

DK 530 327

BA TH1304



Université Montpellier II  
Sciences et Techniques du Languedoc  
Place Eugène Bataillon  
34095 MONTPELLIER Cedex 5

CIRAD-EMVT  
TA 30 / B  
Campus International de Baillarguet  
34398 MONTPELLIER Cedex 5

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

---

**DIPLÔME D'ÉTUDES SUPÉRIEURES  
SPÉCIALISÉES  
PRODUCTIONS ANIMALES EN RÉGIONS  
CHAUDES**

---

**SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE**

**INTERACTIONS ONGULÉS-FORÊTS :**  
Conséquences sur les forêts et leurs  
dynamiques

*par*

*Catherine Perrier*



Année universitaire 2004-2005

**BA  
TH1304**

CIRAD



\*000073174\*

## Résumé

L'homme a diminué la pression des prédateurs naturels des ongulés contribuant ainsi à la prolifération de ces animaux. Dans le même temps, les exigences de conservation des forêts, mais aussi la sensibilité des indicateurs, ont augmenté, ce qui a contribué à mettre en exergue l'impact des ongulés sur la forêt. Une conférence internationale sur le sujet s'était tenue aux Pays Bas en 1995. Toutefois, les connaissances évoluant, une nouvelle conférence internationale a eu lieu à Davos, en Suisse, en 2001 afin de faire le point sur la situation. Cela montre l'actualité du sujet et l'importance qu'il revêt pour la gestion des milieux forestiers dans le monde. Ce document présente une vue générale des connaissances publiées sur le sujet.

Les impacts des ongulés portent tout à la fois sur les arbres au niveau individuel en induisant des retards de croissance par exemple, et sur la forêt, c'est-à-dire les populations avec des répercussions au niveau des défenses mises en place et des espèces dominantes. Les ongulés ne se contentent pas d'affecter les arbres mais ils ont aussi un impact sur les autres espèces de la chaîne trophique, par exemple en diminuant la ressource utilisée par une autre espèce d'herbivore. Déterminer les impacts des ongulés suppose de disposer de paramètres observables ou mesurables sur les arbres mais aussi de connaître la densité de population d'ongulés. La méthode la plus employée est l'exclusion des ongulés par la mise en place de barrières. Cela permet de mettre en évidence sur le long terme les conséquences de l'abrutissement par les ongulés. Toutefois, comprendre la dynamique forestière demande des outils eux aussi dynamiques : la modélisation a ici un rôle important à jouer. Il est aussi possible, et utile, d'étudier le passé et de reconstruire des situations grâce notamment à la dendrochronologie et à la paléoécologie.

En fait, bien que les ongulés aient bien un impact sur la forêt, il reste difficile de le quantifier mais aussi de généraliser les conclusions disponibles. De plus, les études portent principalement sur les forêts tempérées et les cervidés. Les expériences à venir devraient permettre de comprendre plus en profondeur les mécanismes en jeu. De plus, il semble approprié de passer à une approche multifactorielle afin de mieux rendre compte de la complexité des situations naturelles.

Mots clefs : ongulés, herbivorie, forêts, dynamique forestière

## Table des matières

Résumé .....	i
Table des matières.....	ii
Table des illustrations .....	iii
Introduction .....	1
I. Quels sont les impacts des ongulés sur la forêt et la dynamique forestière ? .....	2
A. Impacts ou dégâts ? .....	2
B. Des impacts directs .....	3
1) <i>Des effets à court terme sur les individus</i> .....	3
2) <i>Des effets à long terme et sur les populations</i> .....	7
C. Des impacts indirects .....	9
1) <i>Modification de la chaîne alimentaire</i> .....	9
2) <i>Modification de l'habitat</i> .....	10
II. Les méthodes mises en œuvre pour étudier les impacts .....	11
A. Méthodes non expérimentales .....	11
B. Méthodes expérimentales.....	12
1) <i>Des simulations</i> .....	12
2) <i>Exclusion des ongulés</i> .....	13
3) <i>Autres méthodes</i> .....	15
C. Quelques indicateurs .....	15
III. Appréhender l'interaction ongulé – forêt sur le long terme .....	16
A. Connaître les dynamiques passées : la dendrochronologie et la paléoécologie	16
B. Les modélisations .....	19
1) <i>Pourquoi modéliser ?</i> .....	19
2) <i>Des exemples de modélisations</i> .....	20
C. Limites .....	21
Conclusion.....	22
Bibliographie .....	24

## Table des illustrations

### Figures

Figure 1 Les principales origines des dégâts sur les forêts (adapté de Reimoser, in Reimoser 2003).....	3
Figure 2 Des pins sylvestre ( <i>Pinus sylvestris</i> ) sur sol pauvre de sédiments alluviaux soumis à une forte pression d'herbivorie par une importante population d'élan (Alces alces) depuis de nombreuses années en Suède (photo de Danell in Danell <i>et al.</i> , 2003) .....	6
Figure 3 Modèle conceptuel du processus de dynamique forestière et les principaux facteurs en jeu (adapté de Sage <i>et al.</i> , 2003).....	7
Figure 4 Barrière d'exclusion des cerfs sika ( <i>Cervus nippon</i> ) en Nouvelle Zélande, peu de régénération à l'extérieur (Husheer <i>et al.</i> , 2003) .....	14

### Tableaux

Tableau 1 Changements d'espèce d'arbre dominante induits par l'herbivorie des cerfs dans des forêts boréales et tempérées (Côté <i>et al.</i> , 2004).....	6
Tableau 2 Impacts documentés des activités alimentaires des ongulés sur des plantes vasculaires de forêt (Rooney et Waller, 2003) .....	9
Tableau 3 Comparaison des hypothèses sur les forêts anciennes (adapté de Bradshaw <i>et al.</i> , 2003) .....	18

Référence des figures de la page de garde, de haut en bas et gauche à droite :

Antilope girafe, [www.abri-photos.com.fr/kenya/](http://www.abri-photos.com.fr/kenya/)

Élan, [www.ausbonsargent.org](http://www.ausbonsargent.org)

Chevreuil, [www.geml.fr](http://www.geml.fr)

## Introduction

Suite à des actions humaines, le nombre d'animaux prédateurs a diminué, l'utilisation du paysage a changé et les conduites du bétail ont évolué. De ce fait, les populations d'ongulés (mammifères dont la dernière phalange des doigts est protégée par un étui corné) sauvages ont explosé au niveau local ou régional dans de nombreuses zones, bien que, dans d'autres, ces mêmes espèces soient menacées ou aient disparues (Weisberg et Bugmann, 2003). Cette augmentation de la densité de population provoque des changements dans la composition floristique des secteurs affectés et des problèmes de régénération forestière ainsi que l'apparition de conflits avec les humains et le bétail. En effet, les ongulés sont des herbivores, c'est-à-dire qu'ils consomment des végétaux verts. Dans ce document, le terme « herbivorie » fait référence à ce comportement. On distingue toutefois les herbivores païsseurs, c'est-à-dire consommant uniquement de l'herbe des brouteurs consommant à la fois de l'herbe et d'autres végétaux comme les feuilles des arbres.

Faire face à la pression croissante des ongulés suppose de mieux comprendre leurs impacts mais aussi les réponses des arbres. Différentes questions se posent (Weisberg et Bugmann, 2003) :

1. Comment mieux comprendre et intégrer les effets directs et indirects des ongulés sur les écosystèmes ?
2. Comment la compréhension à petite échelle du comportement alimentaire des ongulés peut permettre de prédire les conséquences à long terme de l'herbivorie sur une plus grande échelle de végétation ?
3. Comment peut-on envisager sur le long terme les effets des ongulés sur la dynamique forestière ?

La plupart des recherches portent sur les forêts tempérées d'Europe et d'Amérique, et porte sur les cervidés. En effet, cette famille est présente dans beaucoup de pays car elle occupe de nombreux habitats et les populations croissent de façon importante du fait d'un taux de reproduction des animaux important (Rooney et Waller, 2003). Toutefois, les impacts des ongulés sur les forêts des pays du sud et sur les savanes ne sont pas négligeables (Fritz, 1995, Styles et Skinner, 2000). Les cervidés sont des herbivores mixtes, consommant des ligneux en période hivernale, lorsque les ressources sont limitées. De même, la majorité des ongulés utilisent les ressources ligneuses lorsque leur aliment principal est moins abondant voire inaccessible.

Dans ce document, nous présenterons tout d'abord les différents types d'impacts des ongulés sur la forêt, que ce soit au niveau direct ou indirect et tant sur le court et le long terme. Puis, dans une seconde partie, nous aborderons les méthodes existantes permettant d'étudier les interactions entre les ongulés et la forêt, en distinguant les méthodes expérimentales des méthodes non expérimentales. Enfin, la troisième partie aborde plus spécifiquement les modélisations, avec trois exemples.

## I. Quels sont les impacts des ongulés sur la forêt et la dynamique forestière ?

Les ongulés interagissent fortement avec les plantes, affectant directement leur distribution et leur abondance. Ils jouent le rôle d'herbivore clef et leurs impacts sont à la fois directs et indirects sur l'écosystème, c'est-à-dire tant sur les plantes que sur la faune (Rooney et Waller, 2003). Il va de soit que plus la densité d'ongulés est importante, plus les impacts sont forts. Bien que les ongulés aient des effets positifs sur la végétation en dispersant les graines et en créant des zones fertiles grâce à leurs déjections, nous nous intéresserons ici uniquement aux effets négatifs des ongulés sur la forêt, qui sont plus étudiés et d'importance tant pour la gestion des forêt que pour la gestion des populations animales.

