

Étude de l'impact des ongulés sur la régénération naturelle en coupes rases d'épicéas (*Picea abies*) à l'aide de dispositifs enclos-exclos en Ardenne belge

Auteur : Vanneste, Zoé

Promoteur(s) : Ligot, Gauthier

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/24134>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**ÉTUDE DE L'IMPACT DES ONGULÉS SUR LA
RÉGÉNÉRATION NATURELLE EN COUPES RASES
D'ÉPICÉAS (*PICEA ABIES*) À L'AIDE DE
DISPOSITIFS ENCLOS-EXCLOS EN ARDENNE
BELGE**

ZOÉ VANNESTE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2024-2025

PROMOTEUR : GAUTHIER LIGOT

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

**ÉTUDE DE L'IMPACT DES ONGULÉS SUR LA
RÉGÉNÉRATION NATURELLE EN COUPES RASES
D'ÉPICÉAS (*PICEA ABIES*) À L'AIDE DE
DISPOSITIFS ENCLOS-EXCLOS EN ARDENNE
BELGE**

ZOÉ VANNESTE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2024-2025

PROMOTEUR : GAUTHIER LIGOT

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mon promoteur, Monsieur Ligot, pour m'avoir guidée avec rigueur et bienveillance dans la réalisation de ce mémoire. Merci de m'avoir offert l'opportunité de travailler sur ce mémoire, pour votre écoute, vos conseils avisés, vos retours constructifs, votre disponibilité constante, ainsi que pour les nombreuses idées et réflexions partagées tout au long de cette aventure.

Je souhaite également remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce mémoire. Je remercie particulièrement Florentin Reginster, pour son aide précieuse, son accompagnement sur le terrain, son investissement, sa gentillesse et sa réactivité face à mes questions.

Je remercie les membres de mon jury pour le temps accordé à l'évaluation de ce mémoire et pour leur disponibilité et bienveillance face à mes questions et sollicitations.

Je remercie l'ensemble du corps enseignant pour la qualité de l'enseignement reçu durant ces années. Grâce à vous, je termine ce cursus avec des bases solides, une vision globale du métier et une réelle envie d'en découvrir davantage. J'adresse également un merci sincère à toutes les personnes de l'ombre, qui œuvrent chaque jour au sein de l'Université et qui permettent aux étudiants de vivre ces années dans les meilleures conditions.

Un immense merci à ma petite sœur Emma, pour sa présence constante, son soutien indéfectible, ses encouragements ainsi que pour les moments de légèreté qu'elle m'a offerts lorsque j'en avais besoin. Merci à mes parents de m'avoir permis de suivre ces études. Merci également à ma grande sœur, à mon grand frère et à Nicola d'avoir cru en moi.

Je remercie profondément Nicolas pour son soutien, ses encouragements et sa capacité à m'apaiser et me faire sourire tout au long de ces cinq années.

Enfin, un grand merci à mes ami·e·s Ulysse et Marie, pour tous les bons moments partagés, les rires, les discussions et le soutien mutuel. Vous avez illuminé ce master et laissé de merveilleux souvenirs.

Résumé

La régénération naturelle des forêts européennes est contrainte par la pression croissante exercée par les ongulés sauvages, faisant de l'équilibre faune-flore un enjeu majeur de gestion. Cette étude vise à évaluer l'impact des ongulés sur la composition, la densité et la croissance de la régénération naturelle dans des coupes rases d'épicéa commun (*Picea abies*), ainsi qu'à identifier une méthode d'échantillonnage robuste pour quantifier ces dynamiques. Douze sites en Ardenne belge ont été suivis pendant un an (2023–2024) à l'aide de dispositifs enclos–exclos et d'inventaires réalisés selon la Point-Centered Quarter Method (PCQM). Les variables relevées comprennent la composition spécifique, la densité, la hauteur dominante, le taux d'abroutissement, le recouvrement herbacé et arbustif, ainsi que des indices de présence des ongulés. Les résultats indiquent une croissance en hauteur dominante significativement plus élevée en enclos, sans effet significatif sur la densité ni sur la composition spécifique. Ces observations suggèrent un impact des ongulés sur la dynamique de régénération. En parallèle, une comparaison méthodologique a montré que le suivi longitudinal de tiges constitue la méthode la plus rigoureuse pour estimer la croissance. La méthode des placettes fixes s'est révélée globalement plus robuste, juste et précise que la PCQM, notamment dans les peuplements à distribution spatiale non aléatoire. Ces résultats soulignent la pertinence d'intégrer des outils de suivi de la faune dans la gestion forestière et justifient la poursuite de cette étude, prévue sur cinq ans.

