décision. En haut à droite du cadre, le type de régénération que l'analyse permet de discriminer. Les histogrammes à l'intérieur des cadres décrivent la composition des nœuds et représentent le nombre de relevés pour chaque type de régénération.

I.2.B.b Au-delà de l'arbre de décision

L'analyse discriminante s'appuie seulement sur deux des huit variables indépendantes et une approche univariée va permettre de connaître le poids des autres facteurs. Ces derniers peuvent être liés aux types de régénération mais leur effet masqué par l'importance de la composition du peuplement et des coupes. Il nous faut par ailleurs connaître le rôle des six autres variables afin de prendre en compte les plus pertinentes lors de l'échantillonnage du site A.Fo.

Une des sorties résultats de l'analyse discriminante est l'histogramme de l'importance des facteurs (figure 8) qui procure un premier aperçu du poids de chaque variable prédictive.

Bien que l'analyse discriminante se base sur la composition du peuplement et les coupes, d'autres facteurs ont un pouvoir discriminant non négligeable (figure 8). L'altitude est présentée avec une importance supérieure à la variable coupe. Elle n'est pas utilisée dans l'analyse discriminante car son effet est masqué par celui de la composition du peuplement, variable prédictive qui contribue davantage à la discrimination. Nous y reviendrons lors de l'analyse des variables redondantes.

Figure 8: Résultats de l'analyse discriminante: l'importance des facteurs

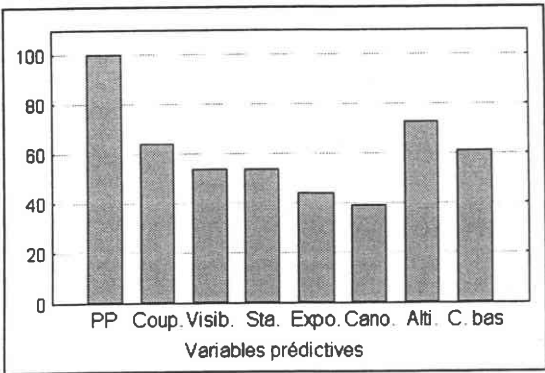


Fig. 8: classement des facteurs selon leur importance dans l'analyse sur une échelle de 0 (peu important) à 100 (très important). PP: composition du peuplement, Coup.: coupes, Visib.: visibilité latérale, Sta.: station, Expo.: exposition, Cano.: degré d'ouverture de la canopée, Alt.: altitude, C. bas: couvert bas.

Les relations entre chaque facteur et les types de régénération sont donc à étudier. Etant donné qu'il y a sept types de régénération à mettre en relation avec trois à cinq modalités par facteur, nous ne pouvons faire un test pour chaque cas de figure. En effet le risque de se tromper en affirmant qu'une différence est significative est pris autant de fois que le test est réalisé. Afin de réduire la prise de risque, il est nécessaire de limiter le nombre de fois où le test est utilisé. Un X² sera donc appliqué quand les graphiques de distribution des types de régénération par facteur semblent indiquer une différence entre les modalités. Les graphiques sont disponibles en annexe II.2.

Les variables quantitatives sont d'abord étudiées avec l'analyse discriminante. Si la variable est liée à un ou plusieurs types de régénération les valeurs seuils sont indiquées par l'analyse.

Les résultats sont d'abord récapitulés dans le tableau 2, et le détail des analyses fournit dans les chapitres suivants.

Tableau 2 : Relations entre les facteurs du milieu et les types de régénération

		FACTEURS DU MILIEU							
		compo. peuplem ^t	coupes	couvert bas	visibilité latérale	ouvert ^{ure} canopée	altitude	expo	type station
REGENERATION	SAP 0-30	***			*				
	SAP 10-70								
	SAP 30-150		***	***		**			
	EPI-SAP		**						
	EPI	***	***						
	HETRE	***	**	***	*		***	***	
	AF	***			*		***	**	***

Tableau 2: Résultats aux tests du X² : ***p<0.01, **p<0.02, *p<0.05

I.2.B.b.1 Composition du peuplement

Le cas de la régénération de type EPI-SAP est présenté en détail afin d'illustrer les problèmes qui peuvent être rencontrés avec le X^2 lorsque les effectifs sont faibles.

Régénération de type EPI-SAP :

Tableau des effectifs observés

	sap-épi	sapin	épicéa	feuillus	sap-feuillu	totaux
EPI-SAP	3	5	1	1	0	10
autres types	4	70	17	33	13	137
totaux	7	75	18	34	13	147

Tableau des effectifs théoriques

	sap-épi	sapin	épicéa	feuillus	sap-feuillu
EPI-SAP	0,47	5,10	1,22	2,31	0,88
autres types	6,52	69,89	16,77	31,68	12,11

Tableau du X^2

	sap-épi	sapin	épicéa	feuillus	sap-feuillu	totaux
EPI-SAP	13,3761	0,0020	0,0465	0,7452	0,8843	15,0490
autres types	0,9763	0,0001	0,0030	0,0543	0,0645	1,0984
					total	16,1474

Il apparaît clairement que la forte valeur du X^2 , entraînant ici une probabilité $p < 0,01$, est déterminée par l'effectif théorique de 0,47. En refaisant les calculs du X^2 après avoir remplacé cet effectif par 1 (ce qui reste faible), la probabilité passe à 0,1 démontrant la sensibilité du test aux faibles effectifs théoriques.

Nous ne pouvons donc pas considérer que le type de régénération EPI-SAP est plus souvent rencontré dans des peuplements mélangés sapins-épicéas.

La régénération à majorité de sapins, les trois types confondus, est plus souvent observée dans les peuplements de sapins, et rarement dans les peuplements à dominance de feuillus ou d'épicéas ($X^2=33.62$, $ddl=4$, $p < 0.01$).

Pour les autres types de régénération, les effectifs sont trop faibles pour travailler avec les cinq modalités de composition du peuplement et les X^2 sont réalisés sur des tables 2×2 . Les comparaisons portent alors sur le type de régénération dans le peuplement qui lui correspond en terme de composition vs l'ensemble des autres peuplements.

Pour le type EPI, l'effectif théorique du nombre de relevés attendus en peuplement d'épicéas n'est que de 1,22. Cependant la rareté de ce type de régénération dans les autres peuplements

intervient également de manière significative dans l'analyse et l'effectif théorique est de 8,78 ($X^2=45.84$, ddl=1, $p<0.01$).

De la même manière, le type HETRE est associé aux peuplements feuillus avec un effectif théorique de 3,93 pour la présence de ce type en peuplement de feuillu et de 13,09 pour l'absence du type de régénération HETRE dans les autres peuplements ($X^2=30.76$, ddl=1, $p<0.01$).

Pour le type AF, la comparaison porte sur les peuplements feuillus + mélangés sapins-feuillus vs l'ensemble des autres peuplements. Le type de régénération AF est effectivement associé aux peuplements feuillus et mélangés sapins-feuillus ($X^2=9.24$, ddl=1, $p<0.01$).

I.2.B.b.2 Coupes sylvicoles

Les types SAP 0-30 cm et SAP 10-70 cm sont présents dans les trois modalités mais le type SAP 30-150 cm est associé à la coupe d'amélioration. L'arbre de décision avait mis en évidence cette relation dans le cas des peuplements de sapins et mélangés sapins-épicéas. Il apparaît ici que ce lien existe tous types de peuplements confondus ($X^2=12.41$, ddl=1, $p<0.01$).

Le type EPI-SAP n'est jamais rencontré en amélioration quelle que soit la composition du peuplement ($X^2=6.05$, ddl=1, $p<0.02$) et les relevés de ce types sont autant observés en régénération qu'en jardinage.

Le type EPI est plus souvent rencontré dans le cas de coupes de jardinage (effectif théorique=2.24) par rapport aux coupes de régénération et d'amélioration (effectif théorique=7.76) ; $X^2=13.94$, ddl=1, $p<0.01$.

Le type HETRE est lié à la coupe de régénération et rarement observé au stade de l'amélioration ($X^2=7.77$, ddl=2, $p<0.02$).

L'occurrence du type AF n'est pas liée à ce facteur.

I.2.B.b.3 Altitude

Les modalités pour cette variable sont définis grâce à l'analyse discriminante.

En deçà de 750 m on observe beaucoup du type AF ($X^2=12.75$, ddl=1, $p<0.01$) ; le type HETRE est associé aux altitudes supérieures à 950 m ($X^2=38.81$, ddl=1, $p<0.01$).

I.2.B.b.4 Couvert bas

De la même manière que pour l'altitude, c'est l'analyse discriminante qui fournit le seuil significatif de 22%.

Au-delà de 22% du plateau couvert par un feuillage, la régénération de type HETRE est rare ($X^2=9.39$, ddl=1, $p<0.01$) alors que le type SAP 30-150 cm est souvent observé ($X^2=18.78$, ddl=1, $p<0.01$).

I.2.B.b.5 Visibilité latérale

Quand l'environnement latéral est fermé (modalités 1+2) le type SAP 0-30 cm est peu fréquent ($X^2=5.04$, ddl=1, $p<0.03$).

Dans un environnement latéral moins dense (modalités 3+4+5) le type AF est fréquent ($X^2=4.99$, ddl=1, $p<0.03$).

Dans la situation la plus ouverte (modalité 5 vs 1 à 4), le type HETRE est souvent observé ($X^2=4.05$, ddl=1, $p<0.05$).

I.2.B.b.6 Type de station

Le type AF est le seul qui soit fortement lié aux types de stations et il est plus souvent rencontré sur des stations mésoneutrophiles à acidicline (stations à Mercuriale et à Fétuques) que sur les stations acidiphiles ($X^2=12.57$, ddl=1, $p<0.01$). Dans l'analyse discriminante, le nœud terminal défini par les peuplements feuillus et sapins-feuillus permet avant tout de prédire la présence du type HETRE. Il s'avère que dans ces conditions de composition du peuplement deux tiers des relevés de type AF sont également présents. Avec cet échantillon réduit, la relation avec le type de station n'est plus aussi forte et ne peut être utilisée par l'analyse pour discriminer le type AF.

Pour la régénération à majorité de sapins, les trois types sont de plus en plus présents au fur et à mesure que les stations tendent vers le pôle acidiphile. Sur les stations à Mercuriale, 25% des relevés sont de type SAP ; la proportion passe à 60% sur les stations à Fétuques, 68% sur les stations à Luzule et Canche, et 75% sur les stations à Myrtille. Le X^2 met en évidence une tendance à observer plus de régénération à majorité de sapins sur les stations acidiphiles à Luzules, Canche et Myrtille ($X^2=3.41$, ddl=1, $p=0.06$).

I.2.B.b.7 Exposition

Le type HETRE est plus souvent observé au sud ($X^2=12.24$, ddl=1, $p<0.01$), et le type AF au nord ($X^2=6.4$, ddl=1, $p<0.02$).

I.2.B.b.8 Ouverture de la canopée

Cette variable est peu liée à la régénération et seul le type SAP 30-150 cm est associé à une canopée fermée ($X^2=3.63$, ddl=1, $p<0.02$).

I.2.B.b.9 Variables redondantes

Certaines variables sont redondantes au sens où elles sont rencontrées ensemble et expliquent la présence du même type de régénération.

La coupe d'amélioration et la canopée fermée sont associées au type SAP 30-150 cm ; la canopée est souvent fermée lorsque les coupes sont de type amélioration ($X^2=9.3$, ddl=1, $p<0.01$).

Le type EPI est fréquemment observé dans les peuplements à dominance d'épicéas ou en coupes de jardinage. Ces deux modalités sont liées car les peuplements d'épicéas des forêts étudiées sont plus souvent traités en jardinage que l'ensemble des autres peuplements ($X^2=8.94$, ddl=1, $p<0.01$).

Le type HETRE est associé à beaucoup de facteurs et surtout à la composition du peuplement et l'altitude (forte valeur des X^2). Quand l'altitude est supérieure à 950 m, les peuplements de feuillus sont souvent observés ($X^2=12.13$, ddl=1, $p<0.01$) ainsi que l'exposition sud ($X^2=33.9$, ddl=1, $p<0.01$). Dans ces peuplements feuillus la visibilité est généralement plus grande (modalité 5) que dans les autres peuplements ($X^2=5.63$, ddl=1, $p<0.02$) et une forte visibilité va de paire avec un couvert bas inférieur à 22% ($X^2=6.36$, ddl=1, $p<0.02$). La régénération à majorité de hêtre est donc souvent observée dans des peuplements ouverts, mais cette caractéristique ne correspond pas forcément au stade de la régénération (X^2 non significatifs). Les peuplements de feuillu sont autant traités en futaie régulière que jardinée.

Le type AF est surtout rencontré sur les stations les plus riches et en basse altitude, et ces deux modalités sont liées ($X^2=19.55$, ddl=1, $p<0.01$). Par ailleurs ces types de stations sont plus fréquents sur l'exposition nord ($X^2=12$, ddl=1, $p<0.01$).

II ETUDE DU SITE A.FA : DISCUSSION

II.1 La régénération naturelle

Les caractéristiques de la régénération des hêtraies-sapinières étudiées permettent d'établir une typologie qui compte sept types, définis en premier lieu par l'essence majoritaire.

⇒ La **régénération de hêtres**, qualifiée par Oswald (1981) d'"explosive" dans les Hautes Vosges, comprend peu de semis des autres essences. Ellenberg (1988), Peters (1992) et

Peterken (1996) soulignent également le tempérament extrêmement compétitif du jeune hêtre dans des conditions de climat et de sol similaires aux Hautes Vosges.

- ⇒ Le type de **régénération à majorité d'autres feuillus** est composée surtout d'érables, de sorbiers des oiseaux et de frênes. Elle comprend aussi un nombre de semis de hêtre et de sapin plus important que dans les autres types où ces derniers ne sont pas majoritaires. Par leur architecture ces jeunes feuillus laissent filtrer la lumière et l'eau plus que le hêtre, et *a fortiori* que le sapin ou l'épicéa. La densité de semis, moins importante dans ce type de régénération par rapport à la régénération de hêtre, entraîne par ailleurs une compétition souterraine moins virulente. Cette disponibilité en ressources dans la régénération dominée par le frêne, le sorbier, et l'érable peut permettre le développement d'autres essences.
- ⇒ Les semis d'**épicéa** tiennent une place importante dans deux types de régénération. Le premier est essentiellement composé d'épicéas inférieurs à 30 cm (type EPI), et le second comprend également des semis de sapins dans une régénération plus haute (type EPI-SAP). Il semble que le second soit issu du premier car les épicéas y sont plus grands et surplombent les sapins, peu nombreux au dessus de 30 cm. Cette structure verticale et l'absence de régénération à majorité de grands épicéas suggèrent que les sapins se sont installés sous les épicéas, mécanisme plausible si ces derniers ne sont pas trop nombreux. En effet une forte densité de semis serait trop ombrageante (N. Drapier, 1991; Peters et Poulson, 1994), et la compétition racinaire importante (Duchaufour, 1953). Dans un autre cas de figure ? les deux essences peuvent s'être installées à la même époque. L'apport de lumière profite davantage à l'épicéa qui peut, grâce à de meilleures performances photosynthétiques en situation d'éclairement, rapidement dépasser les sapins (Aussenac et Ducrey, 1978; Grassi et Bagnaresi, 2001). Nous verrons dans l'étude des conditions environnementales si les deux types de régénération à épicéas sont observés dans les mêmes conditions. Dans ce cas, la première hypothèse est la plus probable.
- ⇒ La **régénération à majorité de sapins** constitue la plus grande partie de l'échantillon (64,7%) où chacun des trois types représente 21 à 22 %. Cet équilibre dans la distribution et le chevauchement des classes de hauteur entre les trois types (SAP 0-30cm, SAP 10-70cm, SAP 30-150 cm) indiquent que la régénération de sapin évolue progressivement et régulièrement vers 1m50. Dans ces forêts gérées et non soumises à l'abroustissement, le temps de passage d'un sapin d'une classe de hauteur à une autre serait à peu près équivalent entre les différentes classes. Cette remarque concerne un résultat sur l'ensemble de la régénération de sapin et ne nie pas l'existence de variations de croissance des semis sous l'effet des conditions locales. Par ailleurs, le fait que les trois types SAP soient représentés dans les mêmes proportions suggère qu'une régénération constituée de sapins mesurant jusqu'à 30 cm serait définitivement établie. En cas contraire nous aurions observé une diminution de la proportion des types SAP10-70 et/ou SAP 30-150 cm. La mortalité chez les jeunes sapins est

importante au cours des premières années (Tan, 1988; Picard *et al.*, 1994; Dobrowolska, 1998), avant que les semis n'atteignent au plus 30 cm.

II.2 La régénération et les conditions écologiques

Les milieux les plus fréquemment échantillonnés sont des peuplements dominés par le sapin, en stations acidiphiles, et traités en futaie régulière. Ce cas de figure est le plus courant dans les forêts étudiées et largement représenté dans les Hautes Vosges (ONF, 1988). L'analyse multivariée des facteurs du milieu indique que les situations rencontrées ne peuvent être décrites en terme de types de milieux. En effet, l'AFCM ne permet pas de former des ensembles de relevés sur la base de caractéristiques écologiques communes. Les combinaisons entre les modalités des variables sont multiples, traduisant un large éventail de situations étudiées. L'étude de l'influence des conditions du milieu sur la régénération utilise par conséquent chaque facteur à part entière.

Toutes les variables étudiées sont liées de manière plus ou moins marquée avec la composition de la régénération. Le facteur le plus important est la présence de semenciers dans l'entourage immédiat, et tous les types y sont sensibles. Cette forte relation entre l'espèce dominant la canopée et la régénération s'oppose au principe de l'alternance des essences. Il est souvent mentionné dans la littérature que sapins, hêtres et épicéas régénèrent facilement les uns sous les autres, tant en forêt gérée que naturelle (entre autres: Duchaufour, 1953; Roussel, 1956; Schaeffer et Moreau, 1958; Fourchy, 1961; Fox, 1977; Runkle, 1981). Toutefois, le phénomène d'alternance est généralement observé dans les zones de transition entre deux peuplements dominés par des essences différentes, situation peu représentée dans cette étude. Les zones en limite de parcelles ont en effet été évitées lors de l'échantillonnage, et une parcelle porte souvent un peuplement homogène quant à sa composition. Par ailleurs mon travail porte sur la régénération présente sous 1m50 alors que dans le contexte de l'alternance les observations considèrent un plus large éventail de hauteurs d'arbres. Notons tout de même que 21% des types de régénération à majorité de sapin se trouve dans des peuplements dominés par les feuillus ou l'épicéa.

⇒ La **régénération à majorité d'épicéas** présente la relation le plus forte avec la composition du peuplement. L'analyse montre qu'elle est également liée aux parcelles traitées en futaie jardinée ; mode de gestion particulièrement appliqué aux pessières du site d'étude. Toutefois, l'association très marquée entre l'abondance des semenciers et celle des semis d'épicéa, ainsi que l'article de Pain (1996) sur la régénération de l'épicéa en futaie régulière, suggèrent que si les pessières étaient traitées en futaie régulière, la régénération serait aussi composée dans une large mesure d'épicéas.

⇒ La **régénération de hêtre** est associée aux peuplements feuillus, surtout composés de hêtres, situés généralement à plus de 950 m d'altitude, et où la strate arbustive¹ est peu représentée. La rareté d'une strate basse est caractéristique des forêts dominées par le hêtre, essence dont le caractère très ombrageant et le tapis de feuilles à lente décomposition limitent les possibilités de développement d'un sous étage (Ellenberg, 1988 ; Ponge et Delhay, 1995). Dans les Vosges, le hêtre devrait occuper une place plus importante sous 950m d'altitude², mais la « chasse au hêtre » débutée à la fin 18^{ème} siècle en faveur des résineux a restreint les peuplements où il abonde à l'étage montagnard supérieur. En futaie régulière, le type HETRE est souvent observé au stade de la régénération mais pas en amélioration. A ce stade la plupart des jeunes hêtres ont déjà dépassé 1m50 et ne rentrent plus dans les critères d'étude de la régénération inférieure à 1m50. Par conséquent le type HETRE est peu échantillonné dans les parcelles en amélioration.

⇒ Pour les **autres feuillus que le hêtre**, la composition du peuplement est un facteur important, mais pas le plus déterminant. Les jeunes érables, sorbiers et frênes sont surtout rencontrés dans les stations les moins acidiphiles et inféodées aux altitudes généralement inférieures à 750 m - conditions favorables à ces essences dans les Hautes Vosges (Drapier, non daté; Drapier, 1991 ; Rameau *et al.*, 1993).

En écartant les conditions du milieu qui favorisent la présence d'une régénération d'épicéas ou de feuillus, l'échantillon ne comporte plus que les observations faites dans les peuplements de sapins et sapins-épicéas. La régénération y est constituée surtout de sapins (types SAP), qui accompagnent parfois l'épicéa (type EPI-SAP). Ainsi, la régénération où les sapins sont présents sous les épicéas ne s'observe pas dans les mêmes peuplements que la régénération quasi monospécifique d'épicéa (type EPI). L'hypothèse émise en début de discussion sur l'origine commune des types EPI et EPI-SAP, le sapin s'installant dans le type EPI n'est donc pas vérifiée. Elle était basée notamment sur l'absence d'un type à majorité d'épicéas supérieurs à 30 cm et sans sapins. Le défaut d'un tel type ne peut s'expliquer par une disparition des semis d'épicéa car la mortalité naturelle se produit essentiellement pendant les trois années suivant la germination (Thouvenin, 2000). Il s'agit plutôt d'une trop faible

¹ Cette strate peut être constituée de petits arbres tels que le sureau (*Sambucus racemosa* et *Sambucus nigra*) ou le houx (*Ilex aquifolium*) et/ou de jeunes arbres, installés avant la phase de régénération (préexistants) ou faisant partie intégrante d'une régénération supérieure à 1m50. Le terme de strate arbustive est utilisé ici pour qualifier cette végétation présente entre 0 et 3 mètres de hauteur, quantifiée directement au dessus (couvert bas végétal) et autour (visibilité latérale) de la régénération.

D'une manière plus générale, la strate arbustive comprend les espèces d'arbustes et arbrisseaux -moins de 7 m de hauteur selon Guinier (1912) dans Becker *et al.* (1985). Elle correspond également au sous-bois défini par Dubourdieu (1997) : « formé d'arbustes (moins de 7 m) et d'arbrisseaux (moins de 4 m) ».

Les termes « strate arbustive » et « sous-bois », qui comprennent également les jeunes arbres, seront par conséquent utilisés au long de ce travail sans distinction sémantique.

² voir 1^{ère} partie : chapitre II.4.

représentation de la régénération d'épicéa, dix relevés seulement constituant le type EPI. Une régénération constituée d'épicéas plus grands peut avoir échappé à un échantillonnage restreint de la régénération à majorité d'épicéas.

⇒ La discrimination des types EPI-SAP et SAP 30-150 est réalisée sur la base des coupes sylvicoles. Le premier est associé aux coupes de régénération ou de jardinage et le second aux coupes d'amélioration. De la même manière que pour la régénération à majorité de hêtres, le type EPI-SAP est rarement observé en amélioration car les semis d'épicéa ont passé 1m50. Il ne reste alors que les sapins sous 1m50, et la régénération est classée en SAP 30-150. Ce type est d'ailleurs le seul à être rencontré de manière significative sous couvert végétal, qui peut être constitué d'épicéas. Le sapin est par ailleurs moins limité que les autres essences par le manque de lumière. La strate arbustive d'un peuplement récemment passé en amélioration se referme autour des arbres les plus petits ; seule une essence sciaphile comme le sapin peut de se maintenir dans un tel environnement (Demarcq, 1996; Grassi et Bagnaresi, 2001). Quand la phase d'amélioration se termine, la strate arbustive est devenue peuplement ; l'éclaircissement est réduit par fermeture de la canopée. Seul le type SAP 30-150 est significativement lié à ce stade sylvicole mais les deux autres types à majorité de sapins sont également présents. Il n'y a que la plus petite régénération (SAP 0-30) qui soit associée à un facteur autre que la composition du peuplement. Elle est rarement observée en présence d'une végétation dense jusqu'à hauteur de 3 m autour de la régénération. Il n'est pas étonnant que dans des conditions ayant permis le développement d'une telle végétation, les semis de sapins soient supérieurs à 10 cm. Enfin, les types de régénération à majorité de sapins sont plus fréquents sur les stations acidiphiles (phénomène significatif avec un risque d'erreur de 6%). Drapier (1983) a montré un phénomène de toxicité du sapin pour ses propres semis sur les stations mésoneutrophiles à acidiphile doux, freinant la régénération naturelle des sapinières vosgiennes. La présence d'une régénération abondante de jeunes sapins dans les sapinières les plus acidiphiles est bien plus marquée dans son travail que dans le mien, mais les méthodes de description de la régénération ne sont pas les mêmes. Drapier (non daté) présume par ailleurs que l'effet semencier peut être plus important que l'effet toxique, ce qui me paraît logique compte tenu de la faible dispersion des graines de sapin (Rameau, 2001).

En conclusion, chaque type de régénération est sensible au moins à une des conditions du milieu étudiées. L'étude détaillée des différentes variables montre que certains facteurs sont redondants avec des variables plus fortement liées aux types de régénération. C'est le cas de l'altitude et de l'exposition pour les types HETRE et AF, et de l'ouverture de la canopée pour le type SAP 30-150. Les facteurs ayant un rôle déterminant pour la discrimination des types de régénération sont donc la composition du peuplement, les pratiques sylvicoles, le

type de stations forestières et les caractéristiques de la strate arbustive (notamment l'importance du couvert végétal).

Nous serons particulièrement attentifs à ces quatre conditions du milieu pour la suite du travail. Leur prise en compte dans l'étude du site A.Fo. permet de cibler l'effet d'un facteur écologique supplémentaire: la présence des cervidés.

ETUDE DU SITE A.FO.

Remarques sur la méthode

Rappelons que ce site d'étude est constitué des sept forêts de Vologne partie est, d'Anould, Gerbépal, Fraize, Plainfaing, Cornimont et Ventron.

La forêt vosgienne a été endommagée par la tempête de décembre 1999, durant l'hiver précédant la campagne de terrain. Certaines parcelles intéressantes pour l'étude n'ont pu être échantillonnées car trop touchées ou inaccessibles. Par conséquent, toutes les modalités des facteurs du milieu n'ont pu être échantillonnées dans les proportions souhaitées. Nous verrons qu'il est possible de pallier partiellement au déséquilibre d'échantillonnage entre les deux sites par la méthode de redressement des échantillons.

En réalisant l'échantillonnage sur les cartes il est apparu que les expositions nord étaient davantage représentées que dans le site A.Fa. Par ailleurs la plupart des parcelles se situe au dessus de 700 m alors que dans le site A.Fa. une part importante des relevés se situent entre 500 et 750 m. Ces deux facteurs ne figurant pas parmi les plus discriminants, je n'ai pas entrepris de rechercher d'autres forêts pour augmenter l'échantillon. Enfin, les stations forestières mésoneutrophiles se rencontrant le plus souvent à basse altitude, elles risquaient d'être peu représentées. Certaines zones ont donc été échantillonnées quand ces stations sont signalées par les aménagements, ou observées lors de ma tournée dans les forêts sélectionnées ; ces tentatives ont parfois été fructueuses.

I REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU: RESULTATS

262 relevés sont réalisés, soit 16440 semis inventoriés.

I.1 Types de régénération

Le résultat graphique de l'AFC (figure 9) est très similaire à celui obtenu avec les données concernant la régénération du site A.Fa. (figure 4). En effet, sur l'axe 1 nous retrouvons le groupe de semis de hêtre de toutes tailles, les plus petits semis d'épicéa forment l'extrémité du nuage de points sur l'axe 2, et le troisième axe est constitué par les autres feuillus. Pour les semis de sapin, nous les retrouvons également regroupés en bas du nuage. Comme dans le premier site d'étude, leur contribution à l'élaboration de plusieurs axes indique une tendance au mélange des jeunes sapins avec les autres espèces, et ce d'autant plus que les semis sont petits. Cependant, les points correspondant aux semis de sapin et d'épicéas sont plus intimement mélangés que dans le site A.Fa. Le groupe de points représentant les sapins s'orientait en effet autant vers le pôle hêtre que vers le pôle épicéa. Ainsi, la partie du

nuage de points qui correspond aux semis de hêtres est plus nettement séparée du reste, ce qui explique la forte valeur propre de l'axe 1. Ces résultats reflètent les conditions d'échantillonnage puisqu'une partie des relevés a été réalisée dans des forêts où sapin et épicéa adultes sont dominants et le hêtre quasi absent ($n=200$), et l'autre au contraire dans une région à peuplements dominés par le hêtre et les résineux moins nombreux ($n=62$).

Figure 9: Régénération des forêts A.Fo., représentation du nuage de points sur les deux premiers axes de l'AFC et valeurs propres

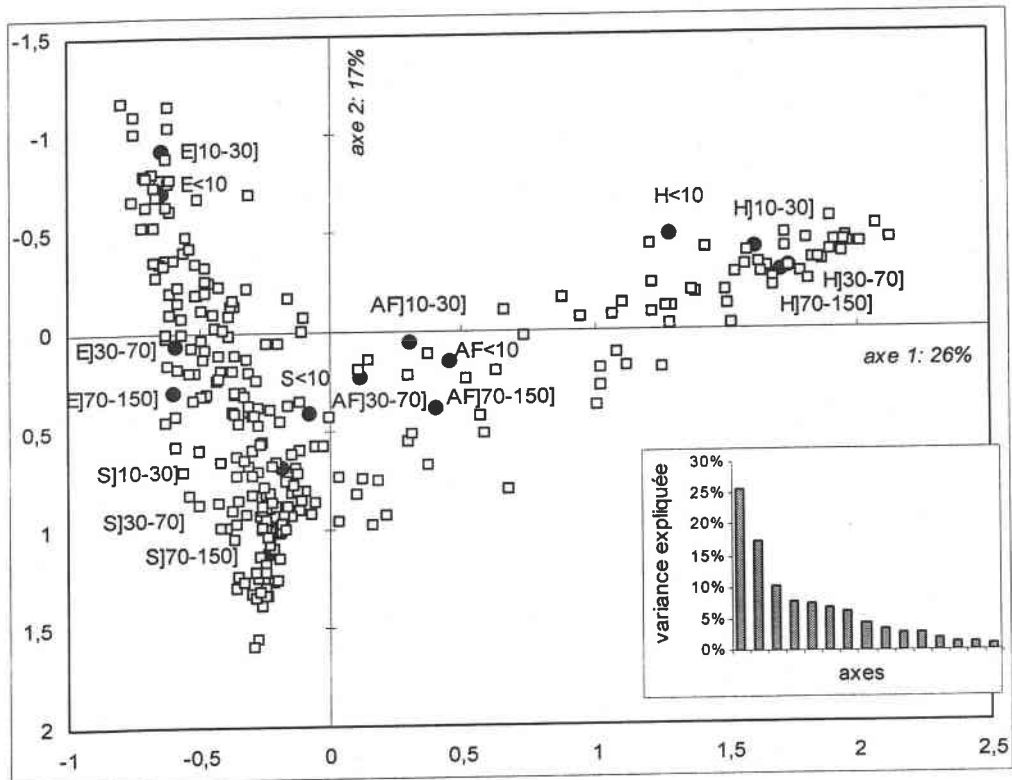
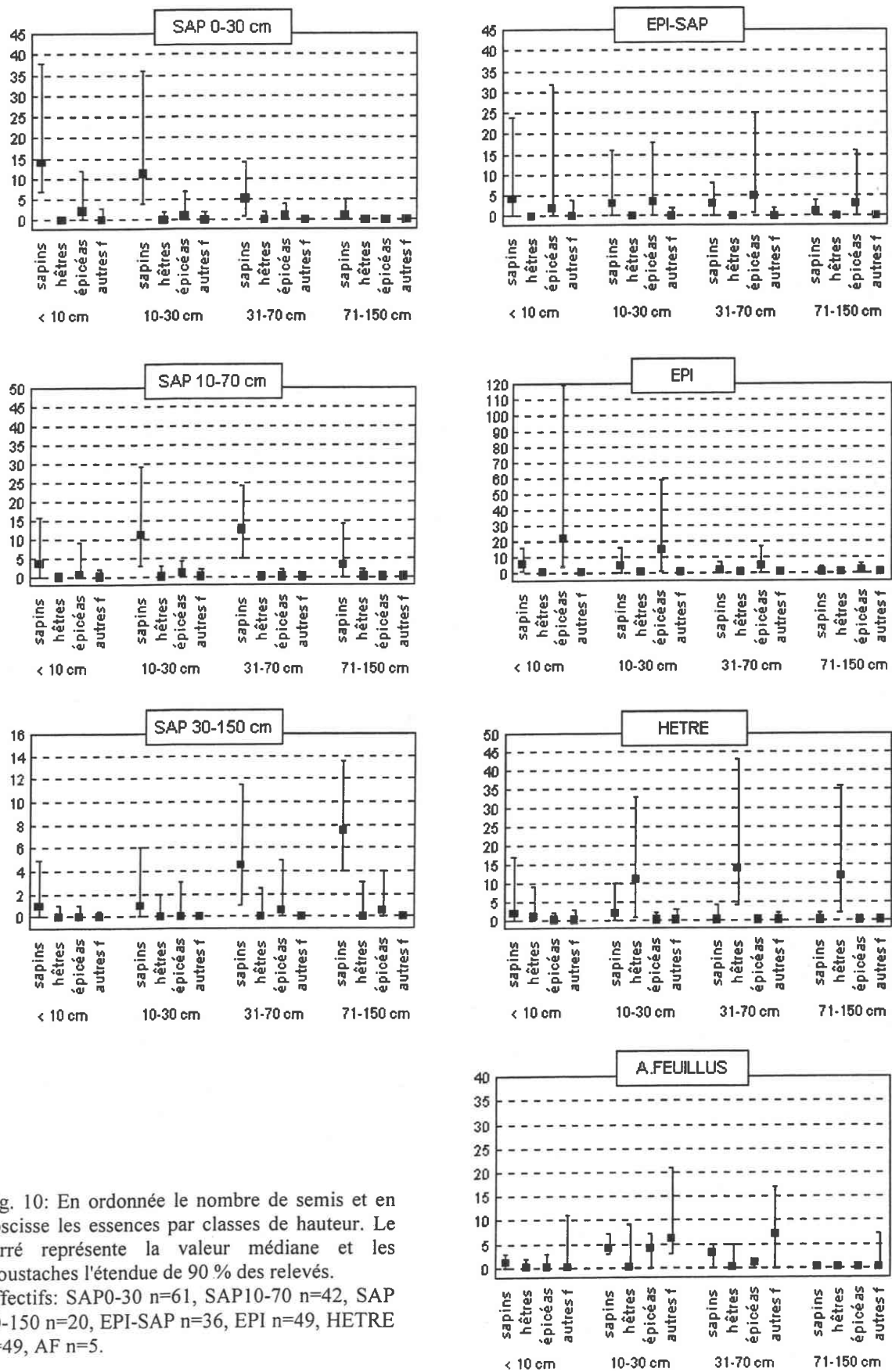


Fig. 9: Les carrés représentent les relevés et les ronds les modalités des variables.

En conséquence de la similitude entre les deux AFC, la CHA appliquée aux résultats de l'AFC A.Fo. dégage sept types de régénération comparables à ceux du site A.Fa. : trois types à majorité de sapins (petits, moyens et grands), un type à majorité d'épicéas, un à majorité de hêtres, un à majorité d'autres feuillus, et un type mélangé sapin et épicéas (figure 10).

Figure 10: Sept types de régénération A.Fo.



I.2 Comparaison avec la typologie A.Fa.

I.2.A Distribution des types de régénération et facteurs du milieu

I.2.A.a Echantillonnage des facteurs du milieu

Avant de comparer les distributions des types dans chaque site, il est nécessaire de s'assurer que les conditions du milieu soient elles-mêmes comparables.