### A. Impacts ou dégâts ?

Des études mettent en évidence que les impacts des cervidés ainsi que le degré de dégradation sont fortement corrélés à la sensibilité des forêt aux dégâts, alors que la population de cervidé joue un rôle mineur (Reimoser, 2003). En effet, quand estimer que l'effet des ongulés est un dégât et donc néfaste ? Le plus souvent, on passe d'une définition à l'autre, d'un mot à l'autre lorsqu'il y a des intérêts contraires sur un site donné, par exemple entre des conservationnistes, des chasseurs et des forestiers. Les ongulés interagissent de plusieurs façons avec la forêt et les arbres, et bien qu'un abrutissement intense conduise le plus souvent à une faible régénération des arbres de l'espèce concernée, entraînant de ce fait un changement de la composition floristique de la forêt, cela n'implique pas nécessairement que ce soit un mal pour la forêt. Pour un forestier, il s'agira de dégât si les ongulés entraînent une diminution de la croissance des arbres, un amoindrissement de la valeur économique de la forêt, une instabilité et une réduction de la diversité spécifique (Reimoser, 2003). À l'inverse, les ongulés ont un impact positif en améliorant la valeur économique de la forêt grâce à leur consommation sélective d'espèces indésirables, mais aussi en favorisant la germination, en assurant la dispersion des graines, etc. Il est aussi plus facile de mettre en évidence des dégâts dans une forêt exploitée pour son bois que dans une zone protégée, du fait du passage régulier des hommes et du contrôle des ligneux qui est effectué.

Lorsque l'on identifie des dégâts dans une zone, il est important de déterminer quelle en est la cause. Est-ce vraiment dû à la population d'ongulé ou bien les dégâts ne sont-ils visibles que suite à un changement de gestion ? La figure 1 présente les différentes origines possibles des dégâts observés dans une forêt.

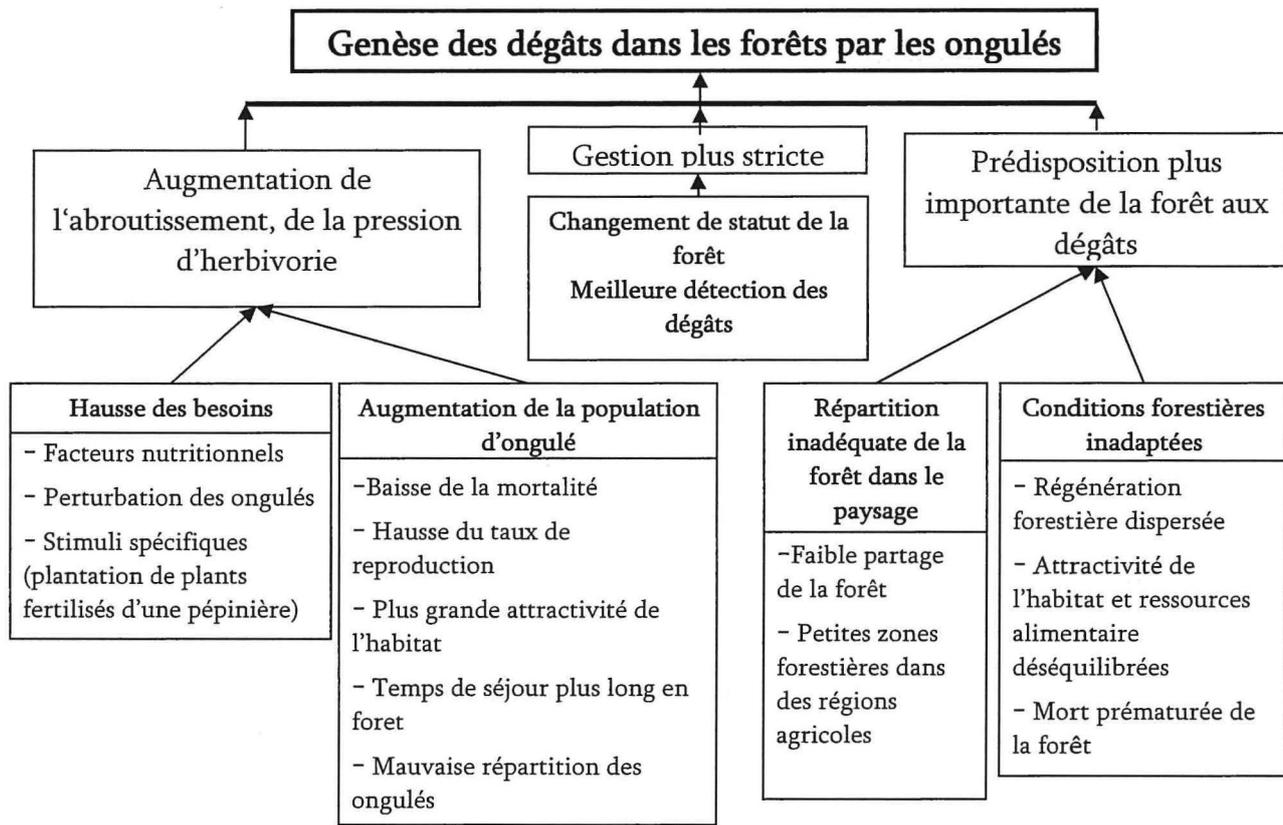


Figure 1 Les principales origines des dégâts sur les forêts (adapté de Reimoser, in Reimoser 2003)

Cette figure montre bien que les dégâts observés sur la forêt sont dus à des causes plus variées que la simple pression d'herbivorie. Avant de s'intéresser aux herbivores et ongulés, il convient donc de considérer les autres sources possibles, plus facilement étudiables. Si l'on détermine ensuite que le problème provient bien d'une augmentation de la pression d'herbivorie, cela peut provenir soit d'une augmentation des besoins des ongulés présents sans augmentation de la densité de population, soit d'une véritable augmentation de la population, soit d'un changement dans la structure de la forêt entraînant une plus grande vulnérabilité aux ongulés (Reimoser, 2003).

## B. Des impacts directs

### 1) Des effets à court terme sur les individus

Danell *et al.* (2003) proposent de distinguer deux niveaux d'organisation dans les populations végétales : les « modules » et les « gènes ». Les « modules » correspondent aux branches et bourgeons que l'arbre développe et son aspect général (forme), alors que les « gènes » portent sur le nombre et la distribution des arbres. L'abroustissement par les ongulés agit directement sur ces deux niveaux.

#### ⊙ Action au niveau « module »

Les ongulés se nourrissent souvent sur les arbres en période hivernale. Ils consomment alors les feuilles des sempervirents et les bourgeons dès que ceux-ci sont présents. Cela a un fort impact sur le développement ultérieur de l'arbre. Celui-ci dispose alors de moins de rameaux, donc peut développer moins de feuilles. La consommation des bourgeons terminaux maintient les arbres plus longtemps accessibles aux grands herbivores (Homolka et Heroldová, 2003). Les sempervirents disposent de moins d'azote disponible et leur croissance est affectée de façon plus importantes que les caducs qui sont à même de compenser la perte de quelques bourgeons plus facilement (Danell *et al.*, 2003). En effet, il semble que la croissance des arbres caducs soit plus modulable que celle des sempervirents.

Renaud *et al.* (2003) ont démontré que les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) consomment les feuilles qui sont à la hauteur de leur épaule. Cela implique que les branches au dessus de ce niveau sont naturellement protégées (Palmer *et al.*, 2003) mais aussi que les branches à cette hauteur optimale sont soumises à une intense consommation, pouvant aller jusqu'à la consommation complète. S'il s'agit d'un arbrisseau dont la taille correspond à la hauteur de l'épaule du cerf, alors sa croissance est ralentie, il ne peut se développer normalement. Ainsi, selon Siipilehto et Heikkilä (2005), la hauteur moyenne des diverses espèces d'arbres est moindre lorsqu'il existe une pression d'herbivorie par les élans en Finlande par rapport à une situation où les herbivores sont exclus. Les espèces les plus consommées (sorbier, tremble et saule) atteignent 103 cm en moyenne lorsque les élans sont présents alors que la taille moyenne est de 152 cm en l'absence d'élans. Néanmoins, lorsque la pression d'herbivorie n'est pas trop forte et qu'aucune autre lésion n'est présente et se maintient, alors le retard de croissance ne dure en général qu'une saison (Reyes et Vasseur, 2003). De plus, l'impact de la défoliation est compensé et la perte en taille ne correspond pas à la perte de feuillage subie (Van Hees *et al.*, 1996).

Selon Styles *et al.* (2000), la forme buissonnante des mopanes (*Colophospermum mopane*) au Botswana est due à la consommation par les éléphants et les antilopes des rameaux en saison sèche. L'abroustissement provoque aussi un bourgeonnement précoce. Ainsi, certaines espèces réagissent positivement à l'herbivorie et deviennent un aliment essentiel pour la survie des animaux. Les élans au Canada montrent aussi une préférence pour les mêmes espèces voire les mêmes arbres année après année (Danell *et al.*, 2003). Dans certaines forêts des Pays Bas (Van Hees *et al.*, 1996), les bouleaux, chênes et hêtres développent des formes d'arbrisseau plus compactes avec une proportion plus faible de grande branche et une biomasse foliaire plus faible. Cette forme favorise l'abroustissement pendant plus d'années que la forme naturelle des arbrisseaux des espèces citées. Il semble que ce soit l'action des ongulés qui favorise le développement de ces formes.

