

# FORÊT • NATURE

OUTILS POUR UNE GESTION  
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

## Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes  
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

[foretnature.be](http://foretnature.be)

**Rédaction** : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. [info@foretnature.be](mailto:info@foretnature.be). T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :  
**librairie.foretnature.be**

---

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :  
**foretnature.be**

Retrouvez les anciens articles de la revue  
et d'autres ressources : **foretnature.be**

A close-up photograph of a deer's head, showing its large, upright ears and dark eye. The deer is looking slightly to the right. The background is a soft-focus green field of grass.

## RELATIONS CERVIDÉS-VÉGÉTATION FORESTIÈRE : APPORTS DES SUIVIS TEMPORELS

VINCENT BOULANGER – CHRISTOPHE BALTZINGER  
SONIA SAÏD – JEAN-LUC DUPOUEY

*Les relations entre cervidés et végétation forestière sont souvent exprimées en termes de dégâts par les forestiers. Or, des relations plus fines existent, montrant que ces mammifères jouent leur rôle dans la dynamique du sous-bois.*

**Une** part importante de la biodiversité ordinaire que renferment les forêts se trouve dans les assemblages d'espèces végétales ou en dépend directement (avifaune, entomofaune). La préservation de ce patrimoine passe donc par une meilleure compréhension des facteurs susceptibles d'en modifier sa composition et ses caractéristiques écologiques. L'Homme, par le jeu de la sylviculture, a véritablement modelé les peuplements forestiers dans un but de production de bois ; la végétation sous-jacente porte les marques immédiates de ces interventions<sup>4</sup>, mais elle peut aussi témoigner de changements d'usage des sols bien plus anciens. D'autre part, des modifications plus globales imputables au développement des activités humaines (dépôts azotés, réchauffement climatique, invasions biologiques) sont autant de facteurs agissant sur les dynamiques à long terme. Mais l'Homme tient aussi, et depuis longtemps, une place stratégique dans le système végétation/herbivore/prédateur.

Suite à l'éradication des grands prédateurs des forêts d'Europe de l'Ouest, l'Homme est devenu le principal agent de régula-

tion des populations de grands herbivores sauvages. Les variations des niveaux de populations de cervidés, excédant parfois des niveaux historiques, sont donc une autre composante des changements d'origine humaine susceptible d'impacter fortement la composition et la dynamique de la végétation forestière.

LICOPPE a précédemment dressé un panorama des effets des cervidés sur la biodiversité forestière<sup>6</sup> ; ici, l'objet d'étude sera plus précisément la végétation du sous-bois. Nous présentons un aperçu des résultats obtenus dans le cadre d'un travail de thèse<sup>2</sup> sur les conséquences à moyen terme (10-30 ans) des variations de populations de cervidés sur la composition de la végétation, et sur le rôle des cervidés dans la structuration de la végétation forestière.

Les patrons de réponse de la végétation du sous-bois à des variations de popula-

tions d'herbivores sont assez mal connus sous nos latitudes, a fortiori sur des pas de temps assez longs. En outre, les contextes de populations surabondantes où les cervidés sont un enjeu pour la conservation des écosystèmes polarisent largement l'attention ; peu d'éléments factuels sont donnés dans des contextes où les populations sont modérées dans un objectif d'équilibre sylvo-cynégétique.

