

Impact des grands ongulés sur la biodiversité floristique et sur la régénération forestière d'une sapinière sèche du Beauchêne (Hautes-Alpes)

par Louis AMANDIER

***Face à l'augmentation du nombre
d'ongulés et de sangliers,
le déséquilibre faune - forêt s'est
aggravé ces dernières décennies.
Cette prise de conscience doit être
éclairée par des données fiables.
Mieux connaître les dynamiques
des milieux et des populations
animales est donc indispensable,
elle doit permettre de mieux
identifier les déséquilibres
et les points de rupture.
Dans cette étude située dans les
Hautes-Alpes, le Centre régional
de la propriété forestière a évalué
l'impact des grands ongulés sur
la régénération du sapin pectiné
ainsi que sur les indices
de biodiversité.***

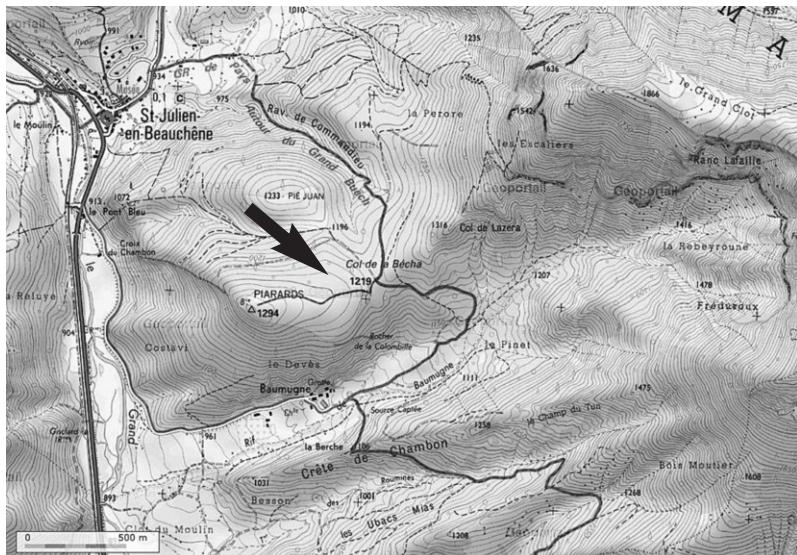
1 - AMANDIER L. 2006. Rapport CRPF.

Contexte de l'étude

Une enquête menée par le Centre régional de la propriété forestière¹ (CRPF) en 2006 avait mis en évidence dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) quelques secteurs où les effectifs de populations de grands ongulés : cerf élaphe et chevreuil, semblaient dépasser la capacité du milieu et ainsi compromettre l'équilibre sylvo-cynégétique — problématique relevant légalement de la responsabilité des gestionnaires de forêts publiques ou privées.

Une visite en forêt domaniale de Durbon, sur les contreforts ouest du Dévoluy a permis en 2007, à une équipe conduite par Philippe Ballon du Cemagref, de constater que la régénération de la sapinière était complètement compromise par l'abrutissement des cerfs. Suite à ces constats, il avait été décidé de mettre en place un certain nombre de placettes d'observation pour évaluer avec précision ces impacts — en complément des études menées à plus petite échelle par la Fédération des chasseurs des Hautes-Alpes.

C'est ainsi qu'avec l'aide d'une subvention du Conseil général de ce département, le CRPF a pu installer en 2011, une placette sur la commune de Saint-Julien-en-Beauchêne, près du Col de la Brécha, au sein de la propriété du groupement forestier des Pierrards, que nous remercions vivement pour sa collaboration.



Carte :

Localisation de la placette expérimentale sur la commune de Saint-Julien-en-Beauchêne (Hautes-Alpes), à l'ouest du massif du Dévoluy, habité par une nombreuse population de cerf élaphe.

Ces deux placeaux ont été finement décrits dans le rapport d'installation, puis des observations périodiques ont été effectuées sur la régénération forestière et sur la végétation. Un rapport de synthèse a été rédigé en 2013² et le présent article s'en inspire largement, en le complétant par des observations plus récentes réalisées en 2016.

Dispositif expérimental

Un protocole adapté a été proposé par le CRPF pour mettre en évidence les impacts supposés : deux placeaux contigus de 25 m x 25 m soit 625 m² sont comparés, l'un mis en défens par une solide clôture (enclos), l'autre laissé en libre accès (exclos). Les conditions globales de sol et de peuplement sont aussi homogènes que possible pour que puisse s'ex-



primer de façon simple la modalité expérimentale : pâtré vs non pâtré.

Conditions écologiques

Les placeaux se trouvent à l'étage de végétation montagnard sec, à 1240 m d'altitude, en léger ubac près d'un col. Le sol est assez mince, de type rendzine, décarbonaté en surface, sur une roche-mère calcaire. Le peuplement est une forêt assez claire de sapin pecciné, mêlée de pin sylvestre et de divers érables. Le relevé phytosociologique complet sur la placette montre une grande richesse floristique (plus de 120 espèces) combinant des éléments supra-méditerranéens et montagnards.

Protocole d'observation

Sur chaque placeau sont installées trois lignes permanentes parallèles et équidistantes, de 25 m de longueur, matérialisées par de solides piquets métalliques. Lors des observations, un ruban de chantier est tendu entre ces piquets pour localiser finement les quadrats, selon un échantillonnage statistique systématique.

La végétation est relevée sur des transects de segments linéaires contigus de 50 cm, alignés sur les deux lignes les plus espacées, soit 2 x 50 = 100 segments. Les différentes espèces végétales sont notées lorsqu'elles interceptent la portion de plan vertical à l'aplomb de chaque segment. Elles sont inscrites dans leur strate de hauteur (Cf. Tab. I). On obtient ainsi l'image d'une tranche verticale de végétation bien localisée, pouvant être suivie d'année en année (Cf. Fig. 1).