### Ⓢ Action au niveau « gène »

Les ongulés peuvent favoriser la germination tout en entraînant une plus forte mortalité des plants (Danell *et al.*, 2003). En effet, les ongulés créent des sites de germination mais leur piétinement tasse le sol. Van Hees *et al.* (1996) démontrent aussi que le broutage provoque la mort des plants de bouleaux, chênes et hêtres, et ce en fonction de l'abondance. Notons toutefois que la situation qu'ils étudient correspond à une forte densité d'ongulés. La mortalité est principalement liée à l'âge ou à la taille. Aussi les jeunes ou petits plants survivent moins bien au broutage que les plants plus âgés ou plus grands. Lorsque la densité d'ongulé est forte, la mortalité des plants augmente. Les années où la population d'ongulé décline, la survie des plants augmente. Ces fluctuations dans la population d'ongulé se reflètent donc dans la structure des classes d'âge des arbres (Danell *et al.*, 2003). Par exemple, une étude menée au Massachusetts a démontré que tous les pins blancs dataient de la période entre 1800 et 1880. Après 1900, il semble que l'intensification du broutage par les cervidés a entraîné une chute importante de la survie des plants (Abrams *et al.*, 2000, cité dans Danell *et al.*, 2003).

Un autre impact des ongulés porte sur la qualité du bois. Dans une forêt exploitée pour son bois, ceci est un point important à considérer. Certaines espèces, comme l'élan et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) arrachent l'écorce des troncs. Ce comportement n'est toujours pas expliqué néanmoins, il a pour conséquence de salir le bois, de former des cals et de favoriser le pourrissement du bois (Danell *et al.*, 2003). De plus, les animaux piétinent les arbrisseaux lorsqu'ils se déplacent ou se couchent. Cela est surtout vrai pour les mégaherbivores (herbivores de plus d'une tonne) comme les éléphants, ou les hippopotames, mais si la densité de population est importante, ce facteur n'est pas à négliger dans le cas de cervidés.

Enfin, comme les ongulés se nourrissent principalement sur certaines espèces, diminuant ainsi leur abondance, les espèces non consommées sont plus fréquentes (Danell *et al.*, 2003). Il peut s'agir simplement d'un changement dans la distribution relative d'une espèce d'arbre. Par exemple, dans le Newfoundland, la forte pression d'herbivorie exercée par les élans a conduit au remplacement des sapins *Abies balsamea* par des épicéas blancs *Picea glauca*, espèces qui sont normalement co-dominantes. Ces changements dans la composition de la forêt ont des impacts importants sur le long terme par des effets en cascade. Toutefois, l'herbivorie des ongulés n'entraîne pas la disparition d'espèces mais uniquement une baisse de leur abondance, parfois importante comme c'est le cas pour l'if du Canada (*Taxus baccata*) soumis depuis plusieurs décennies à la pression des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Allison, 1990, cité dans Danell *et al.*, 2003). Le tableau 1 présente quelques exemples de changement dans la composition des forêts suite à l'abroustissement par les cervidés.

Espèce anciennement dominante	Nouvelle espèce dominante
Sapin <i>Abies balsamea</i>	Épicéa blanc <i>Picea glauca</i>
Bouleau <i>Betula</i> spp.	Épicéa de Norvège <i>Picea abies</i>
Pruche <i>Tsuga canadensis</i>	Érable <i>Acer saccharum</i>
Divers bois durs	Cerisier <i>Prunus serotina</i>
Chêne <i>Quercus</i> spp.	Système de type savane
Pin sylvestre <i>Pinus sylvestris</i>	Bois durs et épicéa de Norvège <i>Picea abies</i>

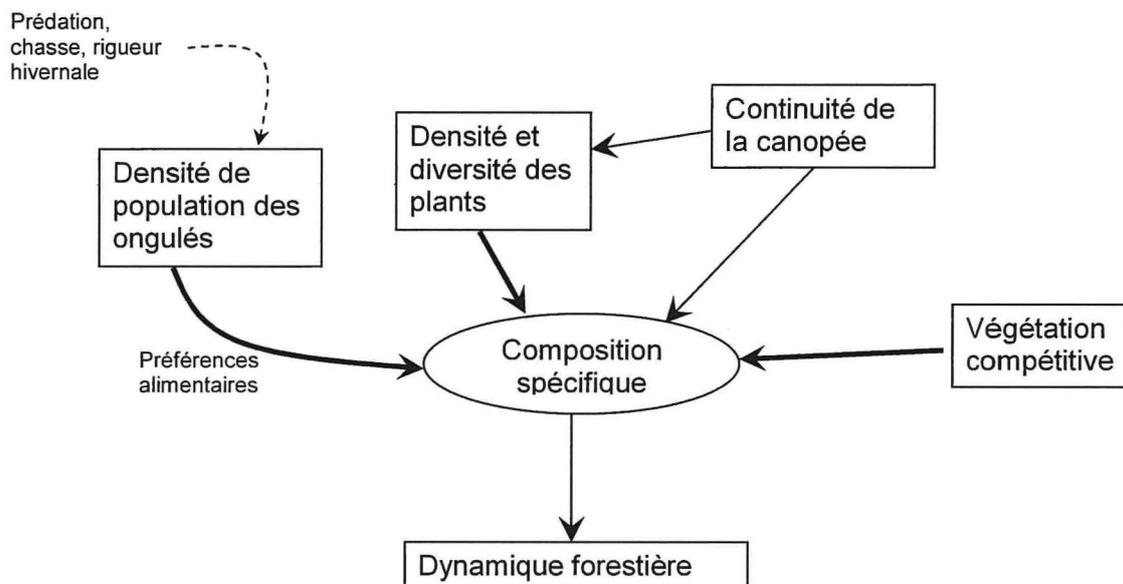
Tableau 1 Changements d'espèce d'arbre dominante induits par l'herbivorie des cervidés dans des forêts boréales et tempérées (Côté *et al.*, 2004)



Figure 2 Des pins sylvestre (*Pinus sylvestris*) sur sol pauvre de sédiments alluviaux soumis à une forte pression d'herbivorie par une importante population d'élans (*Alces alces*) depuis de nombreuses années en Suède (photo de Danell in Danell *et al.*, 2003)

## 2) Des effets à long terme et sur les populations

Les modifications au niveau des espèces présentes ont de graves conséquences pour l'écosystème si les arbres ont des caractéristiques différentes, c'est-à-dire si un arbre fixateur d'azote est remplacé par un arbre qui ne l'est pas ou si une espèce sempervirente est remplacée par une espèce caduque (Danell *et al.*, 2003). Les changements vont porter alors non seulement sur les arbres mais aussi sur la végétation de la strate inférieure et par conséquent, sur la faune qui y vit, point qui sera abordé ultérieurement dans ce texte. Mais les conséquences portent aussi sur la dynamique et la succession en œuvre dans la forêt. Ainsi que le montre la figure 3, la dynamique forestière est un phénomène complexe soumis à l'influence de nombreux facteurs.



**Figure 3** Modèle conceptuel du processus de dynamique forestière et des principaux facteurs en jeu (adapté de Sage *et al.*, 2003)

Selon Palmer *et al.* (2003), le succès de la régénération naturelle des forêts, et donc le maintien de la dynamique naturelle, dépend majoritairement de l'équilibre entre la croissance des plants et la pression d'herbivorie, surtout sur les bourgeons terminaux. Il apparaît néanmoins que l'impact des ongulés via la défoliation est souhaitable dans certaines limites : la totale absence d'ongulé induit certes une restauration rapide de la forêt et des successions naturelles d'espèces mais aussi une croissance importante de la végétation du sol, qui devient aussi moins variée (Palmer et Truscott, 2003). Une utilisation modérée de la forêt de chênes par les ongulés semble donc nécessaire pour leur restauration. Il ressort donc que vouloir gérer la forêt et sa restructuration en éliminant les ongulés n'est pas une solution. En fait, l'abrutissement par les ongulés est à la fois un moyen de diminuer la dynamique

naturelle de la forêt et une action positive sur la diversité forestière en aménageant des clairières et en diminuant l'ombrage dû à la canopée (Partl *et al.*, 2002). Cependant, l'impact des ongulés est à moduler en fonction de l'espèce d'arbre considérée et du stade de succession de la forêt (Partl *et al.*, 2002). En effet, les arbres pionniers des successions ont une croissance rapide et se retrouvent donc rapidement hors d'atteinte pour les chevreuils alors que les stades ultérieurs se composent d'arbres à croissance plus lente donc plus sensibles à la défoliation causée par les ongulés.

Rooney (2001) a mené de nombreuses expériences sur l'impact du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) dans les forêts d'Amérique du Nord et il a démontré que les ongulés consommaient les aiguilles des plants de pruche (*Tsuga canadensis*) et que les arbres ne se renouvelaient plus localement, et ce principalement à cause de la pression exercée par les cerfs de Virginie. De même pour les cèdres dans la même forêt. Un autre exemple du rôle de l'abroustissement sur la dynamique forestière est donné par Heroldová *et al.* (2003). Dans les forêts d'épicéas d'Europe Centrale, le sorbier (*Sorbus aucuparia*) est une espèce pionnière importante. Elle assure la stabilité de l'écosystème et la succession naturelle des espèces en fournissant aux épicéas les conditions favorables pour leur développement. Mais la population de cerf élaphe (*Cervus elaphus*) augmente dans les forêts de République Tchèque. Les cerfs élaphe cassent les branches des sorbiers pour se nourrir des feuilles terminales, plus riches du point de vue nutritif. En plus de perturber le développement des plants de sorbier, l'abroustissement bloque le processus de régénération et déstabilise l'écosystème.

