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

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. 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**

UTILISATION, SÉLECTION ET PARTAGE DES RESSOURCES PAR LE CERF ET LE CHEVREUIL

DAVID STORMS – JEAN-LUC HAMANN – FRANÇOIS KLEIN

La comparaison des habitudes alimentaires du cerf et du chevreuil permet au forestier de mieux ajuster la gestion de ses peuplements afin d'éviter les dégâts qui peuvent l'être.

À l'heure actuelle, la nécessité de gérer conjointement les populations de cervidés et leurs habitats ne fait plus débat. Le but ultime de la gestion intégrée des populations et des habitats forestiers est de garantir, de façon durable, une adéquation entre :

- la disponibilité et la distribution spatiale des ressources alimentaires et de protection ;
- les effectifs des populations ;
- et les objectifs de gestion du milieu forestier : c'est la notion d'équilibre sylvo-cynégétique.

Dans cette optique, l'étude de l'écologie des cervidés, c'est-à-dire non seulement les relations entre les espèces et leurs habitats, mais également entre les différentes espèces, est indispensable à l'élaboration de méthodes de gestion intégrée efficaces.

À LA RECHERCHE D'UN ÉQUILIBRE ENTRE POPULATIONS DE CERVIDÉS ET MILIEU FORESTIER

Trois étapes sont essentielles à l'atteinte d'un équilibre sylvo-cynégétique. Premièrement, la définition d'objectifs de gestion forestière réalistes et cohérents avec

les conditions stationnelles doit permettre de cibler l'état d'équilibre à atteindre. Dans les forêts où la production ligneuse est l'objectif de gestion principal, l'équilibre recherché correspondra au maintien des populations de cervidés à des niveaux de densité économiquement supportables, en dessous desquels les populations ne remettent pas en question les objectifs économiques assignés à la forêt[9]. Ensuite, l'évaluation et le suivi de l'évolution des relations entre les populations et le milieu forestier doivent permettre de situer l'état actuel par rapport à l'état d'équilibre ciblé. À cette fin, différentes méthodes indiciaires ont été mises au point. Les indices de changements écologiques[7] sont des paramètres facilement mesurables qui répondent aux variations de densité relative des populations. Certains portent sur le développement des individus et de la flore qu'ils consomment, tandis que d'autres fournissent des informations sur l'évolution des effectifs des populations. Finalement, lorsque l'on a une idée, plus ou moins précise, de la situation actuelle des relations entre les populations et le milieu forestier et de la situation d'équilibre ciblée, il faut pouvoir décider d'actions à mener pour atteindre cet équilibre et le maintenir à long terme.

Les actions à mener pour atteindre un équilibre sylvo-cynégétique qui puisse satisfaire aux objectifs de gestion forestière sont de deux ordres. D'une part des actions sur les effectifs des populations de cervidés, d'autre part des actions sur la capacité d'accueil du milieu forestier pour ces populations. À ce point de vue, les études de la dynamique des populations et des relations entre ces populations et le milieu dans lequel elles évoluent sont indispensables ; elles permettent de décider, en connaissance de cause, des actions à mener et de proposer des méthodes de gestion efficaces pour mener ces actions. En particulier, l'étude de la sélection des ressources permet de prédire la façon dont les individus d'une population vont utiliser les ressources qui leur sont disponibles, et par là d'évaluer l'efficacité de méthodes de gestion destinées à améliorer la capacité d'accueil du milieu pour les cervidés.

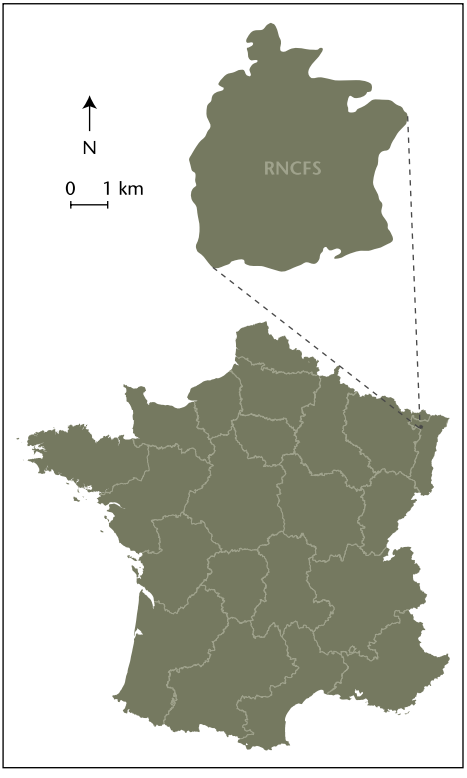
ÉTUDE DE L'UTILISATION, DE LA SÉLECTION ET DU PARTAGE DES RESSOURCES PAR LE CERF ET LE CHEVREUIL