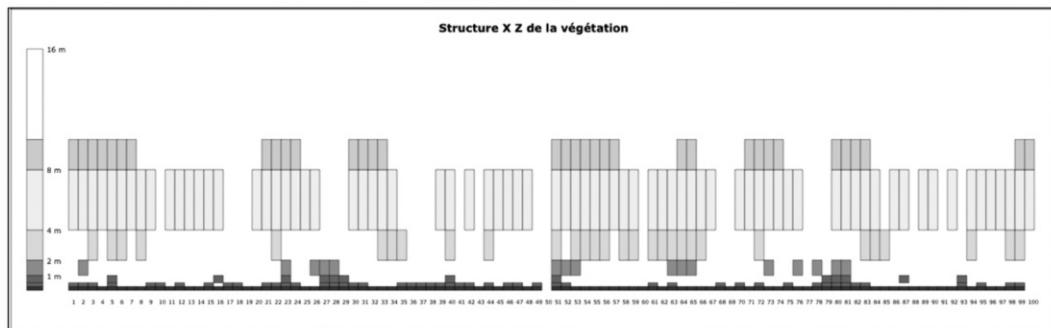
L'impact des herbivores est noté, en entourant l'item (croix dans une cellule du formulaire) en cas d'aboutissement de l'apex et en soulignant l'item en cas de frottis.

Chaque espèce x strate est ainsi caractérisée par sa fréquence, ce qui permet de calculer finement divers indices de biodiversité. Cette méthode proposée par le Pr Michel Godron³, a été récemment employée par le

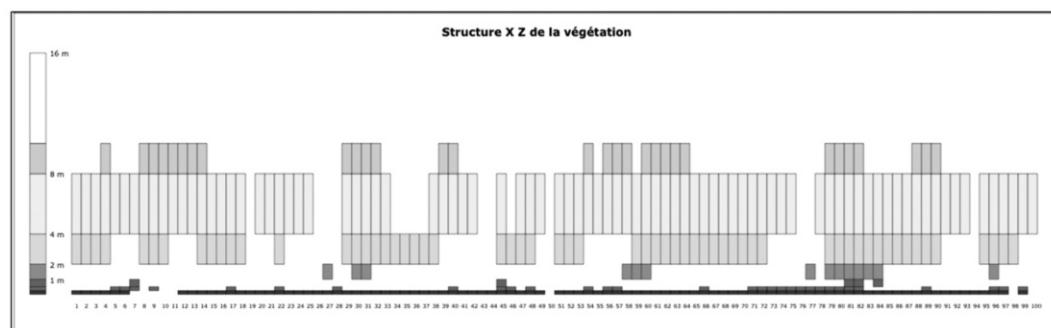
Photo 1 :

Le peuplement est une sapinière sèche de la base de l'étage montagnard. Une forte clôture financée par le Conseil général permet de protéger efficacement un placeau contre la dent des cervidés. L'autre placeau, en libre accès, lui est contigu.
Photo L. Amandier.

Enclos 2013



Enclos 2013



CRPF pour comparer la biodiversité floristique entre des placeaux témoins et des placeaux traités en sylviculture, dans le cadre du réseau de placettes Sylvipaca⁴. Les données récoltées sont ainsi traitées par analyse fréquentielle, un ensemble de méthodes non paramétriques et non inférentielles, permettant de réaliser des tests statistiques et des comparaisons rigoureuses adaptés à ce type d'échantillonnage.

NB : un autre échantillonnage, plus ciblé sur la régénération forestière, est réalisé simultanément, sur des lignes de carrés de un mètre de côté. Les résultats seront présentés dans un prochain article.

Un calcul de probabilité assez complexe (tableaux de contingence comparés pour chaque espèce entre relevé A, relevé B et relevé A+B...), permet de définir les différences plus ou moins significatives entre deux relevés fréquentiels. Voir encadré ci-dessous. Les quantités d'information sont calculées selon la formule de Brillouin : $H = \log_2(1/P)$ et traduites directement en probabilités. Voir correspondance avec les seuils statistiques usuels.

Fig. 1 (ci-contre) :
Exemple de profils de végétation réalisés à partir des relevés linéaires.

4 - Voir article publié :
WOLFF A. et AMANDIER L. 2009. Biodiversité et sylviculture : les leçons des placettes sylvipaca. Forêt Méditerranéenne, T. XXX n°3. pp. 199-208.

Tab. I (ci-dessous) :
Codification des strates.

Hauteur	0	12,5 cm	25 cm	50 cm	1 m	2 m	4 m	8 m	16 m	>16 m
Code strates	1	2	3	4	5	6	7	8	9	

Impact sur la biodiversité végétale

Comparaison des deux placeaux au temps zéro (2011)

Le tableau II montre que malgré une apparence visuelle assez homogène, les placeaux pourtant contigus, sont légèrement différents. Cette hétérogénéité est quasiment inévitable en milieu naturel mais elle n'est pas trop gênante car les observations intéressantes concernent l'évolution diachronique au sein de chaque placeau, de façon alors totalement rigoureuse.

Tableau de contingence			Exemple de calcul				
Pour l'espèce i	Relevé 1	Relevé 2	1 & 2	Pour l'espèce i	Relevé 1	Relevé 2	1 & 2
Présences	n1	n2	n1+n2	Présences	0	2	2
Absences	S1-n1	S2-n2	$\Sigma - (n1+n2)$	Absences	4	6	10
Total segments	S1	S2	$\Sigma = S1 + S2$	Total segments	4	8	12
	b	c	d		b	c	d
Combinatoires	C_{S1}^{n1}	C_{S2}^{n2}	C_{Σ}^{n1+n2}	Combinatoires	1	28	66

Nombre de combinaisons de n1 présences de l'espèce i dans un total de S1 segments

$C_m^P = m! / ((p! \cdot (m-p)!))$
avec m! = factorielle de m

Probabilité du tableau de contingence (calcul "exact" de Fisher)

$P = (n1+n2)! * (\Sigma - (n1+n2))! * S1! * S2! / n1! * (S1-n1)! * n2! * (S2-n2)! * \Sigma!$

$P = [S1! / n1! * (S1-n1)!] * [S2! / n2! * (S2-n2)!] * [(n1+n2)! * (\Sigma - (n1+n2))! / \Sigma!]$

$P = C_{S1}^{n1} * C_{S2}^{n2} / C_{\Sigma}^{n1+n2} = b * c / d$

INFO (Brillouin) = $\log_2(1/P) = \log_2 d - (\log_2 b + \log_2 c)$ en sha

Seuils conventionnels de probabilité et valeurs d'information

Probabilité	H Brillouin	Déférence...
> 10,0%	3,3	< non significative
à 5,0%	4,3	à non significative
à 1,0%	6,6	à significative
à 0,1%	10	> hautement signif.
<	très haut signif.	