Abstract

Natural forest regeneration in Europe is increasingly constrained by the pressure exerted by wild ungulates, making the balance between fauna and flora a major management issue. This study aims to assess the impact of ungulates on the composition, density, and growth of natural regeneration in clearcuts of Norway spruce (*Picea abies*), as well as to identify a robust sampling method to quantify these dynamics. Twelve sites in the Belgian Ardennes were monitored over one year (2023–2024) using fenced–unfenced (enclosure–exclosure) plots and inventories based on the Point-Centered Quarter Method (PCQM). Recorded variables included species composition, density, dominant height, browsing rate, herbaceous and shrub cover, and ungulate presence indices. Results show significantly higher dominant height growth in fenced plots, with no significant effect on density or species composition. These findings suggest an influence of ungulates on regeneration dynamics. In parallel, a methodological comparison revealed that longitudinal monitoring of marked seedlings is the most rigorous method for estimating growth. Fixed circular plots proved overall more robust, accurate, and precise than the PCQM, particularly in stands with non-random spatial distributions. These findings highlight the relevance of integrating wildlife monitoring tools into forest management and support the continuation of this five-year study.

Table des matières

1. Introduction.....	1
1.1. Régénération forestière et pression des ongulés	1
1.2. Régénération naturelle en forêt	2
1.2.1. Définition et processus de régénération naturelle	2
1.2.2. Origine des semis	3
1.2.3. Facteurs influençant la régénération.....	4
1.2.3.1. <i>Lumière et microclimat</i>	4
1.2.3.2. <i>Concurrence végétale</i>	4
1.2.3.3. <i>Sol</i>	5
1.2.3.4. <i>Les ongulés</i>	5
1.2.4. Gestion cynégétique.....	11
1.2.5. Portée du sujet et recherches antérieures.....	12
1.3. Attentes.....	13
2. Objectifs et hypothèses	16
3. Matériel et méthode	17
3.1. Projet de douze enclos et exclos	17
3.2. Analyse de la présence des ongulés par caméras.....	22
3.3. Relevé des fèces	24
3.4. Modélisation statistique des variations	26
3.5. Analyse de la méthodologie	30
4. Résultats.....	33
4.1. Relevé des fèces.....	33
4.2. Analyse des hypothèses.....	34
4.3. Analyse de la méthodologie	45
5. Discussion.....	48
5.1. Comparaison des indices des ongulés	48
5.2. Analyse des hypothèses.....	49
5.2.1. Indices de pression des ongulés	49
5.2.2. Richesse spécifique	50

5.2.3.	Taux d'abrouissement.....	50
5.2.4.	La densité	52
5.2.5.	La hauteur dominante.....	53
5.2.6.	RAI.....	54
5.2.7.	Recouvrement herbacé et arbustif	55
5.3.	Analyse de la méthodologie	55
5.3.1.	Densité.....	55
5.3.2.	Croissance en hauteur dominante	57
5.3.3.	Résumé.....	58
6.	Limites et perspectives	59
7.	Conclusion	60
8.	Contribution personnelle.....	61
9.	Bibliographie	62
Annexes	i