La sélection des ressources correspond aux choix exprimés par un animal face aux ressources qui lui sont disponibles. Ces choix dépendent d'une part de contraintes propres à l'animal, qui déterminent les ressources auxquelles il est le mieux adapté et, d'autre part, de contraintes environnementales, qui déterminent la disponibilité des ressources. Lorsque deux espèces coexistent et utilisent les mêmes ressources, la disponibilité de ces ressources pour une espèce dépend de leur utilisation par l'autre espèce. Dans ce cas, si l'on veut pouvoir proposer des méthodes de gestion destinées à équilibrer la capacité d'accueil du milieu et les effectifs des populations, il faut s'intéresser aux relations interspécifiques et à la façon dont les espèces se « partagent » les ressources. L'étude des contraintes imposées à chaque espèce permet d'établir des prédictions quant à ce partage des ressources.

Nous allons nous intéresser ici à une contrainte particulière qui permet de différencier le cerf et le chevreuil : leur masse corporelle. Nous verrons quelles

sont les conséquences des différences de masse corporelle sur la sélection et le partage des ressources par ces deux espèces (masse moyenne en kilogramme[6] : cerf mâle 160,0, femelle 107,5 ; chevreuil mâle 27,7, femelle 26,7) et quels enseignements pratiques nous pouvons en tirer. Si l'on considère le domaine vital comme étant l'aire minimale contenant les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction d'un individu, l'écart de masse corporelle entre le cerf et le chevreuil, qui implique une différence d'exigences énergétiques, nous permet de prédire une variation importante d'aire du domaine vital entre ces deux espèces. La masse corporelle a également une influence déterminante sur les régimes alimentaires du cerf et du chevreuil. Les tissus végétaux consommés par les herbivores sont de qualité variable, notamment en fonction du type de cellules dont ils sont constitués. Les cellules végétales sont constituées d'un contenu cellulaire comprenant principalement des protéines et des sucres solubles directement assimilables par les herbivores et d'une paroi cellulaire composée de cellulose et d'hémicellulose digestibles uniquement par l'intermédiaire des micro-organismes du rumen. La paroi cellulaire représente donc un obstacle à la digestion. Les fibres, qui sont des cellules structurales aux parois épaisses et souvent lignifiées, constituent des tissus particulièrement difficiles à digérer pour les herbivores. Parmi les végétaux qui constituent l'alimentation des cervidés, les herbacées contiennent le moins de fibres, les graminées, les carex et bruyères en contiennent le plus, et les feuilles d'espèces ligneuses ou semi-ligneuses se situent entre ces deux extrêmes[3]. Chez les herbivores, le temps de rétention des végétaux dans l'appareil digestif, et donc l'efficacité de la digestion de la paroi cellulaire, augmente avec la masse corporelle des individus[2]. Le séjour plus long des végétaux dans le rumen rend par contre moins efficace la digestion du contenu cellulaire. Cette différence d'efficacité de la digestion, associée à la différence d'exigences énergétiques, signifie que le cerf est adapté à la consommation de végétaux riches en fibres et disponibles en grande quantité, tandis que le chevreuil est adapté à une alimentation moins fibreuse et peut consacrer plus de temps à la recherche de végétaux de qualité. Sur base de ces constatations, nous pouvons prédire que le régime alimentaire du cerf contiendra une proportion plus impor-

Figure 1 – Localisation de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de La Petite Pierre en France.



tante de végétaux riches en fibres et sera plus diversifié que le régime alimentaire du chevreuil.