Modalités / année	ENCLOS	EXCLOS	2011	Validité statistique des différences de fréquences observées
Richesses	53	56	Qté d'information	
Abondances	525	534		
Espèces relevées	Fréquence %	Fréquence %	Brillouin (sha)	
<i>Solidago virgaurea</i>	39	15	-11,7	
<i>Carlina acaulis</i> var <i>caulescens</i>	10	0	-10,2	très hautement significative
<i>Abies alba</i> semis	15	4	-7,3	
<i>Poa nemoralis</i>	9	1	-6,8	
<i>Galium verum</i>	24	11	-6,6	
<i>Thymus serpyllum</i>	4	19	9,8	
<i>Hieracium murorum</i>	23	47	9,4	
<i>Pinus sylvestris</i>	0	8	7,9	
<i>Rubus saxatilis</i>	4	15	7	
<i>Festuca ovina</i>	0	7	6,9	
<i>Cotoneaster integrifolius</i>	6	0	-6,1	
<i>Quercus pubescens</i>	9	2	-5,3	
<i>Lotus corniculatus</i>	26	15	-5,3	
<i>Ononis natrix</i>	5	0	-5,1	
<i>Ranunculus aduncus</i>	32	21	-5	
<i>Carex halleriana</i>	0	5	5	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	9	18	4,8	
Mousse	65	78	4,6	
<i>Calamagrostis varia</i>	31	22	-4,4	
<i>Hieracium pilosella</i>	10	18	4,3	
<i>Epilobium angustifolium</i>	4	0	-4,1	
<i>Acer campestre</i>	4	0	-4,1	
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	7	2	-3,9	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	41	38	-3,6	
<i>Vicia sativa</i>	5	1	-3,5	
<i>Galium obliquum</i>	1	6	4,1	
<i>Hippocratea emerus</i>	0	4	4	
<i>Plantago media</i>	0	4	4	
<i>Genista pilosa</i>	26	32	3,6	
<i>Leontodon pyrenaicus</i>	11	17	3,6	
<i>Gentiana lutea</i>	20	26	3,6	
etc. < 13,31				

Modalités / année	ENCLOS	EXCLOS	2016	Validité statistique des différences de fréquences observées
Richesses	65	57	Qté d'information	
Abondances	662	534		
Espèces relevées	Fréquence %	Fréquence %	Brillouin (sha)	
<i>Abies alba</i> semis	32	1	-23,9	
<i>Thymus serpyllum</i>	0	9	10,5	très hautement significative
<i>Ononis natrix</i>	9	0	-7,7	
<i>Solidago virgaurea</i>	33	13	-6,8	
<i>Carex halleriana</i>	0	7	8,2	
<i>Rubus saxatilis</i>	7	16	6,8	
<i>Cotoneaster integrifolius</i>	13	3	-5,5	
Mousse	70	70	-5,1	
<i>Hieracium murorum</i>	50	50	-4,5	
<i>Genista pilosa</i>	44	27	-4,3	
<i>Hippocratea emerus</i>	0	5	5,8	
<i>Festuca ovina</i>	0	5	5,8	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	45	51	5,7	
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	1	6	5	
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	6	5	
<i>Plantago media</i>	0	4	4,7	
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	4	4,7	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	9	14	4,4	
<i>Calamagrostis varia</i>	32	18	-4,2	
<i>Carlina acaulis</i> var <i>caulescens</i>	7	1	-4,2	
<i>Ranunculus aduncus</i>	45	34	-3,5	
<i>Gentiana lutea</i>	27	25	-3,3	
<i>Lotus corniculatus</i>	17	21	4,2	
<i>Polygala calcarea</i>	14	18	4,1	
<i>Sanguisorba minor</i>	5	9	3,8	
<i>Potentilla neumanniana</i>	11	4	-3,6	
<i>Tragopogon crocifolius</i>	0	3	3,5	
etc. < 13,31				

Remarque importante : pour utiliser les mesures les plus fiables, les strates supérieures à 2 m ne sont pas prises en compte, ce qui n'est pas gênant pour notre problématique.

Le tableau II montre des différences significatives pour une vingtaine d'espèces. En considérant l'écologie de ces espèces, il apparaît que l'exclos (= zone librement pâturée) est plus riche en espèces xérophiles telles que *Thymus serpyllum*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*, *Carex halleriana*, *Rubus saxatilis*... Le pin sylvestre y est aussi un peu plus abondant que dans le placeau enclos (= zone mise en défens). En revanche, les semis de sapin sont plus nombreux dans la zone mise en défens, de même que des sciaphiles telles que *Solidago virgaurea*, *Poa nemoralis*, *Ranunculus aduncus*...

Que faut-il en déduire ? Que malgré leur similitude apparente, les deux placeaux sont légèrement différents. Quelques plages plus ensoleillées et plus sèches suffisent pour marquer une différence dans la végétation, ce qui corrobore la puissance de ce test des fréquences.

Certaines autres différences sont vraisemblablement aléatoires, liées à la petite dimension des placeaux. En effet, dans un milieu considéré comme homogène, cette micro-hétérogénéité devrait s'estomper si l'on augmente la dimension de l'échantillon avec des placeaux plus grands... mais plus coûteux à installer.

Comparaison des placeaux au bout de cinq ans

Voir tableau III. L'hétérogénéité de base observée en 2011 perdure au bout de cinq ans, mais elle se conjugue avec l'effet de la mise en défens d'une part et, d'autre part, une certaine variation interannuelle liée aux vicissitudes climatiques.

Certes la plupart des espèces «différentielles» maintiennent leur rang et les fréquences de la plupart des espèces évoluent de la même manière, à la baisse ou à la hausse entre les deux placeaux — même si les différences ne sont pas toujours statistiquement significatives.

Tab. II (en haut) : Comparaison des placeaux au temps zéro (2011).

Tab. III (ci-contre) : Comparaison des placeaux cinq ans plus tard.

Evolution diachronique de chaque placeau

Voir tableaux IV et V. Le tableau VI résume les évolutions les plus significatives (au seuil de probabilité de 95%). Toutefois, les espèces notées en gras ont un comportement bien différencié. La fréquence de *Lotus corniculatus* diminue dans l'enclos et augmente dans la zone pâturée. C'est l'inverse pour les mousses (sans distinction d'espèces), *Genista pilosa*, *Pinus sylvestris* (hors semis) et surtout pour les semis de sapin qui, au bout de cinq ans sont beaucoup plus fréquents dans la zone protégée.

Les deux graphes de la figure 2 montrent bien une évolution opposée entre les semis de sapin et ceux de pin sylvestre.