Table des figures

Figure 1 - Graphiques de l'hypothèse d'évolution de la densité des semis en régénération naturelle (toutes espèces confondues) attendue au cours du temps, en fonction de la densité d'ongulés.....	14
Figures 2A, B et C - Graphiques de la croissance annuelle de la hauteur dominante des semis attendues (ΔH_{dom}) en fonction de la densité des ongulés (2A), de la compétition intra- et inter- spécifique (2B), et de la mise en lumière (2C).	15
Figures 3A et B - Graphiques de la diversité alpha des semis attendue (3A) et de la valeur économique des arbres futurs (3B) en fonction de la densité des ongulés.	15
Figure 4 - Photo d'un des douze enclos grillagés de 50 × 50 m installés en 2023 pour exclure les ongulés.....	17
Figure 5 - Schéma de disposition des 16 placettes de 3 m de rayon utilisées pour l'échantillonnage systématique de la végétation dans un enclos ou un exclos.	18
Figure 6 - Caméra Boly (Guard S2G2060-T) placée dans un boîtier sécurisé par un cadenas.	22
Figure 7 - Carte de l'emplacement des caméras, de l'enclos et de l'exclos ainsi que des placettes d'échantillonnage dans la mise à blanc du site 9.	23
Figure 8 - Graphique des RAI moyens des 12 sites par espèce en fonction du temps d'indépendance entre les observations (traits pleins). Les lignes pointillées représentent les valeurs de RAI par espèce calculées selon la méthode de l'observateur. La ligne en pointillés rouges indique le temps d'indépendance de deux minutes.....	24
Figure 9 - Emplacement des placettes d'inventaire pour le relevé des fèces sur le site numéro 8 par rapport à l'emplacement de l'enclos et l'exclos.	25
Figure 10 - Graphique des indices de fèces : moyenne estimée du nombre de fèces par hectare pour chaque espèce d'ongulé selon le site, avec leur erreur standard.....	33
Figure 11 - Graphique de l'évolution de la marge d'erreur relative de l'estimation du nombre moyen de dépôts de fèces de chevreuil par hectare en fonction du nombre de placettes, pour les sites 3 et 12 ($\alpha = 0,10$). La ligne rouge pointillée représente le seuil de précision cible (marge d'erreur relative de 10 %). La valeur n représente le nombre minimal de placettes nécessaires pour l'atteindre.....	34
Figure 12 - Graphiques des densités des espèces arborées relevées selon le traitement (exclos/enclos), le site et l'année d'inventaire.....	36

Figure 13 - Graphiques de la richesse spécifique des espèces arborées en enclos et en exclos, par site et par année. Les lignes en pointillés indiquent les moyennes calculées sur l'ensemble des sites.....	36
Figure 14 - Graphique des prédictions de ΔH_{dom} issues du modèle de ΔH_{dom} (Tableau 5) en fonction de H_{dom_2023} , selon l'espèce, pour la modalité de référence du traitement (enclos).....	38
Figure 15 - Boxplots du delta de la hauteur dominante (ΔH_{dom}) des semis entre 2023 et 2024, comparant les exclos et les enclos.....	39
Figure 16 - Boxplots de ΔH_{dom} des espèces arborées entre 2023 et 2024, comparant les exclos et les enclos.....	39
Figure 17 - Graphiques des taux d'abroutissement par espèce et par site en 2024, mesurés pour chaque exclos où l'espèce était présente.	40
Figure 18 - Graphique du taux moyen d'abroutissement (%) par espèce arborée, calculé sur l'ensemble des exclos où l'espèce était présente. Le nombre d'exclos concernés (n) est indiqué au-dessus de chaque barre.....	41
Figure 19 - Graphique des taux d'abroutissement moyen par site en 2024, mesurés dans les exclos.....	41
Figure 20 - Graphique des indices d'abondance relative (RAI) par espèce d'ongulé pour chaque site (exclos).	43
Figure 21 - Graphiques des indices d'abondance relative (RAI) des ongulés calculés par saison et site.	43
Figure 22 - Graphiques des taux de recouvrement moyen des espèces herbacées et arbustives en exclos et en enclos, par site et par année.....	45
Figure 23 - Graphiques de la justesse (biais relatif moyen \pm intervalle de confiance à 95 % du biais) et de la précision via le coefficient de variation (CV), des estimations de la croissance en hauteur dominante (ΔH_{dom}) et de la densité, dans les peuplements simulés selon leur densité, la méthode d'estimation et la distribution spatiale des tiges. Bootstrap initial : 10 000 itérations. Pour ΔH_{dom} , certaines itérations sans tiges ont été exclues ; le nombre retenu est indiqué en Annexe 11.....	48