La distribution des modalités par facteur est présentée en annexe III-1. Pour faciliter la comparaison avec le site A.Fa. (annexe II-1), les graphiques reprennent les mêmes modalités. Cependant l'analyse des relations entre les types de régénération et les facteurs du milieu dans le site A.Fa. a montré que ces modalités ne sont pas toujours les plus pertinentes pour expliquer la dominance d'une essence au sein de la régénération. Par exemple, l'altitude avait d'abord été décrite suivant quatre modalités : < 700 m, [700-800[m, [800-900[m, >900m, et l'analyse a montré que la régénération est sensible à l'altitude selon les trois modalités : <750m, [750-950[m, >950 m. Ces trois dernières sont utilisées pour tester les différences d'échantillonnage de l'altitude entre les sites à la place des quatre premières.

Parmi les huit facteurs étudiés quatre présentent des distributions différentes:

- ⇒ Les altitudes inférieures à 750 m sont moins représentées dans le site A.Fo. au profit des altitudes plus élevées, particulièrement entre 750 et 950 m ($X^2=47.6$, ddl=2, $p<0.01$),
- ⇒ l'exposition nord est davantage représentée au détriment des expositions sud et est ($X^2=14.7$, ddl=3, $p<0.01$),
- ⇒ les stations forestières mésoneutrophiles à acidiclinales sont moins échantillonnées au profit des stations acidiphiles ($X^2=21.67$, ddl=1, $p<0.01$),
- ⇒ les peuplements à majorité de feuillus (rappelons le, essentiellement du hêtre) sont moins représentés au profit des peuplements mélangés sapins-épicéas ($X^2=26.78$, ddl=4, $p<0.01$).

Le faible échantillonnage des basses altitudes entraîne la moindre représentation des stations mésoneutrophiles à acidiclinales, bien qu'elles aient été activement recherchées sur le terrain. La forte proportion de peuplements mélangés sapins-épicéas est le reflet des choix sylvicoles passés remplaçant le hêtre par l'épicéa dans la plupart des forêts étudiées. L'échantillonnage des deux forêts où le hêtre est plus abondant n'a pas suffisamment compensé cette faible occurrence des peuplements feuillus.

Afin de savoir si ces différences d'échantillonnage des conditions environnementales entraînent d'importantes différences quant à la distribution des types de régénération, la technique de redressement des échantillons est appliquée aux données. Elle permet d'approcher la distribution des types dans le site A.Fo., qui serait issue d'un échantillonnage des facteurs identique à celui du site A.Fa. (Deroo et Dussaix, 1980). Le principe de la

méthode est exposé plus précisément dans l’annexe III-2, ainsi que le détail des calculs et des résultats facteur par facteur.

I.2.A.b Résultats des redressements d'échantillon : distribution des types A.Fo

Tableau 3: Récapitulatif des redressements

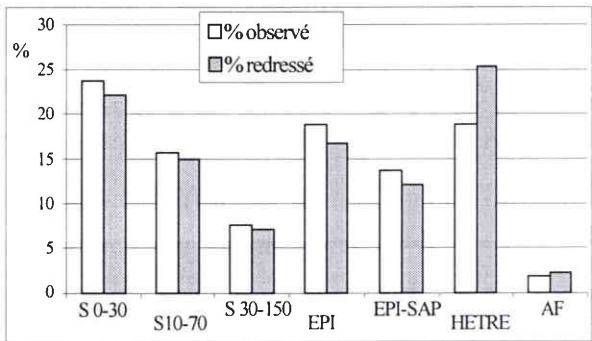
	composition peuplement	station	altitude	exposition
SAP 0-30	-4,2	-4,0	2,8	-1,1
SAP 10-70	-1,6	-2,8	0,3	0,5
SAP 30-150	-0,6	-0,4	0,0	-1,0
EPI	-3,7	-2,9	-0,8	-0,9
E-S	-2,7	-2,4	-0,8	-0,7
HETRE	12,6	11,7	-1,8	3,6
AF	0,2	0,9	0,3	-0,4

Tableau 3 : différences entre les pourcentages observés et redressés. Une valeur négative indique une diminution de la part du type suite au redressement et une valeur positive indique une augmentation.

Il n'y a que le type HETRE qui soit notablement affecté par les redressements. Avec un échantillonnage plus proche de celui du site A.Fa. ce type aurait été plus fréquemment rencontré dans les forêts du site A.Fo. Puisqu'il s'agit de pourcentages, une augmentation s'accompagne forcément d'une diminution. L'ensemble des autres types présente cette baisse, à l'exception du type AF dont trois valeurs sur quatre sont positives. Il est possible, pour ce type, que des effectifs A.Fo. (n=5) plus importants auraient contribué à augmenter davantage l'écart entre les pourcentages observés et redressés (voir l’annexe III-2). Les deux types avec de l'épicéa répondent aux quatre facteurs par une diminution de leur proportion, toujours inférieure à 4%. Ainsi, l'échantillonnage différentiel des deux sites tend à faiblement surestimer l'importance de ces types de régénération dans le site A.Fo.

En considérant le résultat moyen des quatre redressements, les écarts entre les pourcentages observés et redressés moyens sont toujours inférieurs à 2%, hormis pour le type HETRE avec 6,5% (figure 11). Grâce à cette série de calculs et à la similitude qui en résulte entre les deux distributions, nous sommes assurés que la régénération observée dans le site A.Fo. est peu biaisée par l'échantillonnage et globalement comparable à

Figure 11: Distribution observée et redressée des types de régénération du site A.Fo.



celle du site A.Fa. Une attention particulière sera toutefois portée à la régénération de feuillus.

I.2.B Comparaison inter-sites de la distribution des types de régénération

Il n'y a que la régénération constituée de petits sapins (SAP 0-30) qui soit également représentée dans les deux sites d'étude (figure 12). La régénération dominée par l'épicéa, le hêtre, ou mélangée épicéa et sapin est plus fréquente dans le site A.Fo., alors que les régénérations à majorité d'autres feuillus que le hêtre, et de sapins de plus de 10 cm sont moins souvent rencontrées. La réduction de la régénération de sapin de type SAP10-70, et celle encore plus marquée du type SAP 30-150 suggèrent qu'une partie des sapins disparaît avant d'atteindre 1m50.

Cependant, lorsque l'on compare le nombre de sapins par classes de hauteurs supérieures à 10 cm, il n'y a pas de différence significative entre les deux échantillons (n A.Fa.=147, n A.Fo.=262, sapins 10-30 cm: U=18418, p=0.46; sapins 31-70 cm: U=19095, p=0.89; sapins 71-150 cm: U=17659, p=0.15). Ainsi, malgré la différence de distribution des types de régénération, les semis de sapin n'ont pas disparu et sont toujours présents dans la régénération du site A.Fo. Des comparaisons inter-sites du nombre de semis par hauteurs et types de régénération vont permettre de retrouver ces semis de sapin, et d'analyser plus en détail la régénération des forêts accueillant un grand nombre de cerfs et chevreuils

Cette comparaison inter-site du nombre de semis de sapin peut se discuter. Nous avons vu en effet que l'abondance de chaque type serait quelque peu différente avec un échantillonnage des conditions environnementales plus proche de celui du site A.Fa. Par conséquent le nombre de semis par essence et par hauteur serait également différent du nombre observé. Néanmoins, les différences d'abondance observée et redressée des types A.Fo. sont faibles (figure 11), et les résultats des comparaisons fournissent des probabilités très éloignées du seuil de significativité de 0.05, notamment pour les sapins de 10 à 70 cm. Il est donc peu probable qu'une réduction significative du nombre de sapins dans le site A.Fo. soit masquée par l'échantillonnage différentiel des conditions environnementales.

Les comparaisons de nombre de semis qui suivent portent indépendamment sur chaque type de régénération, nous affranchissant du biais potentiel lié à leur proportion dans les échantillons.

Figure 12: Distribution des types de régénération dans les deux sites d'étude

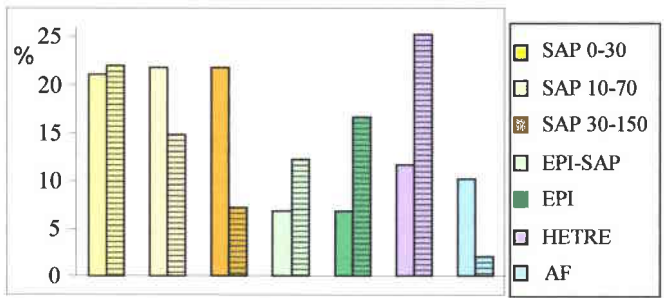


Fig. 12: Les barres pleines représentent les proportions des types A.Fa. et en rayé les proportions redressées moyennes des types A.Fo.

I.2.C Comparaisons inter-sites d u nombre de semis par essence et hauteur pour chaque type de régénération

Il ne serait pas correct de réaliser toutes les comparaisons possibles à l'aide d'un test statistique. Il y aurait en effet 7 types x 16 modalités de hauteur =112 comparaisons à effectuer, et le risque d'erreur associé au test pris autant de fois. Afin de limiter la prise de risque, les différences sont testées quand la comparaison graphique semblent indiquer qu'elles existent (figures 13 à 15). Les résultats sont présentés tableau 4.

Figure 13: Régénération à majorité de sapins, comparaison entre les sites Abrouissement Faible et Abrouissement Fort

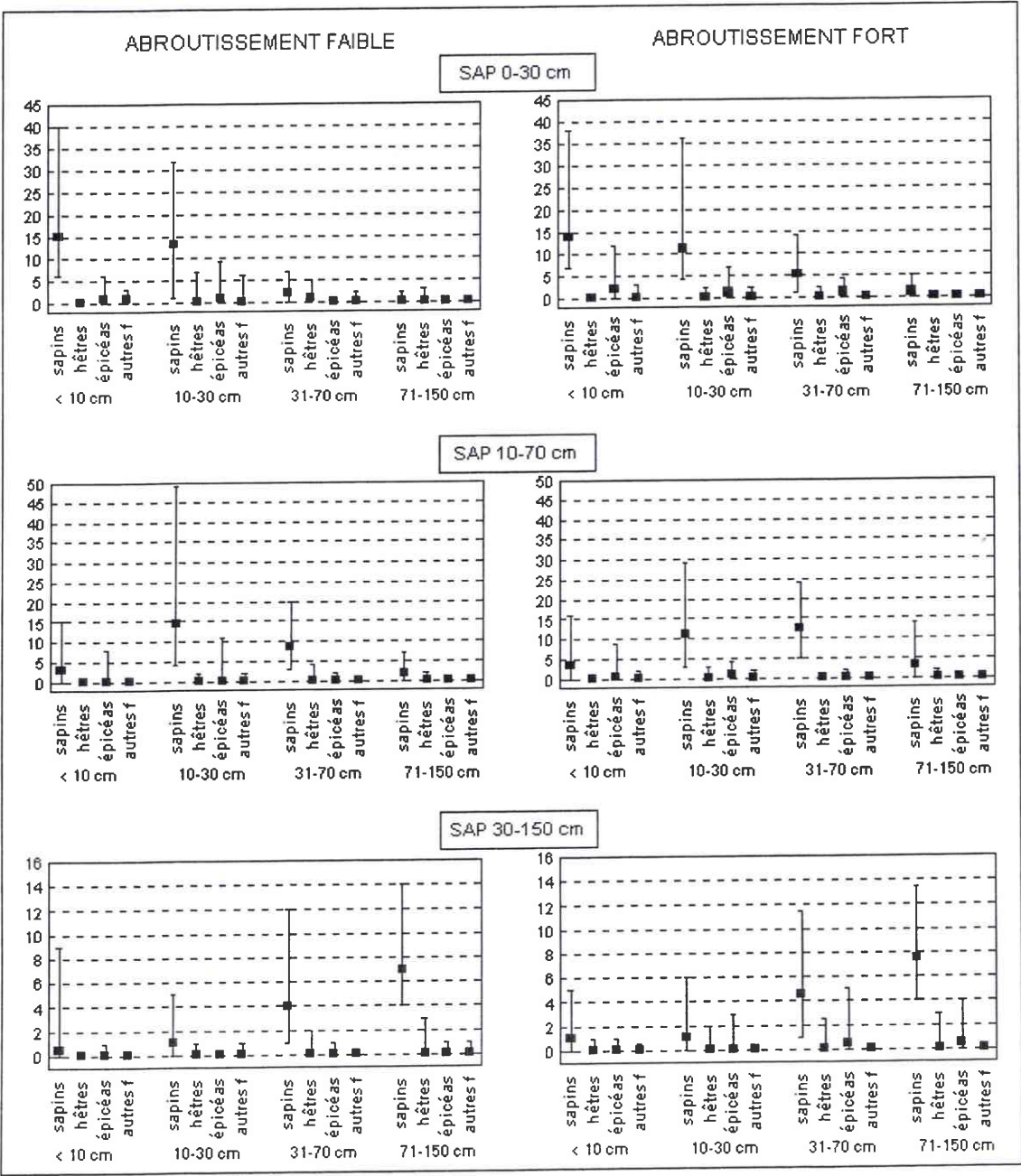


Fig. 13 : Nombre de semis (ordonnée) par essences et classe de hauteur (abscisse). Médiane et étendue de 90% des relevés. SAP 0-30 cm : n A.Fa=30, A.Fo.=62 ; SAP 10-70 cm : n A.Fa=32, A.Fo.=41 ; SAP 30-150 cm : n A.Fa.=31, A.Fo.=20.

Figure 14 : Régénération mélangée sapins-épicéas et à majorité d'épicéas, comparaison entre les sites Abroussement Faible et Abroussement Fort

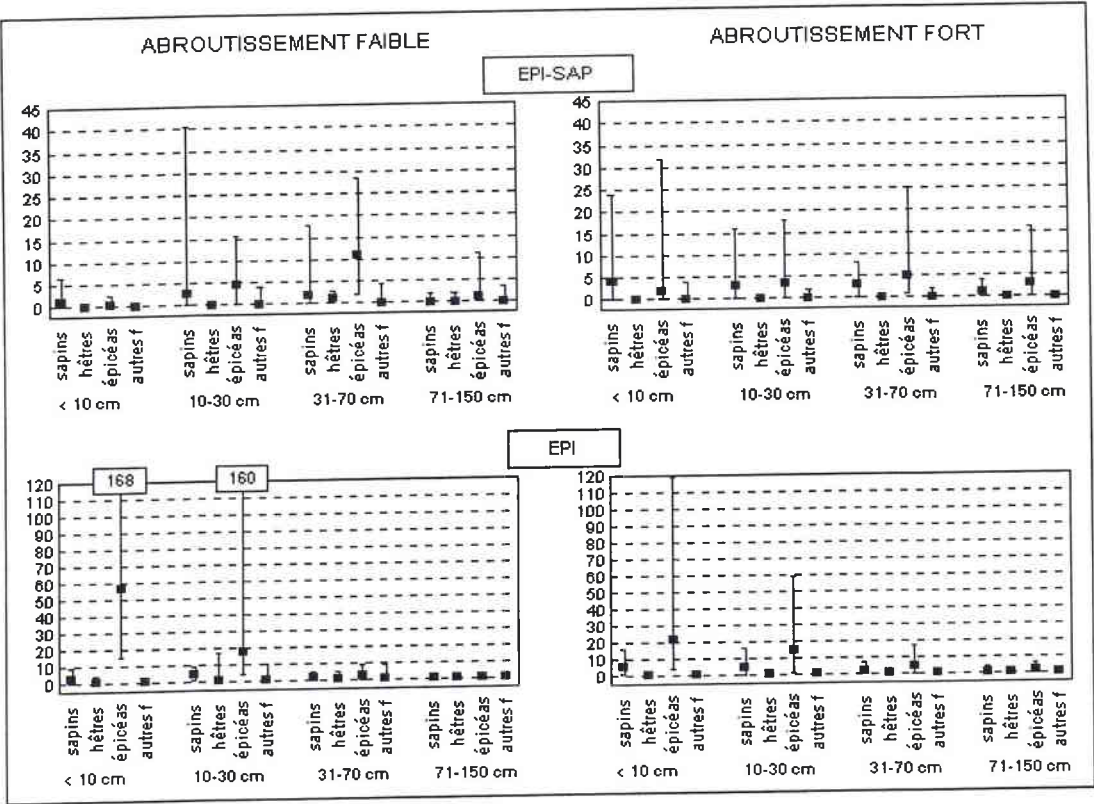


Fig. 14: EPI: n A.Fa=10, A.Fo.=49 ; EPI-SAP : n A.Fa=10, A.Fo.=36.

Figure 15 : Régénération à majorité de feuillus, comparaison entre les sites Abroussement Faible et Abroussement Fort

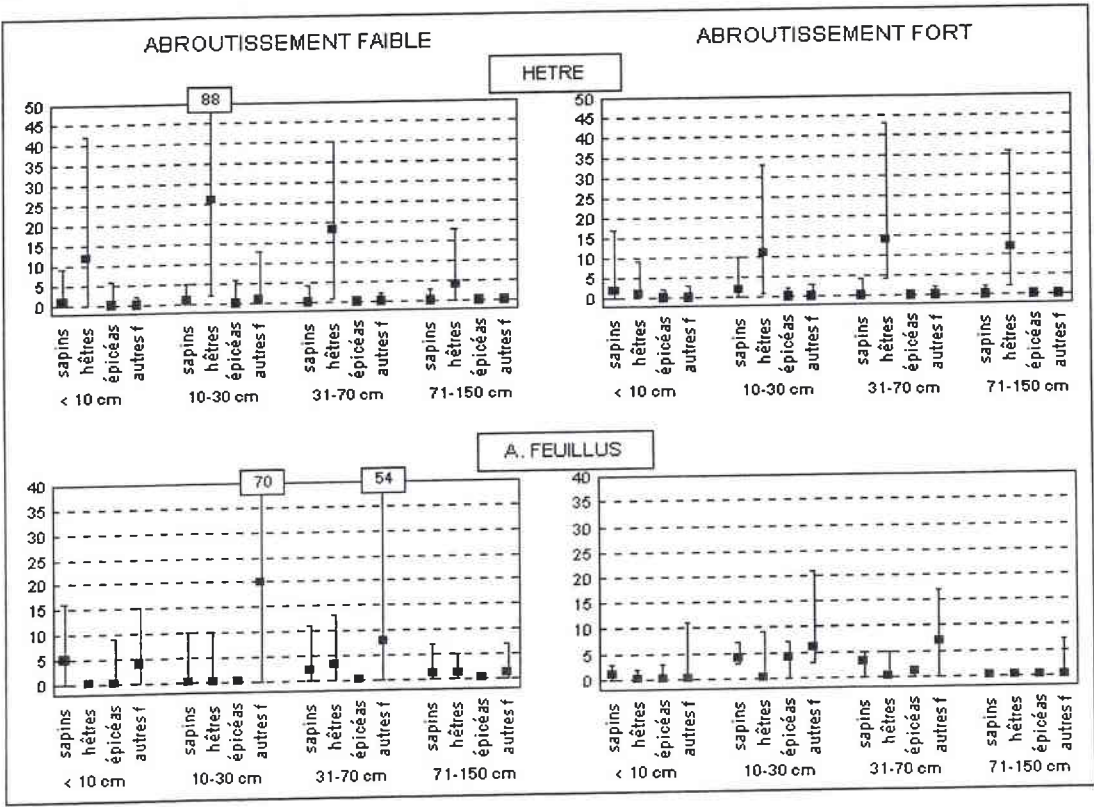


Fig. 15: HETRE: n A.Fa=17, A.Fo.=49 ; AF : n A.Fa=15, A.Fo.=5.

Tableau 4: Différences inter-sites de nombre de semis par type de régénération

	<10 cm				10-30 cm				31-70 cm				71-150 cm			
	S	H	E	AF	S	H	E	AF	S	H	E	AF	S	H	E	AF
S 0-30			°						+		+ 1		°			
									0,01		0,01					
S 10-70							°		+				+			
									0,09				0,04			
S 30-150							+ 1	-			+ 1				+ 1	-
							0,02	0,07			0,01				0,01	0,1
E-S	°		°	°						- 0	°		°		°	°
										0,01						
EPI	°		-								+	- 0			+ 1	
			0,02								0,06	0,02			0,03	
HETRE	+	-			°	-		- 0						+		
	0,07	0,01				0,02		0,03						0,03		
AF	°			°	°		+	°		°	+ 1		-			
							0,03				0,01		0,1			

Tableau 4: S=sapin, H=hêtre, E=épicéa, AF=autres feuillus que hêtre.
Les cases en gris mettent en évidence les différences significatives à $p<0,05$.
° : différence testée mais non significative à $p<0,1$.
En cas de différence significative, la probabilité est inférieure au chiffre indiqué dans la case.
+ : le nombre de semis est supérieur dans le site A.Fo., +1 indique que la médiane passe de 0 à 1.
- : le nombre de semis est inférieur dans le site A.Fo., -0 indique que la médiane passe de 1 à 0.
Rappel des effectifs:
Site A.Fa.: SAP 0-30 n=32, SAP10-70 n=32, SAP 30-150 n=31, EPI-SAP n=10, EPI n=10, HETRE n=17, AF n=15.
Site A.Fo.: SAP 0-30 n=61, SAP10-70 n=42, SAP 30-150 n=20, EPI-SAP n=36, EPI n=49, HETRE n=49, AF n=5.

I.2.C.a Le nombre de semis de sapin

⇒ Les sapins supérieurs à 30 cm sont plus nombreux au dessus de la régénération de sapin de petite taille (<30 cm) du site A.Fo. ($U=634.5$, $p=0.007$, la médiane passe de 2 à 5). Dans ce même site, la régénération de sapins de taille moyenne (10-70 cm) comprend également un plus grand nombre de sapins de 30 à 70 cm ($U=1671.5$, $p=0.085$, la médiane passe de 9 à 13), et de plus de 70 cm ($U=463.5$, $p=0.003$, la médiane passe de 2 à 3).
⇒ Dans la régénération de type EPI-SAP, HETRE, et AF, l’hypothèse testée pour les sapins de plus de 10 cm est, dans les trois cas, celle d’un plus grand nombre de semis dans le site A.Fo. Les tests ne sont pas significatifs à $p<0.1$, mais les valeurs de p sont toutes <0.2 (sapins 10-30 cm : HETRE : $U=329.5$, $p=0.19$ et AF : $U=22$, $p=0.18$; sapins 71-150 cm : EPI-SAP : $U=127$, $p=0.11$).

I.2.C.b Le nombre de semis d’épi céa

⇒ Deux des trois types de régénération à majorité de sapins du site A.Fo. sont caractérisés par la présence d’épicéas, essence quasiment absente de cette même régénération dans le site A.Fa (les médianes passent de 0 à 1). Cela concerne la régénération de sapin la plus

petite (épicéas 31-70 cm du type SAP 0-30 : $U=615$, $p=0.002$) et la plus grande (épicéas 10-30, 31-70 et 71-150 cm du type SAP 30-150, respectivement, $U=608$, $p=0.019$; $U=656$, $p=0.003$; $U=647$, $p=0.006$).

⇒ L'épicéa apparaît également dans la régénération à majorité d'autres feuillus que le hêtre. Au dessus de 10 cm il est totalement absent du type A.Fa, et atteint dans le site A.Fo. une médiane de 4 semis mesurant 10 à 30 cm ($U=12.5$, $p=0.29$) et de 1 semis de 31 à 70 cm ($U=7.5$, $p=0.008$).

⇒ Le type de régénération à majorité d'épicéas est lui même concerné par des variations inter-site du nombre de semis de sa propre essence. Les semis du type A.Fo. sont globalement plus grands car plus nombreux au dessus de 30 cm (31-70 cm : $U=147$, $p=0.054$; 71-150 cm : $U=139$, $p=0.027$) et moins nombreux sous 10 cm ($U=119$, $p=0.013$).

I.2.C.c Le nombre de semis de hêtre

⇒ C'est dans la régénération à majorité de hêtres que le nombre de semis de hêtres varie le plus, et selon les mêmes modalités que les semis d'épicéas dans le type EPI ; les hêtres sont globalement plus grands avec davantage de semis de 71-150 cm ($U=262$, $p=0.023$) pour moins de semis <10 cm ($U=152$, $p=0.000$) et de 10 à 30 cm ($U=256$, $p=0.012$).

⇒ Le tableau 3 traite de l'ensemble des relevés, toutes forêts confondues. Toutefois, les données concernant les semis de hêtre sont à traiter selon la provenance des relevés, les forêts de Cornimont et Ventron ayant été échantillonnées pour leurs peuplements de hêtre. Neuf relevés de type SAP sont issus des forêts de Cornimont et Ventron, dont 4 de type SAP 0-30 et 4 de type SAP 10-70. Ces 8 relevés sont comparés à ceux correspondant aux mêmes types du site A.Fa. ($n=30$ et 32). Dans les forêts de Cornimont et Ventron, ils présentent un plus grand nombre de hêtres dans toutes les classes de hauteur (hêtres <10 cm: $U=156.5$, $p<0.02$, la médiane passe de 0 à 1; hêtres 10-30 cm : $U=118$, $p<0.01$, la médiane passe de 0 à 3; hêtres 31-70 cm: $U=125$, $p<0.02$, la médiane passe de 1 à 3.5; hêtres 71-150 cm: $U=105.5$, $p<0.01$, la médiane passe de 0 à 2.5).

Neuf relevés de type EPI proviennent de ces deux forêts et ne présentent pas de différences avec les relevés A.Fa. Les types EPI-SAP et AF n'ont respectivement que 3 et 2 relevés réalisés dans ces forêts.

I.2.C.d Le nombre de semis d'autres feuillus

La régénération à majorité de hêtres et d'épicéas ont en commun un nombre moins important d'autres feuillus que le hêtre dans le site A.Fo., respectivement entre 10 et 30 cm ($U=283.5$, $p=0.029$) et entre 31 et 70 cm ($U=156.5$, $p=0.018$).

I.2.C.e Le cas particulier des types EPI et HETRE

Ces types présentent tout deux un nombre plus important de grands semis de leur essence pour moins de petits. Pour le type HETRE, 73% des relevés sont issus des forêts de Cornimont et Ventron. Celles-ci sont gérées par une division de l'ONF différente de celle des cinq autres du site A.Fo., et les résultats concernant la régénération de hêtre peuvent être déterminés par un facteur sylvicole propre à ces forêts. Un test U est réalisé entre le groupe de relevés de type HETRE issu de ces deux forêts et le reste de l'échantillon. Le nombre de semis de hêtre dans les différentes classes de hauteur ne diffère pas significativement entre les deux ensembles.

En ce qui concerne le type EPI, 71% des relevés sont issus des forêts contiguës d'Anould, Vologne et Gerbépal (n=35). Les autres relevés sont issus pour 11% des forêts, géographiquement proches, de Fraize et Plainfaing (n=5) et pour 18% des forêts de Cornimont+Ventron (n=9). La comparaison des types EPI de ces trois ensembles de forêts, en regroupant ou non les deux derniers, ne fournit aucune différence de nombre de semis d'épicéas quelque soit la classe de hauteur.

Le fait que ces types de régénération à majorité d'épicéas ou de hêtres soient plus grands est donc caractéristique du site A.Fo. dans son ensemble.

Ainsi, les semis de sapin qui semblaient faire défaut par comparaison inter-sites de la distribution des types sont en réalité présents dans la régénération de type SAP 0-30 et SAP 10-70, et dans une moindre mesure dans les types EPI-SAP, HETRE et AF. La régénération A.Fo. est également caractérisée par une présence plus marquée de l'épicéa dans la régénération de sapins et des types EPI et HETRE plus grands que dans le site A.Fa.

I.3 Distribution des types de régénération dans l'arbre de décision A.Fa.

Les types de régénération du site A.Fo. sont introduits dans l'arbre de décision obtenu avec les données du site A.Fa. (figure 16). Les différences entre les distributions A.Fa. et A.Fo. dans chaque nœud de l'arbre sont testées avec le test de permutation. Il compare les différences observées et les différences obtenues avec des distributions aléatoires. Le test est expliqué plus en détail dans l'annexe III-3, suivi des résultats pour chaque nœud de l'arbre de décision.

Figure 16: Comparaison inter-sites de la distribution des types dans l'arbre de décision

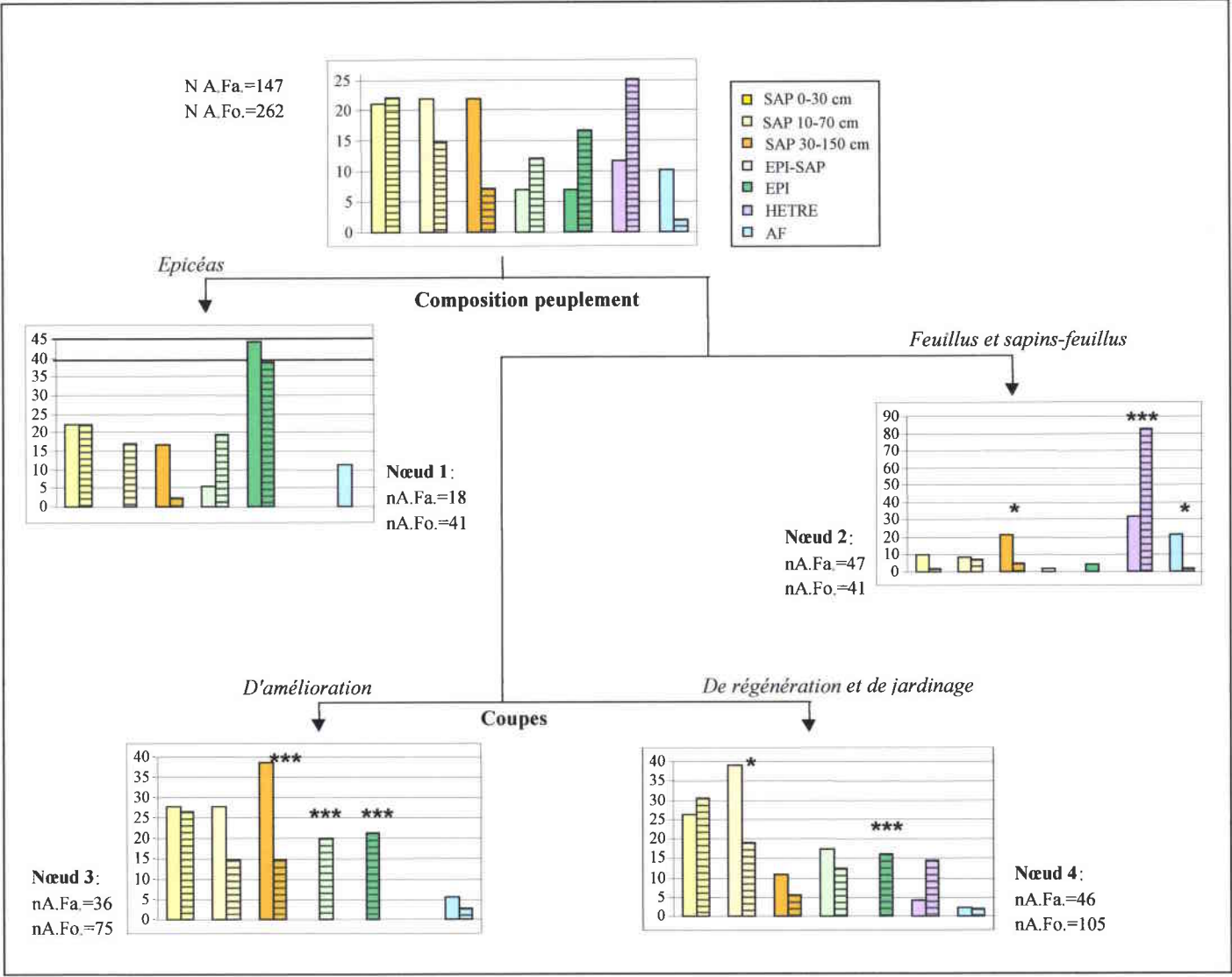


Fig. 16: Distribution en pourcentages (ordonnée) des types de régénération du site A.Fa. (barres pleines) et A.Fo. (barres rayées) dans les différents nœuds de l'arbre de décision. Les graphiques indiquent la distribution redressée moyenne pour le nœud principal, et non redressée pour les nœuds 1 à 4. Test de permutation: *** $p \leq 0,01$ et * : $p < 0,04$.

Dans toutes les conditions définies par l'arbre de décision, la **régénération à majorité de sapins** de moins de 30 cm est observée dans des proportions identiques dans les deux sites. Lorsque les semis de sapin sont globalement plus grands (entre 10 et 70 cm), cette régénération est moins abondante dans les peuplements de sapin, majoritaire ou mélangé avec l'épicéa, mais de manière significative uniquement dans les parcelles en phase de régénération ou traitées en futaie jardinée (nœud 4). La part de la régénération composée des sapins les plus grands (majoritairement supérieurs à 30 cm) du site A.Fo. est réduite au moins de moitié dans toutes les conditions, et de manière significative dans les peuplements de feuillus et

sapins-feuillus (nœud 2), ainsi que dans les peuplements de sapin, majoritaire ou mélangé avec l'épicéa, au stade de l'amélioration (nœud 3).

Dans le site A.Fo., la **régénération mélangée sapins et épicéas** (type EPI-SAP) est plus abondante dans les peuplements de sapins et mélangés sapins-épicéas au stade de l'amélioration, situation dans laquelle ce type de régénération n'est jamais observé dans le site A.Fa. (nœud 3).

Il en va de même pour la **régénération à majorité d'épicéas** (type EPI), qui apparaît de manière significative dans ces peuplements de sapins et sapins-épicéas du site A.Fo. (nœuds 3 et 4).

L'abondance bien plus marquée de la **régénération à majorité de hêtres** dans les peuplements feuillus et sapins-feuillus du site A.Fo. s'accompagne, en plus de la réduction des grands sapins déjà mentionnée, de celle de la **régénération des autres feuillus** (type AF) (nœud 2).

Il n'y a que dans les peuplements d'épicéas qu'aucune différence n'apparaît significative. La moindre représentation du type SAP 30-150 et l'augmentation des types SAP 10-70 et EPI-SAP semblent pourtant notables, mais les effectifs du site A.Fa. sont faibles.

Ainsi, la réduction de la régénération dominée par le sapin ou les autres feuillus dans le site A.Fo. en faveur d'une régénération dominée par l'épicéa, par un mélange sapins-épicéas, ou par le hêtre, est un phénomène observé dans toutes les conditions de l'arbre de décision.

Remarque sur l'épicéa dans les parcelles en amélioration

Les deux types de régénération avec de l'épicéa correspondent dans le site A.Fo. à 40% de la régénération observée au stade d'amélioration, ce qui est considérable puisqu'ils sont absents du site A.Fa. Il est nécessaire ici d'analyser plus en détail les conditions du milieu rencontrées dans ces parcelles.

L'épicéa peut être favorisé par un éclaircissement plus important dans les peuplements du site A.Fo. Cependant, l'échantillonnage des variables mesurant la lumière disponible pour les semis - visibilité latérale, pourcentage de couvert bas, et degré d'ouverture de la canopée - est identique dans les deux sites. Par contre, l'épicéa est globalement plus abondant parmi les semenciers, ce qui peut expliquer son importance au sein de la régénération. En effet, la part des peuplements mélangés sapins-épicéas en amélioration dans les forêts du site A.Fo. est plus importante que dans le site A.Fa. ($X^2=13.44$, ddl=1, $p<0.01$). Notons toutefois que le type EPI apparaît également dans les parcelles en régénération et en jardinage, alors que les peuplements y sont échantillonnés en proportions comparables dans les deux sites.