Il est intéressant de noter que ces modifications au niveau de certaines espèces d'arbres entraînent des changements sur la totalité de la strate herbacée. Ainsi, sur les sites de Heart Content (Pennsylvanie) et de Piney Point (Wisconsin), les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) affectent de nombreux taxons : de 48 à 81% des espèces de la strate herbacée ont disparu en quelques décennies (Rooney, 2001). Notons toutefois que les graminées et les fougères sont les espèces les plus susceptibles de résister à une forte herbivorie. En effet, lorsque la population locale de cervidés augmente dans une forêt mixte de conifères et d'arbres caducs (donc que la pression par abroustissement augmente), la diversité de la strate herbacée diminue, tandis que les herbacées, fougères et joncs se développent et deviennent dominants (Rooney, 2001).

Enfin, les ongulés, par la consommation d'espèces particulières, favorisent la mise en place de défenses chimiques chez celles-ci, en particulier chez les conifères. En fait, les arbres qui, génétiquement, produisent des toxines sont peu consommés donc sélectionnés. Vourc'h a étudié deux forêts de thuya géant (*Thuja plicata*), l'une soumise à l'action de cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus sitkensis*) depuis des décennies, l'autre pour laquelle l'introduction des cerfs à queue noire est plus récente (Vourc'h, 2001). Dans sa thèse, elle démontre que les arbres qui ne sont pas soumis à la pression des cerfs à queue noire n'ont pas ou peu de défenses chimiques alors que les arbres soumis à l'abroustissement des cerfs à queue noire produisent des terpènes. Il

semble que la mise en place de défenses chimiques soit moins coûteuse que la mise en place de défenses physiques (épines, etc.).

### C. Des impacts indirects

#### 1) Modification des chaînes alimentaires

En se nourrissant sur les arbres, les ongulés peuvent avoir des effets indirects sur toutes les espèces utilisant les mêmes ressources. Le tableau 2 présente quelques espèces interférant avec les ongulés, et dont les interactions ont été démontrées.

Plantes consommées par les ongulés	Organismes potentiellement affectés
Feuilles et tiges	
<i>Consommation des feuilles</i>	<i>Insectes herbivores, limaces, pathogènes de plante</i>
<i>Consommation des tiges</i>	<i>Insectes suceurs, insectes provoquant la gale des tiges</i>
Fleurs, fruits et graines	
<i>Consommation des fleurs</i>	<i>Animaux se nourrissant de pollen et nectar</i>
<i>Consommation des fruits secs</i>	<i>Animaux granivores, pathogènes des graines, fourmis</i>
<i>Consommation des fruits frais</i>	<i>Animaux frugivores, pathogènes des fruits</i>
Racines	
<i>Suppression de la production de racines fines</i>	<i>Champignons des mycorhizes, nématodes, insectes</i>

Tableau 2 Impacts documentés des activités alimentaires des ongulés sur des plantes vasculaires de forêt (Rooney et Waller, 2003)

Les interactions entre les ongulés et les autres animaux du réseau trophique peuvent aller de la compétition au commensalisme. Il y a compétition lorsque les ongulés et d'autres herbivores partagent la même ressource. Par exemple, les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) consomment les feuilles des plants de myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et réduisent la taille des arbrisseaux en Écosse. Lorsque les cerfs élaphe sont absents, des larves de mites sont jusqu'à quatre fois plus présentes ce qui laisse supposer que ces deux espèces utilisent la même ressource (Rooney et Waller, 2003). Des relations d'amensalisme sont aussi documentées. Ainsi, dans un ancien champ du Minnesota, les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ne consomment pas les rameaux de sumac glabre (ou vinaigrier, *Rhus glabra*) qui ont été endommagés la saison précédente par certains scarabées (Rooney et Waller, 2003). A l'inverse, les scarabées consomment tous les rameaux, qu'ils aient été abîmés par les cerfs de Virginie ou non. Ceux-ci sont donc lésés. Néanmoins, les interactions entre les ongulés et les autres herbivores restent peu documentées.

Les ongulés peuvent aussi agir comme des prédateurs (Rooney et Waller, 2003). Il s'agit le plus souvent d'une prédation accidentelle : les ongulés consomment d'autres herbivores lorsqu'ils s'alimentent. Ainsi, le comportement de ponte de l'amiral blanc (*Ladoga camilla*) est sujet à une sélection et lorsque la pression d'herbivorie est importante, les femelles pondent au dessus de la ligne d'abrutissement.

Les effets indirects des ongulés sont peu documentés et peu étudiés. Les insectes et les plantes vasculaires représentent deux des groupes taxonomiques les plus divers et 70% des espèces connues. On peut donc supposer qu'une forte densité d'ongulés a probablement un fort impact, et représente peut-être même une menace (Rooney et Waller, 2003).

## 2) *Modification de l'habitat*

L'abrouissement par les ongulés modifie la structure des habitats. En diminuant la couverture induite par le feuillage des arbres (mais aussi de la strate herbacée), les ongulés provoquent un changement dans le microclimat de la forêt. L'humidité du sol diminue alors que la température et la lumière augmentent (Rooney et Waller, 2003). Alors que ceci semble favoriser les scarabées, les gastéropodes sont négativement affectés. De plus, la diminution du couvert végétal semble augmenter la prédation aviaire sur les petits mammifères. D'autres espèces, comme les abeilles, les guêpes ou certaines fourmis qui nécessitent du sol nu pour nicher sont, elles, favorisées. Enfin, en diminuant les buissons et les plants, les ongulés diminuent la diversité verticale. Or certains oiseaux nichent dans les buissons et sont donc lésés (Rooney et Waller, 2003).

Une autre action indirecte de l'abrouissement porte sur le cycle des nutriments, et notamment de l'azote (Rooney et Waller, 2003). En effet, les ongulés favorisent les espèces résistantes à l'abrouissement. Or ces espèces ont souvent des feuilles plus pauvres en azote ou une forte teneur en lignine, parfois même les deux. Ces feuilles se décomposent lentement et la litière s'accumule dans la forêt. De même, lorsque les ongulés conduisent à un passage d'une forêt de conifères à un forêt de bois dur, c'est-à-dire d'arbre à feuilles caduques et à texture serrée comme l'érable, le bouleau ou le chêne. Là aussi, la vitesse de minéralisation change : elle est plus rapide sous des érables que sous des conifères. Ainsi, en altérant, ou modifiant, le taux de minéralisation, les ongulés créent des retours positifs ou négatifs et favorisent ou interdisent la mise en place d'une autre canopée, ou d'une autre strate herbacée.

Les ongulés agissent donc à divers niveaux sur la forêt : l'arbre, le paysage, les autres herbivores, etc. Les impacts indirects sont les moins documentés mais ils semblent avoir des répercussions importantes au niveau de la forêt. Les ongulés agissent en effet comme des déclencheurs, des détonateurs biologiques, faisant évoluer la forêt vers des successions alternatives et des climax différents (Côté *et al.*, 2004). Néanmoins, il semble que les états stables atteints par la « voie des ongulés » soient peu réversibles, à l'inverse des états naturels. Cela tient à la dynamique en jeu : le système change brutalement à partir d'un niveau de densité d'ongulé et le retour n'est possible que si cette densité diminue et reste faible pendant une longue période (Côté *et al.*, 2004).

## II. Les méthodes mises en œuvre pour étudier les impacts des herbivores sur les forêts

La première partie de ce travail présente les impacts des ongulés sur la forêt, que ce soit au niveau des individus ou de l'écosystème. Dans cette seconde partie, nous tâcherons de déterminer quelles sont les méthodes qui existent pour recueillir des données sur les interactions ongulés - forêts. Nous distinguerons des méthodes expérimentales et des méthodes non expérimentales, selon la classification mise en avant par Bergström et Edenius (2003). Puis nous présenterons quelques indicateurs utilisés et présentés dans la littérature.

### A. Méthodes non expérimentales

Bergström et Edenius (2003) distinguent ici encore deux catégories : les méthodes traitant des effets sur l'espace et celles traitant des effets temporels du comportement des ongulés. Ces deux types d'analyses sont à mettre en œuvre pour comprendre les réponses des forêts aux ongulés. Les méthodes non expérimentales sont intéressantes du point de vue de l'herbivorie et pour estimer son impact naturel. Mais l'inconvénient majeur de celles-ci est qu'elles ne montrent que les effets des ongulés sur les plantes qu'ils ont sélectionnées, et non pas sur un échantillon aléatoire de la population d'arbre étudiée. En effet, les ongulés sélectionnent souvent les individus les plus robustes, et les arbres à croissance rapide (Bergström et Edenius, 2003).

La principale méthode non expérimentale porte sur des échantillons d'individus, par exemple, par comparaison d'individus non consommés et d'autres consommés. Cela peut se faire soit au sein d'un site unique, soit sur des sites isolés naturellement. Ainsi Vourc'h (2001) a utilisé un effet de barrière naturelle : son étude porte sur des forêts insulaires, comparées avec des forêts continentales. Ce qui peut faire varier naturellement l'impact de l'abrutissement, comme par exemple un gradient de densité de population d'ongulé, est ainsi utilisé pour déterminer la démographie des plantes. Par exemple, Angelstam *et al* (cité dans Bergström et Edenius, 2003) utilisent un gradient de densité de populations d'élans au sein d'une zone climatique et d'une forêt afin d'estimer les effets de l'abrutissement sur la qualité du bois et l'abondance des arbres caducs.