Table des tableaux

Tableau 1 - Classes de hauteur de la végétation herbacée, arbustive et arborée et leurs intervalles (cm).....	19
Tableau 2 - Intervalles de recouvrement (%) associés aux coefficients de Braun-Blanquet.	19
Tableau 3 - Description des variables utilisées pour les modèles Δ Densités, sp, e et Δ Hdoms, sp, e , calculées par combinaison de site s , de traitement e (enclos/exclos), et, le cas échéant, d'espèce sp ; avec l'unité, la moyenne globale ainsi que les valeurs minimale et maximale (min-max).....	34
Tableau 4 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de la densité des semis entre 2023 et 2024 (Δ Densité) en fonction du site s , l'espèce sp et le traitement e . Les variables explicatives sont les espèces présentes (référence : épicéa commun) la densité initiale de l'espèce pour chaque combinaison site \times traitement. Pour chaque variable, le tableau présente le coefficient estimé, l'intervalle de confiance (IC) à 95 % et la p-valeur.....	37
Tableau 5 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de la hauteur dominante entre 2023 et 2024 (Δ Hdom), en fonction du site s , de l'espèce sp et du traitement e (enclos/exclos). Les variables explicatives sont le traitement (effet de l'exclos, l'enclos servant de modalité de référence), les différentes espèces présentes (modalité de référence : épicéa commun), ainsi que la hauteur dominante initiale en 2023. Pour chaque variable, sont présentés le coefficient estimé, l'intervalle de confiance (IC) à 95 % et la p-valeur.....	38
Tableau 6 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du cerf (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du cerf à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 et 2024 (tirs/ha).....	41
Tableau 7 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du chevreuil (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du chevreuil à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 (tirs/ha).....	42
Tableau 8 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du sanglier (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du sanglier à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 (tirs/ha).....	42
Tableau 9 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre le taux d'abrouissement des trois espèces arborées les plus abrouties et les RAI des espèces d'ongulés.....	43

Tableau 10 - Modèle linéaire évaluant l'effet des espèces herbacées et arbustives (catégorie de référence : « autres arbustes ») sur le taux standardisé de recouvrement en tenant compte du site *s*, de l'espèce *ah* et du traitement *e*. Le tableau présente les estimations des coefficients, les intervalles de confiance à 95 % (IC) et les p-valeurs. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$) 44

1. Introduction

1.1. Régénération forestière et pression des ongulés

La gestion durable des forêts européennes est au cœur de nombreux débats, opposant notamment production de bois et préservation de la biodiversité. Elle implique de concilier le maintien de l'équilibre entre la faune et la flore avec l'influence de multiples facteurs anthropiques, dont la pression humaine, les pratiques sylvicoles et la fragmentation des habitats (Barthod, 1996). Ces éléments interagissent également avec des perturbations naturelles comme les tempêtes, les incendies ou les pullulations d'insectes, qui rythment la dynamique des forêts tempérées. À cela s'ajoutent les effets croissants du changement climatique, qui intensifient et multiplient les perturbations écologiques, rendant les écosystèmes plus vulnérables aux stress biotiques et abiotiques (Jactel et Marini, 2021). La crise récente du scolyte (*Ips typographus*) en Europe, favorisée par la hausse des températures et la répétition d'étés secs, illustre cette synergie de facteurs. Elle a entraîné un dépérissement massif des épicéas (*Picea abies*), perturbant durablement leur fonctionnement et leur régénération. En Wallonie, cette crise a conduit à la destruction de 9,8% des surfaces des pessières et a renforcé la remise en question du modèle sylvicole dominant, basé sur des peuplements monospécifiques d'épicéas (Gilles et al., 2023).