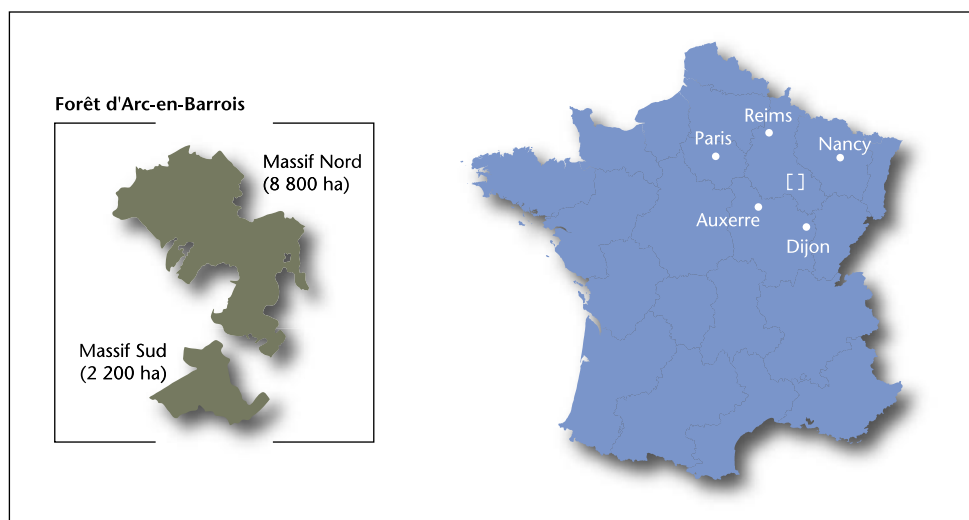
---

### UN RENOUVEAU DES ÉTUDES CERVIDÉS-FLORE EN FRANCE

---

L'attention des chercheurs, répondant aux demandes des gestionnaires forestiers, s'est longtemps focalisée sur les essences ligneuses d'intérêt sylvicole ; ce n'est que sur une problématique de régime alimentaire, à la demande des chasseurs, que les autres espèces du sous-bois pouvaient être prises en considération et

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



étudiées. Toutefois, dans les années '70, quelques chercheurs de l'INRA envisagent les effets du cerf sur la composition des communautés végétales... abordant le problème sous un angle agronomique. Il s'agit pour eux de savoir si les cerfs, en consommant la végétation du sous-bois, peuvent en « altérer » la composition au point que les types de stations forestières en seraient moins identifiables. En établissant puis comparant deux typologies en forêt d'Arc-en-Barrois (figure 1), l'une sur le massif Nord dont les populations de cerfs étaient alors très fortes, l'autre sur le massif Sud ayant des populations bien plus modérées, ALLAIN *et al.*<sup>1</sup> montrent effectivement que les abrutissements importants des cervidés sur la flore « masquent » certains types de stations intermédiaires. Ces observations sont complétées 5 ans plus tard par une nouvelle campagne de relevés, les populations de cervidés ayant, dans l'intervalle, été considérablement réduites sur le massif Nord, et légèrement augmentées sur le massif Sud. Ningre et Picard concluent alors que la flore « ne s'exprimait pas bien » lorsque la pression d'abrutissement était trop forte. Cette amorce de suivi conjoint des dynamiques de flore et de populations de cervidés sera mise en sommeil, alors que l'étude des effets des populations d'herbivores sauvages sur la végétation forestière est en plein essor aux États-Unis, en Grande-Bretagne, Scandinavie, Europe de l'Est...

Portée par plusieurs publications internationales<sup>3, 7, 8</sup>, cette thématique a connu un regain d'intérêt dans le paysage scientifique et politique français. C'est par ce travail de thèse que le Cemagref, l'INRA et l'ONCFS choisissent en 2005 de relancer cette problématique, désormais centrée

sur le rôle des cervidés sur la structuration de la végétation forestière, et ses changements à long terme.

---

## CHOIX MÉTHODOLOGIQUES

---

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

Dans un premier temps nous avons choisi de rééchantillonner les placettes de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois, 30 ans après la première campagne. Le protocole de relevé initial présentait l'originalité d'attribuer à chaque espèce un coefficient d'abondance et un coefficient d'abrutissement, permettant d'estimer la pression exercée par les cervidés sur les espèces ou sur les placettes. Parmi les 1 035 placettes relevées en 1976 et 1977, nous en avons rééchantillonné 330 en 2005 et 2006 avec comme critère l'absence de régénération dans l'intervalle ou de coupe dans les deux années précédentes (cette forêt est en conversion vers une futaie régulière depuis l'aménagement de 1974). Le contexte de la forêt d'Arc-en-Barrois est assez atypique : les populations de cervidés historiquement fortes des années '70 ont été abaissées depuis, sur le massif Nord, alors que le massif Sud a toujours connu des populations modérées. On retrouve ce même patron dans la pression d'abrutissement (figure 2).