Comparaison globale des indices de biodiversité

Les matrices des présences-espèces (0 & 1) X segments, permettent de réaliser le calcul de plusieurs indices de biodiversité (voir encadré en annexe). Ces indices sont pour la plupart corrélés entre eux, aussi n'est-il pas indispensable de les analyser tous. Leur valeur est exprimée en sha (shanon) car ils procèdent de la théorie de l'information. Faute de standards connus, leur valeur absolue importe moins que leur évolution comparée entre modalités ou entre années de mesure.

Ces indices (Cf. Tab. VII) intègrent le nombre d'espèces et l'équitabilité de leurs abondances. Certains expriment une biodiversité spatiale, une hétérogénéité de la tranche de végétation analysée : espèces x position sur le transect x position dans les strates de hauteur.

Nous avons choisi de représenter seulement l'indice de biodiversité totale réduite et l'indice de biodiversité verticale pour ne pas alourdir le graphe (Cf. Fig. 3 droite), mais les autres indices présentent un profil comparable.

Ci-contre, de haut en bas,

Tab. IV : Evolution de la végétation de l'enclos en cinq ans.

Tab. V : Evolution de la végétation du témoin pâturé en cinq ans.

Tab. VI : Evolution comparée des fréquences en cinq ans (chiffres en gris : différences non significatives, récupérées pour compléter le tableau).

Années / modalité	2011	2016	ENCLOS Qté d'information	Validité statistique des différences de fréquences observées
	Richesses	53		
Espèces relevées	Fréquence	Fréquence		
	%	%		
Galium verum	24	8	-11,9	très hautement significative
Hieracium murorum	23	50	7,1	hautement significative
Lotus corniculatus	26	17	-6,4	significative au seuil de 5%
Solidago virgaurea	39	33	-5,6	
Lonicera xylosteum	4	0	-4,7	
Thymus serpyllum	4	0	-4,7	
Pinus sylvestris semis	1	9	5,5	
Abies alba semis	15	32	5,2	
Mousse	65	70	4,5	
Genista pilosa	26	44	4,4	
Festuca rubra	8	19	4,4	
Hieracium prenanthoides	3	11	4,3	
Hieracium tomentosum	3	0	-3,5	non significative au seuil 5 % (significative pour 10 %)
Knautia arvensis	3	0	-3,5	
Carlina acaulis var caulescens	10	7	-3,4	
Juniperus communis	9	6	-3,4	
Poa nemoralis	9	6	-3,4	
Pinus sylvestris	0	5	4,2	
Polygala calcarea	5	14	4,2	
Brachypodium pinnatum	41	45	3,8	
Calamagrostis varia	31	32	3,8	
Ranunculus aduncus	32	45	3,6	
Rosa canina	0	4	3,4	
Phyteuma orbiculare	0	4	3,4	
Cotoneaster integrifolius	6	13	3,3	

Années / modalité	2011	2016	EXCLOS Qté d'information	Validité statistique des différences de fréquences observées
	Richesses	56		
Espèces relevées	Fréquence	Fréquence		
	%	%		
Polygala calcarea	4	18	9,3	hautement significative
Thymus serpyllum	19	9	-5,3	significative au seuil de 5%
Abies alba	5	0	-5	
Pinus sylvestris	8	2	-4,5	
Ranunculus aduncus	21	34	5,5	
Brachypodium pinnatum	38	51	5	
Pinus sylvestris semis	3	10	4,9	non significative au seuil 5 % (significative pour 10 %)
Mousse	78	70	-4,2	
Leontodon pyrenaicus	17	10	-4	
Galium verum	11	5	-3,9	
Genista pilosa	32	27	-3,6	
Hieracium pilosella	18	13	-3,4	
Calamagrostis varia	22	18	-3,3	
Lotus corniculatus	15	21	3,6	
Hieracium murorum	47	50	3,6	etc. < 13,31

Modalité →	ENCLOS			EXCLOS			
	Espèces / fréquences	2011	2016	tendance	2011	2016	tendance
Galium verum	24	8	—	11	5	—	
Solidago virgaurea	39	33	—	15	13	—	
Lonicera xylosteum	4	0	—	6	4	—	
Thymus serpyllum	4	0	—	19	9	—	
Abies alba	3	1	—	5	0	—	
Lotus corniculatus	26	17	—	15	21	+	
Abies alba semis	15	32	+	4	1	—	
Mousse	65	70	+	78	70	—	
Genista pilosa	26	44	+	32	27	—	
Pinus sylvestris	0	5	+	8	2	—	
Pinus sylvestris semis	1	9	+	3	10	+	
Hieracium murorum	23	50	+	47	50	+	
Festuca rubra	8	19	+	9	13	+	
Hieracium prenanthoides	3	11	+	3	7	+	
Polygala calcarea	5	14	+	4	18	+	
Ranunculus aduncus	32	45	+	21	34	+	
Brachypodium pinnatum	41	45	+	38	51	+	

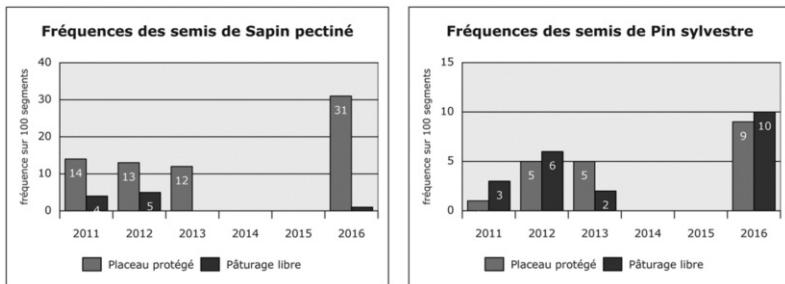
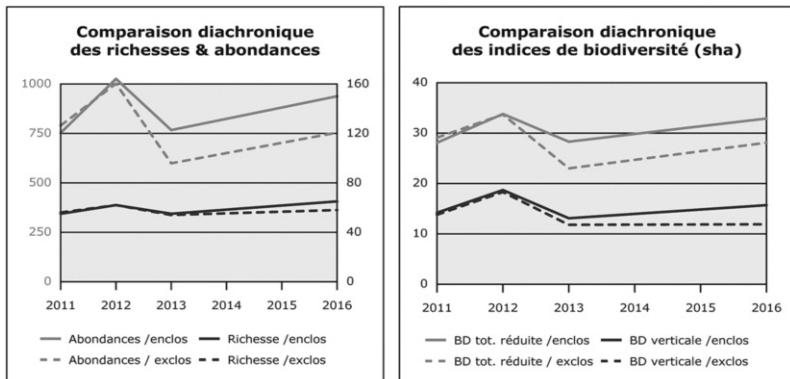


Fig. 2 : Cas du sapin pectiné et du pin sylvestre.