II REGENERATION ET FACTEURS DU MILIEU : DISCUSSION

Après dix à quinze années d'abrouissement soutenu, la régénération des hêtraies-sapinières étudiées présente à première vue les mêmes caractéristiques qu'en cas de faible pression d'abrouissement. En effet, l'analyse de la répartition des semis par essences et classes de hauteur aboutie à l'élaboration de sept types de régénération similaires dans les deux sites d'étude. C'est l'analyse de l'occurrence de chaque type et de leur structure verticale qui permet de dégager les particularités de la régénération des forêts accueillant les grands herbivores. Ces forêts sont caractérisées par une régénération où les grands sapins et les autres feuillus que le hêtre sont rarement majoritaires, alors que la régénération de hêtre, d'épicéa, et le mélange épicéas et sapins est plus fréquent (figure 12). Les semis de sapin ne sont pas pour autant moins abondants et leur nombre ne diffère pas entre les deux situations de faible et forte pression d'abrouissement. La régénération composée de sapins majoritairement inférieurs à 70 cm comprend davantage de sapins entre 30 et 150 cm dans les forêts abritant les cervidés. Les semis de sapin peuvent donc s'installer jusqu'à 30 cm dans les mêmes proportions dans les deux situations, mais en présence des cervidés, ils ne poussent pas toujours en nombre suffisant au-delà de cette hauteur pour constituer les types à majorité de sapins plus grands. Ils sont maintenus au sein d'une régénération de sapins globalement moins haute (SAP 0-30 et SAP 10-70), mélangés avec des épicéas (sapins plus nombreux en EPI-SAP)¹, ou parmi les feuillus (HETRE et AF)².

Nous avons vu en introduction que ces caractéristiques : retard de croissance de l'espèce abroutie et abondance accrue des espèces concurrentes moins consommées, sont souvent observées en cas de forte pression d'abrouissement³.

II.1 Les effets de l'abrouissement

Les mécanismes conduisant à ces modifications sont très précoces puisqu'une partie des semis de sapin risque de disparaître dès l'année de leur installation, les cervidés arrachant parfois la totalité de la plante. Ces prélèvements ne sont pas négligeables. Maillard (1989) et Picard *et al.* (1994) montrent dans les Vosges jusqu'à 40 % de disparition par ce biais. Quand les semenciers sont localement nombreux et/ou les conditions stationnelles favorables, l'installation de nouveaux semis de sapins permet de reconstituer la régénération. Toutefois, le hêtre ou l'épicéa, profitant d'une grainée abondante ou d'une ouverture dans la canopée, peuvent également exploiter l'espace et les ressources rendus disponibles et prendre la place

¹ Résultats significatifs à 11% de risque d'erreur.

² Résultats significatifs à 19 et 18% de risque d'erreur.

³ Voir 1^{ère} partie, chapitre I.4.B.

des semis arrachés. Leur croissance est bien moins limitée par l'abroutissement que celle du sapin car ils sont plus rarement consommés (du moins dans les forêts d'étude), et tolèrent mieux l'abroutissement. Le hêtre est en effet peu affecté dans sa survie et sa croissance par rapport aux résineux et à d'autres feuillus tels le chêne pédonculé, le bouleau ou l'érable sycomore (Gill, 1992b ; Van Hees *et al.*, 1996 ; Harmer, 2001). Quant au jeune épicéa, il reprend sa croissance plus rapidement que le sapin suite aux prélèvements ou à la destruction des bourgeons (Eiberle, 1975 dans Gill, 1992b; Schweingruber et Müller, 1992; Saint Andrieux, 1994). Par contre, les abroutissements répétés auxquels le sapin risque d'être soumis une fois installé affecteront sa compétitivité. Les prélèvements de biomasse limitent en effet la croissance en hauteur et la vitalité des arbres, favorisant indirectement les autres espèces en présence (Louda *et al.*, 1990; Gill, 1992b ; Ammer, 1996 ; Motta, 1996 ; Gill et Bearhall, 2001). Dans les Alpes, un système d'enclos/exclos âgé de vingt ans situé en forêt mélangée d'épicéas, sapins, hêtres et érables sycomore, montre qu'à l'abri des cerfs, chevreuils et chamois, les sapins représentent 71% des semis de plus de 40 cm et les épicéas seulement 27%. A l'extérieur de l'enclos tous les semis de plus de 40 cm sont des épicéas (Ammer, 1996). Dans un dispositif similaire, l'auteur constate une réduction de la proportion du sapin, toutes classes de hauteurs confondues, de 51 à 22% alors que l'épicéa passe de 42 à 71% (Ammer, 1996).

Par ailleurs, la régénération dominée par l'épicéa ou le hêtre est plus grande dans les forêts accueillant les cervidés, les types EPI et HETRE présentant tous deux un nombre plus important de semis de leur propre espèce dans les grandes classes de hauteur. Peu limitées par l'abroutissement, ces espèces atteignent des hauteurs plus importantes qu'en l'absence de cervidés à un moment où le sapin, retardé dans sa croissance, est plus rarement majoritaire dans les hauteurs proches d'1m50. L'état actuel de la régénération ne saurait se maintenir car l'augmentation du nombre d'épicéas et de hêtres finira en toute logique par provoquer le déclin du sapin, à moins que la pression d'abroutissement ne faiblisse. Le niveau des populations animales est en effet le principal facteur permettant d'expliquer ces différences de régénération, les autres variables environnementales étant comparables entre les sites, ou peu déterminantes (tableau 3).

Le cas des autres feuillus que le hêtre

Les autres feuillus sont également davantage abroutis que le hêtre ou l'épicéa ; l'érable et le sorbier surtout, le frêne dans une moindre mesure (Picard 1975 et 76). Le type qu'ils composent est d'ailleurs moins abondant dans le site A.Fo, et leurs semis généralement moins nombreux dans le reste de la régénération. Pourtant, d'après les travaux précités de Ammer (1996), l'érable a une plus grande tolérance à l'abroutissement que le sapin, et garde plus facilement sa dominance. De même, dans sa revue bibliographique, Gill (1992b) observe que les feuillus sont souvent plus résistants à l'abroutissement que les résineux. L'abondance du

type de régénération AF est liée, au moins en partie, à l'échantillonnage. Les peuplements de feuillus du site A.Fo. sont essentiellement composés de hêtres, les autres feuillus étant moins abondants parmi les semenciers que dans le site A.Fa. Au sein même du site A.Fo. les feuillus adultes sont également bien moins abondants que les sapins, et par conséquent leur potentiel de remplacement beaucoup plus faible. Les conditions stationnelles du site A.Fo. sont également défavorables à la régénération de ces feuillus, ce qui explique sans doute la rareté des individus adultes (faible échantillonnage des stations mésoneutrophiles à acidiclinal d'altitude inférieure à 750m). Malheureusement, l'abondance du type AF dans de meilleures conditions n'a pu être simulée par la technique du redressement car les effectifs sont trop faibles.

II.2 Régénération et facteurs du milieu

La raréfaction des types à majorité de grand sapins au profit des espèces moins abruties est un phénomène général dans les conditions qui permettent de discriminer les types dans le site A.Fa., et les distributions observées sont souvent les mêmes que dans l'échantillon total (figure 16). La proportion du type SAP 0-30 ne varie jamais d'un site à l'autre et la réduction systématique de la part du type SAP 30-150 s'accompagne de l'augmentation du type EPI-SAP et/ou EPI. Dans les peuplements de feuillus et sapins-feuillus, c'est la régénération à majorité de hêtres qui augmente. Il faut toutefois souligner que l'apparition de la régénération avec de l'épicéa (EPI et EPI-SAP) dans les parcelles en amélioration est liée à l'échantillonnage (figure 16, nœud 3). En effet, cette essence est plus abondante parmi les arbres adultes, ce qui favorise sa régénération. Néanmoins, l'effet de l'échantillonnage n'est que partiel puisque la régénération à majorité d'épicéas apparaît également dans les parcelles en régénération et en jardinage, sans que l'épicéa soit plus abondant parmi les semenciers.

La forte relation entre la composition du peuplement et celle de la régénération, mise en évidence dans le site A.Fa. laissait présager que, comme pour le type HETRE, le type EPI augmenterait surtout dans les peuplements où il domine la canopée. L'absence de cette augmentation peut s'expliquer suivant deux hypothèses: i) les cervidés fréquentent peu ces peuplements dans un but alimentaire et la pression d'abrutissement y est moins importante qu'ailleurs, ii) dans un peuplement mature d'épicéas, les conditions de sol ou d'éclairement permettent au sapin de mieux résister à l'abrutissement, et/ou limitent la croissance des épicéas. Dans le premier cas, l'intensité de l'abrutissement est le principal vecteur du mécanisme de remplacement d'essence, dans le second ce sont les conditions environnementales.

Il est nécessaire, pour étudier l'action des animaux sur la composition arborescente, de connaître l'intensité de l'abrutissement dans les diverses conditions étudiées. Le chapitre suivant porte sur l'étude des relations entre la régénération définie selon le degré d'abrutissement du sapin et les différentes conditions du milieu.

III ABROUTISSEMENT, REGENERATION et FACTEURS DU MILIEU : RESULTATS

Rappel sur la méthode

Pour chaque semis de sapin nous disposons du nombre de marques abroutissement. Pour la hauteur <10 cm, le nombre de marques est traité suivant 4 catégories : 0+1, 2, 3 ou 4 et + marques. Pour les hauteurs 10-30, 30-70 et 70-150 cm les catégories sont: 0+1, 2+3, 4+5 ou 6 et + marques. Le nombre de sapins observés dans ces différentes situations est ramené au nombre total de sapins du relevé afin de travailler sur la proportion de sapins abroutis. L'objectif de l'analyse est d'obtenir une description de l'abroutissement intégrant le nombre de marques et la hauteur des semis, et qui permette de qualifier la pression observée à l'échelle d'un relevé. Le traitement nécessite donc une analyse multivariée qualitative, et j'aurai de nouveau recours à l'AFC suivie d'une CHA.

III.1 Définition du niveau d'abroutissement des semis de sapin

Le niveau d'abroutissement du sapin est analysé sur l'ensemble des données, indépendamment des types de régénération. Cinq relevés sont cependant supprimés avant analyse car ne comprennent aucun sapin. Le tableau de données est donc constitué de 4 x 4 colonnes et 257 lignes.

Le nuage de points obtenu par analyse factorielle s'organise en fonction des deux variables abroutissement et hauteur, sous forme de gradients (figure 17).

Figure 17 : Abroutissement du sapin, représentation du nuage de points sur les deux premiers axes de l'AFC et valeurs propres

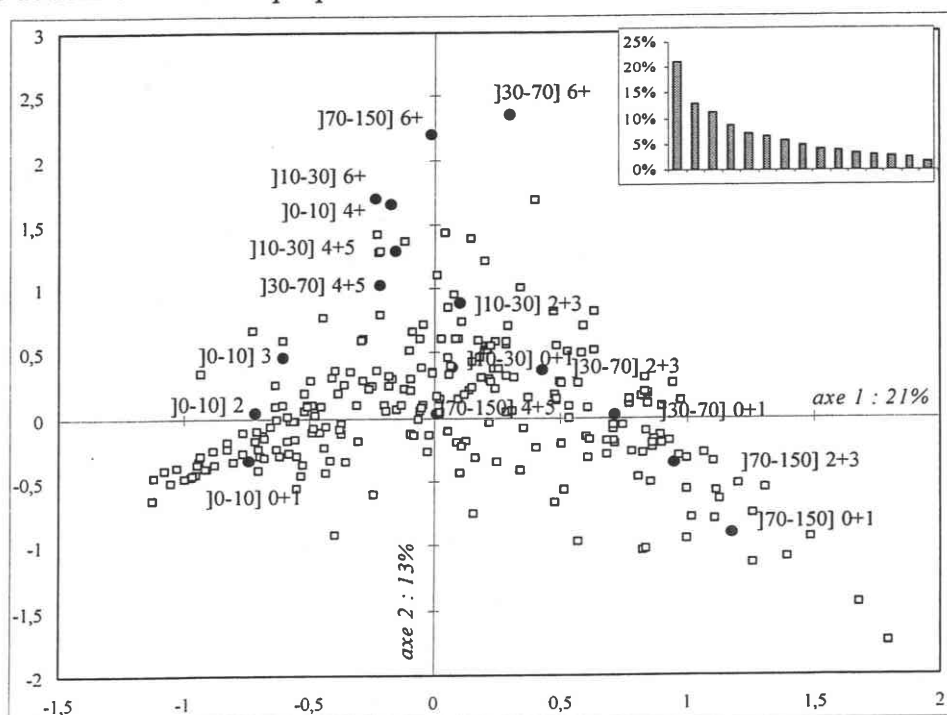


Fig. 17 : Les carrés représentent les relevés et les ronds les modalités : [classe de hauteur] nombre de marques.

Les modalités correspondant à plus de quatre marques sont nettement séparées en haut du nuage (fortes contributions aux axes 2 et 3). Toutefois, l'absence d'un groupe de points autour de ces modalités indique que les sapins avec plus de quatre marques sont plutôt rares (séparation des modalités), et généralement mélangés à des semis moins intensément abroustis (relevés vers le centre du nuage). Les relevés où les sapins sont les moins abroustis constituent la partie basse du nuage. Un gradient de hauteur est mis en évidence par le premier axe, dont les contributions les plus fortes sont celles des modalités]0-10] 0+1,]30-70] 0+1 et]70-150] 0+1. Le gradient de hauteur, de la gauche vers la droite du nuage reflète l'organisation des types de régénération à majorité de sapins basée sur la taille des semis, les relevés de type SAP constituant près de la moitié de l'échantillon.

Ce gradient de hauteur ressort bien entendu dans les résultats de la CHA, qui identifie d'abord des ensembles de relevés en fonction de la hauteur des semis, puis de leur similitude quant au nombre de marques par semis. La classification permet ainsi de distinguer trois grands groupes de relevés correspondant à trois niveaux d'abroustissement des sapins (figure 18).

- ⇒ Faible niveau d'abroustissement observé (n=86) : regroupe les relevés où près de la totalité des sapins présentent 0 ou 1 marque, quelque soit leur taille (figure 18a).
- ⇒ Abroustissement observé moyen (n=74) : regroupe les relevés où la classe 0+1 est généralement la plus représentée dans toutes les classes de hauteur. Jusqu'à 30% des semis peuvent présenter deux ou trois marques dans une classe de hauteur, et très rares sont les semis avec plus de 3 marques (figure 18b).
- ⇒ Fort abroustissement observé (n=97) : regroupe les relevés où la catégorie 0+1 marque est la plus représentée sous 10 cm, mais pas forcément au dessus. Pour une classe donnée entre 10 et 150 cm, cette catégorie (0+1) regroupe moins de la moitié des semis. Ce niveau d'abroustissement comprend les relevés où des sapins de moins de 10 cm présentent plusieurs marques, et certains semis supérieurs à 10 cm plus de trois marques (figure 18c).

Figure 18 : Trois niveaux d'abrouissement des semis de sapin

Fig. 18 a : Faible niveau d'abrouissement

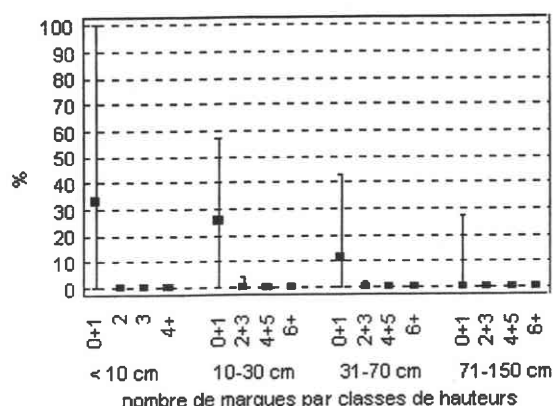


Fig. 18 b : Niveau d'abrouissement moyen

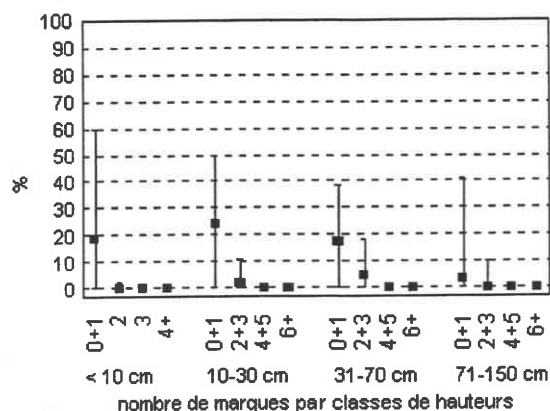


Fig. 18 c : Fort niveau d'abrouissement

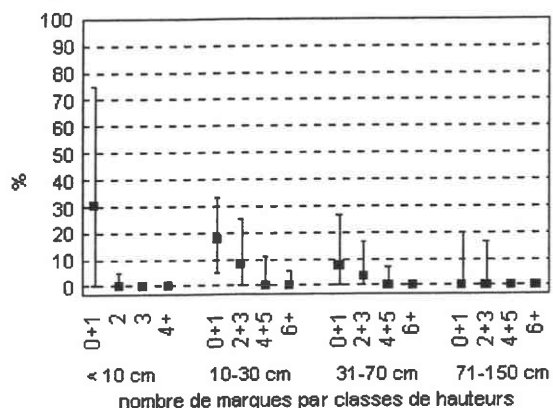


Fig. 18 a, 18 b, 18 c : Répartition (en %) des sapins dans chaque modalité de classe de hauteur et de nombre de marques d'abrouissement terminal; valeurs médianes et étendue de 90% des relevés. Les étendues sont généralement importantes et descendent jusqu'à 0 car il est rare que le sapin soit présent dans toutes les classes de hauteurs. S'agissant de pourcentages, un zéro dans une classe entraîne une valeur forte dans d'autres classes.

Le degré d'abrouissement nous informe sur les milieux que les animaux fréquentent préférentiellement en hiver pour s'alimenter, c'est à dire là où le phénomène de changement d'essence est le plus susceptible de se produire.

Dans le contexte d'augmentation des populations, il est peu probable que les relevés à faible niveau d'abrouissement soient le fruit d'un changement d'essence. En effet, les zones d'hivernage, procurant protection et nourriture en hiver, sont limitées et donc régulièrement fréquentées par les cervidés, d'autant plus quand le nombre d'animaux augmente (F. Klein, communication personnelle). Il est par conséquent très improbable que la régénération ait été localement profondément modifiée par l'abrouissement hivernal puis délaissée à tel point qu'elle ne présente aujourd'hui que très peu de marques (faible niveau d'abrouissement).

Les types EPI, EPI-SAP et HETRE à faible abrouissement du sapin sont confrontés, dans la suite du travail, à ces mêmes types où le sapin est abrouiti, l'objectif étant d'analyser le rôle des conditions environnementales dans le phénomène de changement d'essence. Les facteurs

du milieu sont utilisés comme variables explicatives de la présence des types de régénération définis selon le niveau d'abrouissement du sapin, à l'exception des types SAP. Ces derniers ne sont pas subdivisés selon l'abrouissement puisque même sous une forte pression le sapin est majoritaire : il n'y a donc pas eu modification de l'essence dominante.

Afin de dissocier l'influence propre aux conditions du milieu de celle directement exercée par l'abrouissement sur le remplacement du sapin, le niveau d'abrouissement global, tous types confondus, est également examiné dans les différentes modalités des facteurs discriminants.

III.2 Régénération abroutie et facteurs du milieu

La figure 19 présente le résultat de l'analyse discriminante appliquée aux types de régénération EPI-SAP, EPI, HETRE définis en fonction de l'abrouissement du sapin, et aux trois types SAP.

⇒ a- : regroupe les relevés où les sapins présentent le plus faible niveau d'abrouissement observé.

⇒ a+ : regroupe les relevés où les sapins présentent le niveau d'abrouissement moyen ou fort.

Figure 19: Régénération, abrouissement et facteurs du milieu : analyse discriminante

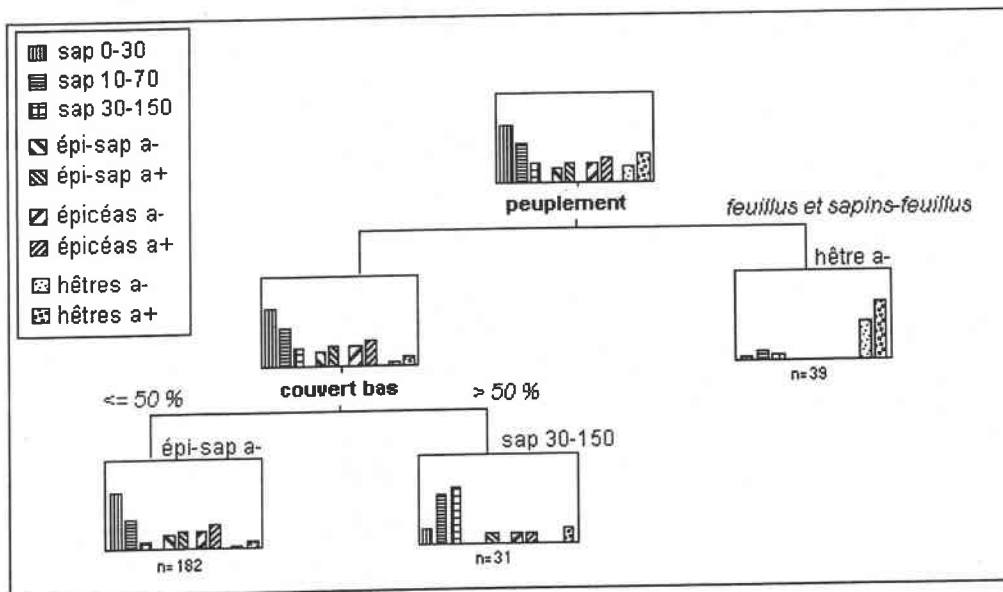


Fig. 19: En gras les variables permettant la segmentation et en italique les modalités. Les cadres en bout de branche indiquent qu'il n'y a plus de segmentation possible de l'échantillon, et sont appelés « nœud terminal » de l'arbre de décision. En haut à droite des cadres, le type de régénération que la modalité permet de discriminer. Les histogrammes représentent le nombre de relevés par type de régénération.

a- : regroupe les relevés où les sapins présentent le plus faible niveau d'abrouissement, a+ : regroupe les relevés où les sapins présentent le niveau d'abrouissement moyen ou fort.

Effectifs: sap 0-30 n=61, sap 10-70 n=42, sap 30-150 n=20, épi-sap a- n=15, épi-sap a+ n=21, épi a- n=20, épi a+ n=27, hêtre a- n=16, hêtre a+ n=30.

De même que pour la régénération du site A.Fa. (figure 7), le facteur le plus discriminant est la composition du peuplement. Toutefois, il permet ici de discriminer la régénération de hêtre et non plus celle à majorité d'épicéas ; nous y reviendrons dans les chapitres consacrés à ce facteur. La proportion du couvert bas végétal⁴ n'a pas, dans le site A.Fa., autant de poids dans l'analyse. Par ailleurs, le minimum de couvert bas associé à la présence des grands sapins y est de 22% ; il passe dans le site A.Fo. à 50%.

Le traitement des données du site A.Fa. a montré l'intérêt des analyses univariées en complément de l'analyse discriminante pour étudier les relations entre les types de régénération et les facteurs du milieu. Le graphique de l'importance des facteurs montre que le type de stations forestières, l'altitude, l'exposition et la nature des coupes jouent un rôle non négligeable dans la discrimination des types définis selon la pression d'abroustissement (figure 20).

Dans les chapitres qui suivent, les relations entre chacun de ces facteurs et les neuf types de régénération, ainsi que l'abroustissement global du sapin, sont étudiés.

Figure 20 : Régénération et abroustissement: importance des facteurs dans l'analyse discriminante

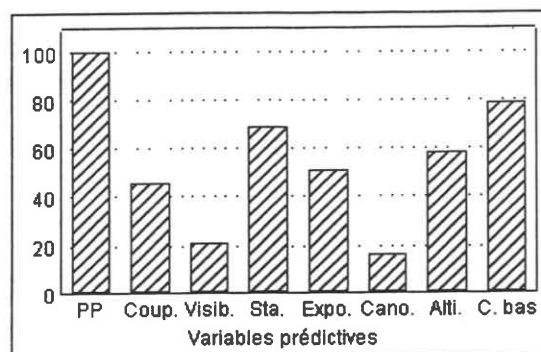


Fig. 20: Classement des facteurs selon leur importance dans l'analyse sur une échelle de 0 (peu important) à 100 (très important). PP: composition du peuplement, Coup.: nature des coupes, Visib.: visibilité latérale, Sta.: type de stations, Expo.: exposition, Cano.: degré d'ouverture de la canopée, Alti.: altitude, C. bas: pourcentage de couvert bas.

III.2.A Discrimination des types à majorité de hêtres

III.2.A.a La composition du peuplement

Les deux types de régénération à majorité de hêtres sont fortement liés aux peuplements de feuillus et sapins-feuillus ; $X^2=136.17$, $ddl=1$, $p<0.001$. Le type a- est davantage cantonné à ces peuplements (figure 19), bien que la part de régénération de type HETRE a+ dans les peuplements de résineux (figure 21) ne soit pas significativement plus importante.

Figure 21: Composition du peuplement et abroustissement du sapin dans la régénération de hêtres

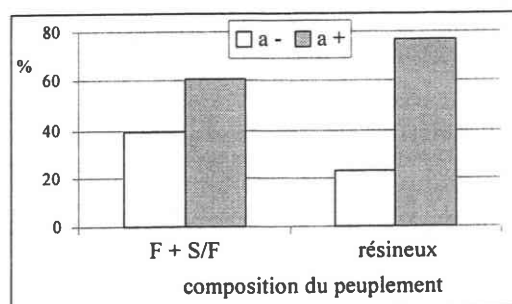


Fig. 21 : F+S/F : peuplements de feuillus+mélangés sapins-feuillus, n= 33. Peuplements composés de résineux, n=13.

⁴ pourcentage de la surface du plateau couvert par le feuillage de semis de plus d'1m50 ou d'une branche basse

Nous retrouvons ici le même résultat que dans le site A.Fa., où la régénération de hêtres est fortement associée aux peuplements où l'essence est présente. Une partie de la régénération de hêtre y est également observée en peuplement résineux, soit 12% dans le site A.Fa., et 28% dans le site A.Fo.

III.2.A.b Le type de stations forestières

Ces peuplements de feuillus et sapins-feuillus sont inféodés aux stations mésoneutrophiles à acidiclinales des forêts du site A.Fo. ; [peuplements feuillus+sapins-feuillus] vs [peuplements de sapins et/ou épicéas] : $X^2=79.5$, ddl=1, $p<0.001$. Par conséquent la régénération à majorité de hêtres y est également plus fréquente ; [HETRE a- et a+ confondus] vs [le reste de la régénération] : $X^2=82.9$, ddl=1, $p<0.001$. Dans le site A.Fa., les peuplements et la régénération de hêtre ne sont associés à aucun type de station particulier. Parmi la régénération à majorité de hêtres observée en stations acidiphiles doux, soit 15% des relevés réalisés dans ces stations, le type a+ est plus fréquent que le type a- ; $X^2=8.31$, ddl=1, $p<0.01$. Nous retrouvons dans ces stations l'ensemble des relevés de type HETRE a+ observés dans les peuplements résineux.

Il n'y a pas qu'en régénération à majorité de hêtre que le sapin présente une différence d'abroustissement en fonction de la station. En effet, le niveau d'abroustissement global, tous types de régénération confondus, est plus important en stations acidiphiles doux que dans les deux autres types stationnels; $X^2=7.57$, ddl=2, $p<0.03$ (figure 22).

Figure 22: Niveau d'abroustissement du sapin et type de stations forestières

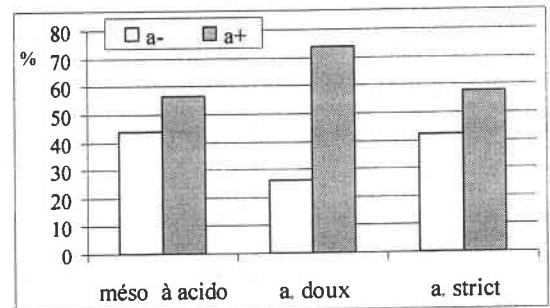


Fig. 22: Distribution (%) des relevés selon le niveau d'abroustissement du sapin dans chaque type de stations. a-: abroustissement faible, a+: abroustissement moyen+fort. méso à acido =stations mésoneutrophiles à acidophiles, a. =acidiphile.

III.2.A.c L'altitude

La régénération de type HETRE (a- et a+ confondus) est fréquemment observée au dessus de 990 m ; HETRE vs le reste de la régénération: $X^2=24.8$, ddl=1, $p<0.001$. Au delà de cette altitude, se trouvent également les peuplements de feuillus et sapins-feuillus ; [peuplements de feuillus+sapins-feuillus] vs [peuplements de sapins et/ou épicéas] : $X^2=13.6$, ddl=1, $p<0.001$.

Les mêmes relation entre peuplement, altitude et régénération sont observées dans le site A.Fa., au dessus de 950 m.

L'abroustissement du sapin ne varie pas avec l'altitude.

III.2.A.d L'exposition

Une grande partie des relevés de type HETRE provient des versants exposés sud, qui portent également les peuplements feuillus et sapins-feuillus ; [peuplements de feuillus+sapins-feuillus exposés sud] vs [peuplements de sapins et/ou épicéas] : $X^2=7.75$, ddl=1, $p<0.01$.

La régénération de type HETRE a- est davantage rencontrée sur cette exposition sud que le type HETRE a+ ; $X^2=4.55$, ddl=1, $p<0.05$ (figure 23). Pourtant, les semis de sapins présentent globalement plus de marques d'abroustissement sur ces versants sud, avec une probabilité $p<0.07$; $X^2=5.2$, ddl=2. La figure 23 suggère que l'abroustissement en exposition sud est important surtout dans les types EPI et EPI-SAP ; nous y reviendrons dans le chapitre consacré à la régénération résineuse.

Dans le site A.Fa., les versants exposés sud portent également davantage de peuplements feuillus et une régénération de hêtre abondante.

Figure 23 : Distribution des types de régénération selon l'exposition

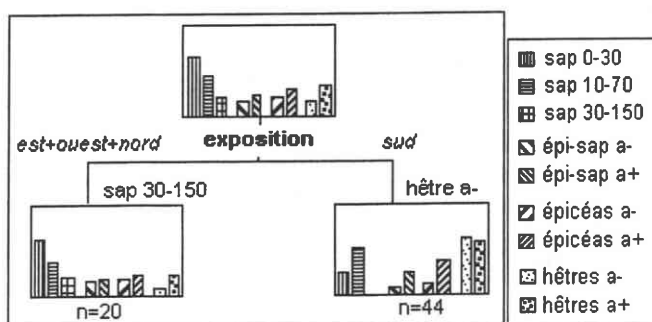


Fig. 23: Les histogrammes représentent le nombre de relevés.

III.2.A.e La nature des coupes sylvicoles

Les peuplements de feuillus et sapins-feuillus sont plus souvent traités en futaie jardinée que les peuplements résineux ($X^2=24.26$, ddl=1, $p<0.001$), et la régénération de type HETRE, a+ comme a-, est plus fréquente dans les parcelles jardinées que dans les parcelles traitées en futaie régulière ($X^2=25.05$, $p<0.001$).

III.2.A.f La densité de la strate 0-3 m et l'ouverture de la canopée

Ces deux variables ne permettent pas de discriminer les types de régénération à majorité de hêtres, et ne sont pas liées à l'abroustissement du sapin.

III.2.A.g Le pourcentage de couvert bas végétal

Cette variable ne permet pas de discriminer les types de régénération à majorité de hêtres.

III.2.B Discrimination de la régénération à majorité de sapins et/ou d'épicéas

III.2.B.a Le pourcentage de couvert bas

Il s'agit du second facteur qui ressort de l'analyse discriminante, permettant de discriminer la régénération des peuplements de sapins, d'épicéas et mélangés sapins-épicéas (figure 19).

La régénération avec de l'épicéa (types EPI+EPI-SAP) représente 47.2% des relevés lorsque le couvert bas est inférieur à 50%, et seulement 19.3% quand le couvert est plus important : $X^2=6.08$, $p<0.02$. Le nœud terminal « $\leq 50\%$ » de la figure 19 est nommé EPI-SAP a- car ce type est présent uniquement dans cette situation, mais la probabilité associée à sa présence est de 10% ; $X^2=2.75$, $ddl=1$.

L'abondance de la régénération de sapins est également liée à cette variable. Le type SAP 0-30 est associée au couvert inférieur à 50% ; [SAP 0-30] vs [le reste de la régénération]: $X^2=5.04$, $ddl=1$, $p=0.02$, alors que la régénération à majorité de sapins de plus de 30 cm est plus abondante lorsque le couvert dépasse 50% ; [SAP 30-150] vs [le reste de la régénération]: $X^2=26.58$, $ddl=1$, $p<0.001$.

Dans le site A.Fa. la régénération de type SAP 30-150 est déjà associée à la présence d'un couvert bas mais avec un seuil de 22%, et les types de régénération EPI et EPI-SAP A.Fa. ne sont pas liés à cette variable.

Le niveau d'abroustissement du sapin ne varie pas avec le couvert bas, tous types confondus. Seuls les sapins du type SAP 30-150 semblent moins souvent abroustis quand le couvert est supérieur à 50 % (figure 24). Les effectifs trop faibles empêchent la réalisation d'un X^2 .

Figure 24: Abroustissement dans le type SAP 30-150 cm et couvert bas

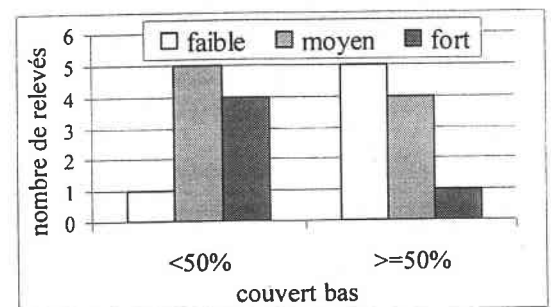


Fig. 24: Couvert bas <50% n=10, >= 50% n=10.

III.2.B.b La composition du peuplement

Une discrimination sur ce seul facteur montre que les types EPI a+ et EPI-SAP a+ sont plus fréquents dans les peuplements comprenant de l'épicéa majoritaire ou en mélange avec le

sapin ; [(EPI+EPI-SAP) a+] vs [le reste de la régénération] : $X^2=12.06$, $ddl=1$, $p<0.001$ (figure 25).

Figure 25: Distribution des types de régénération selon la composition du peuplement

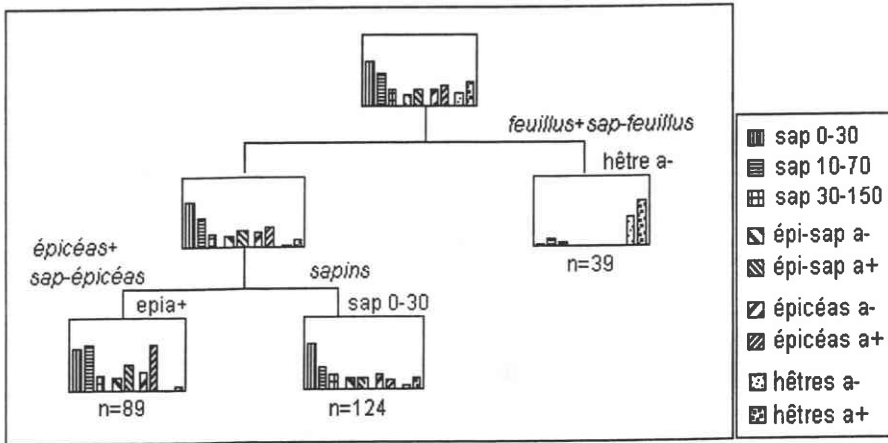


Fig.25 : En italique les modalités de composition du peuplement. Les histogrammes représentent le nombre de relevés.

L'abroustissement observé sur le sapin n'est pas plus important dans ces peuplements que dans les peuplements de sapins (figure 26). Il n'y a donc pas que l'abroustissement du sapin qui explique l'abondance de l'épicéa dans la régénération, la part relative des deux essences parmi les semenciers a également une influence.

Dans le site A.Fa. 80% de la régénération de type EPI est rencontrée dans les peuplements dominés par l'épicéa. Dans le site A.Fo., l'épicéa est davantage dispersé et 68% de la régénération de type EPI se trouve dans des peuplements dominés par le sapin ou mélangés sapin-épicéa ($X^2=7.72$, $ddl=1$, $p<0.01$).