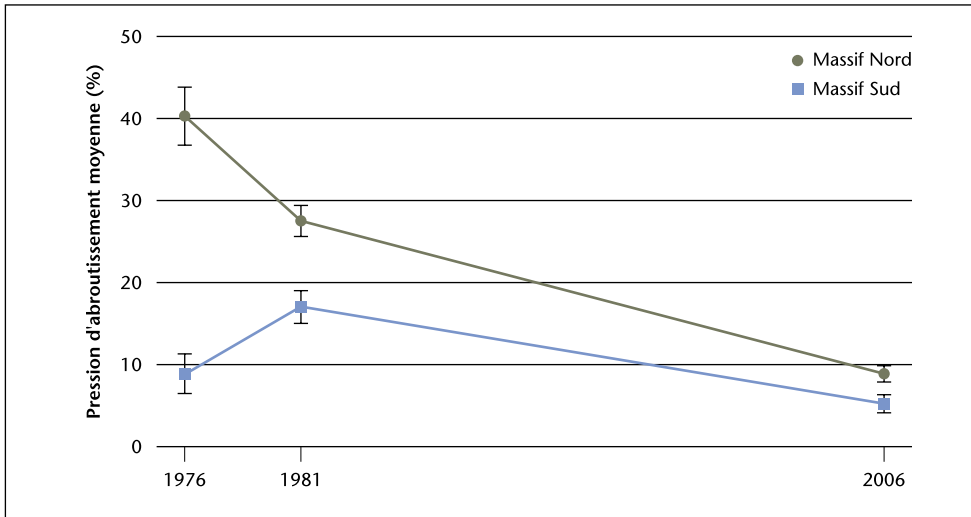
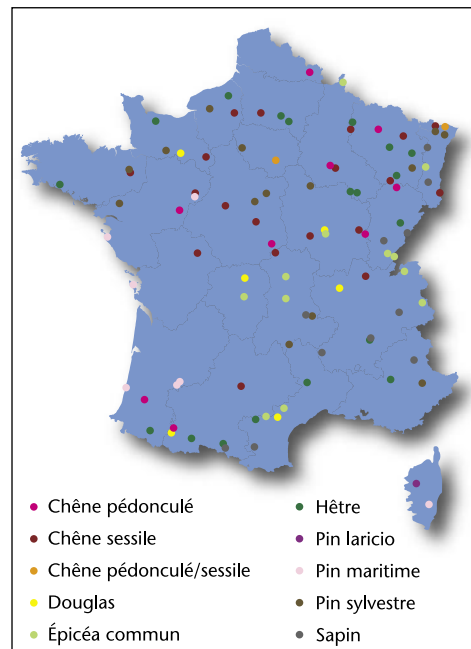


Figure 2 – Variations de la pression d'abrutissement mesurée sur les placettes de la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois.

Autre source d'informations : le réseau Rénécofor\* propose un suivi de végétation depuis 1995, tous les 5 ans, sur une centaine de placettes réparties dans les forêts publiques de France (figure 3), selon les principales essences. Un enclos est présent sur chaque placette et les relevés de flore sont effectués à l'intérieur et à l'extérieur. Ce réseau d'enclos/exclos à l'échelle nationale, suivi pendant 10 ans, offre la possibilité d'examiner la réponse de la végétation (richesse, structuration, composition) à l'exclusion des grands mammifères et d'envisager les mécanismes en jeu de manière plus générale.

\* Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers.

Figure 3 – Localisation et essence dominante des 102 placettes du réseau Rénécofor (réalisation : Luc Croisé, Office National des Forêts).