Nous avons testé ces prédictions grâce à la récolte d'échantillons de contenu stomacal d'animaux prélevés à la chasse et au suivi par télémétrie GPS d'individus femelles des espèces cerf et chevreuil dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) de La Petite Pierre (figure 1). La forêt y est traitée en futaie régulière, avec des proportions de feuillus (hêtre principalement) et de résineux (épicéa, sapin, pin sylvestre et douglas) globalement semblables. Le passage de l'ouragan Lothar en décembre 1999 a détruit 480 hectares de peuplements (sur un total de 2 674 hectares), avec des trouées allant jusqu'à 50 hectares d'un seul tenant. La mise en lumière a favorisé le développement des espèces végétales héliophiles anémochores ou à banque de graines permanente[1], telles que les graminées et la ronce.

Notre étude a montré que les biches avaient un domaine vital annuel variant entre 150 et 350 hectares, tandis que celui des chevrettes variait entre 15 et 35 hectares (figure 2). Les régimes alimentaires des deux espèces se distinguent essentiellement par la consommation de graminées par le cerf et de ronce par le chevreuil. Pour les deux espèces, il existe une différence significative de composition du régime alimentaire entre l'hiver et le restant de l'année. En hiver, le cerf consomme principalement des graminées, de la ronce et des résineux (épicéa, sapin et pin) tandis que le chevreuil consomme principalement de la ronce, du sapin et du pin. Le restant de l'année, le cerf consomme principalement des graminées, des feuillus et de la ronce, tandis que le chevreuil consomme principalement de la ronce et des herbacées (figure 3). Le cerf a un régime alimentaire plus diversifié que celui du chevreuil tout au long de l'année et consomme toutes les plantes exploitées par le chevreuil, alors que celui-ci ne consomme pratiquement pas de graminées, qui constituent la base de l'alimentation du cerf[12]. Nous allons maintenant voir comment ces résultats peuvent être traduits en propositions de méthodes de gestion visant à atteindre un équilibre entre la disponibilité et la distribution spatiale des ressources, les effectifs des populations et les objectifs de gestion du milieu forestier.