Dans ce contexte, la forte augmentation des populations d'ongulés en Europe, en particulier des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*), chevreuils (*Capreolus capreolus*) et sangliers (*Sus scrofa*), représente un défi majeur pour la régénération forestière (Barrere et al., 2024 ; Boulanger et al., 2024 ; Scohy, 2024). Les cervidés se classent ainsi au troisième rang, après les insectes et les pathogènes, des principales menaces pour la régénération forestière en Europe (Forest Europe et al., 2011). Leur présence accrue engendre une pression importante sur les jeunes peuplements à travers l'abroustissement, le frottis, l'écorçage et le déracinement. Cette pression compromet la survie des semis, ralentit la dynamique de régénération et augmente les coûts de gestion sylvicole (Barrere et al., 2024). En Wallonie, elle s'est intensifiée depuis les années 1990, et se manifeste dans les coupes rases, où l'ouverture du milieu rend les jeunes plants plus exposés à l'abroustissement (Boulanger, 2010 ; Champagne et al., 2021 ; Hurstel et Braconnier, 2013). En altérant la composition et la structure des peuplements, cette pression faunique menace la biodiversité, la durabilité de la production de bois et, dans certains cas, la résilience des forêts face au changement climatique (Boulanger et al., 2024 ; Candaele et al., 2023 ; Valkonen et al., 2011). L'équilibre forêt-gibier apparaît dès lors comme un enjeu

central pour maintenir les fonctions écologiques et économiques des forêts en conciliant les attentes divergentes des gestionnaires, chasseurs et décideurs (Bernard, 2004).

Dans cette optique, des initiatives politiques ont émergé pour soutenir une gestion forestière plus résiliente. La Région wallonne a lancé le projet « *Forêt Résiliente* » pour accompagner les propriétaires privés dans la transformation de leurs peuplements. Destiné aux parcelles ayant subi des coupes d'au moins 25 ares entre 2014 et 2024, il visait la mise en place de peuplements mixtes, avec au moins trois espèces adaptées au changement climatique, tout en conciliant biodiversité et production de bois de qualité. Les itinéraires techniques restent flexibles en respectant les contraintes écologiques locales et en privilégiant les approches douces comme la régénération naturelle (Deflandre et Forget, 2024).