Figure 26: Niveau d'abroustissement et composition du peuplement

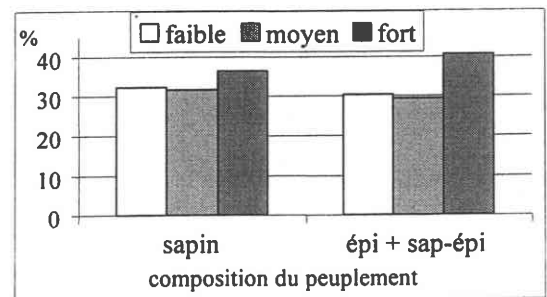


Fig. 26 : Distribution (%) des relevés selon le niveau d'abroustissement du sapin en fonction de la composition des peuplements résineux.

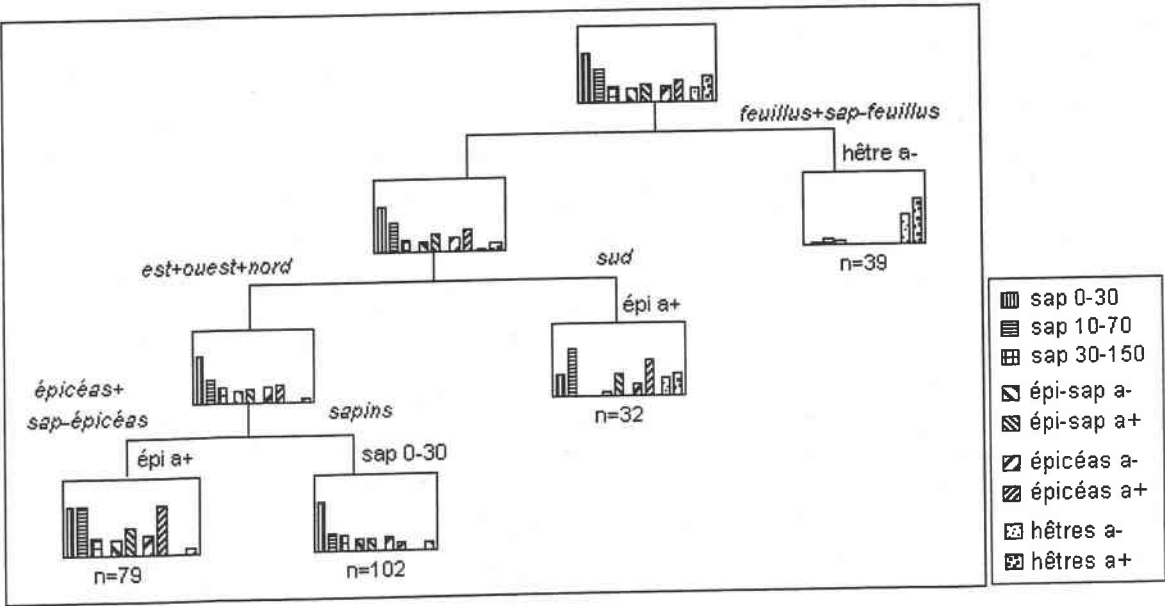
III.2.B.c L'altitude

Comme dans le site A.Fa., ce facteur est associé à la composition des peuplements et de la régénération. Nous l'avons vu, les peuplements feuillus et sapins-feuillus et la régénération de hêtre sont souvent observés au dessus de 990 m. L'étage 950-990 m est occupé par les peuplements sapins-épicéas et épicéas, et sous 950 m les peuplements de sapins, feuillus+sapins-feuillus, et épicéas+épicéas-sapins sont également représentés ; $X^2=28.64$, $ddl=4$, $p<0.001$. La régénération résineuse se distribue de la même manière suivant l'altitude; les types de régénération EPI et EPI-SAP (a- et a+) sont souvent observés entre 950 et 990 m alors que les types SAP y sont rares ; $X^2=6.54$, $ddl=1$, $p=0.01$.

III.2.B.d L'exposition

Pour focaliser sur la régénération de sapins et d'épicéas, le facteur composition du peuplement est conservé en plus de l'exposition car la relation entre les peuplements feuillus et leur régénération est très forte et l'analyse discriminante l'utilise toujours en premier lieu pour écarter ces peuplements et donc la majorité des types HETRE. Les types EPIa+ et EPI-SAPa+ sont plus fréquents en exposition sud que les types a-; $X^2=4.13$, $ddl=1$, $p=0.04$ (figure 27). Ces versants sud ne portent pas davantage de peuplements comprenant de l'épicéas que de peuplements dominés par le sapin ; l'abondance des semis d'épicéa sur ces versants ne peut être expliquée par la seule présence des semenciers. Cette relation entre la présence d'épicéas dans le peuplement et dans la régénération abroutie est d'ailleurs observée sur les autres versants (figure 27).

Figure 27 : Distribution des types de régénération selon l'exposition



C'est l'abrouissement du sapin, plus intense en versants sud qu'ailleurs ([abrouissement fort] vs (faible+moyen) : $X^2=5.31$, ddl=1, $p=0.02$), qui permet à l'épicéa de se développer dans les peuplements résineux (figure 28).

La régénération de sapins supérieurs à 30 cm est par ailleurs totalement absente de ces versants sud où l'abrouissement est important; $X^2=3.88$, ddl=1, $p<0.05$ (fig.27).

Dans le site A.Fa., la distribution des types de régénération résineux n'est pas liée à l'exposition.

III.2.B.e La nature des coupes sylvicoles

L'analyse discriminante sur le facteur coupe est fortement influencée par les peuplements comprenant des feuillus, largement traités en futaie jardinée (chapitre III.2.A.e). De la même manière que pour l'exposition, la composition du peuplement est donc conservée dans l'analyse pour focaliser sur la régénération de sapins et d'épicéas.

Dans les peuplement résineux, le type SAP 30-150 est plus abondant dans les parcelles en amélioration ; [SAP 30-150] vs [le reste de la régénération]: $X^2=3.7$, ddl=1, $p=0.05$.

Dans le site A.Fa. ce type de régénération est également associée à ce stade sylvicole.

Lorsque le niveau d'abrouissement est analysé suivant les trois modalités de coupe, il n'y a pas de différences significative (figure 29). Toutefois, les sapins sont davantage abrouissés dans les parcelles en régénération par rapport aux deux autres types de coupes confondus ; $X^2=4.17$, ddl=1, $p=0.04$.

Figure 28 : Abrouissement et exposition dans les peuplements résineux

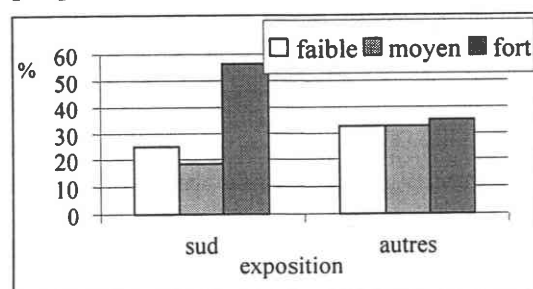


Fig. 28: Distribution (%) des relevés au sein des peuplements résineux selon le niveau d'abrouissement du sapin en exposition sud et autres : est+ouest+nord.

Figure 29: Coupes sylvicoles et abrouissement du sapin

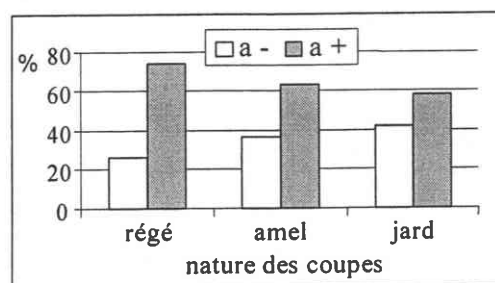


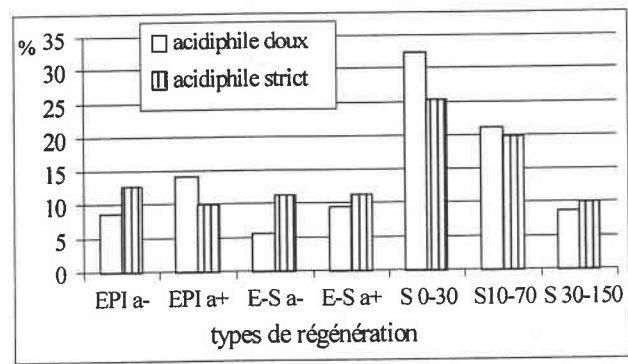
Fig. 29: Distribution (%) des relevés selon le niveau d'abrouissement dans chaque type de coupes. Régé =coupe de régénération, amel =coupe d'amélioration,

III.2.B.f Le type de stations forestières

Moins d'1% de la régénération résineuse se trouve sur les stations mésoneutrophiles à acidiclinales. L'analyse compare donc les stations de type acidiphile doux et acidiphile strict.

Ce facteur ne permet pas de différencier le type de régénération (X^2 non significatifs), chacun étant rencontré dans des proportions comparables dans les deux types de stations (figure 30). Pourtant l'abroustissement du sapin est plus important dans les stations acidiphiles doux que acidiphiles strict ; $X^2=5.77$, $ddl=1$, $p<0.03$ (figure 22), mais il ne permet pas le remplacement du sapin par l'épicéa dans les forêts étudiées.

Figure 30: Distribution des types de régénération dans les stations acidiphiles



Dans le site A.Fa., la régénération de sapins tend à être plus abondante dans les stations acidiphiles ($p<0.06$), sans différence entre les stations à Canche et à Myrtille. La régénération d'épicéa, majoritaire ou en mélange avec le sapin, est rencontrée indépendamment du type de station.

III.2.B.g La densité de la strate 0-3 m et l'ouverture de la canopée

Ces deux variables ne permettent pas de discriminer les types de régénération à majorité de résineux.

IV ABROUTISSEMENT, REGENERATION et FACTEURS DU MILIEU : DISCUSSION

IV.1 Synthèse des principaux résultats

L'analyse intégrée de l'abroustissement et de la composition de la régénération, en fonction des conditions environnementales, permet de spécifier le rôle des facteurs du milieu et les mécanismes impliqués dans le processus de changement d'essence. Les cervidés, à travers leurs prélèvements alimentaires, sont susceptibles de provoquer une substitution d'essence via deux mécanismes : i) la pression d'abroustissement est localement exercée en relation avec les conditions du milieu, ii) la pression d'abroustissement est indépendante du milieu, et c'est une caractéristique locale qui facilite le développement des espèces moins consommées au détriment de l'espèce abrutie.

Le premier cas de figure est illustré par une pression d'abroustissement plus importante dans les **stations** acidiphiles doux et en **exposition** sud, le second par la **présence d'épicéas matures** qui accélère le processus de modification d'essence en sa faveur.

Le remplacement du sapin peut par ailleurs être freiné par des conditions limitant son abroustissement et/ou le développement des autres essences. La présence d'un **couvert bas végétal** au dessus de la régénération est ainsi favorable au développement du sapin jusqu'à 1m50.

Parmi les autres facteurs étudiés, deux sont liés à la composition de la régénération, mais pas en terme de changement d'essence : il s'agit de **l'altitude** et du **mode de gestion** forestière.

Enfin, la densité de la **strate 0-3 m** et l'ouverture de la **canopée** ne sont liées ni à la composition de la régénération, ni à son abroustissement.

IV.2 Le rôle des différents facteurs du milieu

IV.2.A Le type de stations forestières

Le principal feuillu des forêts étudiées est le hêtre, inféodé aux stations acidiclinales à fétuque des forêts de Cornimont et Ventron. Epicéas et sapins occupent davantage les stations acidiphiles situées dans les cinq autres forêts du site A.Fo, distantes des deux premières (carte 2). La répartition des stations et des espèces est plus homogène dans les forêts du sites A.Fa., où la présence d'une régénération de hêtre ou de résineux dépend peu du type de station. Il est par conséquent difficile, en comparant les deux sites, de faire le lien entre la composition de la régénération et l'abroustissement en fonction des stations. Il ressort toutefois de l'étude du site A.Fo., que les semis sont davantage abrutis dans la régénération de hêtre des peuplements de

sapin situés sur stations acidiphiles. Dans ces conditions, la régénération est habituellement dominée par le sapin et non le hêtre, comme observé dans le site A.Fa. et dans la plupart des relevés A.Fo. Il apparaît donc que l'installation d'une régénération à majorité de hêtres dans les stations à Luzule et Canche peut être facilitée par l'abrouissement du sapin, plus marqué que dans les autres stations.

Les choix alimentaires des cervidés sont largement dépendants du cortège floristique⁵, lui-même variable d'une station à l'autre. La hêtraie sapinière d'Abreschviller dans les Vosges gréseuses a fait l'objet de deux études très détaillées sur l'utilisation de la flore par les cerfs et chevreuils (Lartiges, 1974; Picard, 1975). Elles montrent qu'en période hivernale la Canche flexueuse et surtout la Myrtille sont préférées au sapin si elles sont accessibles. Une grande quantité de ces deux espèces est indicatrice des stations acidiphiles, et les stations acidiphiles strict sont communément appelées stations à Myrtille. En station acidiphile doux, la Canche flexueuse est accompagnée de la Grande Luzule, espèce peu appréciée des cervidés (Lartiges, 1974; Picard, 1975). Ces deux herbacées sont par ailleurs peu accessibles sous le manteau neigeux, alors que la Myrtille, plus haute et plus rigide, dépasse davantage de la neige. Dans les hêtraies-sapinières à Mercuriale et à Fétuque, la flore, notamment ligneuse, est plus diversifiée et abondante dans les strates accessibles aux animaux (cahiers d'habitats Natura 2000, 2001). Les sapins des stations acidiphiles doux à Luzule et Canche sont par conséquent plus susceptibles d'être consommés, par manque d'espèces alternatives.

IV.2.B L'exposition

Les semis de sapin sont davantage abrouistis sur les versants exposés sud. La part importante de régénération de hêtre alors observée ne peut être attribuée à l'action des cervidés. Cette régénération se trouve en effet dans des peuplements feuillus, fréquents sur ces versants, suivant le même schéma que dans le site A.Fa. En ce qui concerne les résineux, les peuplements exposés sud sont caractérisés par une régénération à majorité d'épicéas abondante dans laquelle le sapin est fréquemment abrouisti, et la régénération de sapins majoritairement supérieurs à 30 cm est totalement absente (figure 27). La composition de la régénération n'est pas liée ici à celle du peuplement, les versants sud ne portant pas plus d'épicéas adultes que les autres. Par ailleurs les résultats du site A.Fa. indiquent qu'aucune des deux essences n'est dépendante de l'exposition.

En saison hivernale, période d'abrouissement du sapin, les cervidés recherchent les sites ensoleillés. Ils y trouvent de la chaleur, ainsi qu'une végétation plus accessible car moins enneigée (Lowe, 1966; Staines, 1976 ; Coughenour, 1991; Schmidt, 1993).

⁵ Voir 1^{ère} partie, chapitre I.3.

IV.2.C La composition du peuplement

La forte relation entre la composition du peuplement et celle de la régénération observée dans le site A.Fa. est retrouvée dans le site A.Fo. pour le hêtre, indépendamment de l'abrouissement du sapin. Par contre, la régénération d'épicéa est davantage dispersée dans les peuplements résineux des forêts qui accueillent les grands herbivores. Le développement de l'épicéa est facilité par l'abrouissement du sapin quand il est présent parmi les semenciers, la régénération EPIa+ et EPI-SAPa+ étant alors nettement plus fréquente (figure 25). L'importance de ces types où le sapin est abrouiti n'est pas le fait direct de l'action des herbivores car les semis dans les peuplements de sapins présentent un niveau abrouissement comparable. L'abondance des semenciers joue ici un rôle déterminant. Malgré l'abrouissement, la dominance du sapin dans le peuplement mature aide sa régénération à conserver un statut d'essence majoritaire. La grande quantité de graines permet non seulement une installation massive des sapins, mais aussi une alimentation importante en nouveaux semis, alors que le potentiel en semis d'épicéa est limité par la rareté des semenciers. De la même manière, l'installation des jeunes épicéas est favorisée par la présence de leurs parents dans le peuplement, et ce d'autant plus que les sapins sont abrouitis.

IV.2.D Le couvert végétal

Dans les forêts du site A.Fa., la présence de grands sapins est associée à celle d'un feuillage couvrant au moins 22% de la régénération. Dans les forêts à forte pression d'abrouissement cette couverture doit concerner plus de la moitié du plateau pour y observer une majorité de sapins proches d'1m50. Le mécanisme sous-jacent n'a pu être clairement établi. Il semble que les sapins soient moins souvent abrouitis lorsque le couvert dépasse 50% mais cette relation n'est pas statistiquement démontrée. En Ecosse, Welch *et al.* (1991) ont étudié la fréquence d'abrouissement du bourgeon terminal par le cerf et le chevreuil, en fonction de différents paramètres, dans plusieurs plantations d'épicéa sitka (*Picea sitchensis* Carr.). Ils observent que l'abrouissement maximum des semis de 30 à 50 cm est négativement corrélé avec la densité de semis plus grands. Ils démontrent ensuite, en testant différentes hypothèses, que la quantité importante de bourgeons latéraux fournie par ces grands semis explique le mieux la moindre consommation des bourgeons terminaux. Si le même mécanisme est sous-jacent à mes résultats, alors le couvert végétal favorise le sapin en détournant l'intérêt des cervidés et de ce fait réduit l'abrouissement. Toutefois, ce couvert peut également limiter le développement des espèces concurrentes et moins tolérantes à l'ombre, comme l'épicéa. Aussenac (1977) observe en effet que sous un taillis de feuillus la croissance en hauteur du sapin est supérieure à celle de l'épicéa. Au début de son expérience les sapins sont plus petits que les épicéas (à âge égal), et sept années plus tard les premiers ont

dépassé les seconds. Il est fort probable que les deux mécanismes, détournement de l'abrouissement terminal et limitation de la concurrence, s'associent pour permettre au sapin de se maintenir sous couvert malgré l'action des cervidés.

IV.2.E L'altitude

Dans les forêts du site A.Fo., les plantations d'épicéa pur ou en mélange avec le sapin entre 950 et 990 m placent la limite altitudinale inférieure des peuplements de hêtre à 990 m au lieu de 950 m dans le site A.Fa. Par conséquent, les types de régénération EPI et EPI-SAP sont souvent observés dans la tranche altitudinale 950-990 m, et la régénération de type HETRE au dessus de 990 m, sans que l'abrouissement n'intervienne dans cette différence entre les deux sites d'étude. En effet, le niveau d'abrouissement observé sur le sapin ne varie pas avec l'altitude. Le chevreuil n'a pas pour habitude de migrer vers les vallées en hiver, ce phénomène étant plus souvent rapporté pour l'espèce cerf. Toutefois, si Lowe (1966) observe un abandon presque total des hautes altitudes enneigées dans l'île de Rhum (Ecosse), Schmidt (1992) dans les Alpes observe au contraire l'occupation privilégiée de l'étage des pâtures alpines. En fait, l'arrivée de la neige déclenche le déplacement des animaux vers des zones déneigées et abritées, qui ne sont pas forcément associées à de basses altitudes (revues bibliographiques de Teillaud *et al.*, 1991, et de Gonzalez et Pépin, 1996). En hêtraie-sapinière vosgienne, Lartiges (1974) observe également un taux d'abrouissement constant que l'altitude soit inférieure à 650 m, comprise entre 650 et 800 m, ou supérieure à 800 m. On peut cependant s'interroger sur le rôle de quelques facteurs ayant connu une évolution rapide au cours des dernières décennies et réduisant les déplacements des animaux, tels l'extension du réseau routier, de l'activité touristique, des clôtures. La gestion cynégétique à travers l'activité même de la chasse, si elle a lieu sur les couloirs de migration, et le nourrissage, tend à sédentariser la faune.

IV.2.F La gestion forestière

Les recherches sur le rôle de la gestion forestière dans les interactions faune/flore montrent que la futaie jardinée sans plantations massives d'épicéas est mieux adaptée aux ongulés sauvages que la futaie régulière⁶. Celle-ci évite le phénomène de regroupement des animaux, et la surexploitation de la flore, dans un nombre limité de parcelles, et propose une plus grande quantité de nourriture. Dans mes résultats, l'abrouissement observé sur le sapin est en effet plus important dans les parcelles en régénération de la futaie régulière, sans

⁶ Voir 1^{ère} partie, chapitre I.3.

toutefois montrer de différence d'abrouissement entre les traitements régulier (régénération + amélioration) et jardiné.

Il faut rappeler que ces résultats concernent une région où le mode de gestion le plus répandu est la futaie régulière, au sein de laquelle quelques ensembles de parcelles font l'objet d'un traitement irrégulier, souvent pour la protection d'espèces telles le Grand tétras (*Tetrao urogallus*) ou le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). Pour étudier précisément les relations entre le mode de gestion et l'utilisation de la forêt par les grands herbivores sauvages, il est préférable de travailler sur de vastes surfaces, à traitement homogène depuis plusieurs générations d'arbres telles les hêtraies-sapinières jardinées du Haut Jura.

IV.3 Hypothèses pour l'étude du site A.Fo. 70-90

Les hypothèses sur l'évolution de la régénération vers des peuplements plus âgés sont basées sur les quatre premiers facteurs.

Le temps dont je disposais pour réaliser la troisième campagne de terrain étant limité j'ai préféré focaliser l'étude sur le remplacement du sapin par une seule essence : l'épicéa. Les résultats ayant permis d'identifier les conditions environnementales à prendre en compte dans la suite du travail concernent en effet davantage l'épicéa que le hêtre.

Les hypothèses de travail pour l'étude des peuplements aujourd'hui supérieurs à 1m50 et situés dans des forêts où l'abrouissement est ancien (site A.Fo.70-90) sont les suivantes :

- ⇒ L'épicéa doit être d'autant plus abondant que la station est de type acidiphile doux, l'épicéa déjà présent parmi les semenciers, et le versant exposé au sud.
- ⇒ Le sapin doit être plus abondant quand la régénération était surplombée par de jeunes arbres dont la couronne constituait un couvert végétal au dessus de la régénération.

ETUDE DU SITE A.Fo. 70-90.

Remarques sur la méthode

Rappelons que ce site d'étude est constitué des forêts contiguës de la Haute Meurthe et de Ban sur Meurthe-Clefcy.

Les parcelles étudiées sont anciennement porteuses de peuplements composés de sapins, d'épicéas ou d'un mélange des deux essences. Cette composition est connue par consultation des aménagements forestiers antérieurs à ceux en cours. L'échantillonnage ciblant les peuplements résineux, les stations mésoneutrophiles à acidiclinales, associées aux peuplements feuillus, sont plus rarement rencontrées que dans les sites A.Fa. et A.Fo.

I ETUDE DES JEUNES PEUPLEMENTS DU SITE A.FO.70-90 : RESULTATS

158 relevés sont réalisés, soit près de 7000 arbres inventoriés dont 1183 sondés à la tarière.

Les jeunes peuplements sont constitués d'arbres qui mesurent de 1,5 à une dizaine de mètres, dont le diamètre dépasse rarement 20 cm. Le nombre d'arbres par placette se distribue normalement autour d'une moyenne de 41 avec un écart type de 17.

I.1 Types de jeunes peuplements

Les arbres qui présentent plus de trente cernes ne faisaient pas partie de la régénération accessible aux grands herbivores vers 1970. Ils sont donc enlevés du jeu de données avant d'analyser les caractéristiques des jeunes peuplements par AFC puis CHA.

La structure du nuage de points de l'AFC autour des deux premiers axes, qui expliquent 56% de la variance, indique que le mélange entre deux essences est peu courant (figure 31). Les pôles à majorité d'épicéas (fortes contributions à l'axe 1) et de hêtres (fortes contributions à l'axe 2) sont bien visibles. Les autres feuillus sont toujours faiblement représentés et généralement rencontrés avec du sapin, dont les contributions les plus fortes concernent le deuxième axe.

La CHA définit cinq types de jeunes peuplements, dont trois sont majoritairement composés de sapins, d'épicéas ou de hêtres, et deux sont mélangés sapins-épicéas ou sapins-hêtres (figure 32). L'étage du milieu est toujours le plus représenté car il regroupe davantage d'arbres que les deux autres, reflétant l'aspect régulier des peuplements étudiés.

Figure 31: Jeunes peuplements A.Fo.70-90, représentation du nuage de points sur les deux premiers axes de l'AFC et valeurs propres

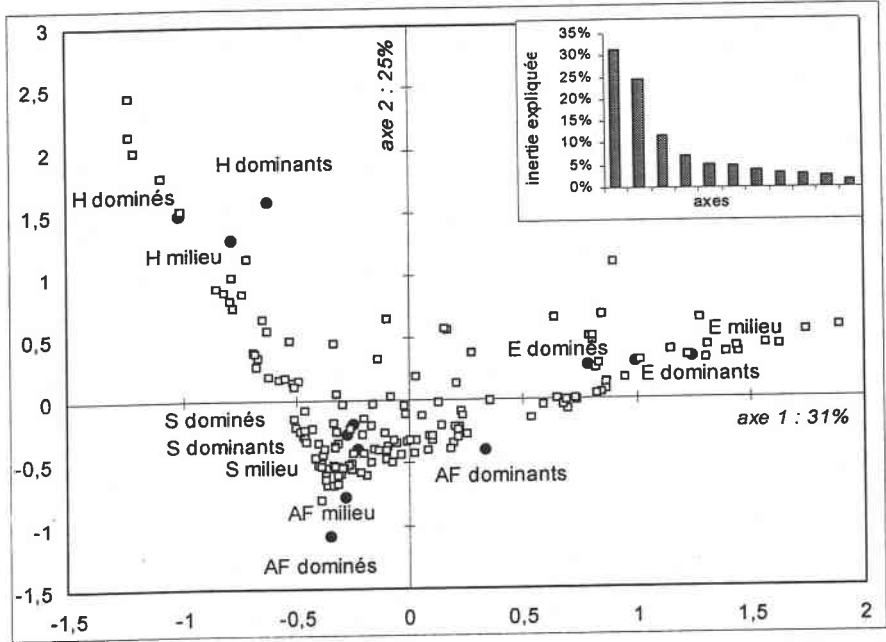


Fig. 31 : Les carrés représentent les 158 relevés et les ronds les 12 modalités définies en fonction de l'essence (H=hêtre, E=épicéa, S=sapin, AF=autres feuillus que le hêtre) et du statut des arbres (dominant, dominé ou dans l'étage du milieu).

Figure 32: Cinq types de jeunes peuplements

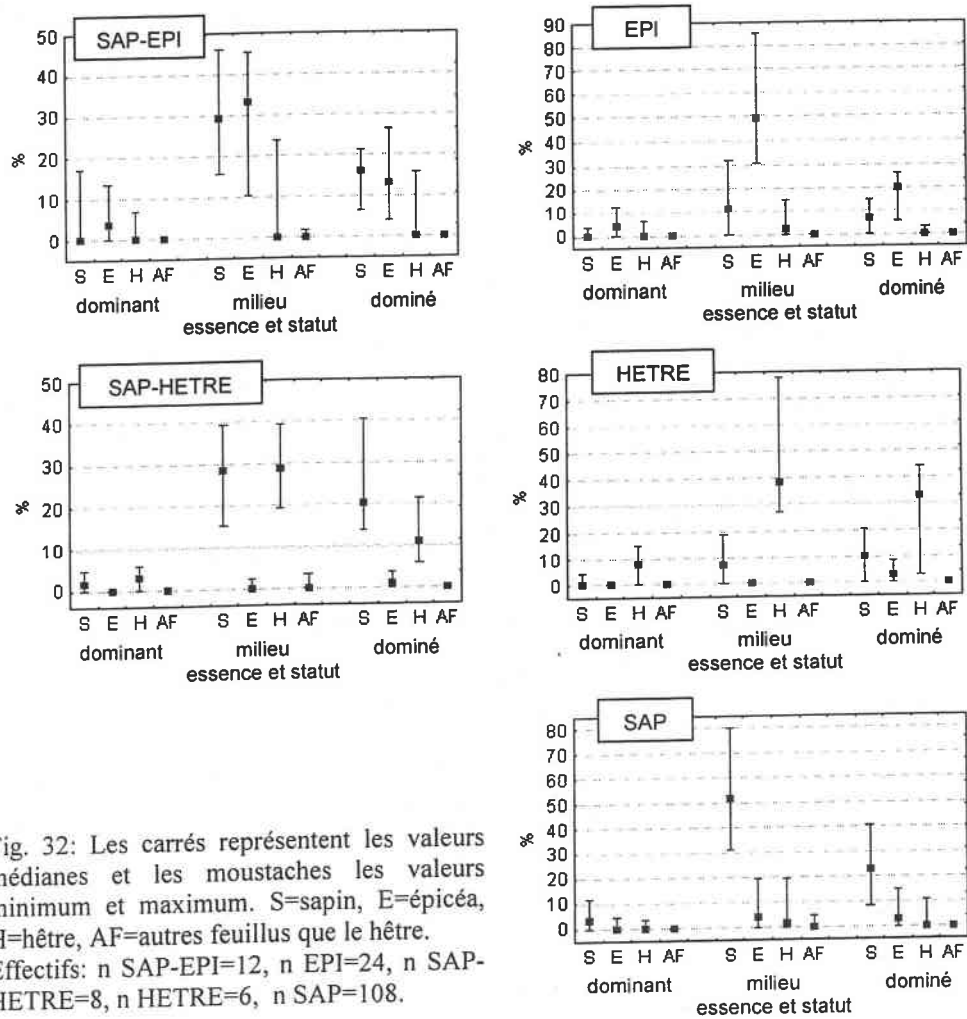


Fig. 32: Les carrés représentent les valeurs médianes et les moustaches les valeurs minimum et maximum. S=sapin, E=épicéa, H=hêtre, AF=autres feuillus que le hêtre. Effectifs: n SAP-EPI=12, n EPI=24, n SAP-HETRE=8, n HETRE=6, n SAP=108.

Les trois étages d'un peuplement présentent toujours les mêmes caractéristiques spécifiques; l'essence, ou le mélange, qui définit un type est plus important au sein de chacune des trois strates. Le type mélangé SAP-HETRE fait toutefois exception à la règle, l'étage dominé comprenant davantage de sapins que de hêtres ($U=9.5$, $p<0.02$). Une analyse plus détaillée des types indique qu'il n'y a pas de sous groupe de relevés qui se distinguent par une distribution différentielle des essences dans les strates. Ainsi, le type à majorité de sapins peut être décomposé en quatre sous ensembles, mais le sapin est toujours majoritaire dans les trois étages (figure 33a). Il en va de même pour les jeunes peuplements d'épicéa, constitués de deux sous types (figure 33 b).

Figure 33 : Six sous types de jeunes peuplements

Fig. 33a : Quatre sous types à majorité de sapins

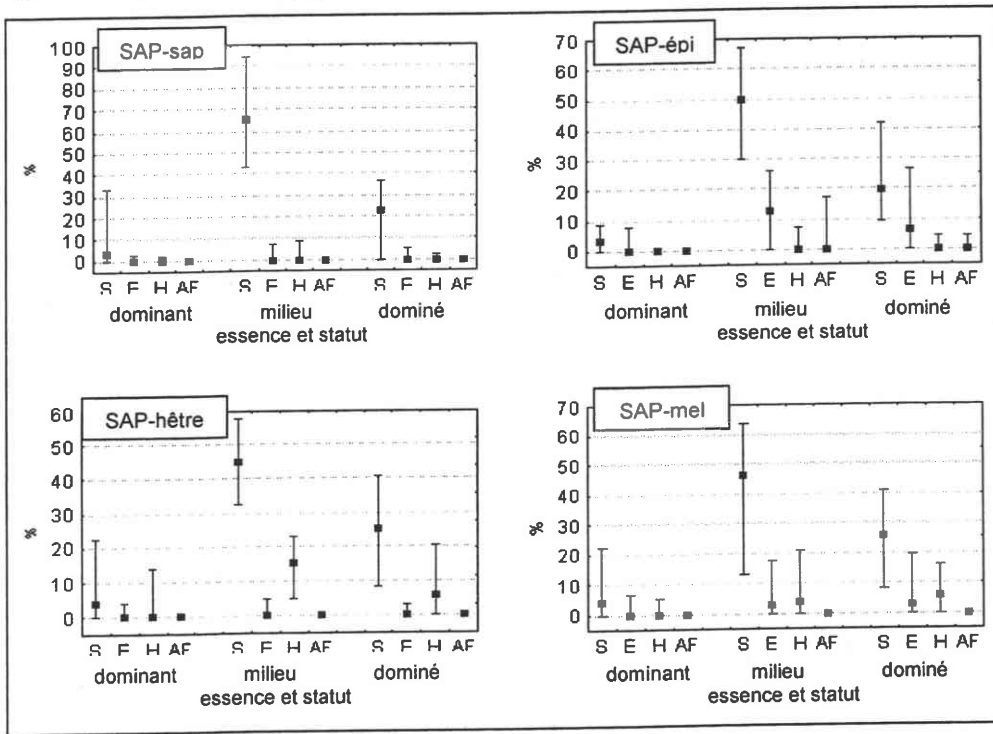


Fig. 33b : Deux sous types à majorité d'épicéas

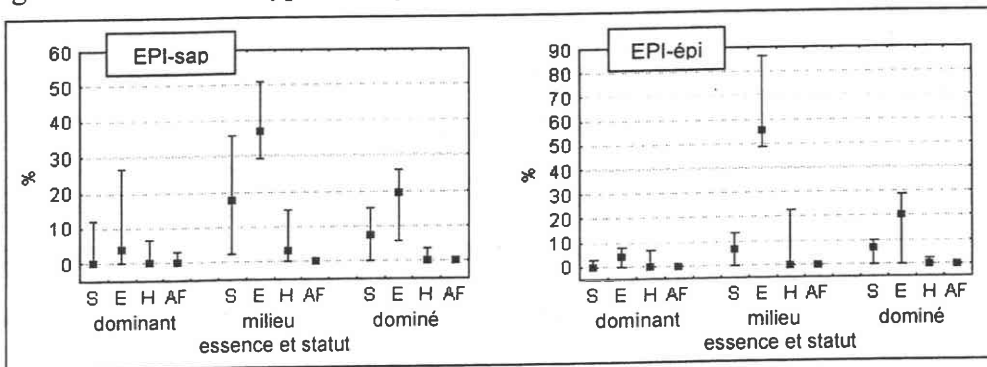


Fig. 33: Les carrés représentent les valeurs médianes et les moustaches les valeurs minimum et maximum. S=sapin, E=épicéa, H=hêtre, AF=autres feuillus que le hêtre. N SAP-sap=37, n SAP-épi=38, n SAP-hêtre=14, n SAP-mel=19, n EPI-sap=11, n EPI-épi=13.

I.2 Distribution des jeunes peuplements

Le type à majorité de sapins occupe la plus grande part de l'échantillon, soit 68%. Les peuplements avec de l'épicéas représentent 23%, et ceux avec du hêtre 9% (figure 34).

Figure 34: Distribution des jeunes peuplements dans l'échantillon

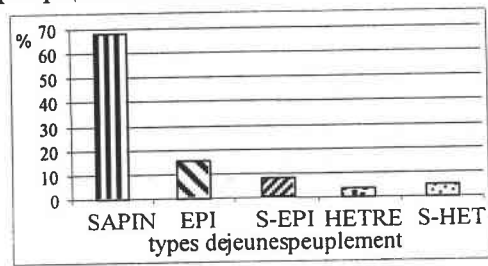


Fig. 34: S-EPI=type SAP-EPI, S-HET=type SAP-HETRE.

I.3 Jeunes peuplements et facteurs du milieu

I.3.A Type de stations forestières

Il n'y a que les jeunes peuplements avec du hêtre qui soient liés au type de stations. 65% de ces jeunes peuplements est observé sur stations acidiclinales à Fétuque alors que ce type de stations ne représente que 30% de l'échantillon; [HETRE+SAP-HETRE] vs [le reste des jeunes peuplements]: $X^2=8.35$, ddl=1, $p<0.01$ (figure 35).