Les méthodes comparatives sont aussi utilisées à un degré plus élevé de complexité écologique (Bergström et Edenius, 2003). Certains utilisent des barrières mises en place pour d'autres raisons que l'observation des animaux et l'étude de leur impact, comme par exemple pour séparer des zones d'intérêt et d'utilisations différentes. Enfin, dans ces méthodes non expérimentales, il ne faut pas négliger l'importance des connaissances populaires et ancestrales, ainsi que les photographies ou reportages historiques. Cela permet parfois d'identifier des changements.

L'intérêt de ces méthodes est qu'elles permettent d'étudier de grandes zones et de couvrir plusieurs échelles. Mais le principal inconvénient est que ces méthodes ne sont pas répétables. De plus, l'interprétation des résultats peut être faussée par des facteurs non contrôlés indésirables, comme la fertilité du site considéré (Bergström et Edenius, 2003).

## B. Méthodes expérimentales

### 1) *Des simulations*

Afin de déterminer la réponse des plantes à l'herbivorie, deux procédures sont possibles : s'intéresser à l'herbivorie naturelle ou la simuler (Bergström et Edenius, 2003). Étudier l'herbivorie naturelle permet de prendre en compte automatiquement les critères de choix de la plante par l'animal. Mais il existe toujours un problème de contrôle, tant de l'herbivore qui entre en jeu que de la biomasse ingérée ou de l'histoire de la plante. Aussi, des expériences d'herbivorie simulée ont été menées, tant en milieu naturel qu'en laboratoire. Initialement menées pour étudier des pressions d'herbivorie « nettes », les études plus récentes s'intéressent quant à elles plus aux stratégies des plantes et à l'influence de facteurs externes sur les réponses à l'abrouissement (Bergström et Edenius, 2003). Dans ces expériences, les chercheurs tentent de reproduire le comportement alimentaire d'un ongulé spécifique (élan, cerf de Virginie, cerf élaphe,...) en ajustant la taille et les parties de la plante retirées.

L'herbivorie simulée peut conduire à des résultats très différents de l'herbivorie naturelle si tous les facteurs ne sont pas correctement pris en jeu. La plupart des études simulent une herbivorie répartie uniformément et constante alors que des études ont démontré qu'elle variait en fonction de la biomasse disponible (Bergström et Edenius, 2003). Il apparaît, de plus, qu'une attaque ponctuelle par un ongulé peut avoir des conséquences plus grave qu'une pression d'herbivorie continue. La plante a alors la capacité de s'adapter. Enfin, lorsque l'herbivorie est simulée, il y a peu de salive appliquée (Bergström et Edenius, 2003). Bien qu'aucune conclusion définitive ne permette de mettre en avant l'importance de la salive, il a été montré que l'application de salive d'élan, en association avec une simulation d'herbivorie, avait des effets sur la morphologie des feuilles de *Salix* (Bergman cité dans Bergström et Edenius, 2003). Simuler l'herbivorie dans le milieu naturel peut conduire à des résultats fortement influencés par des facteurs abiotiques et biotiques non contrôlés. À l'inverse, simuler l'herbivorie sur des plants sous serre ou en pépinière peut amener les plantes à évoluer différemment sur le plan de la morphologie par rapport aux plants naturels.

Ces techniques de simulation de l'herbivorie ont principalement été utilisées pour évaluer et analyser des réponses individuelles mais il semble possible de les utiliser sur des plus grandes échelles (Bergström et Edenius, 2003). Les inconvénients

mis en avant précédemment ne sont pas incontournables mais restent à interpréter correctement les données obtenues. Il convient de décrire précisément et clairement le milieu et l'environnement afin de pouvoir généraliser les résultats et répéter l'expérience.

## 2) Exclusion des ongulés

Cette méthode simple est très largement utilisée, que ce soit pour des études courtes ou plus longues. L'exclusion des ongulés permet de comparer la taille des arbres et les espèces présentes, tant végétales qu'animales. Mettre en place des barrières afin d'exclure les ongulés d'une zone est une méthode qui est pratiquée depuis plus de 80 ans afin d'estimer l'impact des animaux. C'est en utilisant des dispositifs d'exclusion que Reyes et Vasseur (2003) ont mis en évidence une différence significative de taille entre des épicéas rouges (*Picea rubens*) à l'extérieur des barrières, et donc soumis à l'abrutissement par les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), et les épicéas protégés à l'intérieur. De même Van Hees *et al.* (1996) ont mis en place des barrières pour étudier la croissance et le développement de bouleaux, chênes et hêtres dans des forêts des Pays Bas, et l'impact des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) sur ceux-ci. Husheer *et al.* (2003) ont utilisé des zones d'exclusion afin de déterminer le rôle des cerfs sika (*Cervus nippon*) sur la dynamique forestière en Nouvelle Zélande. Les zones clôturées font en général de 25 à 5 000 m<sup>2</sup> (Bergström et Edenius, 2003).

Cette méthode est intéressante et pratique puisque les aires clôturées sont de petite taille. Il est donc facile de maintenir des conditions similaires entre celles-ci et les aires accessibles aux ongulés. Néanmoins, dans la plupart des cas, l'environnement soumis à abrutissement affecte la zone protégée, par exemple par l'ombrage ou la dispersion des graines. De plus, il faut adapter la barrière aux animaux que l'on souhaite interdire (Bergström et Edenius, 2003). Il faut aussi prendre en compte des herbivores qui seraient attirés par la relative abondance spécifique de la zone enclose, comme les lièvres.

En général, les ongulés sont totalement exclus des zones encloses et les résultats sont comparés à des petites aires proches sur lesquelles la densité de population des ongulés est difficile à estimer (Bergström et Edenius, 2003). De plus, il apparaît que les sites modérément et intensément utilisés sont sur représentés dans les expériences menées. Enfin, quel que soit le type de site considéré, les enclos sont le plus souvent construits sur des zones qui ont déjà subi une certaine pression d'herbivorie dans leur histoire. Cela signifie que les études portent donc non pas sur des sites indemnes d'herbivorie mais sur des sites en phase de récupération et régénération après pression (Bergström et Edenius, 2003). Toutefois, la méthode des enclos est puissante pour étudier divers aspects des effets des ongulés sur les arbres, des changements de morphologie des rameaux aux processus écologiques. Cette approche peut être mise en œuvre sur le long terme, tout en étant conscient des problèmes d'interprétation.



Figure 4 Barrière d'exclusion des cerfs sika (*Cervus nippon*) en Nouvelle Zélande, peu de régénération à l'extérieur (Husheer *et al.*, 2003)

### 3) Autres méthodes

Certaines études ont utilisé les fluctuations naturelles de densité de population des ongulés pour évaluer l'impact des animaux sur leur environnement mais cela n'a jamais été conduit pour les écosystèmes forestiers (Bergström et Edenius, 2003). Une autre méthode consiste à mener un abrutissement contrôlé avec des animaux enclos. Bien que ce soit un outil très puissant, il n'est que peu utilisé pour recueillir des données sur l'impact forestier des ongulés. D'autres méthodes utilisent des technologies récentes comme l'imagerie satellite, très utiles pour documenter des changements de végétation à l'échelle du paysage. Citons enfin l'expérience de « cafétéria » menée par exemple par Renaud *et al.* (2003). Cette expérience visait à mettre en avant les préférences alimentaires des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) et l'effet de la morphologie et de la taille des arbres dans les choix alimentaires de ces ongulés.

#### C. Quelques indicateurs

Comment déterminer l'impact de l'herbivorie ? Quels critères prendre en compte ? Les indicateurs les plus fréquemment utilisés sont principalement subjectifs. Par exemple, Van Hees *et al.* (2003) estimaient qu'un plant était indemne de broutage lorsqu'il avait son bourgeon terminal intact et que moins de 25 % des pousses latérales étaient consommées. Siipilehto et Heikkilä (2003) contrôlent l'abrutissement par les élans sur les pins selon le nombre de rameaux mordus et le nombre de bourgeons terminaux consommés par branche, y compris les marques anciennes. À l'inverse, Partl *et al.* (2002) prenaient comme indicateur d'abrutissement le pourcentage de bourgeons terminaux des branches les plus élevées consommées dans l'année. Ipavec (1999) a déterminé un indice, l'indice d'abrutissement, afin de tenter de refléter la pression d'herbivorie des impalas. Cet indice est le rapport entre le nombre de rameaux broutés et le nombre total de rameaux situés à moins de 1,5 mètres du sol, c'est-à-dire susceptibles d'être consommés par les impalas. Selon la même idée, Heroldová *et al.* (2003) ont défini pour leur étude un indice de casse correspondant au rapport entre le nombre d'arbrisseaux cassés et le nombre d'arbrisseaux susceptibles d'être cassés, c'est-à-dire à la portée des cervidés.

D'autres indicateurs portent sur la qualité de l'habitat. Par exemple, Partl *et al.* (2003) ont considéré comme variable la vue au dessus de 1 mètre du sol. Cela constitue un indicateur inverse de la capacité de camouflage du couvert végétal. Ils ont aussi pris en compte le stade d'évolution des zones étudiées (vieux, intermédiaire, jeune) puisque cela influe sur le microclimat et donc sur la végétation présente. Souvent, des indicateurs visuels sont utilisés pour déterminer la couverture de la canopée ou au sol, ou encore la densité du feuillage. Afin de déterminer les différences entre les zones où les ongulés sont exclus et l'extérieur, il convient le plus souvent de procéder à un relevé floristique et de procéder à une estimation de la

proportion de l'espèce considérée. Des caractéristiques générales sont notées comme la couverture végétale du sol qui mesure la biomasse (herbes, buissons, etc.) jusqu'à 1,3 mètres au dessus du sol (Partl *et al.*, 2003).