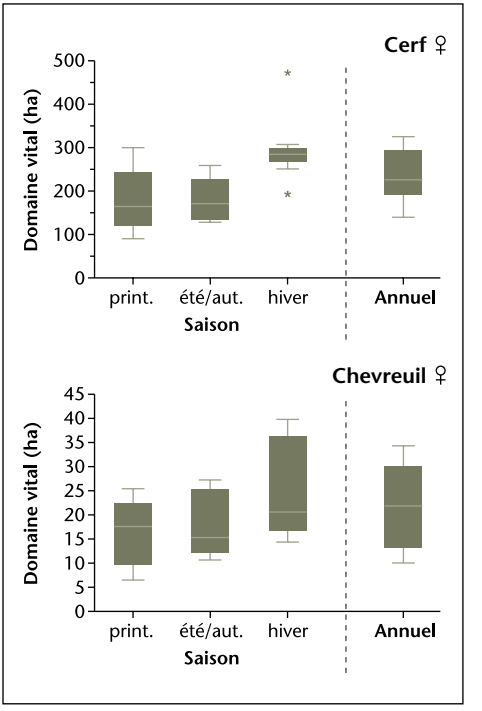


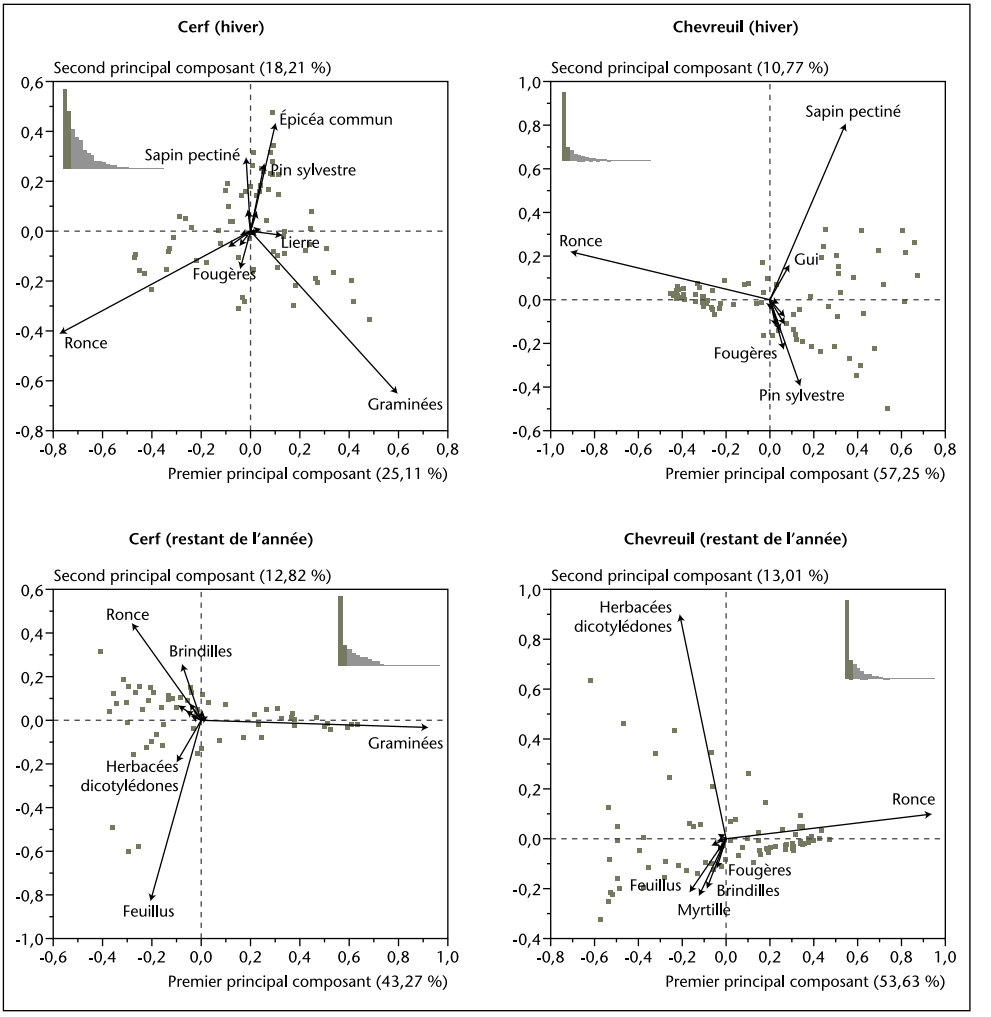
Figure 2 – Représentation en box-plots de l'aire des domaines vitaux saisonniers et annuels d'un échantillon de cerfs (n = 8) et de chevreuils (n = 10) femelles à La Petite Pierre (printemps : 16 avril-30 juin ; été/automne : 1er juillet-31 octobre ; hiver : 1er novembre-15 avril).

En milieu forestier à vocation de production ligneuse, la présence des cervidés doit être considérée comme une contrainte de gestion à intégrer à chaque étape de l'aménagement forestier[9]. Les actions de gestion intégrée des populations et du milieu forestier doivent viser, à l'échelle du massif forestier, l'augmentation et la régularisation dans le temps de la capacité d'accueil du milieu et, à l'échelle de l'unité de régénération, la réduction de la sensibilité des semis naturels ou artificiels aux dégâts d'abroutissement[8]. Il faut préciser que l'augmentation de la capacité d'accueil du milieu n'a pas nécessairement pour but de pouvoir accueillir des effectifs plus importants de cervidés, mais plutôt de minimiser l'impact de leur présence sur la rentabilité économique de la forêt. D'autre part, tout abroutissement d'un semis dans un peuplement en régénération ne constitue pas nécessairement un dégât à l'échelle du peuplement. Au sein d'un peuplement en régénération, le nombre de semis détruits par les cervidés est moins important que le nombre et la distribution spatiale des semis qui survivent et parviendront finalement au stade de la futaie, et l'appréciation des dégâts causés par les cervidés reste subjective si l'on a pas défini au préalable des objectifs de régénération auxquels les conditions actuelles du peuplement peuvent être comparées[10-11].