Nous retrouvons ici la même relation entre le hêtre et les stations acidiclinales que dans le site A.Fo., où elle est indépendante du niveau d'abrouissement du sapin.

Figure 35: Jeunes peuplements et type de stations forestières

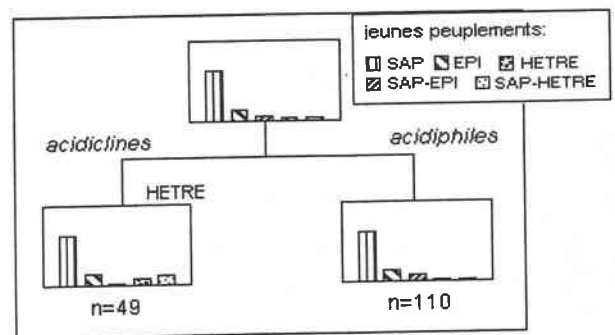


Fig. 35: Les histogrammes représentent le nombre de relevés, en italique les modalités, et en haut à droite de l'histogramme, le type de peuplement que ce facteur permet de discriminer.

I.3.B Composition du peuplement parent

Les peuplements parents à dominance de sapin ($n=96$), d'épicéa ($n=28$), ou mélangés sapin-épicéa ($n=34$) représentent respectivement 61, 18 et 21% de l'échantillon. Cette distribution n'est pas différente de celle du site A.Fo., dont les proportions sont de 47, 15 et 19%. La distribution des jeunes peuplements résineux (types SAP, EPI, et EPI-SAP) ne diffère pas en fonction de la composition spécifique des parents. La composition des jeunes peuplements résineux n'est donc pas liée à l'abondance des semenciers comme observé au stade de régénération.

Inversement, les jeunes peuplements avec du hêtre (SAP-HETRE+HETRE) sont rarement rencontrés quand l'épicéa était présent parmi les semenciers, phénomène déjà observé dans la régénération des deux premiers sites d'étude; [peuplements patents de sapins] vs [parents d'épicéas+mélangés]: $X^2=4.01$, $ddl=1$, $p<0.05$ (figure 36).

Figure 36 : Jeunes peuplements et composition du peuplement parent

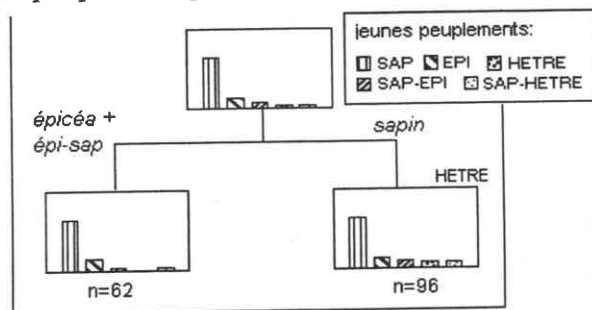


Fig. 36: Distribution des cinq types de jeunes peuplements dans les peuplements parents (modalités en italique). En haut à droite de l'histogramme, le type de jeune peuplement que la variable permet de discriminer.

I.3.C Exposition

Le site A.Fo.70-90 se situe sur le territoire d'une ancienne réserve de chasse, mise en place dans ces forêts notamment pour leurs nombreux versants exposés sud. Ils sont par conséquent davantage échantillonnés que dans le site A.Fo. ($X^2=20.84$, $ddl=1$, $p<0.01$).

Les jeunes peuplements avec de l'épicéa, majoritaire ou mélangé au sapin, sont plus fréquents sur les versants exposés sud que les autres types; [EPI+SAP-EPI] vs [SAP+SAP-HETRE+HETRE]: $X^2=3.78$, $ddl=1$, $p=0.05$ (figure 37).

Figure 37: Jeunes peuplements et exposition

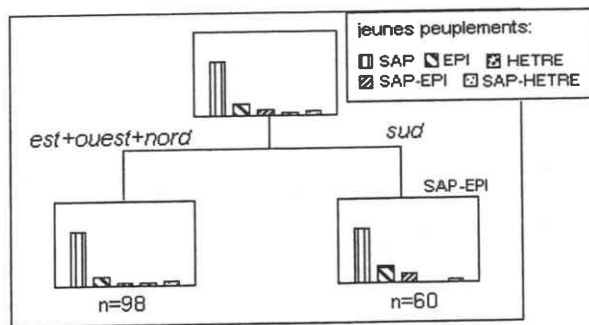


Fig. 37: Les histogrammes représentent le nombre de relevés, en italique les modalités, et en haut à droite de l'histogramme, le type de jeune peuplement que ce facteur permet de discriminer.

I.3.D Exposition et composition du peuplement parent

Dans les peuplements résineux du site A.Fo., l'abroustissement du sapin est plus important en exposition sud, surtout dans la régénération d'épicéa, et sans relation avec la composition des semenciers. Dans le site A.Fo.70-90, la composition des semenciers influence celle des jeunes peuplements uniquement en exposition sud. En effet, lorsque l'épicéa était présent parmi les semenciers, majoritaire ou en mélange, les jeunes peuplements actuels comprennent davantage d'épicéas en exposition sud que est+ouest+nord ; [jeunes EPI+EPI-SAP] vs SAP: $X^2=6.57$, $ddl=1$, $p=0.01$.

Dans les peuplements parents à majorité de sapins, la part des deux essences parmi les jeunes ne diffère pas avec l'exposition.

Cette relation entre les semenciers et les jeunes épicéas ne pouvait, au chapitre précédent, ressortir de l'analyse sur l'ensemble des données, car les peuplements parents avec épicéa et exposés sud ne représentent que 10% de l'échantillon.

I.3.E Ancien couvert végétal

L'importance d'un couvert végétal au dessus de la régénération en 1970 est approchée avec la proportion d'arbres présentant plus de 30 cernes ($>1m50$ en 1970) parmi les arbres sondés. Avant d'analyser cette variable, nous devons nous assurer que son estimation ne soit pas faussée par la réalisation de travaux sylvicoles.

Ceux ci peuvent en effet avoir supprimé des arbres supérieurs à $1m50$ vers 1970, qui couvriraient la régénération à l'époque mais ne sont plus présents aujourd'hui. Si ce phénomène est courant, l'augmentation du nombre de souches¹ doit s'accompagner d'une réduction de la proportion d'arbres $>1m50$ vers 1970. Il n'y a pas de relation entre ces deux variables (figure 38), et l'estimation de l'ancien couvert n'est pas biaisée par la réalisation de travaux.

Figure 38: Importance de l'ancien couvert végétal et nombre de souches

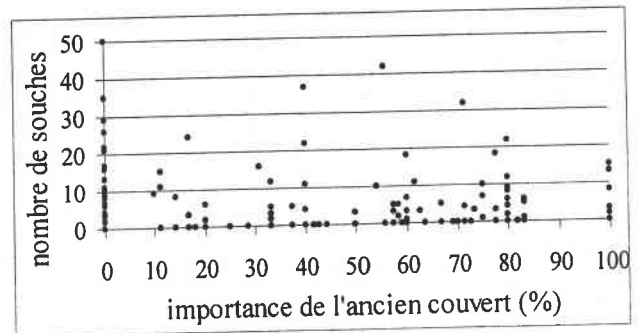


Fig. 38: Importance de l'ancien couvert=proportion d'arbres $> 1m50$ en 1970 (plus de 30 cernes) parmi tous les arbres sondés sur la placette.

L'analyse discriminante réalisée avec cette donnée (figure 39) montre que:

⇒ Quand plus de 90% des arbres sondés étaient $>1m50$ en 1970, l'épicéa est rare dans les jeunes peuplements, et les types EPI et EPI-SAP ne sont jamais observés; $X^2=4.53$, ddl=1, $p=0.03$. Le type HETRE est plus fréquent mais son faible effectif empêche la réalisation d'un X^2 fiable.

⇒ Les jeunes peuplements à majorité d'épicéas (type EPI) sont surtout rencontrés quand moins de 15% des arbres sondés étaient $>1m50$ en 1970, situation dans laquelle les jeunes peuplements à majorité de sapins sont rarement observés; les autres types (HETRE+SAP-HETRE+SAP-EPI) n'étant pas liés à cette modalité; $X^2=13.26$, ddl=2, $p<0.01$.

Figure 39: Jeunes peuplements et ancien couvert végétal

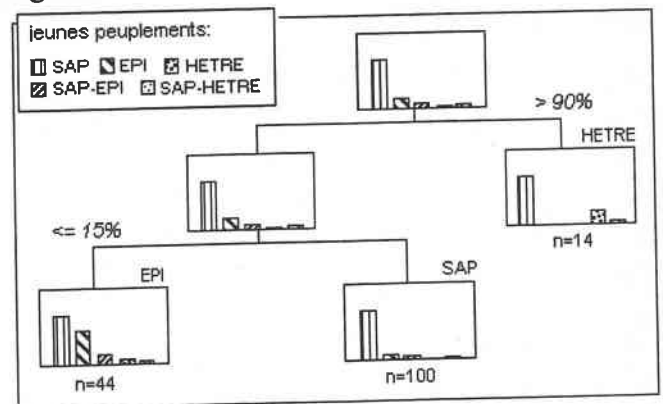
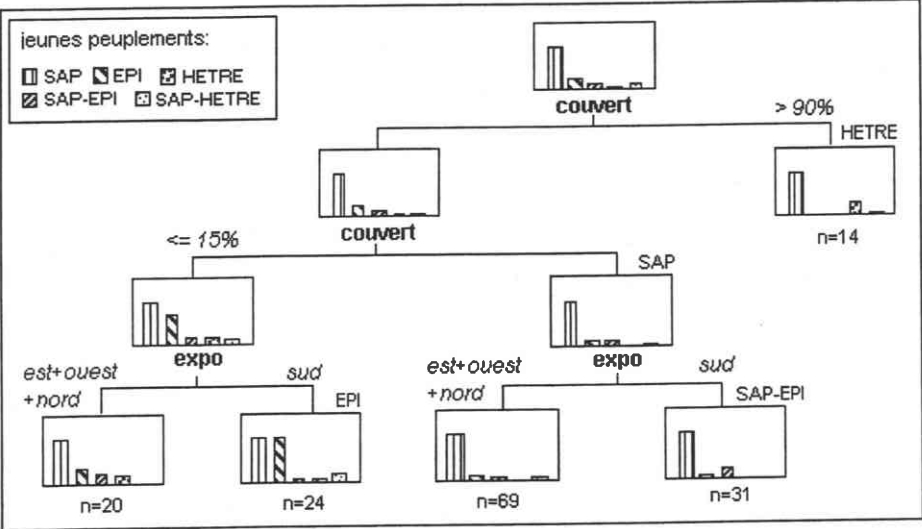


Fig. 39: Les histogrammes représentent le nombre de relevés, en italique les modalités, et en haut à droite de l'histogramme, le type de jeune peuplement que ce facteur permet de discriminer.

¹ Le nombre de souches par placette varie de 0 à 50 et leur diamètre se distribue normalement autour d'une moyenne de 3,8 cm avec un écart type de 1,3.

L'ancien couvert bas végétal est plus important que l'exposition pour expliquer la composition des jeunes peuplements (figure 40). En se plaçant dans le cas du couvert le plus faible, le type EPI est associé à l'exposition sud, et dans le cas d'un couvert partiel, c'est le type EPI-SAP qui est plus fréquent sur cette exposition. Bien que le type EPI soit autant rencontré que le type SAP en exposition sud à faible couvert végétal, la probabilité associée à sa présence est de $p=0.12$ ($X^2=2.36$, $ddl=1$). Pour le type EPI-SAP, sa part dans les jeunes peuplements exposés sud et à couvert partiel n'est pas aussi importante et reste bien inférieure à celle du SAP, mais les effectifs sont plus importants et la relation davantage marquée ; $X^2=7.87$, $ddl=1$, $p<0.01$.

Figure 40 : Ancien couvert végétal et exposition, analyse discriminante

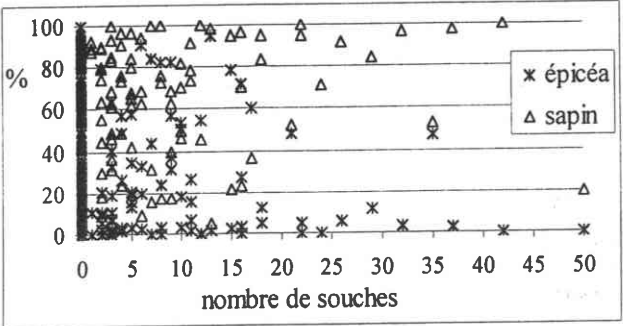


I.3.F Les travaux sylvicoles

Etant donné le contexte d'augmentation des populations de cervidés et de pression d'abrouissement grandissante, les travaux réalisés visaient vraisemblablement à favoriser le sapin. Un test de Spearman montre une tendance à l'augmentation de la part des sapins avec celle du nombre de souches ; R de Spearman = 0.18, $t=2.34$, $p=0.02$ (figure 41).

Lorsqu'une placette comprend plus de 20 souches, la part de sapin est systématiquement supérieure à celle de l'épicéa (figure 41). Toutefois, un tel nombre de souches est rarement

Figure 41: Part du sapin et de l'épicéa en fonction du nombre de souches



observé et représente une situation exceptionnelle. En enlevant les 11 relevés à 20 souches et plus, la relation n'est plus significative ($R=0.088$, $p=0.29$).

Les travaux sylvicoles passés ont donc peu d'influence sur l'abondance actuelle du sapin dans les jeunes peuplements.

I.3.G Evolution de l'importance de l'épicéa dans les jeunes peuplements

Pour chaque relevé, deux valeurs médianes sont calculées. La première concerne le nombre de cernes à 1m50 des arbres sondés à la tarière, et la seconde le nombre d'étages de branches des plus petits arbres. Ces valeurs sont ensuite soustraites à 2001, année de la campagne de terrain, ce qui permet d'attribuer deux dates à chaque relevé. La plus ancienne correspond à l'époque où les semis ont commencé à passer 1m50. Par exemple, si les arbres sondés, qui *a priori* sont les plus vieux de la placette, présentent une valeur médiane de vingt cinq cernes, je considère qu'en 1976 une grande majorité des semis étaient inférieurs à 1m50. La date plus récente correspond à l'époque jusqu'à laquelle les jeunes arbres étaient accessibles aux cervidés. Au-delà de cette date, les arbres de la placette étaient majoritairement supérieurs à 1m50. Ces dates n'ont bien entendu qu'une valeur indicative puisqu'il s'agit de médianes, calculées sur des mesures en nombre limité (tous les arbres n'ont pas été sondés) et que l'on sait soumises à une certaine marge d'erreur (comptage des cernes à l'œil nu). Elles permettent cependant de classer les relevés sur un axe temporel et d'analyser l'évolution de la composition des jeunes peuplements.

La figure 42 représente la distribution des relevés sur cet axe temporel. L'extrémité gauche de l'histogramme correspond aux placettes où les arbres sondés présentent tous plus de trente cernes. Plus le relevé est situé vers la droite de l'histogramme hachuré, plus la régénération a commencé à dépasser 1m50 récemment. Les barres blanches de l'histogramme indiquent que la majorité des arbres aujourd'hui les plus petits ont dépassé 1m50 entre 1983 et 1994 approximativement.

Les arbres avec plus de 30 cernes n'ont pas été pris en compte dans la description des jeunes peuplements. Par conséquent, les arbres des peuplements étudiés ont globalement dépassé 1m50 entre 1970 et 1994 (valeurs médianes).

Figure 42: Distribution chronologique des placettes

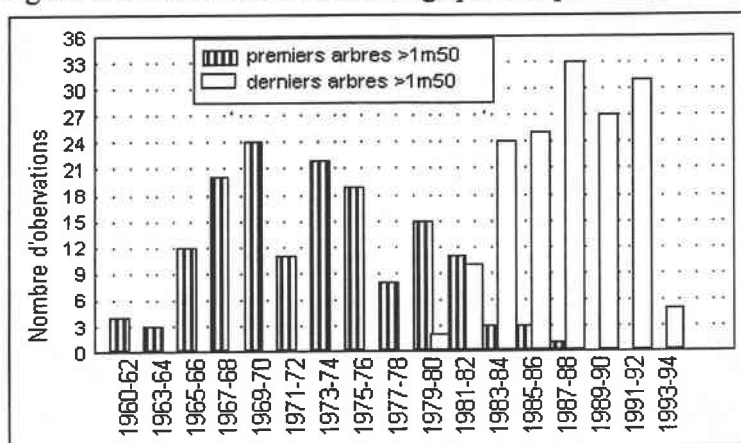


Fig. 42: En abscisse la valeur médiane des dates de passage des arbres au dessus de 1m50. Deux dates par placette. En hachuré le nombre de relevés par date à laquelle les premiers arbres de la placette ont dépassé 1m50. En blanc le nombre de relevés par date à laquelle les derniers arbres de la placette ont dépassé 1m50.

D'une manière générale, la pression d'abrouissement croissante pendant cette période a dû favoriser l'épicéa, même s'il n'est pas devenu l'essence dominante. La figure 43 représente la part de l'épicéa dans les jeunes peuplements, tous types confondus, en fonction du temps. Un test de Spearman indique qu'il existe une corrélation entre les deux variables; R de Spearman=0.37, $t=4.88$, $p<0.001$. Cette relation n'est pas très forte ($r=0.37$) mais reflète une augmentation significative de la part de l'épicéa dans les jeunes peuplements quand la valeur temps augmente ($p<0.001$).

Figure 43: Evolution temporelle de la proportion d'épicéas dans les jeunes peuplements

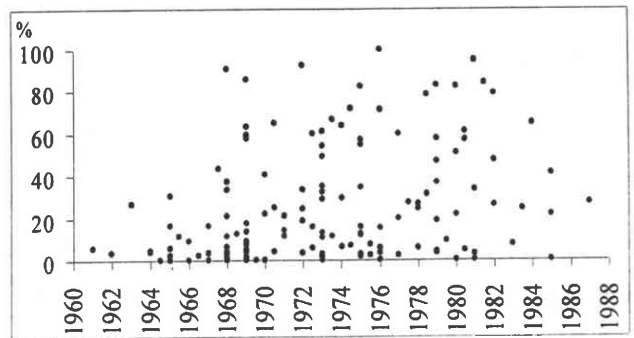


Fig. 43: Les dates en abscisse correspondent à l'époque à laquelle les premiers arbres de la placette ont dépassé 1m50.

II ETUDE DES JEUNES PEUPELEMENTS DU SITE A.FO.70-90 : DISCUSSION

II.1 Les types de jeunes peuplements

Le statut de chaque arbre par essence a été pris en compte afin de tester l'hypothèse selon laquelle l'épicéa, après avoir dépassé les sapins abrouitis, pourrait constituer un couvert végétal protecteur du sapin. L'absence d'un type où le sapin abonde parmi les arbres dominés, et l'épicéa dans les étages supérieurs, suggère que le sapin peut difficilement survivre ou se réimplanter sous l'épicéa. En revanche, les deux essences peuvent pousser simultanément et la situation de mélange observée au stade de régénération est retrouvée à l'échelle des jeunes peuplements. Inversement, le mélange sapin-hêtre caractérisant certains jeunes peuplements n'est pas rencontré au stade de la régénération. La relation entre le sapin et le hêtre semble différente, avec un maintien possible du sapin abrouiti, et une implantation de nouveaux semis plus probable que sous l'épicéa. Les jeunes peuplements mélangés sapin et hêtre sont en effet composés de deux fois plus de sapins que de hêtres dans l'étage dominé. Le sapin peut y représenter jusqu'à 40% des arbres alors qu'en mélange avec l'épicéa, il ne représente au maximum que 20%. Il est probable qu'à forte densité l'épicéa exclut le sapin davantage que le hêtre. En effet, la quantité de lumière et d'eau qui traverse la couronne des épicéas n'est certainement pas suffisante pour permettre la survie des jeunes sapins. L'abrouissement

affecte la croissance apicale, mais aussi la croissance racinaire, réduisant les performances des plantes abruties dans la recherche et l'assimilation d'eau et de nutriments (Verkaar, 1986). De plus les racines superficielles des épicéas occupent les couches supérieures du sol limitant l'installation de nouveaux semis (Duchaufour, 1953). Par contre, le système racinaire d'abord pivotant chez le jeune hêtre (Riedacker, 1981) permet davantage l'exploitation des ressources du sol, ainsi que l'installation de nouveaux individus.

Dans un contexte d'abrutissement, il semble que le sapin puisse plus facilement s'installer, survivre, et croître au delà d'1m50 lorsqu'il est dominé par le hêtre plutôt que par l'épicéa.

Il est par ailleurs surprenant, aux vues de l'importance de l'épicéa dans la régénération abrutie, qu'il ne se soit pas davantage imposé dans des forêts qui accueilleraient déjà un nombre important de cervidés au début des années 70. Il faut toutefois garder à l'esprit que l'étude concerne la composition de peuplements qui, dans un contexte général de forte pression d'abrutissement, se sont effectivement développés au delà d'1m50. L'objectif n'est pas de rendre compte de l'état des forêts étudiées en terme de renouvellement, mais de comprendre le rôle de différents facteurs dans le maintien du sapin jusqu'à 1m50, ou dans son remplacement par l'épicéa.

II.2 Le rôle des facteurs du milieu

II.2.A Le type de stations forestières

La présence du hêtre dans les stations acidoclines du site A.Fo.70-90 est également observée dans le site A.Fo., sans relation avec le niveau d'abrutissement. On ne peut donc pas expliquer la présence du hêtre sur ces stations par l'abrutissement passé du sapin.

Le type de station a été pris en compte dans le site A.Fo.70-90 car l'abrutissement du sapin est plus important sur les types acidiphiles doux. Bien que l'étude de la régénération n'a pas clairement montré que l'épicéa est favorisé par cet abrutissement, il était raisonnable d'envisager une facilitation opérant à plus long terme. Il apparaît que ces stations malgré leur classement dans le type acidiphile *doux*, sont, tout comme les stations acidiphiles strict, propices à la régénération du sapin, bien que son abrutissement par les cervidés y soit plus important.

L'abondance des semis de sapin dans les stations acidiphiles (Drapier, 1983, et site A.Fa.) peut être à l'origine de son maintien sur ces stations, dont le pôle acide est par ailleurs défavorable aux deux autres essences².

² Voir 1^{ère} partie, chapitre II.4.

II.2.B La composition du peuplement parent et l'exposition

Dans les sites A.Fa. et A.Fo., la composition de la régénération est largement déterminée par celle du peuplement parent, relation qui n'apparaît pas aussi nettement dans l'étude des jeunes peuplements. Dans les deux premiers sites d'étude, la composition du peuplement parent est mesurée sur place et localement, dans un cercle de 45 m de diamètre. Dans le site A.Fo.70-90, il est difficile d'avoir une information si locale et précise puisque les semenciers ne sont plus là. La composition est connue grâce aux aménagements, où elle est souvent décrite à l'échelle de la parcelle. Cependant, l'organisation spatiale des arbres sur plusieurs hectares n'est pas homogène et une parcelle qui porte globalement un mélange de sapins et d'épicéas, est aussi composée d'îlots mono-spécifiques de résineux. Il existe alors une forte probabilité que la régénération soit dominée par l'espèce localement abondante, bien que la parcelle soit classée en mélange d'essences. Ce biais méthodologique peut expliquer la divergence entre les résultats des deux premiers sites et du troisième. Il se peut par ailleurs que la proportion de semenciers n'ait pas été aussi déterminante à l'époque qu'aujourd'hui. Nous verrons dans la suite de cette discussion, que d'autres facteurs étudiés ont un rôle plus important que la composition spécifique de la parcelle pour déterminer l'essence dominante des jeunes peuplements actuels.

L'influence des semenciers sur la composition actuelle est cependant mise en évidence dans un cas de figure. Sur les versants exposés sud uniquement, l'épicéa est plus abondant parmi les jeunes arbres quand il était présent adulte sur la parcelle, majoritaire ou en mélange. La présence de semenciers sur les versants sud n'est toutefois pas une condition nécessaire, puisque même sans considérer la composition des parents, les jeunes peuplements avec de l'épicéa y sont plus fréquents que sur les trois autres expositions. L'effet facilitateur de l'abroustissement plus fort sur les versants davantage fréquentés en hiver, observé au stade de la régénération, est donc retrouvé à l'échelle des jeunes peuplements. Le phénomène est tout de même moins marqué, le sapin occupant une place importante parmi les jeunes arbres qui peuplent aujourd'hui ces versants (figure 37).

Il faut également souligner qu'à l'époque où la régénération s'est installée, la part d'épicéas semenciers était relativement faible dans les forêts d'étude, limitant le potentiel de dissémination: 15 à 20% des peuplements adultes en 1960, pour 30 à 50% actuellement dans les forêts du site A.Fo.³

II.2.C Le couvert végétal

L'abondance d'un couvert végétal au dessus de la régénération en 1970 est déduite à partir du nombre d'arbres supérieurs à 1m50 à cette date. Une telle mesure *a posteriori* ne peut refléter précisément l'étendue du couvert, mais elle permet d'en apprécier l'importance.

³ chiffres issus des aménagements forestiers.

En effet, si tous les arbres sondés à la tarière étaient supérieurs à 1m50 en 1970, alors la régénération était vraisemblablement surplombée par leur feuillage. Quand aucun des jeunes arbres sondés n'était supérieur à 1m50, la régénération était davantage découverte. L'absence de relation entre la part d'arbres supérieurs à 1m50 en 1970 et le nombre de souches indique que rares sont les cas où des arbres couvrants ont été enlevés, ce qui aurait pu biaiser l'estimation.

Nous retrouvons l'effet bénéfique pour le sapin d'un couvert végétal abondant au-dessus de la régénération, déjà observé dans le site A.Fo. Bien que le moindre abroustissement du sapin en présence de couvert n'ait pu être testé faute d'effectifs, un couvert important est le seul facteur expliquant à la fois l'abondance de sapins proches d'1m50 et la très faible représentation de l'épicéa dans la régénération A.Fo. Cette association entre le sapin et le couvert est également observée en l'absence de cervidés, mais la couverture est alors deux fois moins importante qu'en situation d'abroustissement. Les jeunes peuplements présentent des caractéristiques très similaires à la régénération abrutie. L'épicéa est rare quand le couvert était important et bien plus abondant à faible couvert ; le sapin est souvent l'essence dominante quand la régénération était au moins partiellement couverte.

La situation à très faible couvert végétal est rarement rencontrée, et 60% des placettes comprend au moins un ou deux arbres avec plus de trente cernes. Au début des années 60, les forêts d'étude sont dites vieillissantes car elles contiennent beaucoup de vieux arbres ; trop pour des forêts de production intensive. Cette évolution des sapinières fait suite aux guerres successives dans la région, notamment celle de 39-44 où les combats se déroulaient au sein même des forêts d'étude. L'activité sylvicole s'est vue ralentie, les arbres blessés par les tirs ont fait l'objet d'attaques par les insectes dont la propagation est limitée par le prélèvement prématuré des arbres, et la priorité a été donnée à l'amélioration des peuplements en croissance au détriment du renouvellement. Ces circonstances, ainsi qu'un réseau routier peu développé en forêt, ont entraîné le délaissement et le vieillissement de nombreux peuplements matures (Heim, 1984 ; Drillon, 1987). Capable de régénérer et survivre sous une canopée relativement fermée, le sapin a pu localement s'installer dans ces peuplements, contrairement à l'épicéa plus héliophile. Le sapin était alors sporadiquement présent quand la grande campagne de rajeunissement des forêts a été entreprise vers 1960, et dont les jeunes peuplements étudiés sont issus. Selon les cas, ces sapins pouvaient être encore inférieurs à 1m50 en 1970 et faire partie de la régénération, ou bien être plus grands et constituer un couvert. Ils étaient dans ce cas peu favorables à l'installation de l'épicéa, et susceptibles de limiter l'abroustissement des semis par protection mécanique ou en procurant une nourriture alternative. Les sapins sondés à la tarière présentent parfois un nombre important de cernes, alors qu'en terme de diamètre et de hauteur ils sont souvent comparables aux arbres du jeune peuplement. Leur croissance a donc longtemps été limitée par un environnement fermé et peu lumineux. Dans ces forêts fermées, les seuls endroits où l'épicéa s'est développé de manière

significative étaient plus lumineux au stade de régénération grâce à un couvert végétal peu abondant, d'autant plus sur les versants fréquentés par les cervidés en hiver.

II.3 Evolution temporelle de l'abondance de l'épicéa

La part de l'épicéa a globalement augmentée sur la période étudiée de vingt cinq ans (1970-1994). Ce phénomène traduit vraisemblablement la concordance de plusieurs circonstances, dont : i) l'augmentation dans les forêts d'étude du nombre d'épicéas matures sources de semis, ii) l'ouverture des peuplements, par une sylviculture plus dynamique visant à renouveler ces forêts de production, iii) la pression d'abrouissement a été croissante avec le niveau des populations animales, affectant le développement et la survie des semis de sapin, iv) la croissance de la strate arbustive a pu être ralentie par l'abrouissement des cervidés, freinant la constitution d'un couvert végétal.

II.4 Synthèse

Dans les peuplements aujourd'hui sortis de la période sensible à l'abrouissement, l'épicéa est plus abondant sur les versants exposés sud, conformément aux hypothèses. Dans l'ensemble, les jeunes peuplements sont toutefois largement dominés par le sapin. Les conditions environnementales dans lesquelles les jeunes arbres ont grandi sont caractérisées par la rareté de l'épicéa parmi les semenciers sur les versants sud et la présence fréquente d'un couvert végétal au dessus de la régénération. Ces conditions ont eu pour effet de limiter l'expansion de l'épicéa, et l'abondance du sapin dans un tel contexte est conforme aux hypothèses. Bien qu'une étude plus approfondie serait nécessaire pour bien comprendre le rôle du couvert (facteur limitant l'abrouissement local ou le développement de l'épicéa ?), il apparaît clairement qu'il joue un rôle bénéfique pour le renouvellement du sapin en présence de cervidés.

4^{ème} partie

SYNTHESE

DISCUSSION

CONCLUSION

PERSPECTIVES

I SYNTHÈSE

L'objectif de l'étude était d'analyser l'influence de l'abrouissement du sapin, en fonction de plusieurs facteurs du milieu, sur la composition de la régénération des hêtraies-sapinières et des jeunes peuplements qui en sont issus.

Au début du travail la régénération est étudiée dans un éventail de situations couvrant toutes les expositions, sur stations de type mésoneutrophiles à acidiphiles strict, comprises entre 500 et 1100 m d'altitude, dans des forêts gérées en futaie jardinée et régulière. L'essence principale tant parmi les arbres matures que dans la régénération est le sapin, souvent accompagné et parfois dominé par l'épicéa ou le hêtre, et d'autres feuillus tels que l'érable, le frêne ou le sorbier des oiseaux. Au fur et à mesure de l'avancée de la thèse, compte tenu des contraintes de temps, des caractéristiques propres aux forêts d'études et des résultats obtenus, le champ d'investigation s'est resserré. Il concerne plus particulièrement l'influence des cervidés sur les relations entre le sapin et l'épicéa, par l'étude de jeunes peuplements à structure régulière, situés essentiellement en stations acidiphiles entre 700 et 1100 m d'altitude.

Une approche souvent unifactorielle et axée sur un nombre restreint de variables a permis d'apporter des éléments de compréhension sur les interactions pourtant complexes entre les grands herbivores et la flore arborescente. Parmi huit variables décrivant le milieu végétal et physique des sites de régénération, trois se sont révélées déterminantes dans le processus de changement d'essence lié à un quatrième facteur: l'abrouissement par les cervidés.

Dans la hêtraie-sapinière vosgienne, le remplacement du sapin par une essence moins abroutie peut être facilité ou freiné par des mécanismes qui s'appuient soit directement sur l'intensité de l'abrouissement, soit sur des caractéristiques locales du milieu, les deux étant parfois liés.

Changement d'essence et intensité de l'abrouissement

L'abrouissement du sapin se produit essentiellement en hiver. Durant cette période contraignante, les animaux fréquentent davantage les **versants exposés sud**, où ils profitent de la chaleur du soleil et d'une nourriture plus rapidement dégagée de la neige que sur les autres versants. La fréquentation importante de ces zones d'hivernage entraîne une forte sollicitation du sapin par rapport aux versants exposés ouest, nord et sud ($p=0.02$). Mise en évidence lors de l'étude de la régénération abroutie, en référence à une régénération peu abroutie, cette consommation du sapin permet le développement de l'épicéa. Ainsi dans les forêts où la flore est peu sollicitée, la régénération à dominance d'épicéa représente 10% de l'échantillon sur versants sud et 15% ailleurs. Dans les forêts à forte pression d'abrouissement, la régénération à dominance d'épicéa où le sapin est consommé est plus fréquente et représente 31% en exposition sud et 21% ailleurs ($p=0.04$). Ces versants sud sont

également caractérisés par l'absence, au sein des peuplements résineux, d'une régénération à dominance de sapins mesurant de 30 à 150 cm ($p=0.05$). La relation entre l'intensité de l'abrouissement et le risque de substitution du sapin par l'épicéa sur versant sud est confirmée par l'étude des jeunes peuplements ayant poussé dans un contexte de fort abrouissement. Ils sont composés d'une part plus importante d'épicéas en exposition sud ($p=0.05$).

Les sapins installés dans différents types de **stations forestières** connaissent également différents niveaux d'abrouissement. Ils sont davantage consommés dans les stations de type acidiphile doux, qu'acidiphiles strict et mésoneutrphiles à acidiclinales ($p<0.03$). L'abondance d'une nourriture alternative dans ces dernières détourneraient les cervidés des jeunes sapins (voir la discussion A.Fo.). L'hypothèse d'un changement d'essence dans les stations acidiphile doux n'est cependant pas vérifiée au stade de jeune peuplement où l'abondance de l'épicéa est indépendante du type stationnel.

Changement d'essence et caractéristiques du milieu

L'épicéa est davantage susceptible de remplacer le sapin abrouiti quand il est présent parmi les **semenciers**, majoritaire ou mélangé avec le sapin. Au stade de la régénération, cette facilitation par la proximité des parents est clairement mise en évidence ($p<0.001$) et ne peut être expliquée uniquement par l'intensité de l'abrouissement. En effet, le niveau de consommation des semis est comparable quelque soit la part de sapins et d'épicéas parmi les arbres de la canopée. Dans les jeunes peuplements, la relation entre la part d'épicéas parmi les semenciers et les jeunes arbres est également observée, uniquement en exposition sud ($p=0.01$). Bien qu'une divergence méthodologique limite les comparaisons inter-sites pour vérifier l'influence à moyen terme des parents, l'abrouissement hivernal plus important sur versants sud et le risque associé d'une substitution d'essence sont en accord avec la littérature.

Un second facteur régulant l'importance de l'épicéa dans la régénération est la présence d'un **couvert végétal** surplombant les semis. Si quelques jeunes arbres sont plus haut que 1m50 ou si une branche basse vient couvrir la régénération, les sapins de 30 à 150 cm sont majoritaires ($p<0.01$). En présence de cervidés ce couvert doit être deux fois plus important pour empêcher le développement de l'épicéa et permettre au sapin, davantage sciaphile, de rester l'essence principale ($p<0.001$). L'effet limitant d'un manque de lumière sur l'épicéa et le détournement probable de l'abrouissement par la présence d'un couvert végétal (voir la discussion A.Fo) sont également constatés dans l'étude des jeunes peuplements. En effet, l'épicéa est aujourd'hui quasiment absent lorsqu'au stade de régénération le feuillage d'arbres de plus de 150 cm était abondant au dessus des semis ($p=0.03$). Inversement, l'épicéa est souvent dominant quand la régénération était peu couverte par ce feuillage ($p<0.01$).