**Des espèces ligneuses évitées et préférées, un caractère déterminant pour leur dynamique ?**

Les cervidés sont des herbivores sélectifs dans leur alimentation (plus marquée chez le chevreuil que chez le cerf), certaines espèces végétales seront ainsi fortement consommées (appréciées) et d'autres moins voire pas (si évitées). Le dispositif d'observation des abrouissements en forêt d'Arc-en-Barrois donne des informations précises sur les pressions qui s'exercent sur les différentes espèces végétales. Ces observations, répétées sur trois périodes et deux massifs, avec des densités de populations variables, ont permis de tester la « stabilité » du niveau de sélection des espèces ligneuses du sous-bois par les cervidés. Ainsi les cornouillers (sanguin et mâle) et le rosier des champs sont ressortis comme des espèces toujours fortement sélectionnées par les cervidés. À l'opposé, les alisier torminal, aubépines, bois-joli, camérisier à balai, chênes, érable champêtre, hêtre et viorne lantane ont toujours été plutôt évitées. De manière plus générale on remarque que les cervidés préfèrent consommer des espèces arbustives que des espèces arborescentes. Si ces résultats peuvent surprendre (notamment pour les chênes), rappelons qu'ils sont issus d'observations dans des peuplements matures où les régénérations d'arbres sont peu abondantes et ne constituent pas un objectif de gestion. Ce dispositif de suivi à long terme, sur deux massifs différents, a en outre permis de confirmer la stabilité sur le long terme de ce niveau de sélection

par les cervidés, donc la généralité de cette caractéristique. Cette classification des espèces ligneuses du sous-bois vis-à-vis de leur consommation par les cervidés donne de précieux renseignements pour l'interprétation des dynamiques de végétation observées.

Le caractère sélectionné ou évité est-il déterminant pour la progression ou la régression des espèces ? Au sein de la strate des arbustes hauts (plus de 2 mètres), la comparaison à 30 ans révèle que la majorité des espèces voit sa fréquence baisser ou rester stable, seul le lierre (espèce réputée très appréciée des cervidés\*) progresse. En revanche, au sein de la strate des arbustes bas (moins de 2 mètres) on observe la progression de nombreuses espèces herbacées, mais la correspondance entre caractère sélectionné ou évité et la dynamique constatée ne transparait pas nettement. Ainsi, la dynamique des espèces en réponse à une baisse de la pression d'herbivorie ne semble pas pouvoir se limiter à un problème de sélection alimentaire. Lorsque la pression d'herbivorie est forte, les animaux sont contraints d'élargir leur régime alimentaire aux espèces peu appétentes, les espèces préférées étant épuisées. Une baisse de pression d'herbivorie se répercutera d'abord sur ces espèces évitées, les animaux recentrant leur régime alimentaire sur les espèces appréciées. Les espèces évitées sont donc à même de profiter de la baisse de la pression d'herbivorie. D'un autre côté, ces espèces évitées peuvent avoir été favorisées pendant les épisodes de forte pression d'herbivorie, et ainsi avoir donné naissance à des formations

---

\* Le lierre n'a pas été analysé dans l'étude de sélection pour des raisons méthodologiques<sup>2</sup>.

végétales (par exemple dominées par le hêtre ou les aubépines) où la régénération des espèces préférées (souvent héliophiles) est très difficile. Enfin, la tolérance des espèces à l'herbivorie constitue une autre caractéristique déterminante qui ici n'a pas été prise en compte.

### **Influence de la pression d'abroustissement sur la composition végétale**

En 1976, une forte différence de composition du tapis herbacé entre les zones les plus abrousties et les zones les moins abrousties a été observée. Les zones fortement abrousties se caractérisent par une strate arbustive peu dense, et une strate herbacée assez riche en espèces rudérales tandis que les zones les moins abrousties sont plutôt caractérisées par la présence d'es-

pèces plus forestières, de milieux fermés. Si la pression d'abroustissement influence de manière notable la composition de la végétation, les conditions édaphiques (disponibilité en eau, richesse minérale) restent largement déterminantes, confirmant par là même le caractère indicateur de la flore, largement utilisé pour la typologie des stations forestières.

Trente ans plus tard, la composition de la végétation a largement changé. Nous avons pu identifier trois moteurs principaux pour ces changements. L'évolution la plus marquante concerne la forte progression des espèces nitrophiles, indiquant un enrichissement du milieu en éléments azotés d'origine atmosphérique. La fermeture des peuplements, résultant de la conversion ou de l'abandon du trai-



tement en taillis-sous-futaie a entraîné la disparition d'espèces héliophiles et la progression d'espèces de milieux frais et ombragés. Enfin, on constate que la baisse des populations de cervidés (et donc de la pression d'herbivorie) a induit des modifications notables dans la composition de la végétation. Particulièrement, les milieux très abrutis en 1976, sur lesquels la baisse de pression d'abrutissement est très importante, ont vu la composition de leur végétation largement modifiée, pour être désormais semblable à celle des milieux dont la pression d'abrutissement est toujours restée faible. Ceci montre donc que des épisodes de forte pression d'herbivorie (résultat d'une augmentation des populations) peuvent engendrer de fortes modifications pour la composition de la végétation, mais que la végétation forestière a tout de même la capacité à revenir en arrière, à se restaurer.