Dans les forêts traitées en futaie régulière, chaque stade de développement de la futaie présente des conditions particulières de disponibilité des ressources alimentaires et de protection. Les stades de semis et de fourré (tiges de 0,3 à 5 mètres de hauteur), par les conditions d'ensoleillement du sol qu'ils permettent, sont favorables au développement d'une végétation herbacée et semi-ligneuse et présentent donc une disponibilité de ressources alimentaires importante pour les cervidés. Les stades de fourré, gaulis (tiges de 3 à 6 mètres de hauteur et de 1 à 5 cm de diamètre) et perchis (tiges d'un diamètre inférieur à 20 cm), par la densité et la hauteur de végétation, présentent une disponibilité importante de ressources de protection. La futaie, à cause du peu de lumière qu'elle laisse pénétrer jusqu'au sol, présente un intérêt limité en termes de disponibilité des ressources alimentaires et de protection, et ce à plus forte raison dans le cas d'essences sciaphiles telles que le hêtre. Ce n'est qu'à partir de la coupe d'ensemencement, avec le développement progressif de la végétation au sol, que la disponibilité des ressources alimentaires et de protection recommencera à augmenter. Si l'on veut que les cervidés puissent trouver l'ensemble des ressources leur permettant de subvenir à leurs besoins sur des superficies correspondant à celles de leur domaine vital (10 à 35 hectares pour le chevreuil, 100 à 350 hectares pour le cerf, figure 2) et que la répartition spatiale des individus soit la plus homogène possible à l'échelle du massif forestier (afin d'éviter les surdensités relatives à l'échelle locale, en particulier dans les peuplements en régénération), il faudra que celui-ci se compose d'une mosaïque des différents stades de développement de la futaie. Dans la RNCFS de La Petite Pierre, la superficie des unités de gestion forestières (parcelles) varie entre 10 et 30 hectares. Il faudrait donc que l'aménagement forestier puisse garantir une variété de stades de développement de la futaie à l'échelle de la parcelle pour le chevreuil et

à l'échelle d'une dizaine de parcelles pour le cerf. L'obtention d'une variété de stades de développement sur une même unité de gestion est contraire à la définition de la futaie régulière. Le traitement en futaie irrégulière, par pieds d'arbres ou par parquets (surfaces pouvant aller de 1 hectare à 1 unité de gestion), peut permettre d'obtenir différents stades de développement de la futaie au sein d'une unité de gestion. Un massif forestier envisagé comme une hiérarchie de parquets, d'unités de gestion

Figure 3 – Représentation en biplots (%PCA, 1er plan factoriel) des régimes alimentaires du cerf et du chevreuil à La Petite Pierre, en hiver et le restant de l'année[12] (les vecteurs représentent les catégories alimentaires et les points représentent chacun un animal/rumen ; les catégories alimentaires dominantes dans le régime sont dispersées sur le plan factoriel, tandis que les catégories peu présentes dans les rumens sont concentrées autour de l'origine des axes).



et de groupes d'unités de gestion pourrait permettre d'augmenter la capacité d'accueil du milieu pour les populations de cervidés tout en assurant une répartition spatiale homogène des individus. Le massif forestier serait constitué d'un ensemble de groupes d'une dizaine d'unités de gestion au sein desquels certaines unités de gestion seraient traitées en futaie régulière et d'autres en futaie irrégulière par parquets. Au sein des unités de gestion traitées en futaie irrégulière, certains parquets pourraient être convertis en prairies, permettant le développement de graminées (qui constituent la base du régime alimentaire du cerf) et de végétation de lisière herbacée et semi-ligneuse (qui constitue la base du régime alimentaire du chevreuil). Dans un tel massif forestier, la diversité des stades de développement de la futaie à plusieurs échelles aurait également pour avantage de faciliter la régularisation de la capacité d'accueil du milieu dans le temps, permettant de maintenir une adéquation durable entre la disponibilité et la distribution spatiale des ressources, les effectifs des populations de cervidés et les objectifs de gestion forestière.