Un indicateur important concerne l'estimation de la densité de population des ongulés. Ce facteur est primordial pour estimer l'effet d'une population : si l'on peut estimer qu'un cervidé ne va pas faire de dégât, quelle est la capacité de charge d'une forêt vis-à-vis d'une population d'ongulé ? Il s'agit donc d'un paramètre important rarement connu avec précision. Le plus souvent, la densité de population est estimée à partir du comptage des crottes de la zone étudiée (Heroldová *et al.*, 2003, Cavieres et Fajardo, 2005, Palmer *et al.*, 2004, Palmer et Truscott, 2003). Toutefois, les résultats des chasseurs, les animaux tués sur la route ou les observations des certains groupes sont aussi pris en compte (Partl *et al.*, 2003, Schütz *et al.*, 2003, Ammer, 1996). Il est communément admis que la densité de population est surestimée dans la majorité des cas.

Les méthodes d'étude des interactions entre les ongulés et la forêt sont diverses mais elles se basent principalement sur l'observation ponctuelle, parfois répétée, des arbres. Les indicateurs utilisés permettent de rendre compte d'une situation. Néanmoins, si l'on souhaite comprendre la dynamique forestière et l'influence des ongulés sur celle-ci, d'autres méthodes existent, permettant d'analyser les phénomènes sur le long terme.

### III. Appréhender l'interaction ongulé – forêt sur le long terme

Nous avons vu précédemment que les interactions ongulé – forêt se font sur différentes échelles spatiales et surtout que les impacts peuvent se ressentir sur de nombreuses années. Les arbres sont des plantes qui ont une longue durée de vie et les successions dans les forêt se font sur des décennies, voire des siècles (Bugmann et Weisberg, 2003). Comment alors appréhender les effets et les conséquences sur une telle durée ?

#### A. Connaître les dynamiques passées : la dendrochronologie et la paléoécologie

La dendrochronologie prend en compte les changements biologiques et morphologiques des plantes, en particulier des longévives comme les arbres, et elle reconstruit l'intensité et les variations temporelles de l'herbivorie (Vila *et al.*, 2004). Les données paléoécologiques nécessaires sur les ongulés et la végétation sont issues des archives biologiques, géologiques et historiques (Bradshaw *et al.*, 2003). Le pollen, les feuilles fossiles et les graines sont préservés dans les sédiments avec peu d'activité biologique. Les plantes fossiles conservent souvent leur forme et leur port d'origine, tandis que le pollen peut être dispersé ce qui rend la reconstruction de la végétation

plus complexe. Quant aux ongulés, ils sont conservés sous forme de dents et d'ossements identifiables. Néanmoins, ces fossiles rendent peu aisée l'estimation de la densité de population originelle (Bradshaw *et al.*, 2003). De plus, il peut y avoir un biais dans l'estimation de la densité d'après les sites archéologiques suite à l'accumulation d'ossements par les carnivores ou les hommes.

Les population de mammifères d'Europe ont subi de fortes variations et changements depuis 500 000 ans, en particulier suite aux cycles glaciation – interglaciacion. Les périodes d'interglaciacion étaient caractérisées par une richesse en espèces d'ongulés, avec jusqu'à six espèces de cervidés. Les espèces présentes marquaient leur environnement et les dynamiques alors en jeu au niveau des paysages et de la végétation peuvent permettre de comprendre la situation actuelle. Toutefois, celle-ci est unique du fait de l'impact humain qui n'existait pas à l'époque des glaciacion. L'étude du passé permet de reconstruire des trajectoires à l'origine de la situation actuelle mais elle montre aussi qu'il n'existe pas de conditions initiales uniques pour l'expliquer (Bradshaw *et al.*, 2003). Certaines périodes d'interglaciacion étaient caractérisées par une dominance d'espèces d'ongulés païsseurs de grande taille, associés à une végétation plus ouverte nommée « steppe à mammoth », alors que d'autres comprenaient des ongulés brouteurs avec une végétation plus fermée (Bradshaw *et al.*, 2003). Modéliser et comprendre l'évolution passée de ces deux structures nous permet de mieux analyser les situations actuelles et leur évolution potentielle. Dans le paysage de « steppe à mammoth », on trouvait au moins huit espèces d'ongulés, surtout des bisons, des chevaux et des mammoths. Cette prédominance d'animaux païsseurs conduit les paléoécologistes à conclure à l'existence d'une végétation dominée par les herbacées et très productive. Le paysage comportait peu d'arbres. Cependant, certains pensent que ce ne sont pas les ongulés qui ont induit ce type de végétation, mais le type de végétation qui a favorisé ces ongulés païsseurs (Bradshaw *et al.*, 2003). Le débat reste ouvert entre la « steppe à mammoth » et les structures arborées décrites dans le paragraphe suivant.

Les forêts primaires actuelles des régions tempérées sont fermées, avec peu de lumière au sol, ce qui freine la croissance d'espèces d'arbres demandeuses de lumière, mais aussi diminue la biodiversité, puisque de nombreuses espèces sont liées à des habitats plus ouverts. Il semble que les forêts actuelles soient très différentes de celles rencontrées durant l'holocène. Il semble qu'à cette période, les densités de populations d'ongulés étaient suffisantes pour maintenir des structures ouvertes, des « pâtures forestières » (Bradshaw *et al.*, 2003). À l'inverse, des relevés de pollen datant du début de l'holocène montrent une claire dominance des espèces arborées, ce qui conduit à l'hypothèse d'une forêt dense et sombre, très similaire aux forêts primaires actuelles : une structure « forêt dense ». Dans ce cas, les populations d'ongulés n'ont joué qu'un rôle mineur dans l'évolution des systèmes et la densité de population était basse. Le tableau 3 compare ces deux hypothèses, qui fournissent des réponses sur les

Hypothèse de la pâture forestière	Hypothèse de la forêt dense
<i>Apports</i>	
Explique la persistance depuis l'holocène des <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Corylus</i> et des arbrisseaux lumière-dépendants	Cohérent avec les données de la paléoécologie (pollen, insectes, macrofossiles...)
Fournit des habitats passés pour des herbacées et insectes demandeurs de lumière actuels	Analogie avec les forêts primaires actuelles sans intervention humaine
Donne un rôle écologique aux ongulés	
<i>Faiblesses</i>	
Peu de preuves paléoécologiques	Faible reconstruction par le pollen de la végétation herbacée
En Irlande, peu de grands ongulés natifs mais abondance de <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> et <i>Corylus</i>	Trous noirs dans le recensement par plante fossile de nombreuses espèces d'arbrisseaux demandeurs de lumière
Des petites clairières prouvent que la structure ouverte des forêts est due au feu plus qu'aux ongulés	Où étaient toutes les espèces demandeuses de lumière ?
Pas d'analogie avec des forêts actuelles	Comment les espèces <i>Quercus</i> et <i>Corylus</i> se sont maintenues ?

Tableau 3 Comparaison des hypothèses sur les forêts anciennes (adapté de Bradshaw *et al.*, 2003)

dynamiques passées mais soulèvent aussi de nombreuses questions. En fait, si l'hypothèse de « forêt dense » suppose que la majorité du paysage était couvert de forêts anciennes et que la régénération des espèces avait lieu dans des chablis, des données récentes mettent en avant le rôle conjoint des facteurs perturbateurs comme le feu et les inondations (Bradshaw *et al.*, 2003). L'hypothèse de la « pâture forestière » suppose elle une forte densité de population d'ongulés ce qui est difficilement vérifiable. Enfin, la perte graduelle de diversité parmi les espèces d'ongulés implique que la faune actuelle a accès à un habitat plus large que par le passé. Il est possible que cette relative pauvreté soit un état instable pour les forêts d'Europe qui ont une longue histoire de faune diverse d'ongulés. C'est en cela que la situation actuelle est unique. Cependant, connaître les densités de population d'ongulés du début de l'holocène pourrait fournir des indications utiles afin de déterminer la capacité de charge des végétations passées.

## B. Les modélisations

### 1) *Pourquoi modéliser ?*

Les relations ongulés – forêts sont complexes. Pour les analyser, tenir compte de relations sur des longues périodes et pour pouvoir prendre des décisions sur la gestion, nous simplifions la réalité dans des modèles. Ceux-ci nous guident dans nos prises de décision (Bunnell et Boyland, 2003). Les modèles présentent les données sous une nouvelle forme, sous un aspect plus facile à interpréter. Ils ont pour principal rôle d'aider la recherche et la gestion. En effet, ils présentent les conséquences des hypothèses testées, à condition que celles-ci soient clairement exprimées. Les modèles, en présentant les données sous une nouvelle forme, peuvent ouvrir de nouvelles perspectives, soulever de nouvelles questions. Cette méthode de traitement de données peut être utilisée en parallèle à des traitements statistiques et ainsi permettre de conclure sur les mécanismes en jeu. Enfin, les relations exposées par les modèles peuvent être généralisées, utilisées dans d'autres situations. La contrainte de la modélisation est qu'il faut obtenir des résultats testables dans la réalité et les processus naturels en jeu doivent être connus et compris afin de construire un modèle représentatif de la réalité autant que possible.