1.2. Régénération naturelle en forêt

1.2.1. Définition et processus de régénération naturelle

La coupe rase, ou mise à blanc, désigne une coupe unique affectant la totalité d'un peuplement. Certaines définitions ajoutent des critères tels que la superficie minimale concernée ou la nature de l'impact écologique, qui peut être temporaire, réversible ou permanent (Ernst de Bunswyck et al., 2024). Les coupes rases créent de larges ouvertures dans le couvert forestier, modifiant profondément son équilibre. Elles favorisent l'installation d'espèces pionnières telles que le bouleau (*Betula* spp.) et le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), tout en augmentant la vulnérabilité des semis à l'abroustissement et la sensibilité des peuplements voisins aux ravageurs (Fuchs et al., 2021 ; Hurstel et Braconnier, 2013 ; Jactel et Marini, 2021). Elles engendrent également de fortes perturbations écologiques, en augmentant les risques d'érosion et de tassement du sol, en modifiant le microclimat, et en altérant les cycles hydrologique et géochimique. Ces perturbations compromettent la fertilité et la biologie des sols, et détériorent la qualité chimique des eaux de surface, menaçant ainsi l'équilibre et la résilience des écosystèmes forestiers (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Landmann et al., 2023). Dans ce contexte, la régénération constitue une étape clé pour restaurer le couvert forestier et assurer la continuité fonctionnelle de l'écosystème. En Wallonie, une enquête réalisée en 2015 sur 530 unités d'échantillonnage forestières a montré que 85 % des surfaces exploitées par coupe rase étaient régénérées, dont 54 % par plantation et 31 % par régénération naturelle (Latte et al., 2016). Les 15 % restants n'étaient pas encore régénérés ou avaient fait l'objet d'un changement d'affectation. Parmi les peuplements régénérés, 58 % étaient constitués de résineux, 26 % de feuillus et 16 % de mélanges, avec une prédominance de l'épicéa commun (*Picea abies*) et du douglas (*Pseudotsuga menziesii*).

La régénération naturelle, qui désigne la repousse spontanée de végétaux sans intervention directe, peut toutefois être ponctuellement accompagnée de nettoiements ou de dégagements. Elle repose sur un enchaînement d'étapes interdépendantes – production, dispersion et stockage des graines, germination, installation et croissance des semis – dont le succès dépend de multiples facteurs écologiques et anthropiques, eux-mêmes modulés par l'hétérogénéité spatiale de l'environnement à différentes échelles (Barthod, 1996 ; Genikova et al., 2021 ; Gómez et Hódar, 2008 ; Guignabert et al., 2020 ; Malík et al., 2014 ; Price et al., 2001). La régénération naturelle présenterait plusieurs avantages sylvicoles : elle réduirait les coûts liés à la plantation, favoriserait une diversité génétique accrue et contribuerait à une meilleure adaptation des individus aux conditions locales (Malík et al., 2014). Elle est alors considérée comme un levier fondamental de la gestion forestière durable. Elle présenterait toutefois certaines limites, dont une croissance plus lente des semis par rapport aux plantations, pouvant prolonger de deux à trois fois la durée requise pour atteindre une densité suffisante de semis établis, ainsi qu'un contrôle plus complexe de la composition spécifique (Holgén et Hånell, 2000).

1.2.2. Origine des semis

L'origine des semis peut être multiple. Certains, préexistants à la coupe rase, peuvent survivre selon l'itinéraire technique appliqué (Boulanger, 2010). Les autres proviennent des graines germant après la coupe, issues soit de la banque de graines du sol, un réservoir de graines viables en attente de conditions favorables, soit de la dispersion à partir d'arbres matures producteurs de graines, appelés semenciers (Picard, 2014). La dispersion est autochore ou allochore, respectivement sans et avec implication d'un vecteur externe. Les dispersions autochores, limitées à des courtes distances, comprennent la ballochorie (éjection explosive) et la barochorie (dispersion gravitaire) (Picard, 2014). En revanche, l'allochorie permet une dispersion sur de plus grandes distances, favorisant la colonisation de nouveaux habitats (Lososová et al., 2023 ; Vittoz et Engler, 2007). Elle peut être assurée par le vent (anémochorie), les animaux (zoochorie) ou l'eau (hydrochorie). La zoochorie regroupe l'endozoochorie (ingestion puis excrétion ou régurgitation), l'exozoochorie (transport externe) et la dyszoochorie (stockage pour consommation ultérieure).

Après la germination, l'abondance des semis peut être élevée lorsque les conditions sont favorables. Leur densité diminue ensuite fortement au cours des premières années sous l'effet de la compétition intra- et interspécifique, qui élimine les espèces les moins compétitives, avant de se stabiliser (Dumas, 2022 ; Unkule, 2022).