Indices de biodiversité	2011	2012	2013	2016	2011	2012	2013	2016	Δ 2016
Modalités	ENCLOS				EXCLOS				Δ
AVEC STRATES									
Richesse en espèces x strates	101	111	90	125	87	96	79	95	-24,0%
Abondances (nbr d'occurrences)	753	1026	767	938	790	1002	599	754	-19,6%
Biodiversité totale	38,6	49,3	37,8	48	38,1	46,3	30,5	37,9	-21,0%
Biodiversité horizontale	26,8	33,2	26	79,1	26,1	32,3	21,5	61,3	-22,5%
Biodiversité verticale	14,2	18,7	13,1	15,7	13,8	18,3	11,8	11,9	-24,2%
Biodiversité des fréquences	39,6	55,5	39,4	51,9	40,4	53,8	29,6	39,5	-23,9%
Biodiversité des segments	46,8	64,7	47,5	58,7	48,9	63	36,5	46,4	-21,0%
SANS STRATES									
Richesse (sensu stricto)	55	62	55	65	56	62	54	58	-10,8%
Abondances réduites (r)	626	780	633	729	655	776	472	612	-16,0%
Biodiversité totale réduite	28,1	33,8	28,3	32,9	29,1	33,7	23	28,1	-14,6%
Biodiversité horizontale r	20,1	23,7	19,6	23,2	20	23,6	15,9	20	-13,8%
Biodiversité des fréquences r	29,3	37,9	29,2	35,5	30,3	37,7	20,9	28,8	-18,9%
Biodiversité des segments r	38,5	48,6	38,8	45,2	40,2	48,3	28,5	37,4	-17,3%

Tab. VII : Comparaison des indices de biodiversité.



Attention ! Les valeurs pour 2014 et 2015 sont obtenues par interpolation pour faciliter l'expression graphique.

Fig. 3 : Evolution de la biodiversité des placeaux en cinq ans.

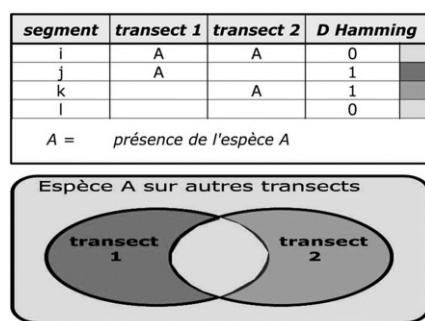


Fig. 4 (ci-contre) : Définition de la distance de Hamming.

Le «pic» observé en 2012 et le «creux» de 2013 peuvent s'expliquer par un effet saisonnier, par la date de réalisation des relevés. Idéalement, les observations devraient être effectuées à une date fixe (autour du premier juillet), corrigée par «l'avance» ou le «retard» de la phénologie. En effet, à cette saison de fin-printemps début d'été, la croissance végétale est forte. Il n'est donc pas anormal de relever plus de contacts d'espèces en 2012 assez tard en saison, qu'en 2013, un peu trop tôt. Malgré les difficultés organisationnelles, il convient de respecter au mieux cette exigence pour limiter ces effets saisonniers un peu intempestifs.

L'indice de biodiversité verticale (hétérogénéité de la répartition des espèces dans les différentes strates) diminue de 24% dans la zone pâturée.

L'indice de biodiversité totale réduite (et ceux qui y sont corrélés) y décroît aussi d'environ 14 %.

Une autre approche plus rudimentaire consiste à compter le nombre d'espèces rencontrées (richesse) ou le nombre de total d'occurrences d'espèces interceptées par le transect.

La richesse (listes floristiques) est aussi affectée négativement (-11 %) par l'abrutissement (Cf. Fig. 3 gauche), de même que le nombre d'occurrences d'espèces (abondance) pour tous les segments et toutes les strates. Ce dernier diverge à partir de 2013 et l'écart d'environ 20 % se maintient en 2016. Cette différence traduit une variation de la «densité» de la végétation ou de la biomasse végétale, qui peut être imputée aux cervidés.

«Stabilité» des espèces au sein de chaque placeau

La fréquence au temps t donne une bonne image de l'importance de chaque espèce le long des transects d'échantillonnage mais, à fréquence égale, une espèce peut disparaître d'un segment et apparaître dans un autre ! Comment cerner ce «déplacement» ? Concrètement, les semis de sapin sont-ils bien implantés et poursuivent-ils leur croissance... ou bien se renouvellent-ils de façon un peu aléatoire chaque année de façon éphémère ?

A défaut de marques de repérage individuelles sur le terrain, qui n'ont pas été ici installées, le calcul permet de récupérer quelques enseignements. Les relevés périodiques de chaque placeau étant réalisés sur