Pour réduire la sensibilité des peuplements en régénération aux dégâts de cervidés, il est nécessaire de rechercher un équilibre entre la disponibilité des ressources alimentaires et la disponibilité des ressources de protection[11], afin d'éviter la sédentarisation et la surdensité relative des cervidés dans ces peuplements et de « diluer » les semis de régénération dans une végétation d'accompagnement appétente. L'application de ces recommandations dépendra du contexte dans lequel la régénération est menée, en particulier des essences d'arbre à régénérer et de la sélectivité alimentaire des espèces de cervidés en présence. Sur notre site d'études, les essences présentant des difficultés de régénération sont le chêne et le sapin. Le chêne a l'avantage de n'être consommé par les cervidés qu'en période de végétation, ce qui signifie qu'il peut bénéficier de l'effet de dilution offert par la présence d'une végétation d'accompagnement. Cependant, c'est une essence héliophile[13] qui tolère mal la concurrence de la végétation d'accompagnement pour la lumière. Le sapin a l'avantage d'être une essence sciaphile au stade juvénile[13], qui supporte relativement bien la présence d'une végétation d'accompagnement, mais il est consommé principalement en hiver, lorsque cette végétation d'accompagnement est peu disponible. Le sapin peut en outre souffrir de la concurrence de l'épicéa[4-5], qui est héliophile tolérant au stade juvénile[13], a une croissance verticale plus rapide que celle du sapin et est moins sensible à l'abroutissement. La concurrence avec l'épicéa est exacerbée en hiver par la sélectivité alimentaire du chevreuil, qui consomme essentiellement le sapin, alors que le cerf ne semble pas montrer de sélectivité parmi les essences résineuses.

À ces difficultés de régénération liées aux caractéristiques du chêne et du sapin s'ajoutent celles liées aux conditions de régénération engendrées par le passage de l'ouragan Lothar. La présence d'une végétation adventice très dense dans les trouées provoquées par l'ouragan et l'absence de semenciers rendent la régénération du chêne particulièrement difficile. Celui-ci est régénéré artificiellement par plantation après gyrobroyage de la végétation adventice. Ces conditions rendent les semis très sensibles à l'abroutissement, et les parcelles en régénération sont pour cette raison entourées de clôtures. Ce mode de régénération a pour inconvé-

nient de priver les cervidés d'une partie des ressources alimentaires et de protection offertes par la végétation adventice. Si le chêne ne peut être régénéré qu'après élimination de la végétation adventice, il est probable que les semis devront toujours être protégés par une clôture. Il est cependant possible de diminuer l'emprise de la surface en régénération clôturée sur la végétation adventice en installant des enclos de petite taille protégeant chaque îlot de plantation, mais le coût d'une telle pratique reste bien sûr à évaluer. Le sapin est quant à lui régénéré naturellement, le plus souvent dans des parcelles protégées par une clôture. L'augmentation considérable de la disponibilité de la ronce suite au passage de l'ouragan Lothar devrait permettre, par un effet de dilution, de régénérer le sapin sans protection, en effectuant un dépressage des semis d'épicéa dans les parcelles où leur développement empêche la croissance des semis de sapin. Les semis de sapin peuvent également être protégés individuellement, si nécessaire, par badigeonnage de la pousse terminale avec un mélange d'huile de pin et de résines (FCH).

Enfin, il faut souligner le rôle ambigu de la ronce comme végétation d'accompagnement des semis de régénération. La ronce constitue une ressource alimentaire clé pour les cervidés, en particulier pour le chevreuil en période hivernale. Sa structure verticale et horizontale en fait également une ressource de protection très attractive pour le chevreuil. Les feuilles de ronce, lors d'années climatiques normales, restent appétentes pour les cervidés tout au long de l'hiver, jusqu'au redémarrage de la végétation au printemps. Certaines années, après un été chaud et sec suivi d'une pluviométrie normale à forte en automne, il y a un redémarrage de la végétation. Les premières gelées fortes peuvent alors provoquer une brûlure et un dessèchement rapide des feuilles de ronce, les rendant inappétentes pour les cervidés[14]. Les ronciers établis dans des parcelles totalement ouvertes sont particulièrement sensibles au gel, mais également à la sécheresse estivale[14]. Ces constatations ont des implications importantes en termes de sensibilité des peuplements en régénération. Les ronciers, par leur disponibilité comme ressource alimentaire pour les cervidés en hiver, constituent une végétation d'accompagnement « idéale » de la régénération du sapin. Cependant, la sensibilité au gel peut résulter, certaines années, en une diminution rapide de leur disponibilité alimentaire, alors que même défeuillés leur disponibilité comme ressource de protection reste élevée. Cela risque de provoquer un déséquilibre entre l'offre alimentaire et l'offre de protection qui aura pour résultat d'augmenter la vulnérabilité des semis d'essences commerciales. Il paraît donc important de favoriser l'installation et de maintenir des ronciers abrités sous un peuplement, protégés des variations climatiques, qui permettent d'assurer une disponibilité alimentaire pour les cervidés tout au long de l'hiver. En forêt irrégulière par parquets, dont nous avons discuté plus haut, de tels ronciers abrités peuvent se développer en lisière des parquets maintenus ouverts ou convertis en prairies.