1.2.3. Facteurs influençant la régénération

La réussite de la régénération naturelle dépend de nombreux facteurs écologiques, stationnels et biologiques, qui interagissent et influencent la dynamique forestière. Parmi ces facteurs, la disponibilité de la lumière, la qualité du sol, les conditions climatiques, la compétition inter- et intraspécifique ainsi que la pression des ongulés jouent un rôle central (Barthod, 1996 ; Fuchs et al., 2021 ; Jactel et Marini, 2021 ; Ponge et al., 1994).

1.2.3.1. Lumière et microclimat

La lumière est un facteur déterminant dont l'effet varie selon les exigences écologiques et la tolérance à l'ensoleillement des espèces. Une luminosité modérée sous couvert clairsemé favorise majoritairement l'installation des semis, tandis qu'une exposition excessive après coupe rase peut induire des stress hydriques et thermiques en altérant le microclimat (Fuchs et al., 2021 ; Malík et al., 2014). Elle influence également la morphologie racinaire et le taux de mycorhization, améliorant l'absorption d'eau et la résistance à la sécheresse et aux pathogènes (Ponge et al., 1994). L'ouverture du couvert module à la fois la composition spécifique, en modifiant la lumière et le microclimat, et l'exposition à l'abrouissement. Les espèces héliophiles, bien que favorisées en milieu ouvert, y sont plus soumises à l'abrouissement (Boulanger, 2010 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Walters et al. (2020) distinguent trois groupes selon leur niche de régénération : les espèces tolérantes à l'ombre et peu sensibles à l'abrouissement, les espèces intermédiaires, et les espèces strictement héliophiles, très vulnérables.

1.2.3.2. Concurrence végétale

La compétition, qu'elle soit intra- ou interspécifique, notamment avec les herbacées, arbustes, mousses ou fougères, limite l'établissement des semis en réduisant leur accès aux ressources telles que la lumière, l'eau et les nutriments (Fuchs et al., 2021). Chez l'épicéa commun, cette pression compétitive entraîne une forte mortalité durant les quatre à cinq premières années (Malík et al., 2014). Certaines espèces concurrentes, telles que la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) ou la callune (*Calluna vulgaris*), exercent des effets physiques et chimiques limitant l'enracinement des jeunes plants. Par ailleurs, les coupes rases favorisent l'installation rapide d'espèces pionnières herbacées ou arbustives, susceptibles de concurrencer la régénération ligneuse (Ponge et al., 1994). En Wallonie, les coupes sont fréquemment colonisées par des ronces, fougères et graminées, qui entravent la levée et la croissance des semis, surtout lorsqu'ils subissent en parallèle une pression d'abrouissement (Pirronitto et al., 2020 ; Roy et al., 2000). Gérer cette concurrence est donc essentiel pour favoriser une régénération forestière rapide et efficace des espèces souhaitées.

1.2.3.3. Sol

Certaines perturbations du sol, notamment causées par des interventions sylvicoles ciblées (scarification, buttage), favorisent la régénération naturelle en modifiant localement les conditions du milieu. Elles réduisent la concurrence et/ou augmentent la disponibilité en nutriments, facilitant l'établissement des semis (Boulanger, 2010 ; Holgén et Hånell, 2000). La forme de l'humus joue également un rôle déterminant sur le développement des semis. Les sols de type mull, riches en matière organique bien décomposée, offrent généralement des conditions optimales de croissance, tandis que les sols de type moder ou dysmoder, plus acides et moins fertiles, en limitent l'installation (Ponge et al., 1994). Le bois mort offre un substrat majoritairement favorable à la germination en créant des microhabitats humides, tempérés et moins compétitifs (Bernier et Trosset, 2024 ; Dufrêne et al., 2025). Il peut agir comme une barrière physique naturelle contre les dégâts des ongulés (Hagge et al., 2019 ; Milne-Rostkowska et al., 2020). Enfin, les facteurs édaphiques tels que le pH, la qualité de la matière organique et l'humidité influencent fortement le développement racinaire, la mycorhization et la survie des semis. L'humidité, en particulier, conditionne la germination et l'installation, certaines espèces étant sensibles aux sécheresses (Candaele et al., 2023 ; Fuchs et al., 2021)