Modéliser permet aussi de guider les responsables dans leur prise de décision. Ils recherchent en effet à prédire les conséquences de leur décision avec autant de précision que possible (Bunnell et Boyland, 2003). Les exigences des responsables sont différentes de celles des chercheurs. Le premier attend des prévisions sûres tandis que le second veut comprendre les mécanismes sous jacents. Il existe un va-et-vient permanent entre la recherche et les responsables qui testent en quelque sorte les modèles mis en place par les chercheurs. Modéliser sert aussi à transmettre les connaissances, en particulier auprès du grand public. De plus, les modèles permettent

de clarifier des relations de cause à effet et les résultats peuvent être présentés de façon visuelle.

## 2) *Des exemples de modélisations*

Nous allons présenter ici trois exemples de modèles rencontrés dans la littérature. Ce ne sont pas les seuls qui existent mais ils abordent la question de l'interaction ongulé – forêt selon 3 approches différentes : une approche individuelle, une approche multidimensionnelle et une approche plus orientée sur la forêt.

Le premier modèle est le modèle HOOFS (Hierarchical Object Oriented Foraging Simulator) explicité par Oom *et al.* (2004). Celui-ci modélise les individus, c'est-à-dire les herbivores. Ils peuvent être à différents stades de développement et sont capables de différents types de réponse envers leur environnement. Toutefois, les individus n'interagissent entre eux que via la compétition pour une même ressource. La stratégie alimentaire des herbivores est explicitée dans le sous-modèle par un algorithme. Ce sous-modèle tend à représenter au mieux les interactions entre les capacités sensorielles des ongulés et l'hétérogénéité des ressources. La motivation en œuvre dans la stratégie de broutage est la maximisation de la qualité du fourrage absorbé. À chaque instant où l'animal est prêt à brouter, il doit prendre des décisions lui permettant d'évaluer son environnement, de décider du meilleur lieu de pâture et de choisir son trajet pour atteindre cet endroit. La qualité du fourrage, donc de l'environnement, est mesurée par le taux potentiel d'apport énergétique, correspondant à la différence entre l'énergie nette d'une ressource et le coût énergétique de sa consommation. Le modèle requiert de nombreux paramètres afin de fonctionner : des paramètres sur les animaux (taille de la population, capacité de discrimination, taux d'ingestion,...), sur la végétation (taille maximale, taux de croissance maximum,...) ainsi que d'autres paramètres généraux (coût du pâturage, coût du déplacement, énergie nécessaire pour l'entretien,...). En faisant varier ces paramètres, Oom *et al.* (2004) ont testé la sensibilité du modèle et les effets de la stratégie alimentaire des individus sur la végétation.

Une autre approche est celle de Suchant *et al.* (2003). Du fait de l'utilisation différentes des surfaces boisées, les populations d'ongulés augmentent et posent problème pour la régénération des arbres et la gestion des forêts. Il est donc important de déterminer quelles zones disposent de conditions favorables pour une espèce, mais aussi quelle quantité et qualité de biomasse est nécessaire pour atteindre une densité de population donnée. Le modèle qu'ils utilisent est un modèle de gestion de l'habitat multidimensionnel. Quatre niveaux sont définis, le plus large est celui du pays, le plus petit celui d'un bosquet. Le modèle multidimensionnel met en jeu plusieurs techniques. Ainsi, au niveau du pays, des unités d'habitat homogène sont définies et utilisées pour définir un paysage écologique de la faune sauvage. Au niveau d'une écorégion, il y a évaluation de l'habitat potentiellement accessible à une population pour fournir le paysage d'habitat potentiel. Enfin, aux deux niveaux restants, ceux de

la forêt à plus ou moins grande échelle, il a été mené une analyse de la structure de l'habitat. L'intérêt du modèle multidimensionnel est qu'il ne demande pas de connaître la densité de population. Une carte des paysages écologiques de la faune sauvage permet de classer les systèmes complexes d'habitat selon l'échelle plus large des systèmes de gestion de la faune sauvage. Toutes les informations recueillies sont la base de l'intégration de la faune sauvage dans des programmes de gestion régionaux. Une approche multidimensionnelle a pour but de diminuer les conflits entre les différents usagers. Toutefois, les paramètres du modèle sont limités et les résultats ne permettent pas de mieux comprendre les facteurs clés de l'utilisation du paysage par une espèce, uniquement les habitats potentiels.

Enfin, pour contraster avec les deux modèles précédents, Jorritsma et al. (2003) présentent un modèle dynamique. Le modèle FORGRA (FORest GRAzing) décrit le développement d'une forêt sur le long terme sous diverses pressions d'herbivorie. Ce modèle simule des changements mensuels des caractéristiques de couvert herbacé et arboré, selon des processus physiologiques. La dynamique des arbres est décrite par la croissance et la mortalité des individus. De plus, le modèle prend en compte explicitement la quantité de biomasse consommée par les herbivores. Le modèle est paramétré pour 12 espèces d'arbres et de buissons, 6 espèces herbacées et 4 espèces d'ongulés (le chevreuil, le cerf élaphe *Cervus elaphus*, les bovins et les poneys). Les différentes espèces appréhendent la qualité des ressources différemment et les régimes alimentaires sont différents face à une même ressource. Le modèle tient compte de ce phénomène et calcule les conséquences du retrait sélectif de biomasse par divers ongulés sur le développement de la forêt.

Le modèle contient trois sous-modèles décrivant respectivement le développement forestier, l'apport d'aliment et le régime alimentaire des ongulés. FORGRA suppose que le principal facteur impliqué dans la croissance, la régénération et la mortalité des arbres est la lumière. Les paramètres du modèle portent principalement sur les végétaux (morphologie des arbres, croissance des arbres, production de graines,...) tandis que les paramètres sur les animaux sont plus succincts : poids minimal et maximal. Le but de FORGRA est de permettre l'analyse des effets des ongulés sur la structure et la composition de la forêt. Cependant, des améliorations au modèle sont souhaitables puisqu'il ne prend en compte que l'effet « abrutissement » des ongulés, et uniquement sur des rameaux latéraux. De plus, la population d'ongulés est composée d'individus identiques, en nombre constant. Enfin, FORGRA n'est paramétré que pour des forêts sur sol sableux pauvre.

### C. Limites

La structure des données et les algorithmes sont les clefs de voûte de toute modélisation. Les algorithmes rendent compte des processus et des options de gestion existantes. Les données rendent compte de l'état initial et permettent de paramétrer les algorithmes. Il est possible d'avoir des données erronées suite à des erreurs de

mesure, mais aussi dans la structure et la définition des données à recueillir. Alors, le modèle ne correspond plus à la réalité. Les algorithmes sont eux sujets à des erreurs de précision. En effet, ils ne sont que des expressions statistiques, des équations. Lorsqu'une théorie est associée à un algorithme et incorporée dans une modélisation, la tendance générale est de supposer que les erreurs ont été prises en compte et que les résultats présentés sont acceptables tels quel (Bunnell et Boyland, 2003). Or si l'on prend en compte le plus souvent les erreurs de précision, les erreurs de traduction sont occultées. Les algorithmes représentent donc des processus incomplètement compris, tandis que des données concrètes sont recueillies. De fait, les observations ne deviennent des données que lorsqu'une théorie existe (Bunnell et Boyland, 2003).

En plus des nombreuses sources d'erreur contenues dans la construction des modèles, il est difficile d'interpréter les résultats et les généraliser reste délicat. Ainsi, le modèle FORGRA (FORest GRAzing model) développé par Jorritsma *et al.* (1999), fournit certes des informations quantitatives sur l'impact des ongulés sur le développement forestier, mais déterminer la densité seuil dépend du degré d'impact toléré. Les modèles ne sont pas construits pour une large utilisation, pour englober diverses situations (Sage *et al.*, 2003). De fait, construire une représentation mathématique d'un système est complexe. Le nombre de paramètres pris en compte est par conséquent limité. Bien que les modèles et les simulations aient un rôle important à jouer, les dynamiques des systèmes ongulés – forêts restent peu comprises. Un modèle n'est qu'une abstraction, une simplification du réel (Bugmann et Weisberg, 2003).

## Conclusion

Les impacts des ongulés sur la forêt sont donc multiples et variés. Néanmoins, il convient de différencier les effets des ongulés, qui peuvent être positifs avec une dispersion des graines et un apport de matières fertilisantes via les excréments, des dégâts, qui sont eux envisagés lorsque les intérêts en jeu sont contraires : les forestiers vont considérer comme dégâts des impacts que des chasseurs vont peut-être appréhender comme un signe d'une densité de population adaptée à leur activité. En plus d'affecter les arbres au niveau individu, les ongulés sont capables d'avoir des effets sur le long terme, au niveau de la population d'arbres. Le plus souvent, les études mettent en avant une diminution de la taille des arbres et un changement dans les espèces présentes. Les ongulés montrant une préférence pour certaines espèces procèdent à une sélection négative de celles-ci et diminuent leur compétitivité relative. Aussi d'autres espèces dominent la forêt et la succession forestière évolue vers une autre situation d'équilibre. Enfin, l'abrutissement par les ongulés provoque des réactions sur toute la chaîne alimentaire et a donc des conséquences sur de nombreuses espèces. Toutefois, les conséquences de

l'abroustissement par les ongulés semblent fortement corrélées à la densité de population.