Enclos Richesse Abondance Espèces relevées i	2011 53 525 Fréq%	Distances de Hamming ΣDH = DH/moyenne des fréquences	2012 60 681 Fréq%	Distances de Hamming ΣDH = DH/moyenne des fréquences	2013 54 533 Fréq%	Distances de Hamming ΣDH = DH/moyenne des fréquences	2016 65 662 Fréq%
Rosa canina	0	0	0	1	2,00	1	5,00
Abies alba semis	14	13	0,96	13	1,20	12	4,83
Hieracium prenanthoides	3	9	2,00	6	0,91	5	4,00
Pinus sylvestris	0	0	0	1	2,00	1	4,00
Pinus sylvestris semis	1	4	1,33	5	1,20	5	4,00
Salvia pratensis	1	1	0,67	2	2,00	0	4,00
Ononis natrix	5	5	0,77	8	1,64	3	3,33
Dactylorhiza maculata	0	0	0	1	2,00	1	3,00
Hieracium murorum	23	33	1,16	34	1,30	23	2,97
Orthilia secunda	2	3	1,20	3	0,67	3	2,80
Poa nemoralis	9	9	2,00	0	4,00	4	2,40
Vicia sativa	5	8	1,33	7	1,20	3	2,40
Polygala calcarea	5	19	1,52	20	0,95	22	2,36
Rhinanthus alectorolophus	2	3	1,20	3	0,86	4	2,33
Arabis hirsuta	0	0	0	1	2,00	1	2,00
Campanula rotundifolia	0	1	2,00	1	2,00	0	2,00
Cytisophyllum sessilifolium	2	1	0,67	1	2,00	0	2,00
Prunus avium	0	0	0	1	2,00	1	2,00
Vincetoxicum hirundinaria	0	0	0	0	0	1	2,00
Quercus pubescens	9	4	0,40	11	0,32	8	1,80
Acer campestre	4	3	0,86	3	0,00	3	1,60
Phyteuma orbiculare	0	0	0	0	0	4	1,60
Rubus saxatilis	4	1	0,22	5	0,00	5	1,60
Calamagrostis varia	31	18	0,58	31	0,91	24	1,52
Solidago virgaurea	39	24	0,71	29	0,52	33	1,47
Hieracium pilosella	10	21	1,35	21	1,06	13	1,45
Leucanthemum vulgare	9	9	0,95	10	1,16	9	1,45
Gentiana lutea	20	14	0,61	26	0,76	19	1,40
Cotoneaster integrerrimus	6	8	0,89	12	0,67	6	1,38
Leontodon pyrenaicus	11	9	0,62	18	0,63	17	1,36
Cephalanthera damasonium	0	0	0	2	2,00	2	1,33
Epipactis atrorubens	3	1	0,29	4	2,00	0	1,33
Ranunculus aduncus	32	30	0,75	48	0,48	44	1,17
Genista pilosa	26	30	0,77	52	0,38	47	1,15
Thesium divaricatum	1	3	2,00	2	2,00	3	1,14
Rosa pimpinellifolia	7	6	0,86	7	1,11	11	1,06
Acer monspessulanum	2	0	0,00	2	0,67	1	1,00
Galium verum	24	22	0,85	28	1,08	11	1,00
Taraxacum officinale	0	0	0	0	0	1	1,00
Veronica officinalis	0	0	0	1	2,00	1	1,00
Dactylis glomerata	5	8	1,60	5	1,67	7	0,90
Abies alba	4	1	0,22	5	0,40	5	0,86
Lotus corniculatus	26	23	0,75	35	0,72	18	0,82
Sanicula europaea	3	2	0,50	5	1,33	1	0,80
Mousse	65	15	0,23	66	0,29	72	0,78
Brachypodium pinnatum	41	17	0,37	50	0,57	31	0,71
Arrhenatherum elatius	0	4	2,00	4	2,00	0	0,67
Leontodon hispidus	0	0	0	0	0	1	0,67
Trifolium pratense	0	2	2,00	2	2,00	0	0,67
Festuca rubra	8	11	1,16	11	0,53	8	0,65
Juniperus communis	9	2	0,20	11	0,18	11	0,59
Lonicera xylosteum	4	3	1,20	1	0,67	2	0,57
Epilobium angustifolium	4	5	1,43	3	1,33	3	0,55
Acer opalus	3	1	0,29	4	0,00	4	0,50
Achillea millefolium	1	0	0,00	1	2,00	0	0,50
Potentilla neumanniana	9	10	1,00	11	2,00	0	0,49
Amelanchier ovalis	0	2	2,00	2	2,00	0	0,36
Knautia arvensis	3	3	0,86	4	1,33	2	0,36
Carlina acaulis var caulescens	10	5	0,53	9	0,93	6	0,33
Galium obliquum	1	1	2,00	0	2,00	3	0,26
Teucrium chamaedrys	0	0	0	1	2,00	1	0,25
Thymus serpyllum	4	5	0,77	9	2,00	1	0,25
Hippocratea comosa	0	0	0	0	0	1	0,22
Coronilla minima	0	0	0	3	2,00	3	0,17
Lathyrus pratensis	0	0	0	1	2,00	1	0,17
Lavandula angustifolia	2	2	1,00	2	0,40	3	0,17
Fragaria vesca	2	1	0,67	1	0,00	1	0,14
Sanguisorba minor	4	6	0,86	10	0,86	4	0,14
Centaurea scabiosa	2	3	1,20	3	2,00	0	0,06
Echinops ritro	1	1	0,67	2	2,00	0	0,00
Festuca heterophylla	0	2	2,00	2	2,00	0	0,00
Hieracium tomentosum	3	7	2,00	4	2,00	0	0,00
Lathyrus vernus	0	2	2,00	2	2,00	0	0,00
Orchis sp	0	1	2,00	1	2,00	0	0,00
Acer opalus x campestre	0	0	0	0	0	1	0
Anthyllis vulneraria	0	1	2,00	1	2,00	0	0
Arabis collina	0	0	0	0	0	1	0
Deschampsia flexuosa	0	0	0	0	0	2	0
Prenanthes purpurea	1	1	0,67	2	2,00	0	1
Viburnum lantana	0	1	2,00	1	2,00	0	0

Tab. VIII : Tableau récapitulatif des distances de Hamming.

Espèce	Abies alba semis	dHamming	fréquence	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Modalité	Enclos																	
Année	2011		14	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Année	2012	13	13	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Année	2013	15	12	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
Année	2016	29	31	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
Modalité	Exclos																	
Année	2011		4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2012	9	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2013	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2016	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<hr/>																		
Espèce	Pinus sylvestris semis	dHamming	fréquence	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Modalité	Enclos																	
Année	2011		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2012	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2013	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2016	12	9	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
Modalité	Exclos																	
Année	2011		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2012	7	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2013	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2016	10	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<hr/>																		
Espèce	Juniperus communis	dHamming	fréquence	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
Modalité	Exclos																	
Année	2011		9	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
Année	2012	2	11	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
Année	2013	2	11	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
Année	2016	5	6	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Modalité	Exclos																	
Année	2011		5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	
Année	2012	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2013	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Année	2016	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<hr/>																		
Modalité	Années	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Δ 2016										
ENCLOS	Richesse	53	60	54				65										
	DH cumulées		460	472				573										
	DH moyenne/espèce	7,67	8,74				8,82											
EXCLOS	Richesse	56	62	54				57	-12,3%									
	DH cumulées		693	613				518	-9,6%									
	DH moyenne/espèce	11,18	11,35				9,09	3,1%										

De haut en bas :

Tab. IX :

Cas des semis de sapin pectiné.

Tab. X :

Cas des semis de pin sylvestre.

Tab. XI :

Cas du genévrier commun.

NB : seuls une quinzaine de segments sont représentés sur les tableaux.

En gras : données qui ont changé (DH = 1).