Ces deux caractéristiques du milieu - composition spécifique des peuplements adultes et abondance du couvert végétal - sont en relation avec l'histoire sylvicole des forêts d'étude. Dans le site A.Fo.70-90, les épicéas étaient moins abondants parmi les semenciers qu'ils le

sont aujourd'hui dans les peuplements A.Fa. et A.Fo. Les semis d'épicéas sont par conséquent davantage favorisés par leurs parents dans la régénération actuelle. Par ailleurs, le ralentissement de l'activité sylvicole jusqu'à dans les années 1960 (voir la discussion A.Fo.70-90) a entraîné la fermeture des peuplements où se sont installés les jeunes arbres du site A.Fo.70-90. L'ambiance forestière était alors plus propice au sapin qu'à l'épicéa, en référence à sa grande tolérance à l'ombre. Le sapin a ainsi pu, selon les cas, localement s'installer et composer la régénération inférieure à 150 cm en 1970 ou former un couvert végétal sous lequel s'est développé une régénération essentiellement composée de cette même essence.

Enfin, un résultat surprenant est l'apparition parmi les jeunes peuplements d'un mélange de hêtres et de sapins, non rencontré au stade de régénération. C'est dans ce type de jeune peuplement que le sapin est le plus important parmi les arbres dominés, où il est deux fois plus abondant que le hêtre ($p < 0.02$). En mélange avec l'épicéa les deux essences sont également représentées. Dans ces forêts, le sapin a donc pu se maintenir sous le hêtre, peut-être à la faveur d'une pression d'abrouissement localement modérée. En outre, des caractéristiques propres à l'architecture et au système racinaire du jeune hêtre ont pu faciliter ce mélange, le sapin ayant accès aux ressources aériennes et souterraines, même en étant dominé. L'épicéa occupe ces deux espaces de manière plus exclusive que le hêtre, réduisant les chances de survie du sapin (voir la discussion A.Fo.70-90).

II DISCUSSION

L'impact des grands herbivores, en terme de substitution du sapin par l'épicéa, est ainsi modulé par des caractéristiques locales qui peuvent par exemple accroître l'attractivité d'un secteur en hiver et la pression sur la flore. Toutefois le degré d'abrouissement n'est pas, en soit, le principal vecteur de la substitution. En effet, à niveau comparable de pression d'abrouissement, le remplacement du sapin est bien plus probable quand les semenciers d'épicéas sont présents dans l'entourage immédiat du site de régénération. La substitution du sapin par l'épicéa est donc une réalité locale, qu'un seul facteur parmi ceux étudiés peut limiter : la présence d'une strate arbustive.

Ces résultats alimentent la réflexion sur une gestion raisonnée des hêtraies-sapinières et de leurs populations animales. Ils mettent en avant l'importance de mécanismes ayant potentiellement pour effet de contribuer au maintien du sapin dans un contexte d'abrouissement. Ils sont discutés ci-dessous, puis utilisés comme fondement d'un ensemble de propositions aux gestionnaires sylvicoles et cynégétiques.

II.1 Les atouts du sapin face à l'abrouissement

En présence des grands herbivores, la capacité du sapin à vivre avec une croissance ralentie peut paraître désavantageuse par rapport à une essence davantage héliophile, à croissance verticale plus active. En effet, la seconde reste *a priori* moins longtemps accessible aux ongulés, mais d'un autre côté, sa dominance apicale plus marquée la rend davantage susceptible d'être consommée. Parce que le sapin a une croissance plus lente que les autres essences de la hêtraie-sapinière il est moins rapide dans le remplacement de la biomasse prélevée, et sa résilience à l'abrouissement est réduite (Edenius *et al.*, 1993; Brian et McLaren, 1996). Nous avons vu en introduction que les plantes à faible capacité de remplacement de biomasse présentent en général une stratégie d'évitement de l'abrouissement. La réaction du sapin, par réduction de croissance et souvent abandon de la dominance apicale et développement latéral, peut être le reflet d'une telle stratégie, et constituer un avantage à long terme. Dans les sites favorables au développement d'une strate arbustive, un couvert végétal se forme au dessus des semis abrouis et crée une zone refuge contre la prédation. Le sapin, par sa grande souplesse architecturale et sa tolérance à l'ombre est tout à fait adapté pour vivre dans ces conditions. Par exemple, sous un couvert très ombrageant, l'élongation plagiotrope d'une branche - phénomène que j'ai souvent observé - lui permet de capter la lumière incidente et d'assurer une certaine activité photosynthétique. Le rôle déterminant de zones refuges pour une coexistence possible entre prédateurs et proies est illustré par plusieurs travaux, rapportés par Barbault (1997). Ils démontrent la nécessité de refuges dans lesquels une partie de la population de proies échappe aux prédateurs. L'hétérogénéité de l'environnement multiplie les refuges et peut limiter la dispersion des prédateurs, créant des zones moins fréquentées et plus sûres pour les proies. En milieu homogène la coexistence est également possible, sous réserve d'un ensemencement régulier en proies.

La strate arbustive constitue une zone refuge pour le sapin à travers plusieurs mécanismes non exclusifs. Elle fournit une protection directe par réduction de la visibilité des semis et de leur accessibilité, et indirecte par amélioration de l'offre alimentaire (Welch *et al.*, 1991 ; Proudhon *et al.*, 1995) et limitation de la concurrence par l'épicéa (Aussenac, 1977; Thouvenin, 2000; Grassi et Bagnaresi, 2001).

En l'absence de couvert, l'évitement peut rester effectif grâce au port non apical de l'arbre, mais le sapin est alors bien plus vulnérable.

Si une telle stratégie d'évitement de la prédation permet au sapin de subsister dans un contexte d'abrouissement, sa viabilité dépend fortement de la nature du couvert végétal d'une part, et d'autre part des possibilités de reprise de croissance suite à une réduction de l'abrouissement, d'autant plus nécessaire que le couvert est peu ou pas développé.

II.1.A La nature du couvert végétal

Le couvert ne doit pas "étouffer" l'essence abrutie par une compétition trop intensive. La régénération doit s'installer simultanément, ou sous couvert d'espèces d'arbres, d'arbustes ou d'arbrisseaux¹ dont le mode d'exploitation des ressources et la densité permettent effectivement au sapin de vivre. Dans les cas étudiés il semble que l'épicéa ne forme pas un couvert satisfaisant et ne permette pas la survie des sapins abrutis. Une analyse plus approfondie sur l'effet du couvert d'épicéa est toutefois nécessaire pour déterminer précisément son influence sur les semis de sapin. Il semble qu'une strate arbustive dominée par des espèces feuillues soit plus propice au développement du sapin abrutie. Elle est par ailleurs plus favorable au développement de la végétation herbacée et semi-ligneuse, améliorant l'offre alimentaire du milieu (Guibert *et al.*, 1993).

Outre le refuge contre l'abrutissement, la présence d'un sous-bois favorise la régénération du sapin de plusieurs manières. Il limite le développement parfois explosif de la végétation herbacée et susceptible d'entraver l'installation des semis. Il agit également sur le microclimat, réduisant les risques de gelées tardives (Ningre *et al.*, 1997) auxquelles le sapin est plus sensible que l'épicéa (Aussenac, 1973; Schweingruber et Müller, 1992; Desplanque, 1998). Il protège enfin des insulations et limite les déplacements de semis lors des fortes pluies, deux causes importantes de mortalité chez les jeunes semis (Tan, 1987; 1988).

II.1.B La reprise de la croissance

Elle nécessite la réduction de la pression d'abrutissement locale, d'autant plus précocement que le couvert végétal est peu développé ou absent.

Les événements susceptibles de réduire l'abrutissement

⇒ L'intensité de l'abrutissement peut être localement limitée par les **chablis**, dont les houppiers couvrent les semis. L'offre alimentaire locale est augmentée par les houppiers eux-mêmes, ainsi que par les plantes grimpantes présentes sur les troncs, et la végétation au sol stimulée par l'apport de lumière. Une fois les feuilles ou aiguilles disparus, les branches offrent une protection par ce que Pichery (2001) appelle "l'effet cage". Il a montré en forêt feuillue que l'abrutissement, essentiellement par le chevreuil, des jeunes hêtres, frênes, érables, charmes, et alisiers torminal (*Sorbus torminalis*) est nettement inférieur sous ces branches qu'en périphérie. Il a pu également observer dans ces "cages" des semis d'alisier

¹ Rappel : les arbustes et arbrisseaux font partie de la strate 0-7 m selon les définitions de Guinier (1912) dans Becker *et al.* (1985).

dont l'installation était postérieure au chablis, dans une parcelle où le taux d'abrouissement est extrêmement élevé. Dans le cas de chablis multiples, l'enchevêtrement des troncs limite l'accès de la zone aux animaux. Les travaux de Schreiner *et al.* (1996) dans une vieille forêt de conifères² accueillant deux espèces de cerf, montrent l'importance de ces refuges associés aux chablis. Dans cette forêt, plusieurs espèces d'arbrisseaux soumis à une forte pression d'abrouissement ne fructifient presque plus en dehors de ces refuges.

⇒ L'abrouissement local varie également avec le **déplacement des zones d'intérêt** pour les animaux. La création d'une zone à forte valeur alimentaire, consécutive par exemple à une trouée où se développe une végétation appréciée des grands herbivores, provoque le déplacement de la pression d'abrouissement. Cet effet attractif a été démontré dans le cadre d'aménagements expérimentaux des forêts de production de la Petite Pierre dans les Vosges du nord (ONCFS et ONF, non daté).

⇒ L'activité des grands herbivores sauvages dépend également de celle de leurs **prédateurs**. Deux aspects sont à considérer ici: la régulation des effectifs et la répartition spatiale des ongulés sauvages. La relation directe entre la prédation par les grands carnivores et la régulation des populations d'ongulés sauvages est difficile à étudier et à démontrer (Skogland, 1991). Toutefois, les prélèvements réalisés dans les populations d'herbivores sauvages par le loup (Vignon, 1995³ ; Meriggi et Lovari, 1996⁴) ou le lynx (Baumann *et al.*, 2001⁵) peuvent contribuer à limiter les effectifs, notamment ceux des cervidés. En effet, le chevreuil et surtout le cerf sont la base de l'alimentation du loup - sangliers, élans ou bisons étant plus difficile à chasser - et les prélèvements concernent pour l'essentiel les jeunes de l'année et les femelles (Okarma, 1998). L'effet régulateur du loup devient cependant moindre lorsque le niveau des populations d'ongulés est élevé. En effet, l'accroissement de la population du prédateur, freiné par son organisation sociale (territorialité et reproduction limitée), ne peut suivre l'accroissement rapide d'une population d'ongulés. Quant à la répartition spatiale des ongulés, il a souvent été observé qu'elle est liée à celle des prédateurs. Par exemple, Hoskinson et Mech (1976, dans Okarma, 1998) montrent comment les cerfs de Virginie utilisent la territorialité des loups pour éviter leur prédation. Ils se regroupent aux limites des territoires des loups, zones peu fréquentées par ces derniers lorsqu'ils trouvent suffisamment de nourriture au centre de leur territoire. La densité et la survie des cerfs sont plus élevées dans ces secteurs limitrophes qu'ailleurs sur l'aire de la population de loups. Les travaux de Singer *et al.* (2001) sont également démonstratifs.

² « old-growth forest » du parc national Olympic, Washington, dominée par l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*) et la pruche (*Tsuga heterophylla*).

³ Etude sur la prédation du cerf élaphe en Espagne

⁴ Etude sur l'ensemble des ongulés sauvages du sud de l'Europe

⁵ Etude sur la prédation du chamois en Suisse

Depuis la réintroduction du loup dans le Parc de Yellowstone, Wyoming, les cerfs évitent les zones ouvertes sur terrain plat, territoire de chasse privilégié des loups, et site propice à la régénération d'une espèce de saule fortement abrutie.

Contrairement au loup, le lynx et l'ours sont solitaires et occupent un vaste domaine. Le lynx habite une surface de 15.000 à 30.000 ha, avec une densité qui dépasse rarement un individu pour 1.000 ha (Alsace Nature, 1994). Il est par conséquent moins impliqué dans la régulation et la dispersion des populations d'ongulés que le loup.

En l'absence de grands carnivores, la chasse par l'homme assure souvent seule le contrôle des effectifs, mais pas tant la dispersion des animaux.

⇒ La pression d'abrutissement peut enfin globalement diminuer par **réduction du nombre de grands herbivores**, suite à une épidémie ou à la succession d'hivers particulièrement rigoureux et longs. Dans la forêt naturelle tempérée de Bialowieza⁶, Pologne, Falinski (1986) estime qu'un seul hiver rigoureux peut décimer les populations de grands herbivores, en l'occurrence: cerf, chevreuil, bison d'Europe, tarpan et élan, à condition bien entendu que toute intervention humaine, telle le nourrissage, soit exclue.

Tous ces événements, qu'ils soient d'origine biotique ou abiotique agissent en faveur du sapin. En forêts de production comme de protection, les gestionnaires cynégétiques et forestiers pourraient s'en inspirer pour obtenir le renouvellement souhaité.

II.2 Exploisons le caractère sciaphile du sapin pour en assurer le renouvellement

La gestion des ongulés sauvages doit assurer la fluctuation du niveau des populations et contribuer à la variation spatio-temporelle de la pression d'abrutissement, nécessaire à la croissance du sapin. Ne pourrait-on imaginer un système de chasse s'appuyant sur une pression localement forte pendant quelques années puis déplacée vers un autre secteur? Elle n'entraînerait pas forcément la dispersion des cerfs, dont l'empreinte locale est très forte, mais elle aurait au moins pour effet, dans le secteur chassé, de temporairement réduire le niveau de la population et la pression exercée sur la flore.

Une population de loups serait tout à fait viable dans les Vosges. Cette région est en effet suffisamment vaste puisque le territoire d'une meute, 5 à 8 individus en moyenne, couvre de quelques dizaines à 130 km² selon Okarma (1998) pour une moyenne observée dans les Alpes de 200 km². De plus, le loup s'accommode parfaitement de la présence humaine, comme le montre sa réapparition dans des forêts polonaises fréquentées par l'homme, à proximité immédiate des grandes villes (Andrzejewski et Wolk, 1988 dans Okarma, 1998). Mais pour

⁶ Une des plus célèbres forêts naturelles d'Europe, forêt mixte de plaine à épicéa, chêne, charme, et tilleul, protégée en tant que réserve de chasse royale depuis le 16^{ème} siècle.

être couronné de succès, le retour du loup nécessite d'abord son acceptation par la population, notamment par le monde de la chasse qui voit souvent dans cet animal un concurrent à éliminer.

La gestion forestière peut procurer des refuges temporaires au sapin en conservant une partie des **chablis**. Ils pourraient utilement être laissés sur place, notamment dans les secteurs sensibles: dépourvus de sous-bois, zones d'hivernage des cervidés, et peuplements à épicéa. Les rémanents, déchets de l'exploitation forestière, peuvent également être efficacement utilisés s'ils sont déposés sur des semis à préserver, par exemple peu abroustis, ou d'espèces localement peu présentes. Ils protègent ainsi les semis de l'abroustissement sans réduire leur croissance, parfois même la favorisant par le micro-climat créé. Il faut cependant veiller à ce que le tas de branches ne soit pas trop compact (Pichery, 2001). Outre le refuge procuré contre l'abroustissement, l'intérêt du bois mort pour la biodiversité forestière et le fonctionnement de l'écosystème forestier dans sa globalité n'est plus à démontrer (Vallauri *et al.*, 2002). Mais bien que reconnu par les gestionnaires forestiers depuis une dizaine d'années (voir par exemple le guide technique ONF, 1998), les habitudes et pratiques sylvicoles ne s'orientent que lentement vers la conservation du bois mort. En effet, avant la tempête de décembre 1999, les forêts françaises étaient concrètement très pauvres en bois mort, laissé à terre ou sur pied (Vallauri *et al.*, 2002).

Les pratiques sylvicoles favoriseraient également la création de zones refuges en facilitant la mise en place d'un **sous-bois feuillu** assurant localement un couvert aux jeunes sapins. L'obtention d'une strate arbustive diversifiée nécessite un dosage judicieux de la lumière dans ces forêts où l'ambiance est naturellement sombre. Si le hêtre peut régénérer facilement, la présence de semenciers d'espèces comme le noisetier, l'orme de montagne, le tilleul, le saule, le sorbier des oiseleurs, ou encore le sureau ou le houx, constituent des secteurs à privilégier dans la recherche d'un sous-bois. D'autres espèces feuillues de l'étage de la hêtraie-sapinière, plus héliophiles et repoussées vers les zones d'éboulis ou de forte pente peuvent également participer à une strate arbustive en périphérie des formations auxquelles elles participent. Enfin, un système d'auto-protection des semis peut être favorisé par une régénération multistrate et diversifiée, issue de plusieurs vagues de semences et de croissance. Sous un couvert dense, la régénération devra être dégagée par le forestier au moment opportun (semis assez grands ou baisse de la pression d'abroustissement), de telle sorte que les sapins puissent pleinement se développer et former un bois de qualité.

Une troisième mesure en faveur du sapin, déjà largement utilisée et immédiatement efficace pour réduire la pression d'abroustissement est la **protection** par engrillagement. Cependant les enclos sont parfois placés sur des zones d'hivernage - puisque la régénération y est particulièrement difficile - provoquant la surexploitation des zones périphériques. A l'ouverture de l'enclos, les animaux se ruent souvent à l'intérieur, ce qui peut fortement

endommager les jeunes arbres intensément frottés, cassés, ou écorcés. Un système plus parcimonieux pourrait réduire ces inconvénients, par l'utilisation d'enclos de petite taille et régulièrement déplacés. Ils protégeraient temporairement la régénération, ainsi que le sous-bois dont le développement même peut être ralenti par l'abrouissement, sans interdire l'accès à une grande surface pendant une longue période. Les résultats de cette étude dans les forêts à fort niveau d'abrouissement montrent que malgré l'apparante réduction de la régénération de sapin, les semis sont présents, retardés dans leur croissance ou mélangés avec les espèces moins abrouties. Dans une telle situation, où le sapin est déjà installé, une protection temporaire, éventuellement accompagnée d'une réduction de la concurrence par les autres essences, serait certainement suffisante pour que le sapin soit rapidement hors d'atteinte des cervidés.

Pour assurer le renouvellement du sapin, il est enfin nécessaire de **limiter la concurrence par les semis d'épicéas**, ce qui implique la réduction de son importance parmi les semenciers. Nous avons vu en introduction que le système de plantation d'épicéas n'est pas satisfaisant pour des forêts accueillant des grands herbivores. Aux raisons déjà avancées, il faut ajouter son augmentation parmi les semenciers, et donc, nous l'avons vu tout au long de cette étude, dans les futures régénérations abrouties.

Les apports de lumière nécessaires à l'obtention d'un sous étage risquent cependant de favoriser l'épicéa, les adultes étant parfois largement présents parmi les arbres de la canopée. L'intensité des ouvertures doit par conséquent être fonction de l'importance de l'épicéa dans les peuplements environnants. L'objectif ici n'est pas d'irradier l'épicéa du sous-bois, mais, à forte densité, il est trop ombrageant pour permettre le développement de toute végétation. Dispersé, il peut par contre abriter une régénération de sapins. On peut s'inspirer ici d'une étude slovène sur la reconversion des plantations d'épicéas datant de la fin du 19^{ème} siècle (Diaci, 2002). Dans des trouées âgées de 6 ans la régénération naturelle de sapin est présente dans les petites ouvertures (<0,03 ha), ou bien sous la canopée, en périphérie des plus grandes (0,10 à 0,26 ha). La régénération de l'épicéa se trouve dans des trouées de taille intermédiaire (0,05 à 0,10 ha), et les plus grandes (0,10 à 0,26 ha) sont occupées surtout par de l'érable au bout de 10 ans. Dans un autre contexte, de hêtraie-sapinière jurassienne, Lakière *et al.* (2001) obtiennent des résultats similaires ; les coupes doivent être modérées pour profiter davantage au sapin qu'à l'épicéa. Ces résultats ne sont pas surprenants étant donné le comportement des différentes essences ⁷. En outre, la répétition des petites trouées, qui doivent être fréquentes en référence à la fermeture rapide de la canopée, permet d'entretenir le sous-bois et d'avoir en permanence un certain niveau d'offre alimentaire pour les cervidés (Lakière *et al.*, 2001), deux composantes essentielles pour limiter l'abrouissement du sapin.

⁷ Voir en 1^{ère} partie, le chapitre II.4.

II.3 Quel mode de gestion pour les hêtraies-sapinières accueillant des grands herbivores ?

Une gestion orientée vers le développement d'un sous-bois feuillu accepte inévitablement l'irrégularisation et la diversification spécifique des peuplements. En effet, les espèces du sous-bois, qu'il est nécessaire de conserver jusqu'à maturité pour assurer leur renouvellement, présentent des vitesses de croissance différentielles et des tailles variables à l'âge adulte. En outre, une sylviculture irrégulière - ou jardinée - respecte davantage les processus naturels de sylvigénèse (auto-remplacement et utilisation de cheminées écologiques typique des espèces tolérantes à l'ombre ⁸), ce qui est particulièrement adapté au sapin (Carbiener, 1995; Ellenberg, 1988; Rameau, 2001; Shütz, 2001). Un traitement irrégulier est non seulement approprié au renouvellement du sapin, et d'autant plus en présence des grands herbivores, mais offre bien d'autres avantages, notamment en milieu montagnard. Par exemple, le couvert forestier permanent réduit les risques d'érosion des sols. La diversité de structure en mosaïque fine, proches des structures naturelles, et la diversité en essences, permettent une meilleure résistance au vent, à la neige et aux épidémies d'insectes ou de champignons que les peuplements équiennes et souvent monospécifiques de la futaie régulière (Korpel, 1982; Schnitzler, 1997; Rameau, 1999 ; ⁹). Becker et Lévy (1988) ont par ailleurs montré le dépérissement des peuplements de sapins trop serrés, avec une forte compétition, tels les peuplements de la futaie régulière. Les hêtraies-sapinières jardinées du Jura démontrent par ailleurs la viabilité économique de ce système de production, qui assure des revenus réguliers et offre un choix diversifié d'essences permettant de répondre à une demande changeante (Rebeiro, non daté). Je reprendrais enfin les propos de I. Herbert, forestière dans le Jura, qui écrit "Si elle y a démontré toute son utilité, la gestion en futaie jardinée n'est pas à réserver à des terrains difficiles ou à des paysages sensibles sur lesquels les contraintes seraient telles qu'elle ne permettraient pas une gestion de type intensif : elle permet également une gestion de forêts très productives, intégrant parfaitement les différents objectifs assignés à la forêt et garantissant notamment le maintien d'un patrimoine naturel diversifié et d'un paysage stable" (ONF, 1994).

Si les atouts économiques et écologiques de la futaie jardinée des hêtraies-sapinières sont connus et reconnus, les forêts vosgiennes sont encore largement traitées en futaie régulière et les plantations d'épicéa toujours pratiquées (observations personnelles et données chiffrées disponibles sur le site web de l'IFN ¹⁰). Au cours des 40 dernières années la part de l'épicéa parmi les arbres adultes a plus que doublé dans la zone d'étude, indépendamment de l'action des cervidés puisque les plantations sont pour la plus part antérieures à leur extension. Pourtant, les grands herbivores sont bien souvent portés responsables du remplacement du sapin par l'épicéa. Certes, l'abroustissement du sapin contribue localement à l'extension de

⁸ Voir en 1^{ère} partie, chapitre II.5.

⁹ Voir également en 1^{ère} partie, les chapitres II.5 et II.6.

¹⁰ Inventaire Forestier National : <http://www.ifn.fr>

l'épicéa, nous l'avons vu dans la présente étude, mais il apparaît aussi très clairement que cette extension se fait à la faveur de la proximité des semenciers et de l'absence de sous-bois. Les ouvertures actuellement pratiquées par la gestion, avec un apport important de lumière et suppression du sous-bois, sont destinées à accélérer la croissance du sapin et limiter sa période d'abroutissement, mais elles ont en réalité pour effet de favoriser l'épicéa. C'est pourquoi il est impératif d'arrêter les plantations et de renouveler le sapin par petites trouées, comme le préconise la futaie jardinée.

Si 2/3 des forêts des Vosges cristallines sont domaniales ou communales, et pour la plus part gérées par l'ONF, les propriétaires privés sont également concernés de par la portée non négligeable de leurs décisions en matière sylvicole (choix des essences et du traitement) et cynégétique.

Il faut enfin considérer qu'un changement de gestion est long et délicat. Une réduction des effectifs de cervidés peut localement s'avérer nécessaire pour faciliter la transition, avec un retour des animaux permis ultérieurement.

III CONCLUSION

La question de fond qui a donné naissance à ce travail est liée au manque de connaissances sur l'influence des populations actuelles de grands herbivores sauvages dans les forêts des Hautes Vosges. Celles-ci menacent-elles l'avenir du sapin ?

Cela dépend de l'échelle spatio-temporelle considérée.

Le forestier à charge d'une unité de gestion de quelques centaines d'hectares dans un secteur riche en cervidés constate, avec un sentiment d'impuissance, le vieillissement de certains peuplements et l'absence locale de régénération. Nous avons vu au cours de cette étude l'importance des conditions de croissance des arbres (intensité de l'abroutissement compris). Quand plusieurs conditions défavorables au sapin sont réunies, alors l'impact des grands herbivores sauvages peut conduire à un changement de composition en faveur du hêtre ou de l'épicéa.

Si l'on considère maintenant l'échelle de la hêtraie-sapinière, principale formation forestière des Hautes Vosges, la diversité des conditions de croissance rencontrées dans son aire de répartition assure l'existence de zones propices au renouvellement du sapin (secteurs faiblement colonisés par les grands herbivores ou peu fréquentés en hiver, conditions stationnelles ou sylvicoles favorables au sapin...). Ces zones constituent par ailleurs des "refuges" d'où le sapin pourra dans l'avenir recoloniser les localisations les plus touchées. Outre cet aspect spatial, la longueur des cycles sylvigénétiques de la hêtraie-sapinière est également à considérer. Nombre de graines germeront durant les cent à cent cinquante années

prévues par la gestion actuelle pour le renouvellement de la forêt (durée de trois à quatre siècles en forêt naturelle). Beaucoup d'événements peuvent également se produire et modifier les relations entre la grande faune et la flore forestière (tempêtes, attaques d'insectes, épidémies...), d'autant plus dans le contexte actuel et à venir de désordre climatique et de réchauffement lié à l'effet de serre. A l'échelle spatio-temporelle de la hêtraie-sapinière vosgienne, il est par conséquent très improbable que les grands herbivores sauvages puissent à eux seuls compromettre l'avenir du sapin.

Enfin, la réflexion sur la place des grands herbivores sauvages dans l'écosystème forestier et sur le niveau de population qu'il peut accueillir sans compromettre sa pérennité doit également intégrer l'évolution actuelle de la pensée quant à la gestion des milieux naturels. Si la forêt a longtemps été pensée en priorité pour ses arbres et le bois qu'elle produit, la gestion forestière s'engage aujourd'hui à intégrer un haut niveau de multifonctionnalité. Elle a relevé le pari d'allier exploitation du bois, accueil de la faune sauvage, activité de la chasse, protection des sols et des ressources en eau, lieu de connaissance, de détente et de récréation ... tout en assurant le maintien, voire la restauration, de la diversité biologique propre aux différents espaces forestiers¹¹. Ces objectifs récents en sylviculture et les moyens réfléchis pour les atteindre sont issus de la notion de gestion durable, qui a donné lieu à nombre de conventions internationales auxquelles la France a adhéré, et qui préconisent une gestion plus respectueuse des cycles naturels et de la biodiversité¹². En matière de foresterie, elle tend vers une plus grande diversité des structures et des espèces (autochtones), ce qui est parfaitement adapté aux hêtraies-sapinières et à l'accueil de la grande faune.

Dans ce contexte, le niveau optimal des populations d'ongulés sauvages est étroitement lié aux fonctions prioritairement assignées à la forêt. Certaines d'entre elles priment en effet, en relation avec le patrimoine local - présence d'une espèce protégée par exemple. Une hiérarchie des attentes doit donc en premier lieu être clairement établie, et alors seulement nous saurons quelle place nous accordons aux grands herbivores sauvages.

¹¹ Voir par exemple les principes de la Loi d'Orientation Forestière de 2001, qui a fait l'objet d'un contrat entre l'Etat et l'ONF la même année. (consultable sur le site web : <http://www.agriculture.gouv.fr>). Certains propriétaires privés se sont également engagés dans cette voie, avec notamment la participation en 2002 de La Fédération Nationale des Syndicats de Propriétaires Forestiers Sylviculteurs dans la réalisation de la plaquette « Gestion forestière, écologie, patrimoines naturels.

¹² Pour n'en citer que quelques unes parmi les plus importantes : convention de Berne pour la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (1979), convention internationale de Rio sur la diversité biologique (1992), protocole de Kyoto sur les changements climatiques (1998), processus d'Helsinki pour la protection et la gestion durable des forêts en Europe (série de trois conférences inter-ministérielles depuis 1990).

IV PERSPECTIVES

⇒ La transformation des hêtraies-sapinières accueillant des grands herbivores nécessite dans un premier temps le repérage des zones les plus sensibles à l'abroustissement du sapin, afin d'orienter les actions sylvicoles visant à réduire cette sensibilité. La présente étude permet de proposer quelques voies de recherche dans cette optique de transformation :

➤ Pour mieux cibler les sites sensibles à l'abroustissement.

Dans la continuité de cette étude, les interactions entre les trois principaux facteurs impliqués dans le phénomène de changement d'essence sont à étudier plus en détail. Un protocole basé les différentes combinaisons possibles entre ces facteurs - les autres conditions du milieu étant pas ailleurs similaires - permettrait d'appréhender le poids relatif de la présence d'une strate arbustive, l'exposition du versant et l'abondance de semenciers. Par exemple, si la strate arbustive limite suffisamment le développement des jeunes épicéas malgré la présence de semenciers, les peuplements comprenant des l'épicéas doivent être irrégularisés en premier. En cas contraire, une protection temporaire des semis de sapin peut être envisagée, accompagnée une récolte rapide des épicéas matures.

➤ Pour optimiser l'efficacité du couvert végétal

Mes résultats montrent que dans un contexte d'abroustissement la présence d'un couvert végétal au dessus des semis est bénéfique aux jeunes sapins. Une meilleure connaissance des mécanismes sous jacents serait fort utile pour la gestion du sous-bois.

Dans les situations rencontrées au cours de cette étude, il semble que l'importante compétition entre les semis de sapin et d'épicéa n'autorise pas le maintien des premiers sous le couvert des seconds. Ces phénomènes de compétition inter-spécifique sont cependant déduits *a posteriori* et abordés sous forme d'hypothèses. Cette voie de recherche demande à être davantage explorée afin de tirer profit de la présence de l'épicéa. Celui ci pourrait en effet constituer des zones refuges pour le sapin et lui permettre de retrouver sa place dominante dans l'étage montagnard. Il est alors nécessaire de mieux connaître les relations entre ces deux essences. Cela permettra notamment de définir la période à laquelle les sapins doivent être dégagés du couvert d'épicéas. L'intensité du dégagement est également importante à connaître pour que les semis puissent se développer tout en restant protégés de l'abroustissement. L'intervention du gestionnaire peut en outre anticiper la venue des sapins en préparant le couvert de telle sorte que le sapin puisse s'installer sous les épicéas.

Si la présente étude focalise sur les relations entre le sapin et l'épicéa dans des conditions stationnelles particulières, il faudrait étendre les investigations aux interactions entre les

principales espèces de la hêtraie-sapinière. La nature des relations compétitives entre le sapin et les feuillus - notamment le hêtre - est à étudier de la même manière que pour l'épicéa, ainsi que l'efficacité d'un couvert feuillu pour limiter l'abrouissement du sapin en période hivernal.

Les études visant à définir ces modalités de couvert végétal doivent bien entendu intégrer l'intensité locale de l'abrouissement en relation avec les conditions environnementales.

⇒ La généralisation de la futaie irrégulière ou jardinée proposera à terme un habitat différent aux ongulés sauvages. Nous devons dès aujourd'hui nous interroger quant aux éventuelles répercussions sur la biologie des espèces habitant ces forêts. Afin d'intégrer *a priori* la présence des grands herbivores dans la mise en place de nouvelles pratiques sylvicoles, des études comparatives seraient riches d'enseignements. Elles porteraient dans un premier temps sur les travaux éthologiques déjà réalisés dans des hêtrais-sapinières gérées selon différentes méthodes. A ma connaissance une telle revue bibliographique n'a pas été réalisée. Elle permettrait d'asseoir un programme de recherches intégrant différentes modalités de gestion sylvicole, mais aussi de gestion cynégétique incluant l'homme et les grands carnivores .

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agestam E., Ekö P.M., Nilsson U., Welander N.T. 2002. The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 6017, 1-13.
- Allain R., Commeau A., Picard J.F. 1978. Etude des relations forêts-cervidés en forêt domaniale d'Arc en Barrois (Haute Marne). *Revue Forestière Française*, XXX (5), 333-352.
- Alsace Nature. 1994. Vosges Sauvages, pour un parc national, 126 p.
- 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.
- Andrzejewski H., Wolk K. 1988. Mioty wilka (*Canis lupus*) kolo Totunia. Materialy IV Ogólnopolskiej Konferencji Teriologicznej, Karniowice. Dans: Okarma H. 1998. Le loup en Europe. Eds. Grands Espaces, 189 p.
- Augustine D.J., McNaughton S.J. 1998. Ungulate effects in the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62 (4), 1164-1183.
- Aussenac G. 1973. Etude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. *Annales des Sciences Forestières*, 30 (2), 141-155.
- Aussenac G. 1977. Influences du couvert forestier sur la croissance de quelques résineux dans le jeune âge. *Canadian Journal of Forest Research*, 7, 8-18.
- Aussenac G., Ducrey M. 1978. Etude de la croissance de quelques espèces forestières cultivées à différents niveaux d'éclairement et d'alimentation hydrique. 106^{ème} Congrès des Sociétés Savantes, Nancy, 1, 105-117.
- Babad G. 1997. Etude des relations entre un peuplement animal et la végétation: impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la Réserve Nationale de Faune Sauvage et de Chasse des Bauges (Savoie). Thèse, université de Savoie, 271 p + annexes.
- Badre L. 1962. La sapinière vosgienne et le gibier. *Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est*, 1, 473-480.
- Barbault R. 1997. *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère*. 4^{ème} édition. Masson, Paris, 286 p.
- Baumann M., Rüegg D., Jäggi C., Struch M. 2001. Decreasing browsing impact of chamois during a period of heavy predation by lynx, a descriptive example from the Bernese Oberland, Switzerland. Communication orale, International Conference on Forest Dynamics and Ungulate Herbivory, Davos, Suisse, octobre 2001.
- Becker M., Bennett P. 1980. Propriétés allélopathiques d'une graminée forestière: la grande Fétuque (*Festuca altissima*). 6^{ème} Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises Herbes. *Comptes rendus COLUMA-EWRS* (2), 451-460. Dans: Drapier J. 1985.

- Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba*) dans les Vosges, étude écologique. *Revue Forestière Française*, XXXVII (1), 45-55.
- Becker M. 1981. Ecologie du hêtre et de la hêtraie, caractérisation climatique de la hêtraie. Dans : Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. *Le Hêtre*. Editions Lavoisier, Paris. 71-77.
- Becker M., Picard J.-F., Timbal J., 1985, *Les Arbustes et Arbrisseaux*, Masson, Paris.
- Becker M. 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières*, 44 (4), 379-402.
- Becker M., Le Tacon F., Lévy G. 1994. Conjonction des facteurs naturels et des pratiques sylvicoles dans le dysfonctionnement des écosystèmes forestiers. *Revue Forestière Française*, XLVI (5), 572-578.
- Belsky A.J. 1986. Does herbivory benefit plant? A review of the evidence. *American Naturalist*, 127, 870-892.
- Bideau E., Vincent J.P., Quere J.P., Angibault J.M. 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). I. Cas des mâles. *Acta Oecologica*, 4 (2), 163-184.
- Bideau E., Gerard J.F., Vincent J.P., Maublanc M.L. 1993. Effects of age and sex on space occupation by European roe deer. *Journal of Mammalogy*, 74 (3), 745-751.
- Birkenstock D., Maillard D. 1989. Le régime alimentaire du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) en forêt acidiphile de moyenne montagne. *ONC, bulletin mensuel* 140, 29-34.
- Boiseaubert B., Boutin J.M. 1988. *Le chevreuil*. Hatier, Paris, 237 p.
- Bonnet G., Klein F. 1991. *Le cerf*. Hatier, Paris, 261 p.
- Boutin J.M. 1989. *Le chevreuil*. *ONC, bulletin mensuel* 139, fiche 58, 8 p.
- Bouvarel P. 1974. *L'adaptation écologique des arbres forestiers. Application à la sélection*. Dans: *Pesson P. Ecologie forestière. La forêt: son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Gauthier-Villars éditeur, 155-173.
- Bramley P.S. 1970. Dans: Hewison A.J.M., Vincent J.P., Reby D. 1998. Social organisation of European roe deer. Dans: *The European Roe Deer: the biology of success*. Andersen R., Duncan P., Linnell D.C. Eds. Scandinavian University Press, 189-219.
- Breiman L., Friedman J.H., Ohlsen R.A., Stone C.J. 1984. *Classification and regression trees*. Wadsworth & Brooks, Monterrey, 368 p.
- Brunner I., Rigling D., Egli S., Blaser P. 1999. Response of Norway spruce seedlings in relation to chemical properties of forest soils. *Forest Ecology and Management*, 16, 71-81.

Bryant J.P., Chapin F.S., Klein D.T. 1983. Carbon / nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40, 357-368.

Brzeziecki B., Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*, 69, 167-187.

Cahiers d'habitats Natura 2000. 2001. Habitats forestiers, tome 1. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Museum National d'Histoire Naturelle. La documentation française, Paris, 340 p.

Camaret S. 1997. *Rôle des perturbations dans la dynamique des pessières d'altitude. Impact des ouvertures artificielles et naturelles sur la régénération et le développement d'un peuplement forestier. Thèse, université de Savoie, 264 p + annexes.*

Carbiener R. 1966. La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie. Comparaison à la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climat "allochtone" d'Europe Occidentale. Thèse de doctorat d'état, université d'Orsay, 75 p + annexes.

Carbiener R. 1995. Les arbres qui cachent la forêt. La gestion forestière à l'épreuve de l'écologie. Edisud, Aix en Provence, 243 p.

Celeux G., Nakache J.J.P. 1994. Analyse discriminante sur variables qualitatives. Polytechnica, Paris, 270 p.

Coughenour M.B. 1991. *Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. Journal of Range Management*, 44 (6), 530-542.

C.R.P.F., E.N.G.R.E.F., O.N.F. 1995. Le choix des essences forestières dans les Vosges cristallines lorraines, guide pour l'identification des stations. 60 p.

CRPF-ONF. 2000. *Typologie des peuplements forestiers du massif vosgien.*

Daburon H. 1974. *L'équilibre forêt-gibier: le problème des cervidés en forêt. Dans: Pesson P. Ecologie forestière. La forêt: son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Gauthier-Villars éditeur, 369-382.*

Demarcq P. 1996. Sylviculture du sapin pectiné. Dans: ONF Bulletin technique 31, 71-78.

Deroo M. et Dussaix A.M. 1980. Pratique et analyse des enquêtes par sondage. PUF, 123-139.

Desplanque C., Rolland C., Michalet R. 1998. Dendroclimatologie comparée du sapin et de l'épicéa dans les zones internes des vallées alpines nord-occidentales (France et Italie). *Ecologie*, 29 (1-2), 351-355.

Diaci J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 161, 27-38.

- Dobremez J.F., Gallet C., Pellissier F. 1995. Guerre chimique chez les végétaux. *La Recherche*, 26, 912-916.
- Dobrowolska D. 1998. Structure of silver fir (*Abies alba*) natural regeneration in the Jata reserve in Poland. *Forest ecology and management*, 110, 237-247.
- Drapier J. 1983. Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes, importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. Thèse, université de Nancy. 109 p + bibliographie et annexes.
- Drapier J. 1985. Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba*) dans les Vosges, étude écologique. *Revue Forestière Française*, XXXVII (1), 45-55.
- Drapier J. 1991. Potentialité des stations forestières des Vosges alsaciennes. *Inventaire Forestier National*, 75 p + annexes.
- Drapier N. Non daté. Contribution à l'étude des difficultés de régénération du sapin dans les Vosges. *ENGREF*, 82 p + annexes.
- Drillon V. 1987. Les Vosges avec ou sans Tétràs. *ONF*.
- Dubourdieu J. 1997. Manuel d'aménagement forestier. Lavoisier, Paris, 244 p.
- Duchaufour P. 1953. Régénération de l'épicéa et pédologie. *Revue forestière française*, 4, 257-268.
- Duncan A.J., Hartley S.E., Iason G.R. 1998. The effect of previous browsing damage on the morphology and chemical composition of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) saplings and on their subsequent susceptibility to browsing by red deer (*Cervus elaphus*). *Forest Ecology and Management*, 103 (1), 57-67.
- Duncan P., Tixier H., Hoffman R.R., Lechner-Doll M. 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. Dans: *The European Roe Deer: the biology of success*. Andersen R., Duncan P., Linnell D.C. Eds. Scandinavian University Press, 91-116.
- Edenius L., Danell K., Bergström R. 1993. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos*, 66, 286-292.
- Edelin C. 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse, université du Languedoc, Montpellier, 255 p.
- Edge W.D., Marcum C.L., Olson-Edge S.L. 1987. Summer habitat selection by elk in western Montana: a multivariate approach. *Journal of Wildlife Management*, 51, 844-851. Dans Gonzalez G., Pépin D. 1996. Le cerf (*Cervus elaphus*) en milieu montagnard et nordique. Paléontologie, occupation de l'espace, utilisation du temps et des ressources. *Revue bibliographique. Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 13, 27-52.
- Eiberle K. 1975. Results of a simulation of game damage by cutting the shoots. *Schweiz. Z. Forstwes*, 126, 821-839. Dans: Gill RMA. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*, 65 (4), 363-388.

- Eiberle K. 1989. Über den Einfluss des Wildverbisses auf die Mortalität von jungen Waldbäumen in der oberen Montanstufe. Schweiz. Z. Forstwes., 140, 1031-1042.
- Eiberle K., Bucher H. 1989. Interdependance between browsing of different tree species in a selection forest region. Zeitschrift Jagdwissenschaft, 35, 235-244.
- Ellenberg H. 1988. Vegetation ecology of central Europe. Cambridge University Press, 731 p.
- Falinski J.B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Bialowieza forests. DR W. Junk publisher, Boston, 534 p.
- Fourchy P. 1961. Au sujet de la régénération de sapin. La Revue Forestière Française, 6, 377-380.
- Fox J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. The American Naturalist, III (977), 69-89.
- Gebert C., Verheyden-Tixier H. 2001. Variations of the diet of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. Mammal Review, 31 (3), 189-201.
- Gerard J-F., Le Pendu Y., Maublanc M-L, Vincent J-P., Poulle M-L., Cibien C. 1995. Large group formation in European Roe deer: an adaptive feature? Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 50 (4), 391-401.
- Gerard J.F., Teillaud P., Spitz F., Mauget R., Campan R. 1991. Le sanglier. Dans: Ongulés sauvages en France. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), supplément 6, 11-66.
- Gill RMA. 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. Forestry, 65 (2), 145-169.
- Gill RMA. 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. Forestry, 65 (4), 363-388.
- Gill R.M.A., Johnson A.L., Francis A., Hiscocks K., Peace A.J. 1996. Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. Forest Ecology and Management, 88, 31-41.
- 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 (3), 209-218.
- Gliemeroth A.K. 1995. Paläoökologische untersuchungen über die letzten 22 000 Jahre in Europa. Akademie der Wissenschaften und der Literatur-Mainz, Fischer-Verlag. Dans: Schnitzler A., Mercier J.L. 2001. Le sapin dans les Vosges au cours des dernières interglaciaires. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds. L'Harmattan, Paris, 12-29.
- Gonzalez G., Pépin D. 1996. Le cerf (*Cervus elaphus*) en milieu montagnard et nordique. Paléontologie, occupation de l'espace, utilisation du temps et des ressources. Revue bibliographique. Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife, 13, 27-52.

- Grassi G., Bagnaresi U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 21 (12-13), 959-967.
- Guibert B., Maizeret C., Ballon P., Montes E. 1992. Influences of forest management on Roe deer populations in the Landes of Gascony. Dans: Proceedings of the international symposium "Ongulés/Ungulates 91", Toulouse, France, septembre 2-6 1991. 617-620.
- Güthorl V. 1994. Roe deer *Capreolus capreolus* population density and browsing pressure in a mixed-forest ecosystem. Dans: Forest and wildlife...towards the 21st century, 21th congress of the International Union of Game Biologists, Halifax, Canada, 1993, 222-229.
- Harmer R. 2001. The effect of plant competition and simulated summer browsing by deer on tree regeneration. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1094-1103.
- Heim D. 1984. Gibier et sylviculture dans les forêts d'altitude de la subdivision de St Dié-Fraize, Vosges. Rapport ONF, 23 p + annexes.
- Hobbs N.T. 1996. Modification of ecosystem by ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 60 (4), 695-713.
- Hofmann R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, 443-457.
- Holand O., Staaland H. 1992. Nutritional strategies and winter survival of European Roe deer in Norway. Dans: Biology of deer. E. Bown Eds, Springer, NY, 423-428.
- Hörnberg S. 2000. The relationship between moose (*Alces alces*) browsing utilisation and the occurrence of different forage species in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 149 (1-3), 91-102.
- Hoskinson R.L., Mech D.L. 1976. White tailed deer migration and its rôle in wolf predation. *Journal of Wildlife Management*, 43, 429-441. Dans: Okarma H. 1998. Le loup en Europe. Eds. Grands Espaces, 189 p.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 477-503.
- Husson J.P. 1988. Les forêts du département des Vosges, 1820-1945, le temps des transformations décisives. *Annales de la Société d'Emulation des Vosges*, 85-94.
- Jedrzejewska B., Okarma H., Jedrzejewski W., Milkowski L. 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Białowieża Primaveral Forest, Poland. *Journal of Applied Ecology*, 31, 664-676.
- Johnson A.S., Hale P.E., Ford W.M., Wentworth J.M., Frech J.R., Anderson O.F., Pullen G.B. 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstorey type and management of southern Appalachian forests. *The American Midland Naturalist*, 133, 18-35.

- Jones S.B., deCalesta D., Chunko S.E. 1993. Whitetails are changing our woodlands. *American Forests*, november, 20-25 + 53-54.
- Jorritsma I.T.M., Van Hees A.F.M., Mohten G.M.J. 1999. Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach. *Forest Ecology and Management*, 120, 23-34.
- Jung P. 1990. L'implantation du cerf vosgien: données historiques. *La chasse en Alsace-Lorraine*, mai, 14-16.
- Kay S. 1993. Factors affecting severity of deer browsing damage within coppiced woodlands in the south of England. *Biological Conservation*, 63, 217-222.
- Klein F., Heuzé P., Brossier P. 1999. Biodiversité et gestion forestière, l'exemple des Vosges du Nord: étude des forêts en tant qu'habitat des cervidés. *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du nord*, 7, 103-117.
- Klein F., Saint Andrieux C. 2001. Impact écologique des herbivores sur le sapin: éléments d'évaluation. Dans: *Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels*. Eds. L'Harmattan, Paris, 71-88.
- Koop H. 1989. Forest dynamics. *Silvi Star : a comprehensive monitoring system*. Springer-Verlag, Berlin, 229 p.
- Korpel S. 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen*, XXIV, 9-31.
- Korpel S. 1995 *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer, Stuttgart, 310 p.
- Kuiters A.T., Mohren G.M.J., Van Wieren S.E. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 88, 1-5.
- Labarrière A., Quiquerez F. 1986. Le développement du chamois dans le massif vosgien. Dans: *Le chamois des Vosges, 1956-1986. Historique, biologie, gestion*. Edité par le Groupement d'intérêt Cynégétique du Markstein, Colmar, 20-43.
- Lakière V., Normant P., Ballon P. 2001. Disponibilités alimentaires pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans deux sapinières régulière et jardinée du second plateau du Jura. *Revue Forestière Française*, 5, 511-526.
- Lartiges A. 1974. Inventaire des gagnages à grand gibier par la méthode Aldous. Document C.T.G.R.E.F., 32 p.
- Latham J. 1999. Interspecific interactions of ungulate in European forests: an overview. *Forest Ecology and Management*, 120, 13-21.
- Lefranc N. 1980. Introduction à la grande faune de Lorraine. Service éducatif du musée de St Dié des Vosges, 68 p.
- Legendre P. and Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, B.V. Amsterdam, 853 p.

- Leibenguth H. 1982. Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern. Dans : Schnitzler A., Closset D., Gafta D., Cristea V. A paraître. Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates. Terre et Vie.
- Le Tacon F. 1981. Ecologie du hêtre et de la hêtraie, caractérisation édaphique. Dans : Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. Le Hêtre. Editions Lavoisier, Paris. 77-94.
- Le Théry R., Roman-Amat B. 1996. Introduction générale. Dans: ONF Bulletin technique 31, 5-8.
- Ljungström M. and Stjernquist I. 1995. Growth and nutrient dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils. Plant and Soil, 176, 171-181.
- Louda S.M., Keeler K.H., Holt R.D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. Dans: Perspectives on plant competition. Grace J.B. and Tilman D. Academic press, 413-444.
- Lowe V.P.W. 1966. Observations on the dispersal of red deer on Rhum. Symposia of the Zoological Society of London, 18, 211-228.
- Lyon L.J., Jensen C.E. 1980. Management implications of elk and deer use of clear-cuts in Montana. Journal of Wildlife Management, 44 (2), 352-362.
- Madesclaire A., Rameau J.C., Voiry H. Non daté. Le choix des essences forestières dans les Vosges cristallines lorraines, guide pour l'identification des stations, 51 p.
- Maillard D. 1989. Impact des cervidés sur la régénération naturelle du Sapin pectiné (*Abies alba*) dans les Vosges du Nord – bilan d'une première année d'expérimentation. ONC, bulletin mensuel 141, 14-17.
- Maizeret C., Bidet F., Boutin J.M., Carlino J.P. 1991. Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 46, 39-52.
- Martin P.S., Klein R.G. 1984. Quaternary extinctions, a prehistoric revolution. The University of Arizona Press, Tucson.
- Maublanc M.L., Bideau E., Vincent J.P. 1987. Flexibilité de l'organisation sociale du chevreuil en fonction des caractéristiques de l'environnement. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 42, 109-133.
- Maublanc M.L., Cibien C., Gaillard J.M., Maizeret C., Bideau E., Vincent J.P. 1991. Le chevreuil. Dans: Ongulés sauvages en France. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), supplément 6, 155-183.
- Mayer H. 1980. Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Fischer, Stuttgart 483 p.
- Dans: Oldeman R.A.A. 1990. Forests : elements of sylvology. Springer-Verlag, Berlin, 624 p.

- Mayer H. 1981. Die 10 ökologischer Wald-Wild-Gebote. Univ. Bodenkultur, Waldbau-Inst, Vienna, 11 p. Dans: Oldeman R. Forests : Elements of Silvology. Springer-Verlag, Berlin, 624 p.
- McArthur C., Robbins C.T., Hagerman A.E., Hanley T.A. 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. Canadian Journal of Zoology, 71, 2236-2243.
- McLaren B.E. 1996. Plant specific response to herbivory: simulated browsing of suppressed balsam fir on Isle Royale. Ecology, 77 (1), 228-235.
- Merill E.H. 1991. Thermal constraints on use of over types and activity time of elk. Applied Animal Behaviour, 29, 251-267. Dans : Gonzalez G., Pépin D. 1996. Le cerf (*Cervus elaphus*) en milieu montagnard et nordique. Paléontologie, occupation de l'espace, utilisation du temps et des ressources. Revue bibliographique. Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife, 13, 27-52.
- Meriggi A., Lovari S. 1996. A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? Journal of Applied Ecology, 33, 1561-1571.
- Morellet N., Guibert B., Klein F., Demolis C. 1997. Utilisation de l'habitat forestier par le cerf (*Cervus elaphus*) dans le massif d'Is-sur-Tille –Côte-d'Or). Ingénieries, 9, 25-34.
- Morellet N., Guibert B. 1999. Spatial heterogeneity of winter forest resources used by deer. Forest Ecology and Management, 123, 11-20.
- Morlot D. 1986. Typologie des stations forestières des Vosges moyenne et méridionales. D.E.A., E.N.G.R.E.F., Nancy 1, 112 p.
- Motta R. 1999. Wild ungulate browsing, natural regeneration and silviculture in the Italian Alps. Journal of Sustainable Forestry, 8 (2), 35-53.
- Ningre F., Menoret G., Bernier F. 1997. Le gel de mai 1995...une occasion pour en savoir plus sur le comportement du hêtre en plantation. Forêt-entreprise, 117, 57-63.
- Oberdorfer E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie, 10, 1-564. G. Fischer, Jena.
- Oberti D. 1990. Catalogue des stations forestières des Vosges alsaciennes. Fascicule 1 : les Vosges cristallines. Université de Bourgogne, E.N.G.R.E.F., 372 p.
- Okarma H. 1998. Le loup en Europe. Eds. Grands Espaces, 189 p.
- Oldeman R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, 204 p.
- Oldeman R.A.A. 1990. Forests : elements of sylvology. Springer-Verlag, Berlin, 624 p.
- ONCFS et ONF. Non daté. Pour un meilleur équilibre sylvo-cynégétique. Aménagements permettant d'accroître la capacité d'accueil d'un milieu de production ligneuse. 29 p.

- ONF. 1988. Directive et orientation locale d'aménagement: les Vosges cristallines. Document provisoire.
- ONF. 1994. Gestion des futaies jardinées dans le Jura, des forêts de production "polyvalentes". Bulletin technique 26, 9-20.
- ONF. 1997. La lumière et la forêt. Bulletin technique 34, 145 p.
- ONF. 1998. Arbres morts, arbres à cavités. Pourquoi? Comment? Guide technique, 32 p.
- Oswald H. 1981. Sylviculture, régénération naturelle. Dans : Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. Le Hêtre. Editions Lavoisier, Paris. 221-224.
- Ozenda P. 1994. Végétation du continent européen. Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris, 271 p.
- Pain O. 1996. Sylviculture de l'épicéa commun. Dans: ONF Bulletin technique 31, 43-51.
- Papatheodorou E., Pantis J.D., Stamou G.P. 1993. The effects of grazing on growth, spatial pattern and age structure of *Quercus coccifera*. Acta Oecologica, 14 (5), 589-602. Dans: Babad G. 1997. Etude des relations entre un peuplement animal et la végétation: impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la Réserve Nationale de Faune Sauvage et de Chasse des Bauges (Savoie). Thèse, université de Savoie, 271 p + annexes.
- Parlt E., Szinovatz V., Reimoser F., Schweiger-Adler J. 2002. Forest restoration and browsing impact by roe deer. Forest Ecology and Management, 159, 87-100.
- Pellisier F. 1993. Allelopathic effect of phenolic acids from humic solutions on two spruce mycorrhizal fungi: *Cenococcum graniforme* and *Laccaria laccata*. Journal of Chemical Ecology, 19 (10), 2105-2114.
- Pépin D., Gonzalez G., Bon R. 1991. Le chamois et l'Isard. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), suppl. 6, 111-154.
- Peters R. 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. Thèse, université de Wageningen, Hollande, 122 p.
- Peters R., Poulson T.L. 1994. Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus sylvatica* forests. Journal of Vegetation Science, 5, 421-432.
- Peterken G.F. 1996. Natural woodland ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University press, 522 p.
- Picard J.F. 1975. Quelques observations sur les goûts alimentaires des cervidés en F.D. d'Abreschviller. Rapport INRA, 19 p + annexes.
- Picard J.F. 1976. Les goûts alimentaires des cervidés et leurs conséquences. Revue Forestière Française, XXVIII (2), 107-114.

- Picard J.F. 1981. Influence des cervidés sur la flore. Rapport INRA, 36 p.
- Picard J.F., Ballon P., Hubert L. 1988. L'impact du gibier sur la végétation: évaluation à l'aide d'enclos témoins. *Arborescences*, 15, 8-12.
- Picard J.F., Ballon P., Colin G., Frochot H. 1994. Incidence des populations de cervidés sur la régénération du sapin dans les Vosges. *Revue Forestière Française*, XLVI (2), 137-150.
- Pichery C. 2001. Eléments de réflexion pour une meilleure gestion du bois mort en forêt. ENGREF, 95 p + annexes.
- Ponge J.F., André J., Bernier N., Gallet C. 1994. La régénération naturelle: connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macon (Savoie). *Revue Forestière Française*, XLVI (1), 25-45.
- Ponge J.F., Delhay L. 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils*, 20, 24-32.
- Proudhon P., Guibert G., Klein F., Demolis C. 1995. Rôles et fonctions des différents types de peuplements forestiers en période hivernale vis-à-vis des grands cervidés. Cas du massif forestier d'Is-sur-Tille. *Revue Forestière Française*, XLVII (2), 137-150.
- Putman R.J. 1994. Effects of grazing and browsing by mammals on woodlands. *British Wildlife*, 5, 205-213.
- Putman R.J. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management*, 88, 205-214.
- Putman R.J., Langbein J., Hewison A.J., Sharma S.K. 1996. Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Review*, 26 (2-3), 81-101.
- Rameau J.C. 1987. Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers, applications aux forêts du nord-est de la France. Thèse, université de Franche-Comté, 340 p + annexes.
- Rameau J.C. 1999. Aménagement forestier, importance de l'écologie, prise en compte de la biodiversité. *Revue Forestière Française*, numéro spécial, 87-100.
- Rameau J.C. 2001. Place du sapin (*Abies alba*) dans les forêts françaises. Evaluation patrimoniale de ses habitats. Dans: *Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels*. Eds. L'Harmattan, Paris, 31-55.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Lecoïnte A., Timbal J., Dupont P., Keller R. 1993. Flore forestière française: guide écologique illustré. 2: Montagnes. 2421 p.
- Rebeïrot F. non daté. Les futaies résineuses jardinées du deuxième plateau et des pentes intermédiaires du massif jurassien. Eds. Société Forestière de Franche-Comté, 31 p.

- Reimoser F., Gossow H. 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecology and Management*, 88, 107-119.
- Riedacker A. 1981. Physiologie de la croissance, croissance aérienne et souterraine. Dans : Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. *Le Hêtre*. Editions Lavoisier, Paris, 160-169.
- Ripley B.D. 1996. *Pattern recognition and neural networks*. Cambridge University Press, 416 p.
- Rolland C. 1988. Fonctionnement hydrique et croissance du sapin (*Abies alba*) dans les Alpes françaises. Dynamique des flux de sève, écophysiologie et dendroécologie. Thèses, Grenoble 1, 174 p + annexes.
- Rooney T.P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry*, 74 (3), 201-208.
- Roucher F. 2002. Chevreuil et forêt : développement durable dans le canton du Jura. *Chasse et Nature*, 11.
- Roussel L. 1956. A propos d'une nouvelle étude sur le phénomène d'alternance. *Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté*, 4, 217-222.
- Roussel L. 1969. Le très jeune épicéa et la lumière. *Revue Forestière Française*, XXI (1), 27-32.
- Runkle J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62 (4), 1041-1051.
- Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Dans : Walter J.M.N. 2002. Impacts climatiques et sylvigénèse. Intervention au colloque AFIE, 26-27 septembre, La Petite Pierre, France.
- Saint Andrieux C. 1994. Dégâts forestiers et grand gibier. 1. Reconnaissance et conséquences. Note technique ONC 80, 7 p.
- Saint-Andrieux C., Wilmart D., Bernard S. 1999. Impacts respectifs du cerf et du chevreuil sur la régénération naturelle du sapin pectiné. *Bulletin de l'Office National de la Chasse*, 247, 12-21.
- Schaeffer R., Moreau R. 1958. L'alternance des essences. *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté*, 1, 3-12 + 76-84 + 278-288.
- Scherrer B. 1984. *Biostatistics*. Gaëtan Morin éditeur, 850 p.
- Schmidt K. 1992. High alpine pastures as alternative wintering habitat for alpine Red deer. Dans: Proceedings of the international symposium "Ongulés/Ungulates 91", Toulouse, France, september 2-6 1991, 255-261.
- Schmidt K. 1993. Winter ecology of nonmigratory Alpine red deer. *Oecologia*, 95, 226-233.

- Schnitzler A. 1997 Prise en compte des cycles sylvigénétiques naturels pour une saine définition de la gestion conservatoire, l'exemple des Basses Vosges gréseuses. Dossier de l'environnement, 15, 57-77.
- Schnitzler-Lenoble A. 2002. Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires. Eds. TEC&DOC, Paris, 271 p.
- Schnitzler A., Closset D., Gafta D., Cristea V. A paraître. Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates. Terre et Vie.
- Schreiner E.G., Krueger K.A., Happe P.J., Houston D.B. 1996. Understory patch dynamics and ungulate herbivory in old-growth forests of Olympic National Park, Washington. Canadian Journal of Forest Research, 26, 255-265.
- Shugart H. 1984. A theory of forest dynamics, the ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New York, 278 p.
- Schütz J.P. 2001. La gestion en futaie jardinée: système idéal de gestion durable de la sapinière. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds. L'Harmattan, Paris, 213-221.
- Schweingruber F.H., Müller M. 1992. Dendrochronological evidence in fir and spruce of alternating frosts in Switzerland. Dendrochronologia, 10, 23-28.
- Senft R.L., Coughenour M.B., Rittenhouse L.R., Sala O.E., Swift D.M. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Biosciences, 37 (11), 789-799.
- Singer F.J., Hobbs T.N., Wang G. 2001. Evidence for the population limitation and alteration in distributions of elk following the reintroduction of wolves into Yellowstone National Park, U.S. Communication orale, International Conference on Forest Dynamics and Ungulate Herbivory, Davos, Suisse, octobre 2001.
- Skogland T. 1991. Why are the effects of predators on large ungulate populations? Oikos, 61, 401-411.
- Souchier B. 1971. Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). Mem Serv. Cart. Géol. Als. Lorr., 33, Strasbourg, 134 p. Dans : Drapier J. 1991. Potentialité des stations forestières des Vosges alsaciennes. Inventaire Forestier National, 75 p + annexes.
- Spitz F. 1998. Le jeu de rôle des dégâts de gibier. Le Courrier de l'Environnement, 33, 83-88.
- Staines B.W. 1976. The use of natural shelter by Red Deer (*Cervus elaphus*) in relation to weather in North-east Scotland. Journal of Zoology, 180, 1-8.
- Staines B.W. 1977. Factors affecting the seasonal distribution of red deer (*Cervus elaphus*) at Glen Dye, north-east Scotland. Annals of Applied Biology, 87, 495-512.

- Taberlet P., Gielly L., Bouvet J. 1996. Etude génétique sur les loups du Mercantour. Rapport pour la direction de la Nature et des Paysages, Ministère de l'Environnement. Réalisé par le Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, 8 p.
- Tan B.S. 1987. Etude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur les premiers stades de la régénération du sapin (*Abies alba*) à l'étage montagnard du Jura. *Revue d'Ecologie et de Biologie des Sols*, 24 (4), 623-635.
- Tan B.S. 1988. La régénération du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura: influence des facteurs physiques, édaphiques et biotiques sur les stades précoces du développement des semis. Thèse, Université de Franche-Comté, 127 p + bibliographie + annexes.
- Teillaud P., Bon R., Gonzalez A., Schaal A., Ballon P., Campan R. 1991. Le cerf. Dans: Ongulés sauvages en France. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, supplément 6, 185-217.
- Thouvenin C. 2000. Analyse des relations entre dynamique naturelle des recrûs d'épicéa commun (*Picea abies*) et facteurs méso- et microstationnels sous deux pessières des Alpes du Nord (France). Thèse, Université de Savoie, 309 p + annexes.
- Tixier H., Duncan P. 1996. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51, 3-17.
- Tixier H., Duncan P., Scehivic 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.
- Tognetti R., Johnson J.D., Michelozzi M. 1997. Ecophysiological response of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. *Physiologia Plantarum*, 101, 115-123.
- Tüxen R. 1954. Über die räumliche, durch Relief und Gestein bedingte Ordnung der natürlichen Waldgesellschaften am nördlichen Rande des Harzes. *Vegetatio*, 5/6, 454-478.
- Vallauri D., André J., Blondel J. 2002. Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées. Rapport scientifique WWF, 31 p.
- Van Hees A.F.M., 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.
- Verkaar H.J. 1986. When does grazing benefit plants? *Trends in Ecology and Evolution*, 1 (6), 168-169.
- Vignon V. 1995. Analyse de la prédation des ongulés par les loups (*Canis lupus*) dans un massif des monts Cantabriques (Asturies, Espagne). *Cahiers d'Ethologie*, 15 (1), 81-92.
- Vincent J.P., Bideau E., Quere J.P., Angibault J.M. 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). II. Cas des femelles. *Acta Oecologica*, 4 (4), 379-389.
- Walter J.M.N. 2002. Impacts climatiques et sylvigénèse. Intervention au colloque AFIE, 26-27 septembre, La Petite Pierre, France.

Welch D., Staines B.W., Scott D., French D.D., Catt D.C. 1991. Leader browsing by red and roe deer on young sitka spruce trees in western Scotland. I. Damage rates and the influence of habitat factors. *Forestry*, 64 (1), 61-82.

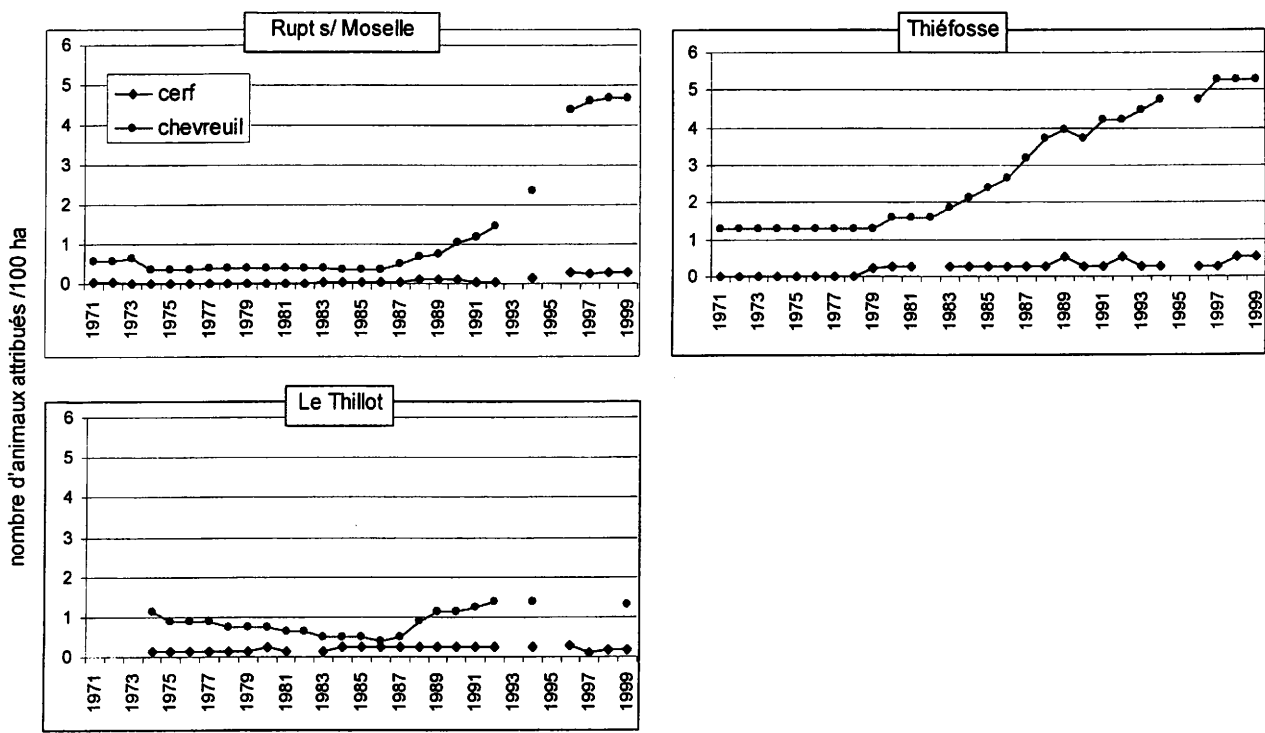
White P.J. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45 (3), 229-299.

Woillard G. 1978. Grande Pile Peat Bog. A continuous pollen record for the last 140.000 years. *Quaternary Research*, 9, 1-21.

Zukrigl K., Eckhart G., Nather J. 1963. Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst Mariabrunn, Schönbrunn, 62. Dans : Schnitzler A., Closset D., Gafta D., Cristea V. A paraître. Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates. *Terre et Vie*.

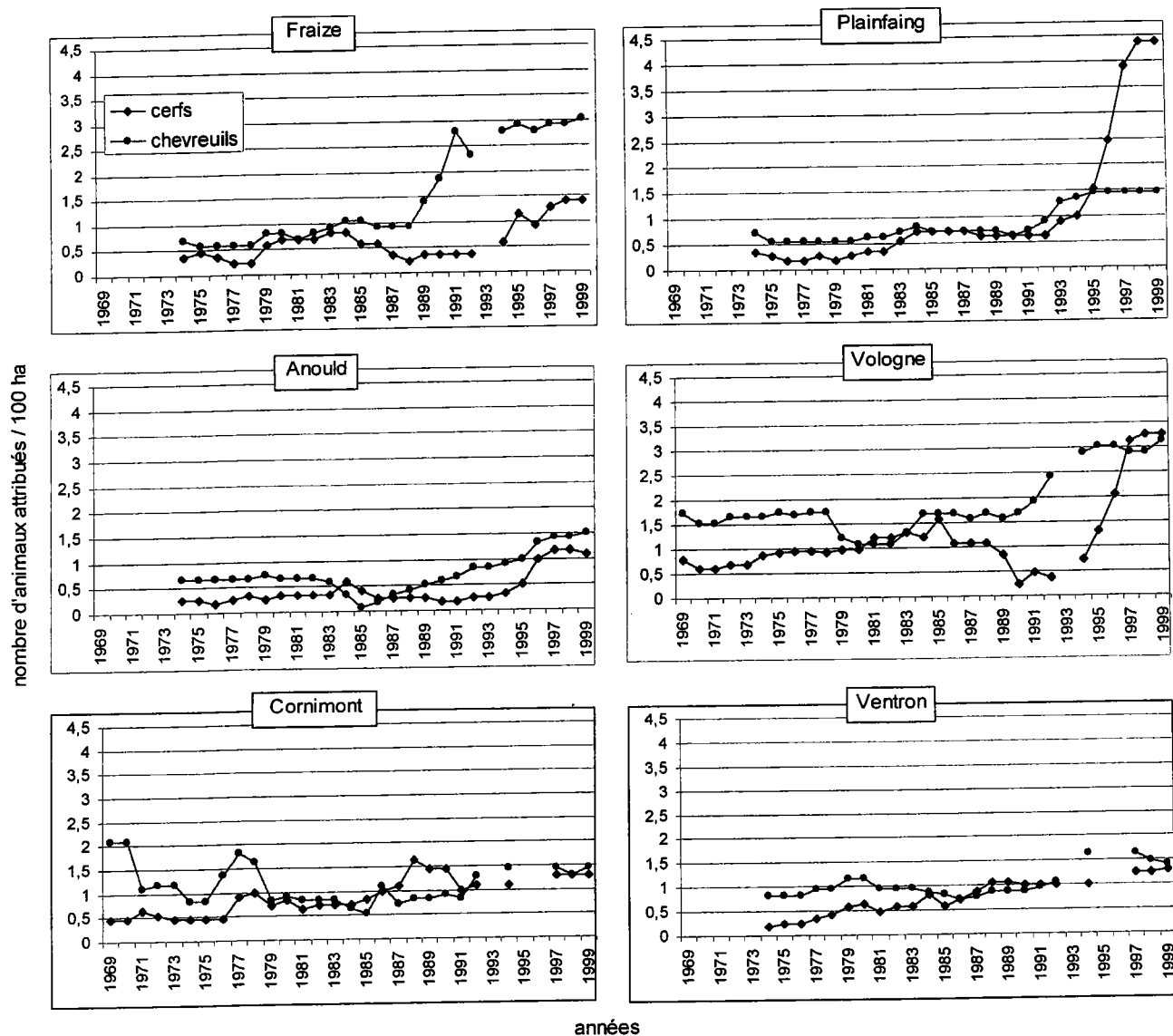
ANNEXES

Annexe I-1: Evolution des attributions cerf et chevreuil dans le site A.Fa.