Deux limites principales sont tout de même à signaler. La première est liée à la comparaison de relevés effectués selon des méthodes non standardisées à l'époque, rendant la reproduction fidèle impossible 30 ans plus tard. En 2006, nous avons standardisé la surface échantillonnée (400 m<sup>2</sup>) et le temps de relevés (30 minutes par deux observateurs), deux variables influençant grandement le nombre d'espèces ; des critères laissés initialement à l'appréciation des observateurs selon les caractéristiques du milieu, et qui n'ont pas été notées. Ainsi, les résultats obtenus sont entachés d'un effet « opérateur » potentiellement important, mais aussi invérifiable que non quantifiable. La seconde, d'ordre biologique, est liée au fait que abrutissement et ouverture du milieu (densité d'arbustes) sont deux variables très corrélées. Cette corrélation

ne dit néanmoins rien du lien de causalité : sont-ce les cervidés qui ont ouvert les milieux, ou les milieux ouverts qui attirent les cervidés ? De plus, on observe simultanément une baisse de la pression d'abrutissement et une fermeture des milieux, il est donc impossible de séparer précisément les effets liés à la baisse de pression d'herbivorie et ceux liés à la fermeture des milieux. Si le second biais est inhérent aux données récoltées, il est tout à fait envisageable, par une description précise des protocoles employés, de limiter les sources de variations au cours d'un suivi temporel, améliorant ainsi la qualité des informations fournies.

### Le Cynoglosse d'Allemagne : une surprise écologique

Ce genre de suivi, à 30 ans, recèle parfois des observations inattendues que seul un dispositif de type exploratoire est susceptible de mettre en évidence. En 2006, nous avons ainsi remarqué sur le massif Nord la présence importante du Cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum* JACQ.) (figure 5), espèce classée rare à l'échelle régionale, et dont le caractère épizoochore a largement retenu notre attention (ses fruits sont couverts de mucrons leur permettant d'adhérer au pelage des animaux). Absente en 1976 et présente sporadiquement en 1981, nous avons tenté de comprendre les raisons de sa forte expansion. Par modélisation, nous avons montré que cette espèce est liée, d'une part, aux milieux ouverts, conformément à son caractère héliophile et, d'autre part, aux zones de forte pression d'abrutissement (donc fortement fréquentées par les cervidés). Au vu de son caractère épizoochore, le mécanisme expliquant l'expansion du cynoglosse apparaît clairement être la dispersion



par les cervidés. Mais la pression d'herbivorie traduit également la pression de sélection exercée par les cervidés, qui favorise les espèces les moins consommées ou les plus tolérantes. Or les espèces du genre *Cynoglossum* contiennent dans leurs feuilles des alcaloïdes qui agissent comme répulsif chimique contre les herbivores. Protégée de la dent des cervidés, cette espèce est donc largement favorisée dans les communautés végétales soumises à une pression d'herbivorie importante. Sa présence associée aux milieux fortement abrutis peut donc aussi être attribuée à un mécanisme de résistance à l'herbivorie, facilitant le maintien de l'espèce, une fois celle-ci implantée. Finalement, le cynoglosse est une espèce qui, d'un point de vue évolutif, a su tirer parti de la présence des cervidés pour sa dispersion, tout en évitant les risques liés à l'herbivorie. Cette « surprise écologique » montre non seulement le rôle positif que les cervidés peuvent jouer sur la dynamique d'une plante rare, mais insiste aussi largement sur l'importance des suivis à long terme pour mettre en évidence, en contexte réel, des phénomènes que l'on pouvait supposer a priori.

---

#### SUIVI COMPARATIF DES ENCLOS/EXCLOS RÉNÉCOFOR

---

Après 10 années de mise en défens, nous avons constaté trois grandes tendances :

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



Figure 5 – Le Cynoglosse d'Allemagne est une espèce rare, dispersée par les cervidés, et qui possède des défenses chimiques contre l'herbivorie.