Les méthodes d'étude des impacts des ongulés sont surtout expérimentales avec la mise en place de clôtures afin d'exclure les ongulés d'une zone. Mais on trouve aussi des méthodes comme la simulation de l'herbivorie. Cette approche présente de nombreux intérêts, dont celui de permettre de procéder à un impact contrôlé sur les plantes. Les méthodes non expérimentales sont très peu utilisées. Afin de comprendre et d'analyser les résultats issus des expériences, il faut connaître la densité d'ongulé. Or ce paramètre est difficilement estimable. Il existe un risque de surestimation de la densité des animaux selon la méthode de dénombrement utilisée. Enfin, sur les plantes, les indicateurs sont variables d'une étude à l'autre, bien que des critères communs se retrouvent comme l'abroustissement des bourgeons terminaux. Cependant, pour étudier les dynamiques forestières et l'impact des ongulés sur celle-ci, il convient d'élaborer des approches dynamiques : c'est le principe même des modélisations. Grâce à ces modèles, il est possible de comprendre les situations passées. Cela permet aussi de projeter les situations actuelles dans le temps et d'envisager les conséquences à long terme d'une densité d'ongulés donnée.

À l'issue d'une conférence internationale tenue à Davos en octobre 2001 intitulée « Forest dynamics and Ungulate Herbivory », il est apparu important de faire évoluer la recherche sur le sujet, d'améliorer les connaissances sur le comportement alimentaire et de passer à une échelle géographique supérieure (Weisberg et Bugman, 2003). Ainsi, la gestion des populations et des forêts bénéficierait d'une approche concertée, multifactorielle et assistée par des modèles (Sage *et al.*, 2003). En effet, la forêt est un milieu complexe aux usages multiples où dominent des plantes longévives et des animaux brouteurs ou mixtes. Afin de faire face aux défis à venir, il est important de développer une approche intégrée et des méthodes permettant de quantifier l'impact des ongulés, leur répartition spatiale et temporelle, mais aussi de mesurer les effets des ongulés sur une large gamme d'habitats forestiers, les effets de diverses densités de populations et les effets de différentes espèces au sein de communautés elles-mêmes plurispécifiques (Bergström et Edenius, 2003). Les données rassemblées sur les interactions ongulés – forêts sont une bonne base de travail mais un travail concerté entre les scientifiques et les gestionnaires permettrait de mieux comprendre les effets des ongulés, en particulier sur la structure de la forêt (Bergström et Edenius, 2003).

## Bibliographie

- ~ Ammer C., 1996. Impacts of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps Forest Ecology and Management **88**, 43-53.
- ~ Bergström R., Edenius L., 2003. From twigs to landscapes – methods for studying ecological effects of forest ungulates Journal for Nature Conservation **10**, 203-211.
- ~ Bradshaw R. H. W., Hannon G. E., Lister A. M., 2003. A long-term perspective on ungulate-vegetation interactions Forest Ecology and Management **181**, 267-280.
- ~ Bugmann H., Weisberg P. J., 2003. Forest-ungulate interactions: monitoring, modeling and management Journal for Nature Conservation **10**, 193-201.
- ~ Bunnell F. L., Boyland M., 2003. Decision-support-systems: it's the question not the model Journal for Nature Conservation **10**, 269-279.
- ~ Cavieres L. A., Fajardo A., 2005. Browsing by guanaco (*Lama guanicoe*) on *Nothofagus pumilio* forest gaps in Tierra del Fuego, Chile Forest Ecology and Management **204**, 237-248.
- ~ Côté S. R., Rooney T. P., Tremblay J.-P., Dussault C., Waller D. M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance Annual review of Ecology, Evolution and Systematic **35**, 113-147.
- ~ Danell K., Bergström R., Edenius L., Ericsson G., 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet level Forest Ecology and Management **181**, 67-76.
- ~ Fritz H., 1995. Étude des systèmes mixtes d'herbivores sauvages et domestiques en savane africaine: structure des peuplements et partage de la ressource Thèse de doctorat spécialité Sciences de la Vie, Université Paris 6, 2 vol.
- ~ Fritz H., Duncan P., 1993. Large herbivores in rangelands Nature **364**, 292-293.

- ~ Fritz H., Duncan P., 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems Proceedings of the Royal Society of London 265, 77-82.
- ~ Heroldová M., Homolka M., Kamler J., 2003. Breakage of rowan caused by red deer – an important factor for *Sorbetto-Piceetum* stand regeneration? Forest Ecology and Management 181, 131-138.
- ~ Homolka M., Heroldová M., 2003. Impact of large herbivores on mountain forest stands in the Beskydy Mountains Forest Ecology and Management 181, 119-129.
- ~ Husheer S. W., Coomes D. A., Robertson A. W., 2003. Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand *Nothofagus* forests Forest Ecology and Management 181, 99-117.
- ~ Ipavec A., 1999. Évaluation d'un outil de gestion de la ressource ligneuse. L'indice d'abrouissement :cas de *Dichrostachys cinerea*, Zimbabwe Mémoire DESS Productions animales en régions chaudes, CIRAD-EMVT, p.56.
- ~ Jorritsma L. T. M., Van Hees A. F. M., Mohren G. M. J., 1999. Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach Forest Ecology and Management 120, 23-34.
- ~ Joys A. C., Fuller R. J., Dolman P. M., 2004. Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England Forest Ecology and Management 202, 23-37.
- ~ Kraft L. S., Crow T. R., Buckley D. S., Nauertz E. A., Zasada J. C., 2004. Effects of harvesting and deer browsing on attributes of understory plants in northern hardwood forests, Upper Michigan, USA Forest Ecology and Management 199, 219-230.
- ~ Kuiters A. T., Kirby K. J., 1999. Methodologies in forest grazing research Forest Ecology and Management 120, 1-2.
- ~ Merrill E. H., Beyer H. L., Jones G. P. McDaniel G. W., 2003. Deciduous woodlands conservation under heavy deer browsing on Devils Tower National Monument, USA Journal for Nature Conservation 10, 221-232.

- ~ Motta R., 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps *Forest Ecology and Management* **88**, 93-98.
- ~ Oom S. P., Beechman J. A., Leggs C. J., Hester A. J., 2004. Foraging in a complex environment: from foraging strategies to emergent spatial properties *Ecological Complexity* **1**, 299-397.
- ~ Palmer S. C. F., Truscott A.-M., 2003. Browsing by deer on naturally regenerating Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and its effects on sapling growth *Forest Ecology and Management* **181**, 31-47.
- ~ Palmer S. C. F., Mitchell R. J., Truscott A.-M., Welch D., 2004. Regeneration failure in Atlantic oakwoods: the roles of ungulate grazing and invertebrates *Forest Ecology and Management* **192**, 251-265.
- ~ Partl E., Szinovatz V., Reimoser F., Schweiger-Adler J., 2002. Forest restoration and browsing impact by roe deer *Forest Ecology and Management* **159**, 87-100.
- ~ Reimoser F., 2003. Steering the impacts of ungulates on temperate forests *Journal for Nature Conservation* **10**, 243-252.
- ~ Renaud P. C., Verheyden-Tixier H., Dumont B., 2003. Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): effect of foliage height and structure *Forest Ecology and Management* **181**, 31-37.
- ~ Reyes G., Vasseur L., 2003. Factors influencing deer browsing damage to red spruce (*Picea rubens*) seedlings in coastal red spruce-balsam fir stands of southwestern Nova Scotia *Forest Ecology and Management* **186**, 349-357.
- ~ Rooney T. P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective *Forestry* vol. 74 n 3, p. 201-208.
- ~ Rooney T. P., Waller D. M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems *Forest Ecology and Management* **181**, 165-176.
- ~ Sage R. W., Patten B. C., Salmon P. A., 2003. Flying the North American Adirondack whitetail on instruments A multi-parameter modeling approach to ecosystem-based wildlife management *Journal for Nature Conservation* **10**, 280-294.

- ~ Sage R. W., Porter W. F., Underwood H. B., 2003. Windows of opportunity: white-tailed deer and the dynamics of northern hardwood forests of the northeastern US *Journal for Nature Conservation* **10**, 213-220.
- ~ Schütz M., Risch A. C., Leuzinger E., Krüsi B. O., Achermann G., 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus Elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park *Forest Ecology and Management* **181**, 177-188.
- ~ Siipilehto J., Heikkilä R., 2005. The effect of moose browsing on the height and structure of Scots pin saplings in a mixed stand *Forest Ecology and Management* **205**, 117-126.
- ~ Styles C. V., Skinner J. D., 2000. The influence of large mammalian herbivores on growth form and utilization of mopane trees, *Colophospermum mopane*, in Botswana's Northern Tuli Game Reserve *African Journal of Ecology* **38**, 95-101.
- ~ Suchant R., Baritz R., Braunisch V., 2003. Wildlife habitat analysis – a multidimensional habitat management model *Journal for Nature Conservation* **10**, 253-268.
- ~ 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.
- ~ Vila B., Torre F., Guibal F., Martin J.L., 2004. Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith in Rees *Forest Ecology and Management* **201**, 171-185.
- ~ Vourc'h G., 2001. Interactions entre plantes longévives et grands mammifères : Défenses chimiques du thuya géant et herbivorie par le cerf à-queue-noire en Colombie Britannique (Canada) Thèse de doctorat en biologie de l'évolution et écologie, Université Montpellier 2, p. 83.
- ~ Walpole M. J., Nabaala M., Matankory C., 2004. Status of the Mara woodlands in Kenya *African Journal of Ecology* **42**, 180-188,
- ~ Weisberg P. J., Bugmann H., 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape *Forest Ecology and Management* **181**, 1-12.