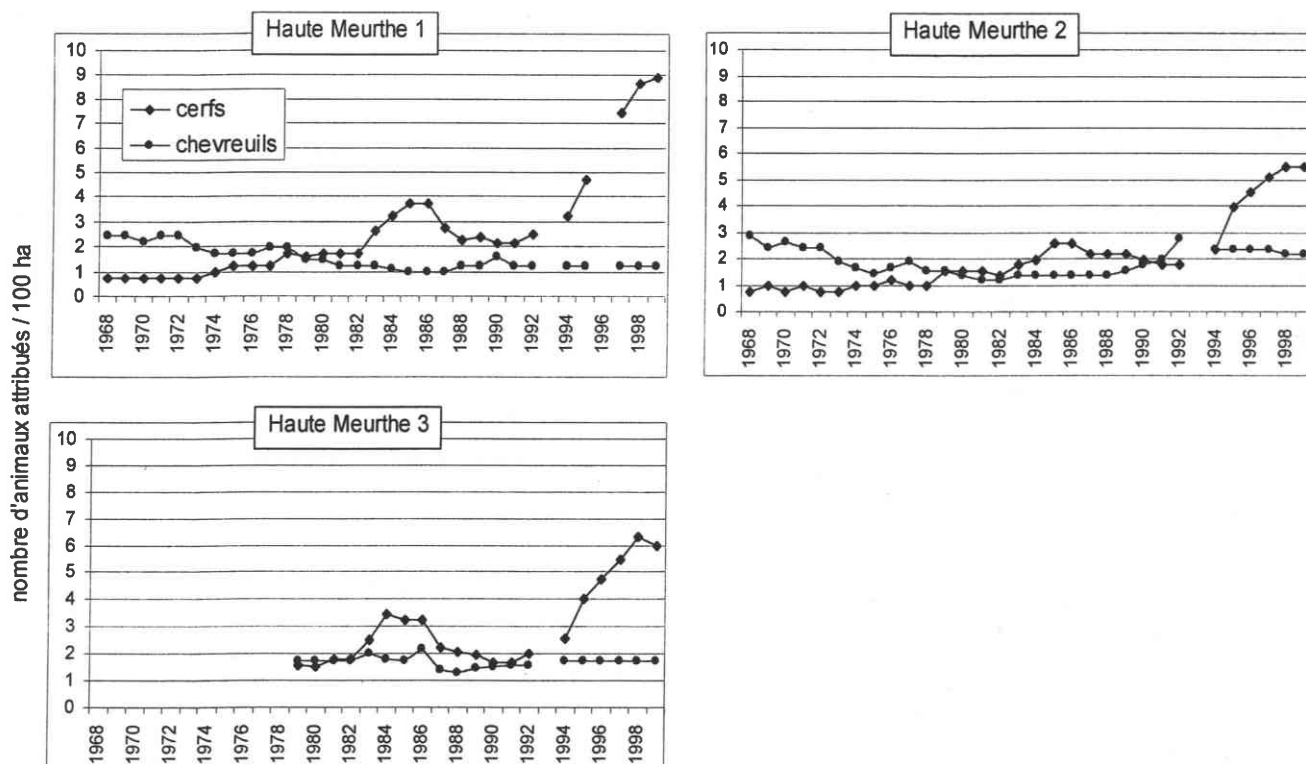
Annexe I-1: Nombre d'attributions pour une surface de 100 ha boisés. L'année indiquée en bas des graphiques correspond au début de la saison de chasse: 1971=saison 1971-1972. L'information n'a pas été enregistrée à la Fédération de Chasse des Vosges pour certaines années. Les plans de chasse chevreuil sont généralement réalisés à 100% avec un minimum de 75 % à Thiéfosse en 1998 et 1999 et au Thillot en 1982. Le nombre de cerfs prélevés est souvent inférieur aux attributions. Le chamois n'apparaît pas dans les plans de chasse.

Annexe I-2: Evolution des attributions cerf et chevreuil dans les forêts du site A.Fo.



Annexe I-2: Nombre d'attributions pour une surface de 100 ha boisés. L'année indiquée correspond au début de la saison de chasse: 1969=saison 1969-1970. L'information n'est pas disponible pour certaines années. Les plans de chasse de la forêt de Gerbépal sont très incomplets et non représentés ici, ils concernent par ailleurs une faible surface. Le chamois apparaît rarement dans les plans de chasse, les attributions sont comprises entre 0 et 0,2 /100 ha.

Annexe I-3: Evolution des attributions cerf et chevreuil dans les forêts du site A.Fo.70-90



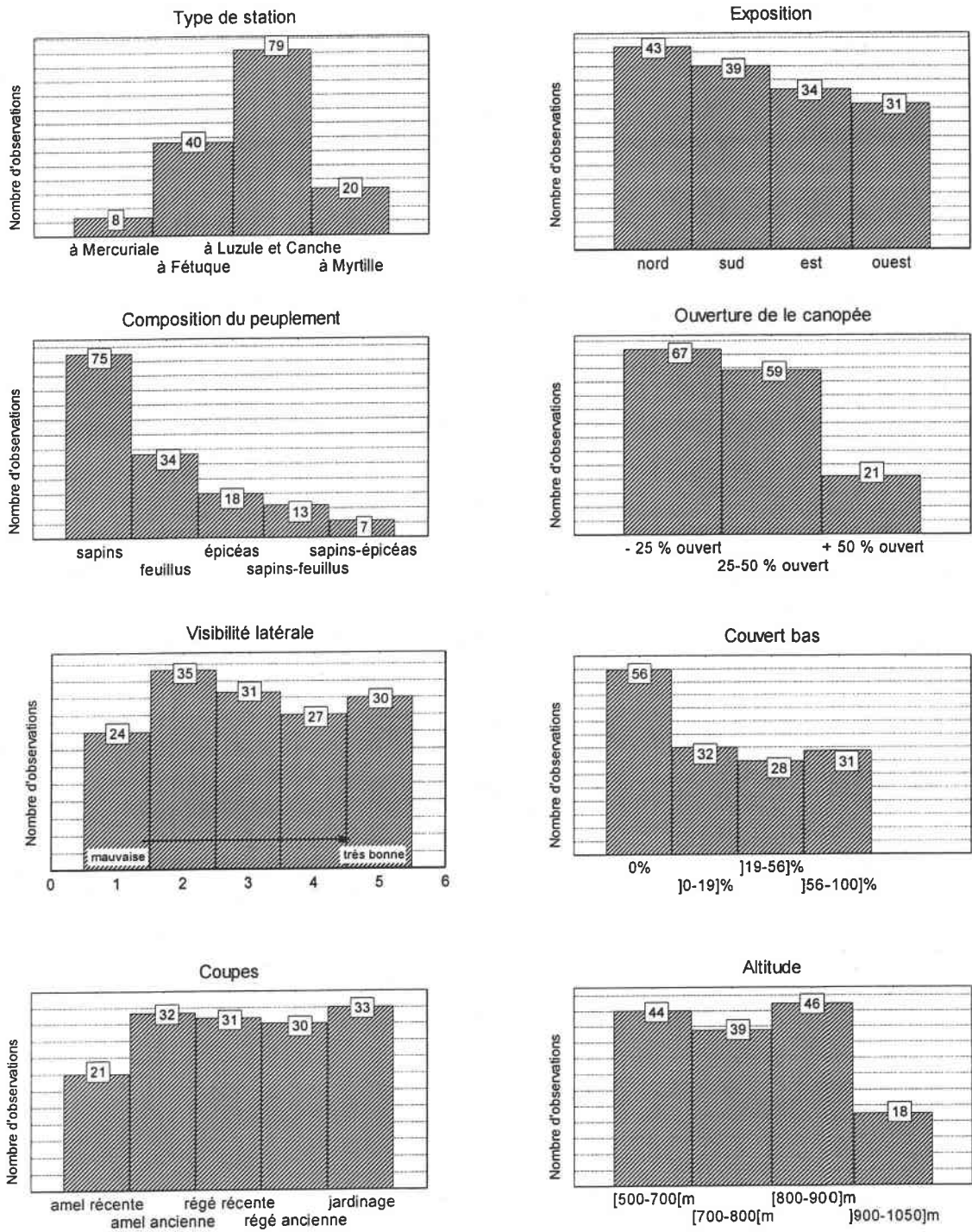
Annexe I-3: Nombre d'attributions pour une surface de 100 ha boisés. L'année indiquée en bas des graphiques correspond au début de la saison de chasse: 1968=saison 1968-1969. L'information n'est pas disponible pour certaines années. Un chamois apparaît parfois dans les plans de chasse, les attributions sont comprises entre 0 et 0,2 /100 ha.

Haute Meurthe 1 comprend une partie de la forêt de la Haute Meurthe hors réserve + territoires communaux de Clefcy + 400 ha de la réserve, soit la moitié de la surface du lot, ajoutés à sa fermeture (1978).

Haute Meurthe 2 comprend une partie de la forêt de la Haute Meurthe hors réserve + territoires communaux de Ban sur Meurthe + 100 ha de la réserve, soit 1/5^{ème} de la surface du lot, ajoutés à sa fermeture (1978).

Haute Meurthe 3 créé à la fermeture de la réserve, comprend une partie de la forêt de Gérardmer + 500 ha de la réserve soit 1/3 de la surface du lot.

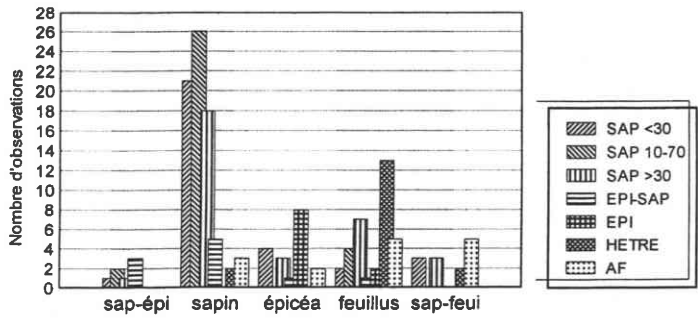
Annexe II-1: Distribution des modalités pour chaque facteur du milieu A.Fa.



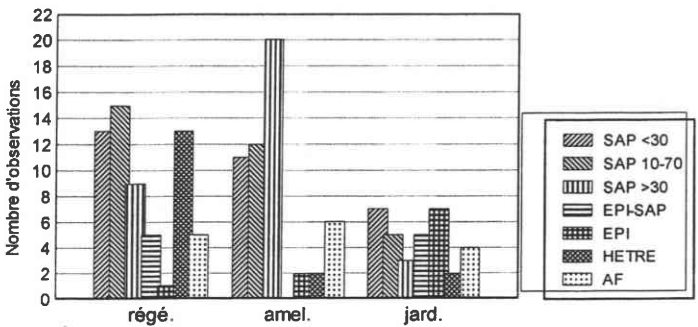
Annexe II-1 : Le chiffre dans les carrés indique le nombre de relevés réalisés dans chaque modalité.

Annexe II-2 : Facteurs du milieu et types de régénération A.Fa.

II-2-a: Composition du peuplement et types de régénération

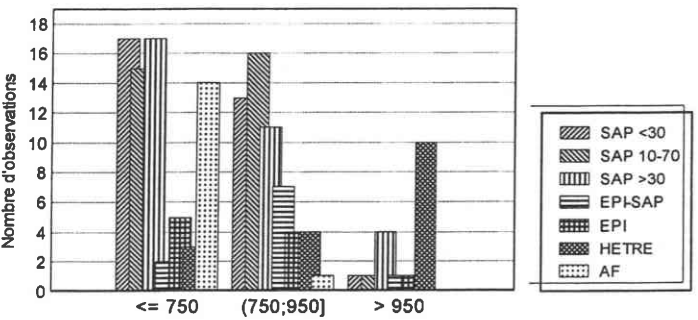


II-2-b: Coupes et types de régénération

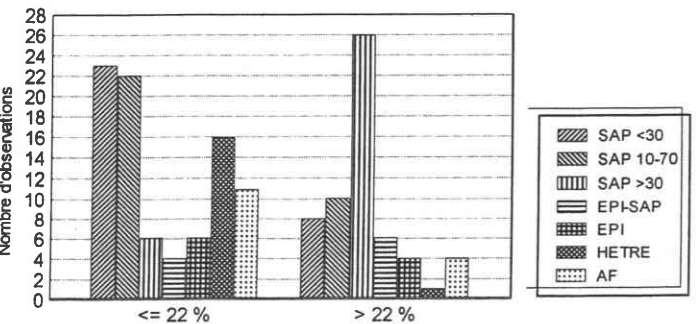


Annexe II-2b: Régé.:coupe de régénération, amel.:coupe d'amélioration, jard.:coupe de jardinage.

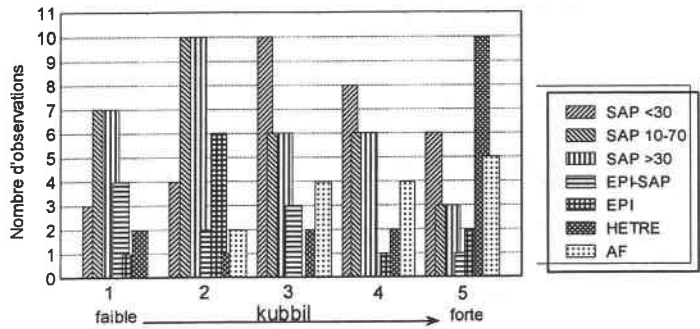
II-2-c: Altitude et types de régénération



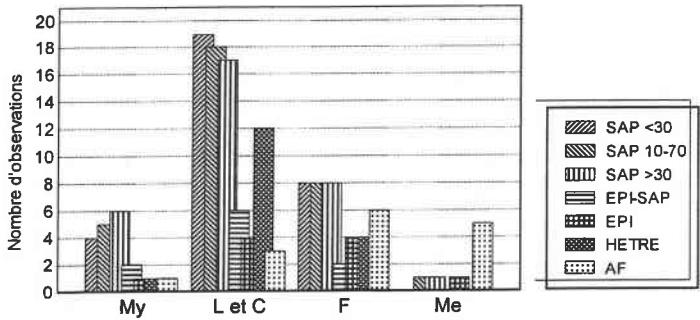
II-2-d: Couvert bas et types de régénération



II-2-e: Visibilité latérale et types de régénération

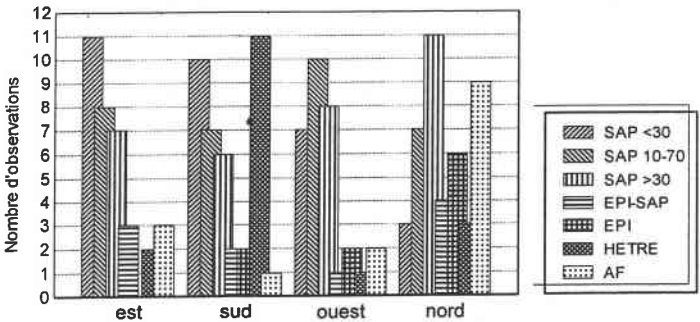


II-2-f: Stations forestières et types de régénération

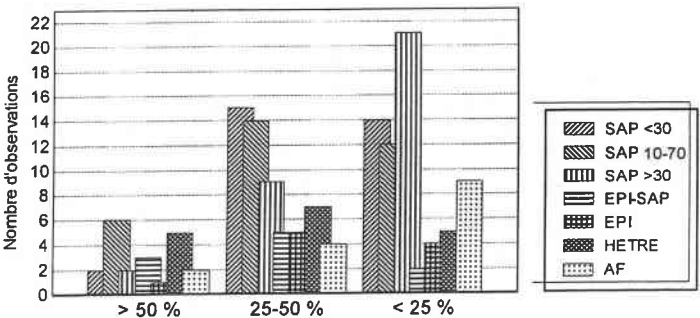


Annexe II-2-f: My: stations acidiphiles strictes à Myrtille, L et C: stations acidiphiles à Luzule et Canche, F: stations neutroacidiclines à acidiclines à Fétuques, Me: stations mésoneutrophiles à neutrophiles à Mercuriale.

II-2-g: Exposition et types de régénération

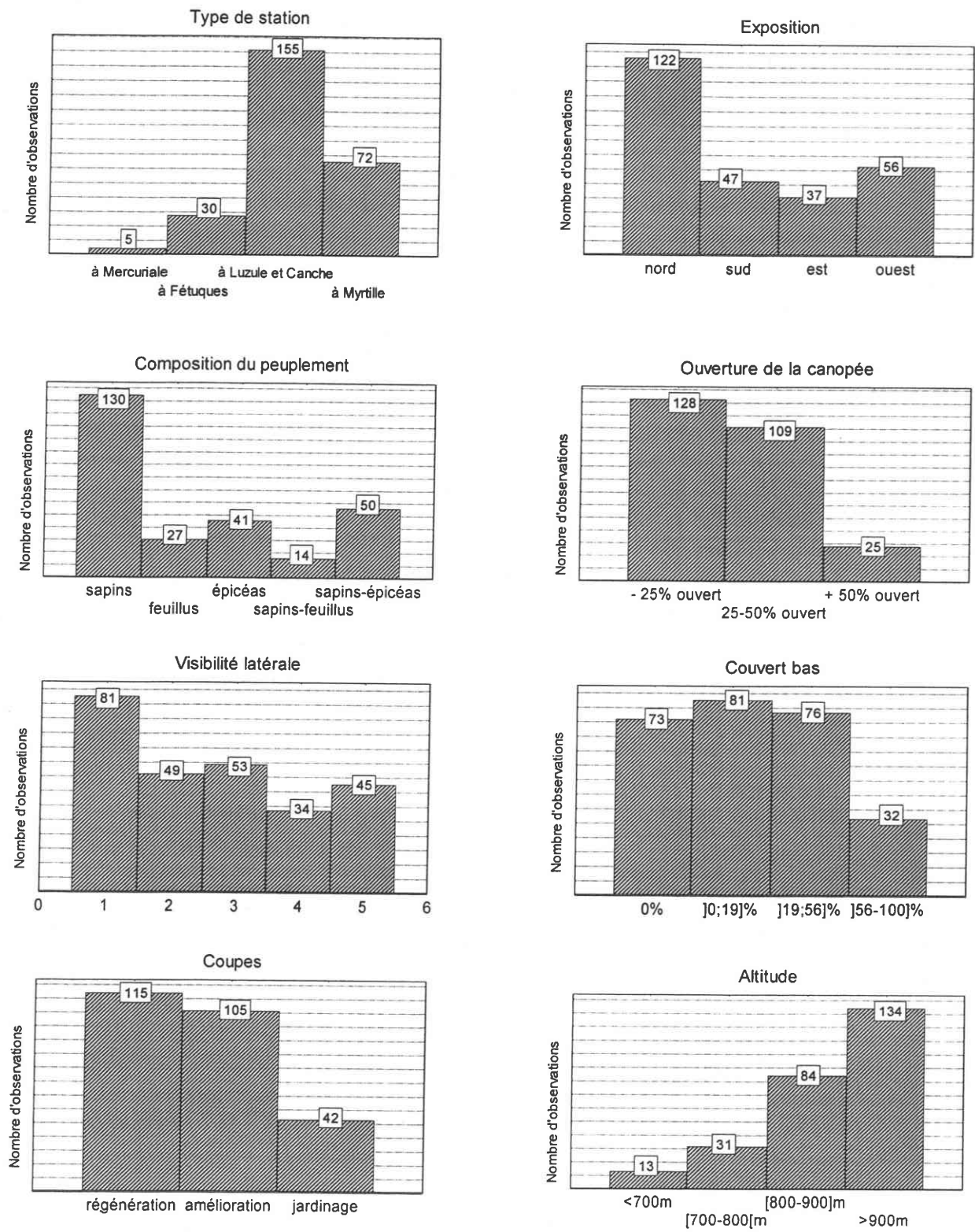


II-2-h: Ouverture de la canopée et types de régénération



Annexe II-2 h: Part de ciel visible >50 % correspond à une canopée ouverte et < 25 % à une canopée fermée.

Annexe III-1: Distribution des modalités de chaque facteur du site A.Fo.



Annexe III-1: Le chiffre dans les carrés indique le nombre de relevés.

Annexe III-2 : Le redressement des échantillons

Ce traitement consiste à pondérer le nombre de relevés par type de régénération en fonction de la représentation des modalités dans chaque échantillon. Les facteurs pris en compte pour la pondération sont ceux dont la distribution diffère entre les sites, et qui sont liés au type de régénération dont on cherche à redresser la proportion. La validité du redressement est limitée par des effectifs trop faibles, qui entraînent souvent d'importantes différences entre les poids. Autant que possible, les poids minimum et maximum ne doivent pas dépasser un rapport de 1 à 5 (Deroo et Dussaix, 1980).

Pour le calcul du pourcentage redressé $\hat{p}_{2/1}$, tous les effectifs pondérés du site A.Fo. sont additionnés et la somme divisée par le nombre de relevés réalisés dans le site A.Fa. :

$$\hat{p}_{2/1} = \frac{\sum_{k=1}^n y_{2k} \frac{f_{1k}}{f_{2k}}}{\sum_{k=1}^n f_{1k}}$$

Y est un type de régénération dont on cherche à estimer la proportion p avec laquelle Y prend une certaine valeur y dans deux échantillons différents.

X est un facteur du milieu, variable qualitative corrélée avec la variable Y . Si X a n modalités, alors $f_{11}, f_{12}, \dots, f_{1n}$ correspondent aux effectifs observés de X dans l'échantillon 1 et $f_{21}, f_{22}, \dots, f_{2n}$ aux effectifs observés de X dans l'échantillon 2.

$y_{21}, y_{22}, \dots, y_{2n}$ sont les effectifs de Y dans l'échantillon 2.

Le redressement est si possible réalisé en intégrant tous les facteurs dans un seul calcul. Cependant, plus le nombre de modalités est grand et plus le nombre de cases augmente, ce qui peut considérablement réduire les effectifs et biaiser la pondération. J'ai donc préféré effectuer plusieurs redressements en utilisant séparément chaque facteur.

Annexe III-2-a : redressement de l'échantillon A.Fo. en fonction de la composition du peuplement

Dans le site A.Fa. l'essence majoritaire de la régénération correspond souvent à l'essence dominante dans le peuplement. Dans le site A.Fo., les peuplements de feuillus sont moins représentés, et le pourcentage redressé devrait par conséquent être supérieur au pourcentage observé pour les types HETRE et AF. Inversement les peuplements mélangés sapins-épicéas sont sur-représentés et les pourcentages redressés des types SAP et EPI-SAP doivent être inférieurs aux pourcentages observés

Nombre de relevés par site en fonction de la composition du peuplement

	composition peuplement					total
	épi	feuillu	sap-épi	sap-feuillu	sapin	
n site A.Fa	18	34	7	13	75	147
n site A.Fo	41	27	50	14	130	262
poids	0,4390244	1,2592593	0,14	0,9285714	0,5769231	

Avec les cinq modalités l'écart entre les poids minimum et maximum est trop grand; les effectifs des peuplements sapins-épicéas sont trop déséquilibrés. En les groupant avec les peuplements de sapins les poids deviennent plus homogènes.

Nombre de relevés en fonction de quatre modalités de composition du peuplement

	composition peuplement			
	épi	feuillus	sap-feuillus	sap-épi + sap
n site A.Fa	18	34	13	82
n site A.Fo	41	27	14	180
poids	0,43902439	1,259259259	0,928571429	0,455555556

Les poids ainsi obtenus sont utilisés pour pondérer les effectifs du site A.Fo. et calculer les pourcentages redressés.

Effectifs dans le site A.Fo.: type de régénération et composition du peuplement

	composition peuplement				total
	épi	feuillus	sap-feuillus	sap-épi + sap	
S <30	9	0	1	52	62
S 10-70	7	2	1	31	41
S >30	1	1	1	17	20
EPI	16	0	0	33	49
E-S	8	0	0	28	36
HETRE	0	23	11	15	49
AF	0	1	0	4	5

Types de régénération A.Fo.: pourcentages observés et redressés en fonction de la composition du peuplement

	obs	red	red - obs
S <30	23,7	19,4	-4,2
S 10-70	15,7	14,0	-1,6
S >30	7,6	7,1	-0,6
EPI	18,7	15,0	-3,7
E-S	13,7	11,1	-2,7
HETRE	18,7	31,3	12,6
AF	1,9	2,1	0,2

red – obs compare le pourcentage observé et redressé, une valeur négative indique que le redressement entraîne une diminution de la part du type, et une valeur positive indique une augmentation.

Comme attendu le redressement entraîne une forte différence de proportion du type HETRE. Ce type est le plus affecté par le redressement car il est largement majoritaire dans les modalités ayant les plus grands poids (peuplement de feuillus et sapins-feuillus). Les poids appliqués aux relevés des peuplements d'épicéas et de sapins + sapins-épicéas étant à peu près équivalents, les pourcentages redressés sont proches des pourcentages observés.

Annexe III-2-b : redressement de l'échantillon A.Fo. en fonction du type de stations forestières

Les stations mésoneutrophiles à acidiclinales sont moins représentées dans le site A.Fo. Le redressement doit donc augmenter la part du type AF et réduire celle des types SAP.

Nombre de relevés par site en fonction du type de stations

	stations		total
	mésos. à acid.	acidiphiles	
n site A.Fa	48	99	147
n site A.Fo	35	227	262
poids	1,371428571	0,436123348	

Stations mésos. à acid.= mésoneutrophiles à acidiclinales.

Effectifs dans le site A.Fo.: type de régénération et type de stations

	stations		total
	mésos. à acid.	acidiphiles	
S <30	2	60	62
S 10-70	1	40	41
S >30	2	18	20
EPI	2	47	49
E-S	1	35	36
HETRE	25	24	49
AF	2	3	5

Types de régénération A.Fo. : pourcentages observés et redressés en fonction du type de stations

	obs	redressé	red - obs
S <30	23,7	19,7	-4,0
S 10-70	15,7	12,8	-2,8
S >30	7,6	7,2	-0,4
EPI	18,7	15,8	-2,9
E-S	13,7	11,3	-2,4
HETRE	18,7	30,4	11,7
AF	1,9	2,8	0,9

Ce redressement fourni des résultats très comparables à celui sur la composition du peuplement. Les raisons en sont les mêmes; le type HETRE est largement observé sur les stations acidiclinales du site A.Fo. et le poids attribué à ces relevés est élevé. Les types SAP présentent une baisse proportionnelle à leur représentation dans l'échantillon observé.

Annexe III-2-c : redressement de l'échantillon A.Fo. en fonction de l'altitude

Les altitudes ≤750 m, où sont observés les relevés de type AF dans le site A.Fa., sont trop peu représentées dans le site A.Fo. pour obtenir des poids homogènes. Un redressement valable ne peut donc être réalisé pour ce type de régénération. Par conséquent, le redressement concerne uniquement le type HETRE, selon deux modalités.

Nombre de relevés par site et deux modalités d'altitude

	altitude	
	≤950	>950
n site A.Fa	129	18
n site A.Fo	198	64
poids	0,65151515	0,28125

Effectifs dans le site A.Fo. : type de régénération et altitude

	altitude		
	≤950	>950	total
S <30	8+5	4	62
S 10-70	4+2	9	41
S >30	1+1	5	20
EPI	1+3	15	49
E-S	2+2	12	36
HETRE	5+2	19	49
AF	0+	0	5

Dans la colonne ≤ 950 le premier chiffre correspond aux effectifs ≤ 750 et le second aux effectifs 751-950.

Types de régénération A.Fo.: pourcentages observés et redressés en fonction de l'altitude

	obs	redressé	red - obs
S <30	23,7	26,5	2,8
S 10-70	15,7	15,9	0,3
S >30	7,6	7,6	0,0
EPI	18,7	17,9	-0,8
E-S	13,7	12,9	-0,8
HETRE	18,7	16,9	-1,8
AF	1,9	2,2	0,3

La différence entre les deux pourcentages du type HETRE est faible et le redressement sur cette variable affecte peu la distribution observée.

Annexe III-2-d : redressement de l'échantillon A.Fo. en fonction de l'exposition

Cette variable concerne également les types à majorité de feuillus. L'exposition nord est davantage représentée que l'exposition sud dans le site A.Fo. Le redressement doit par conséquent réduire la part du type AF et augmenter celle du type HETRE.

Nombre de relevés par site et exposition

	exposition				total
	est	nord	ouest	sud	
n site A.Fa	34	43	31	39	147
n site A.Fo	37	122	56	47	262
poids	0,918918919	0,352459016	0,553571429	0,829787234	

Effectifs dans le site A.Fo.: type de régénération et exposition

	exposition				total
	est	nord	ouest	sud	
S <30	9	29	19	5	62
S 10-70	6	15	13	7	41
S >30	3	12	5	0	20
EPI	6	27	8	8	49
E-S	4	18	9	5	36
HETRE	9	17	2	21	49
AF	0	4	0	1	5

Types de régénération A.Fo.: pourcentages observés et redressés sur l'exposition

	obs	redressé	red - obs
S <30	23,7	22,6	-1,1
S 10-70	15,7	16,2	0,5
S >30	7,6	6,6	-1,0
EPI	18,7	17,8	-0,9
E-S	13,7	13,0	-0,7
HETRE	18,7	22,3	3,6
AF	1,9	1,5	-0,4

La relation entre cette variable et le type HETRE dans le site A.Fo. est moins importante que dans le site A.Fa. puisque qu'il est également observé au nord et à l'est. 17 relevés de type HETRE sont pondérés à la baisse (exposition nord), ce qui contrebalance l'augmentation attendue (exposition sud). Presque tous les relevés AF sont en exposition nord et donc pondérés à la baisse. La réduction du type n'est cependant pas importante (0,4%), en conséquence de son faible échantillonnage (n=5).

Annexes III-3: Test de permutation

Annexe III-3-a : principe du test

Ce test est basé sur l’hypothèse selon laquelle les deux distributions ne diffèrent pas et que chaque type également représenté dans les deux échantillons (hypothèse H_0). Les deux échantillons sont réunis, l'analyse tire au hasard autant de relevés que dans l'échantillon A.Fa. et en déduit la composition de l'échantillon A.Fo. L'opération est répétée 2000 fois et il est ensuite comptabilisé le nombre de fois où l'écart entre les 2 échantillons issus du tirage aléatoire est supérieur - ou inférieur - à l'écart observé. Si il est obtenu, sous H_0 , un écart supérieur - ou inférieur - à celui observé moins de 100 fois, alors il y a moins de 5% de chances (100/2000) pour que l'écart observé ne soit pas dû au hasard. Le test étant bilatéral le risque doit être multiplié par deux, et la différence doit apparaître moins de 50 fois pour obtenir une probabilité $p<0,05$.

Annexe III-3-b : résultats du test de permutation par nœud

Nœud 1

	S <30	S 10-70	S >30	E-S	EPI	HETRE	AF	TOTAL
Eff. obs. site A.Fa..	4	0	3	1	8	0	2	18
Eff. obs. site A.Fo.	9	7	1	8	16	0	0	41
nb simulés ≥ obs	1288	144		324				
nb simulés ≤ obs	1244		171		881		177	
Niveau p	1	0.144	0.171	0.324	0.881		0.177	

Lorsque les proportions d'un type sont identiques dans les deux échantillons les 2000 réitérations sont répétées une seconde fois afin de tester les deux possibilités: nb. simulés ≥ nb. obs. et nb. simulés ≤ obs. C'est le cas dans le nœud 1 du type SAP<30 où 4/18=9/41.

Nœud 2

	S <30	S 10-70	S >30	E-S	EPI	HETRE	AF	TOTAL
Eff. obs. site A.Fa..	5	4	10	1	2	15	10	47
Eff. obs. site A.Fo.	1	3	2	0	0	34	1	41
nb simulés ≥ obs		1484				0		
nb simulés ≤ obs	269	1124	32		552		11	
Niveau p	0.269	1	0.032		0.552	<0.001	0.011	

Nœud 3

	S <30	S 10-70	S >30	E-S	EPI	HETRE	AF	TOTAL
Eff. obs. site A.Fa..	10	10	14	0	0	0	2	36
Eff. obs. site A.Fo.	20	11	11	15	16	0	2	75
nb simulés ≥ obs	1327			3	1			
nb simulés ≤ obs		157	10				812	
Niveau p	1	0.157	0.010	0.003	0.001		0.812	

Nœud 4

	S <30	S 10-70	S >30	E-S	EPI	HETRE	AF	TOTAL
Eff. obs. site A.Fa..	12	18	5	8	0	2	2	46
Eff. obs. site A.Fo.	32	20	6	13	17	15	15	105
nb simulés ≥ obs	754				1	138	138	
nb simulés ≤ obs		20	394	516				
Niveau p	0.754	0.020	0.394	0.516	0.001	0.138	0.138	

SUMMARY

As in many other places in Europe, forests in the Vosges mountains have been undergoing rapid changes in the last 200 years. Firstly, forest management has massively substituted native deciduous trees by a few species of fast growing conifers - mainly spruce - using large scale plantations. Secondly, wildlife management has contributed to the extinction of large carnivores such as wolf and more recently the rapid increase of ungulates populations. These changes in forests and animals management have lead to cohabitation problems between large herbivores and silver fir (*Abies alba*). Indeed, it seems that fir is declining in the regeneration of the silver fir-beech forests, and is being replaced by less browsed species such as spruce (*Picea abies*).

This study aims to assess the impact of winter browsing by roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) on the tree specific composition, taking into account local factors including the intensity of browsing, the physical and the vegetal environment. The analysis is based on a comparison of three sets of silver fir-beech forests (in an area of 760 km² in Hautes Vosges) differing mainly by their history of deer populations: constant low level for several decades, high level for the last fifteen years, and high level for at least thirty years. A total of 556 datasets were collected within similar physical and vegetal environment in order to identify the influence of browsing on the tree composition.

The main results are that replacement of fir by spruce may be accelerated or slowed down depending on two processes (which are sometimes linked) acting through 1) the local intensity of browsing; 2) some particular environmental characteristics.

1) It is observed that on south exposed slopes much of the fir seedlings do not grow higher than 30 cm and spruce develops. This is related to browsing intensity. Indeed, in winter, cervids home range is often situated on these south exposed slopes where they forage on silver fir.

2) Two environmental aspects play a major role in the replacement of fir by spruce. Firstly, browsing being equally important, spruce seedlings are more numerous in mixed spruce-fir and in adult spruce stands, in contrast with adult stands dominated by fir. The replacement of fir is thereby facilitated by the presence of spruce in the mature stand. Secondly, fir is generally the dominant species in the regeneration in dense under wood where foliage covering is important. Indeed, when seedlings grow beneath a dense under wood, spruce may be suppressed by the low level of light while fir is able to grow. Moreover, seedlings are protected from browsing by the presence of branches and foliage of higher trees.

In order to accelerate silver fir seedlings growth and limit their browsing period, present silvicultural practices often remove the under wood and make large openings in the canopy where spruce may be present. This way of proceeding actually has the opposite effect since it acts in favour of spruce development. To obtain fir regeneration in a deer browsing environment, it is therefore imperative that forest management stops planting spruce and make small gaps. This supports basic recommendations of uneven-aged management which moreover has many other advantages in terms of forest sustainability and biodiversity conservation.

Key-words: silver fir *Abies alba* – spruce *Picea abies* – beech (*Fagus sylvatica*) – forest regeneration – browsing – deer *Cervus elaphus* and *Capreolus capreolus* – forest management