© V. Boulanger

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

D'un point de vue botanique, les espèces ligneuses et semi-ligneuses (la ronce notamment) ont largement profité de l'absence des herbivores tandis que la présence d'herbivores a un effet nettement positif sur les espèces herbacées (figure 6).

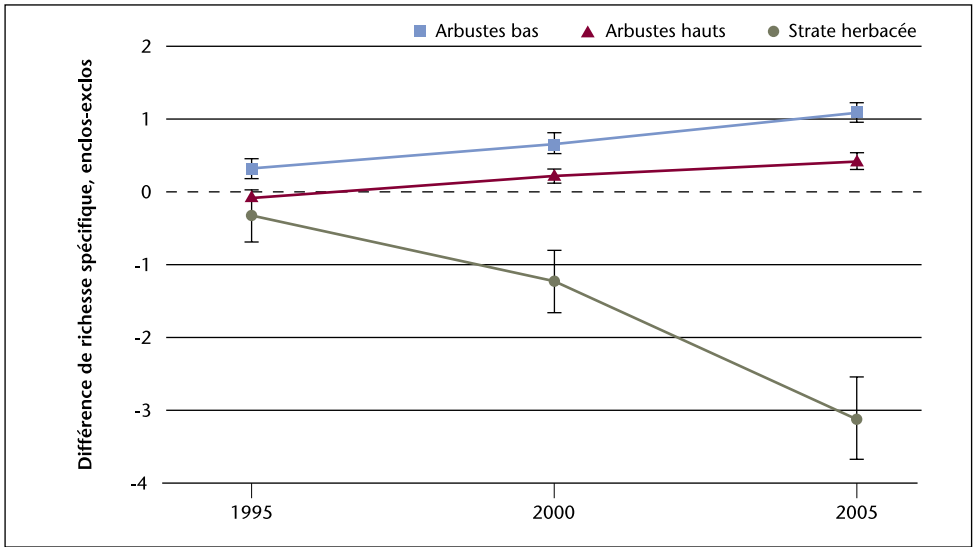


Figure 6 – Évolution temporelle des différences de richesse spécifique entre les enclos et les exclos du réseau Rénécofor.

Ce suivi montre que l'absence de grands herbivores conduit à une forte progression de la végétation arbustive en recouvrement et en richesse, conséquence directe de l'arrêt des consommations par les animaux. Cette augmentation du recouvrement des arbustes et des espèces semi-ligneuses (la ronce notamment) a diminué la quantité de lumière disponible pour la strate herbacée, entraînant un changement de composition (régression des espèces héliophiles, progression des sciaphiles) et une baisse de richesse spécifique. Le croisement de ces comparaisons enclos/exclos avec des estimations des populations animales présentes à l'extérieur révèle que les différences entre enclos et exclos sont d'autant plus marquées que les populations sont importantes. Ainsi, cet effet graduel confirme bien que les cervidés sont la cause première des différences entre enclos et exclos.

Des analyses complémentaires montrent que le cerf et le chevreuil ont surtout un effet sur les strates arbustives par leurs consommations tandis que le sanglier a un effet sur la strate herbacée, via le piétinement du sol.

Ainsi, nous montrons que les effets des cervidés sur les strates arbustives sont de type direct (consommation) tandis que la strate herbacée subit probablement des effets directs (piétinement, sélection alimentaire) (figure 7) et des effets indirects par action sur l'ouverture du sous-bois. Ces constatations, effectuées dans des contextes très diversifiés, confirment que l'exclusion des herbivores a des conséquences fortes sur la structuration de la végétation du sous-bois, et met en avant le rôle déterminant des herbivores forestiers. En regard de l'abondante littérature relatant les impacts négatifs des populations de

cervidés sur la diversité de la végétation, une contextualisation des résultats s'impose. Dans la pratique, les populations de cervidés présentes sur les placettes du réseau sont gérées avec un objectif d'équilibre sylvo-cynégétique, c'est-à-dire maintenues à des niveaux faibles ou modérés, compatibles avec les impératifs de régénération forestière. Écologiquement, l'hypothèse des perturbations intermédiaires prévoit qu'un maximum de diversité est atteint pour un niveau de perturbation intermédiaire, en deçà, la diversité croît avec le niveau de perturbation, au-delà, elle décroît. Suivant cette hypothèse, nous confirmons à travers ce réseau que les populations d'ongulés sauvages, maintenues à des niveaux modérés, jouent un rôle essentiel dans le maintien de la diversité de la strate herbacée.