Ces quelques propositions de méthodes de gestion forestière intégrée visent à montrer l'intérêt de l'étude des relations entre les cervidés et le milieu forestier, et en particulier du partage des ressources par le cerf et le chevreuil, comme outils permettant de décider d'actions à me-

ner pour tendre vers un équilibre sylvo-cynégétique durable dans les forêts à vocation de production ligneuse. ■

BIBLIOGRAPHIE

[1] DEGEN T., DEVILLEZ F., JACQUEMART A.-L. [2005]. Gaps promote plant diversity in beech forests (*Luzulo-Fagetum*), North Vosges, France. *Annals of Forest Science* **62** : 429-440.

[2] DEMMENT M.W., VAN SOEST P.J. [1985]. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *The American Naturalist* **125** : 641-672.

[3] GONZALEZ-HERNANDEZ M.P., SILVA-PANDO F.J. [1999]. Nutritional attributes of understory plants known as components of deer diets. *Journal of Range Management* **52** : 132-138.

[4] HEUZÉ P., SCHNITZLER A., KLEIN F. [2005]. Consequences of increased deer browsing in winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains : implications for forest management. *Annals of Forest Science* **62**, 175-181.

[5] HEUZÉ P., SCHNITZLER A., KLEIN F. [2005]. Is browsing the major factor of silver fir decline in the Vosges Mountains of France ? *Forest Ecology and Management* **217** : 219-228.

[6] LOISON A., GAILLARD J.-M., PÉLABON C., YOCCOZ N.-G. [1999]. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates ? *Evolutionary Ecology Research* **1** : 611-633.

[7] MORELLET N., GAILLARD J.-M., HEWISON A.J.M., BALLON P., BOSCARDIN Y., DUNCAN P., KLEIN F., MAILLARD D. [2007]. Indicators of ecological change : new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* **44** : 634-643.

[8] NORMANT P., BALLON P., KLEIN F. [2004]. À propos de l'équilibre sylvo-cynégétique et des moyens de l'obtenir. ONF, *Rendez-Vous techniques* **6** : 14-18.

[9] NORMANT P., ROCQUENCOURT A. [2004]. Pour une meilleure prise en compte des cervidés dans l'aménagement forestier : proposition d'une démarche prospective. ONF, *Rendez-Vous techniques* **6** : 45-49.

[10] REIMOSER F., ARMSTRONG H., SUCHANT R. [1999]. Measuring forest damage of ungulates : what should be considered. *Forest Ecology and Management* **120** : 47-58.

[11] REIMOSER F., GOSSOW H. [1996]. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the sylvicultural system. *Forest Ecology and Management* **88** : 107-119.

[12] STORMS D., AUBRY P., HAMANN J.-L., SAÏD S., FRITZ H., SAINT-ANDRIEUX C., KLEIN F. [in press]. Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red and roe deer. *Wildlife Biology*.

[13] WEISSEN F. [1991]. *Le fichier écologique des essences, tome 2*. Ministère de la Région Wallonne, Groupe interuniversitaire FUSAGx, UCL, ULB, ULg, Namur, Belgique.

[14] WEHRLEN, comm. pers.

DAVID STORMS

dbfstorms@yahoo.fr

JEAN-LUC HAMANN

FRANÇOIS KLEIN

Centre National d'Études
et de Recherche Appliquée
Cervidés-Sanglier,
Office National de la Chasse
et de la Faune Sauvage,

1, place Exelmans
F-55000 Bar-le-Duc