Tab. XII :

Distances de Hamming cumulées.

les mêmes segments, on peut considérer qu'ils sont appariés et qu'ils peuvent être rigoureusement comparés en calculant, pour chaque espèce, les distances de Hamming (DH) (Cf. Fig. 4) cumulées sur tous les segments.

La DH totale de deux relevés appariés est la somme des DH de chaque espèce. On peut aussi calculer une DH moyenne en divisant le total par le nombre d'espèces pour mieux comparer des couples de relevés entre eux (Cf. Tab. VIII).

Les semis d'essences forestière «bougent» beaucoup, disparaissent d'un segment, sont renouvelés dans un autre, etc. Des distances de Hamming élevées traduisent donc une forte instabilité. En revanche une espèce assez bien «établie», telle que *Juniperus communis* «bouge» assez peu. Sa DH entre relevés successifs est faible. Voir tableaux IX à XI.

Les distances de Hamming peuvent-elles être influencées par l'impact des cervidés ? Le tableau XII montre assez bien que la DH totale du plateau pâtré est un peu plus faible que celle du plateau mis en défens (- 10 %) mais, ramenée au nombre d'espèces, la valeur moyenne y est légèrement supérieure (+3 %).

La pression d'abrutissement «obligerait» les espèces à «bouger» davantage...

Observation directe des abrutissements

Nous avions prévu dans le protocole de relever les traces visibles de l'impact de la dent des cervidés : abrutissements (tiges coupées ± nettement) ou frottis (portions d'écorce arrachée). En fait nous n'avons pas observé de frottis mais uniquement des abrutissements. En effet, les chevreuils responsables en général des frottis, sont présents aux dires des chasseurs locaux, mais l'espèce herbivore largement dominante est bien ici le cerf élaphe.

Noter que certains dégâts ne sont pas visibles, quand, notamment, un herbivore arrache complètement une plantule sans en laisser de trace.

Nous constatons dans le tableau XIII, que pour une espèce donnée, les dégâts sont moins fréquents dans la strate 1 la plus basse (0-12,5 cm) que dans celles qui sont un peu plus hautes. Le cerf n'aimerait pas trop se baisser ! D'autres espèces rases sont protégées par la neige ou le givre en hiver, ou bien encore sont très discrètes à cette saison, échappant ainsi à la dent des animaux.

Remarquer que la Gentiane jaune, espèce refusée généralement par le bétail est ici (faiblement) broutée par les cerfs. C'est aussi le cas du Houx, observé à proximité des transects.

Les faibles effectifs de ces observations ne permettent pas d'en tirer plus d'enseignements.

Conclusion générale : quel impact des ongulés sur la forêt ?

Nous distinguons l'impact sur la régénération forestière, qui a motivé cette étude, de celui, plus général sur la biodiversité végé-

tale, qui intéressera davantage les protecteurs de la nature et les gestionnaires environnementalistes.

Sur le site de la placette, les semis de sapin pectiné sont manifestement très impactés par l'herbivorie. Nombreux dans la parcelle clôturée, ils sont quasiment absents à l'extérieur. Toutefois, il reste difficile de se prononcer sur la réussite de la régénération dans la zone mise en défens. En effet, dans cette dernière, notre analyse détaillée montre que ces plantules sont assez nombreuses mais souvent éphémères. Le nombre de celles qui survivront sera-t-il suffisant pour régénérer la forêt ? Il est encore un peu tôt pour l'affirmer. D'autres facteurs tels que le réchauffement climatique peuvent interférer et compromettre, à une toute autre échelle, la régénération du sapin dans la partie la plus basse de son étage de végétation...

Sur la végétation considérée globalement, l'impact des animaux se manifeste par une «densité» et un «biovolume» un peu inférieurs mais aussi par une perte de biodiversité, certes assez légère mais bien avérée.

Cette expérimentation s'est étalée sur cinq ans, de 2011 à 2016, mais elle n'a pas encore livré tous ses enseignements. L'effort de maintenance de la placette et les observations périodiques (dans 3 à 5 ans) devront être poursuivis.

L.A.

Espèce	Strate	Observations de 2016		Nombre d'abrouitissements NON	%broûte
		OUI	NON		
Acer opalus	4	1	0	100%	
Cotoneaster integrerrimus	2	1	0	100%	
Cytisophyllum sessilifolium	3	1	0	100%	
Prunus mahaleb	1	1	0	100%	
Prunus mahaleb	2	1	0	100%	
Prunus spinosa	1	2	0	100%	
Prunus spinosa	3	2	0	100%	
Quercus pubescens	1	1	0	100%	
Quercus pubescens	2	1	0	100%	
Rosa canina	2	2	0	100%	
Rosa canina	3	2	0	100%	
Rosa canina	4	2	0	100%	
Rubus saxatilis	2	1	0	100%	
Solidago virgaurea	2	1	0	100%	
Rosa pimpinellifolia	1	2	1	67%	
Cotoneaster integrerrimus	1	1	1	50%	
Hippocrate emerus	1	2	3	40%	
Dactylis glomerata	2	1	2	33%	
Rosa canina	1	1	2	33%	
Lonicera xylosteum	1	1	3	25%	
Cytisophyllum sessilifolium	1	1	4	20%	
Solidago virgaurea	1	1	12	8%	
Gentiana lutea	1	1	19	5%	



Tab. XIII (ci-dessus) :
Abrouitissements
observés.

Photo 2 :
Même la grande gentiane
jaune (*Gentiana lutea*)
pourtant peu appétente,
peut être ponctuellement
abrouitée par les cervidés.
Photo L.A.

Résumé

Dans un secteur des Hautes-Alpes en situation de déséquilibre sylvo-cynégétique du fait d'une surabondance de cerf élaphe, le Centre régional de la propriété forestière de Provence-Alpes-Côte d'Azur a installé en 2011, un dispositif enclos/exclos pour évaluer finement l'impact de l'herbivorie sur la végétation et sa biodiversité. L'application de méthodes d'analyse fréquentielle permet de démontrer au bout de cinq années, un effet négatif sur les indicateurs de biodiversité et sur la régénération du sapin pectiné.
Mots-clés : dégâts de cervidés ; herbivorie et biodiversité forestière ; régénération forestière ; méthodes d'analyses fréquentielles ; Beauchêne (Hautes-Alpes).