---

LES CERVIDÉS,  
INGÉNIEURS ÉCOLOGIQUES  
SOUS LE CONTRÔLE DE L'HOMME

---

Responsables de pertes économiques importantes pour la gestion forestière (augmentation des délais de régénération, altération de la conformation des jeunes arbres, écorçage), les relations entre cervidés et végétation forestière sont souvent limitées à la notion de dégât. Nos résultats suggèrent néanmoins que leurs effets, jugés négatifs par les forestiers, sont des éléments très structurants pour la végétation du sous-bois, et donc, on peut le supposer, pour l'ensemble des espèces associées (insectes, oiseaux...). Le cas d'école que constitue le Cynoglosse illustre le rôle des cervidés comme vecteur d'espèces. Ils assurent de manière très claire un rôle de régulation du développement des arbustes et des espèces sociales, permettant le



Figure 7 – (A) Les fleurs d'Anémone des bois sont consommées par les cervidés, son abondance est plus élevée en enclos qu'en exclos. (B) N'étant plus consommée par les cervidés la ronce se développe fortement à l'intérieur de l'enclos.

maintien de certaines espèces qui sinon disparaîtraient par manque de lumière.

Les cervidés s'imposent donc comme des ingénieurs écologiques suivant la définition avancée par JONES *et al.*<sup>5</sup> : « des organismes qui, directement ou indirectement, modulent la disponibilité en ressources pour d'autres espèces ». Les niveaux de leurs populations ont une influence nota-

ble sur l'intensité de leur action, niveaux aujourd'hui largement déterminés par les politiques cynégétiques.

Cependant, les enjeux de la gestion des écosystèmes forestiers dépassent largement le cadre de la richesse spécifique. Si l'absence de cervidés peut conduire à terme les écosystèmes vers des états dysfonctionnels, leur trop forte abondance peut compromettre la pérennité de l'état forestier. Il s'agit donc, pour le gestionnaire forestier, de tendre vers des équilibres raisonnables entre les bénéfiques écologiques que procurent les populations de cervidés et les pertes économiques qu'elles peuvent engendrer. ■

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> ALLAIN R., COMMEAU A., PICARD J.-F. [1978]. Étude des relations forêt-cervidés en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne). *Revue Forestière Française* **30** : 333-352.
- <sup>2</sup> BOULANGER V. [2010]. *Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen terme des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt*. Thèse Université Nancy 1 Henri Poincaré, 317 p.
- <sup>3</sup> CÔTÉ S.D., ROONEY T.P., TREMBLAY J.-P., DUSSAULT C., WALLER D.M. [2004]. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35** : 113-147.
- <sup>4</sup> GOSSELIN M., LAROUSSINIE O. (coord.) [2004]. *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Co-édition GIPECOFOR, Cemagref, Éditions Antony, 320 p.
- <sup>5</sup> JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M. [1994]. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69** : 373-386.

- <sup>6</sup> LICOPPE A. [2008]. Cervidés et biodiversité. *Forêt Wallonne* **94** : 3-17.
- <sup>7</sup> ROONEY T.P., WALLER D.M. [2003]. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **181** : 165-176.
- <sup>8</sup> ROONEY T.P., WIEGMANN S.M., ROGERS D.A., WALLER D.M. [2004]. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* **18** : 787-798.

VINCENT BOULANGER

vincent.boulanger@onf.fr  
Office National des Forêts,  
Département recherche  
et développement  
Boulevard de Constance  
F-77300 Fontainebleau

CHRISTOPHE BALTZINGER

christophe.baltzinger@cemagref.fr  
Cemagref

SONIA SAÏD

sonia.said@oncfs.gouv.fr  
ONCFS, CNERA Cervidés-sanglier

JEAN-LUC DUPOUEY

dupouey@nancy.inra.fr  
INRA – Université Nancy