Summary

Impact of large ungulates on plant biodiversity and forest regeneration in arid fir stands at Beauchêne, Hautes-Alpes (S-E France)

In a part of the Hautes-Alpes area, the over-abundance of the deer has led to an imbalance between red deer (*Cervus elaphus*) and the forested environment. Consequently, the Centre régional de la propriété forestière, the private forest landowners association of the Provence-Alpes-Côte d'Azur région, set up a fenced-in/fenced-out scheme in order to assess the impact of herbivores on the vegetation and its biodiversity. Using frequential analysis methodology, after five years the data showed that there was a negative effect on the indicators of biodiversity and on the regeneration of common fir (*Abies alba*).

Annexe

Matrice originelle des Q espèces x Z strates

Espèces	Segments	Σ	1	k	S
Totaux par segments	N	n••1		n••k	n••S
<i>Espèce A</i>	strate 1	nA1•			
<i>Espèce A</i>	strate 2	nA2•			
<i>Espèce A</i>	strate j	nA6•			
<i>Espèce A</i>	strate Z	nAZ•			
<i>Espèce i</i>	strate j	nij•			
<i>Espèce Q</i>	strate 1	nQ1•			
<i>Espèce Q</i>	strate 2	nQ2•			
<i>Espèce Q</i>	strate j	nQj•			
<i>Espèce Q</i>	strate Z	nQZ•			

Matrice réduite (toutes strates confondues)

Espèces	Segments	Σ	1	k	S
Totaux par segments	Nr	n•1		n•k	n•S
<i>Espèce A</i>	pas de strates	nA•			
<i>Espèce i</i>	pas de strates	ni•			
<i>Espèce Q</i>	pas de strates	nQ•			

Matrice du relevé triée par strates

Espèces	Segments	N	1	k	S
Totaux par segments	N	n••1		n••k	n••S
Totaux / segm x str	n•1•	n•11		n•1k	n•1S
<i>Espèce A</i>	strate 1	nA1•			
<i>Espèce i</i>	strate 1	ni1•			
<i>Espèce Q</i>	strate 1	nQ1•			
Totaux / segm x str j	n•j•	n•j1		n•jk	n•jS
<i>Espèce i</i>	strate j	nij•			
Totaux / segm x str Z	n•Z•	n•Z1		n•Zk	n•ZS
<i>Espèce A</i>	strate Z	nAZ•			
<i>Espèce i</i>	strate Z	niZ•			
<i>Espèce Q</i>	strate Z	nQZ•			

Formules de calcul des indices de biodiversité

Type de biodiversité	Donnée	Individu	Abbrégé	Calcul information
Biodiversité totale	0 / 1	n_{ijk}	Bd tota	$I = \log_2 C_T^N$
Biodiversité horizontale	0 / 1	n_{ijk}	Bd hori	$I = \sum i_{1-Q} j_{1-Z} (\log_2 C_S^{nij})$
Biodiversité des segments	Σ colonnes	$n_{••k}$	Bd segm	$I = \log_2 (N! / \prod k_{1-S} (n_{••k})!)$
Biodiversité des fréquences des espèces x strate	Σ lignes	$n_{ij•}$	Bd fréq	$I = \log_2 (N! / \prod i_{1-Q} j_{1-Z} (n_{ij•})!)$
Biodiversité totale réduite *	0 / 1	n_{ik}	Bd tota-r	$I = \log_2 C_{Tr}^{Nr}$
Biodiversité horizontale réduite *	0 / 1	n_{ik}	Bd hori-r	$I = \sum i_{1-Q} (\log_2 C_S^{nij})$
Biodiversité des segments réduite *	Σ colonnes	$n_{••k}$	Bd segm	$I = \log_2 (N! / \prod k_{1-S} (n_{••k})!)$
Biodiversité des fréquences des espèces *	Σ lignes	$n_{i•}$	Bd freq-r	$I = \log_2 (Nr! / \prod i_{1-Q} (n_{i•})!)$
Biodiversité verticale	Σ colonnes x strate	$n_{•j•}$	Bd verti	$I = \log_2 (N! / \prod j_{1-Z} (n_{•j•})!)$
Richesse espèces-strates dans le transect	Σ colonnes	ij	L	Σij (nbre de lignes de matrice esp x str)
Richesse spécifique du transect	Σ colonnes	i	Q	Σi (nombre d'espèces)
Richesse spécifique de la station	nombre		Q + E	ajouter les espèces voisines du transect

* toutes strates confondues (n_{ij} présences de l'espèce i dans chaque strate j sont comptées pour une seule)

C_T^N lire nombre de combinaisons de N objets dans T positions possibles

$\sum i_{1-Q}$ lire : somme pour tous les i (i variant de 1 à Q)

$n!$ lire factorielle $n = 1 \times 2 \times 3 \times \dots \times n$

$\prod i_{1-Q}$ lire : produit pour tous les i (i variant de 1 à Q)

$\prod i_{1-Q} j_{1-Z}$ lire : produit pour tous les i (1 → Q) et tous les j (1 → Z)

Individu	Définition	Dénomination
i	présence (=1) ou absence (=0) de l'espèce i dans la strate j pour le segment k	observation élémentaire booléenne
N	somme des nijk pour toutes espèces, tous segments et toutes strates	total des fréquences esp x str obsevées
$n_{••k}$	somme des présences de toutes les espèces x strates pour le segment k	"épaisseur" du segment k
$n_{•jk}$	somme des présences de toutes les espèces dans la strate j pour le segment k	"épaisseur" de la cellule jk
n_{ik}	présence (=1) ou absence (=0) de l'espèce i pour le segment k *	observation booléenne calculée
Nr	somme des nik pour toutes espèces, tous segments*	total des fréquences esp. obsevées
$n_{•k}$	somme des présences de toutes les espèces pour le segment k *	"épaisseur réduite" du segment k
$n_{ij•}$	somme des présences de l'espèce i dans la strate j pour tous les S segments	fréquence absolue de l'espèce x strate ij
$n_{i•}$	somme des présences de l'espèce i pour tous les S segments *	fréquence absolue de l'espèce i
$n_{•j•}$	somme des présences de toutes les espèces de la strate j pour tous les S segments	"richesse" de la strate j
ij	espèce i observée dans la strate j du transect	espèce x strate
i	espèce i interceptée par le transect *	espèce
Q + E	total des espèces interceptées par le transect + celles notées "en extension"	richesse spécifique dans la station

Tous ces calculs sont effectués à l'aide de programmes informatiques, à partir de la matrice des observations des présences / absences (1/0) des espèces x strates relevées sur les transects d'échantillonnage.