1.2.3.4. Les ongulés

Les ongulés influencent profondément le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Par leurs comportements tels que l'abroustissement, le piétinement, l'écorçage, les frottis, le fouissage et la zoochorie, ils modifient la structure des peuplements, la dynamique des communautés végétales et les interactions biotiques et abiotiques de leurs habitats (Baltzinger, 2016 ; Boulanger et al., 2011 ; Fichet et al., 2011). L'ampleur et la nature des impacts varient selon les espèces : les cervidés agissent principalement par abroustissement et le sanglier par fouissage. Ces effets dépendent également des espèces végétales, de leur stade de développement et des conditions environnementales locales. Les milieux ouverts sont particulièrement fréquentés par les ongulés, qui y trouvent une meilleure visibilité, renforçant leur sentiment de sécurité, et un accès facilité aux ressources alimentaires (Boulanger, 2010 ; Champagne et al., 2021 ; Reimoser et Putman, 2011). Les effets peuvent être localement positifs, en favorisant la diversification structurelle ou en influençant le cycle des nutriments. Cependant, ils sont cumulatifs et, au-delà d'un certain seuil de densité des ongulés, deviennent majoritairement négatifs, en particulier pour la régénération naturelle (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Massonneau, 2010 ; Ponge et al., 1994). Dans ce contexte, l'augmentation des populations d'ongulés en Europe depuis les années 1980, représente un enjeu majeur pour la gestion durable des forêts. Cette tendance est favorisée par la diminution des prédateurs naturels et l'évolution des pratiques sylvicoles (Barthod, 1996 ; Bernard, 2004 ; Lehaire et al., 2013 ;

Valkonen et al., 2011). En Wallonie, les effectifs de chevreuils et de cerfs ont presque doublé en 30 ans, tandis que ceux des sangliers ont plus que triplé (SPW, 2018). Une synthèse semi-quantitative conduite par Ramirez et al. (2018) sur 433 études en forêts tempérées indique que 70 % des cas rapportent des effets négatifs des ongulés sur les écosystèmes forestiers, contre seulement 11 % des effets positifs et 19 % des effets non significatifs. Au sein de ces écosystèmes, la régénération naturelle apparaît comme particulièrement sensible à la pression des ongulés, tant en termes d'abondance que de composition spécifique. Au-delà de certains seuils, cette pression compromet significativement le développement des semis, altère la dynamique de régénération et peut entraîner une conversion progressive des peuplements forestiers vers des habitats plus ouverts, traduisant un déséquilibre forêt-gibier (Fichefet et al., 2016 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Ramirez et al. (2018) identifient des seuils critiques moyens de 10,2 chevreuils/km², 2,3 cerfs/km² et 4,3 sangliers/km² en forêt tempérée, bien que variables selon le contexte écologique. En Wallonie, les densités de cerfs atteignaient entre 0 et 16,5 individus/km² en 2017 selon les territoires de chasse (Candaele et al., 2023). Pour le chevreuil et le sanglier, seuls les prélèvements cynégétiques sont disponibles, variant respectivement entre 0,8 et 6,3 chevreuils/km², et 1,4 et 21,6 sangliers/km² selon les territoires. Ainsi, l'ensemble de ces valeurs suggère des dépassements localisés des seuils critiques pour le cerf et le sanglier.

Les effets des ongulés interagissent avec d'autres facteurs de stress pour la forêt, notamment les ravageurs, les microclimats et le changement climatique, compromettant la résilience globale des peuplements (Jactel et Marini, 2021). Par exemple, le stress hydrique accroît la sensibilité des jeunes plants à l'abrouissement, tandis que la pression exercée par les ongulés peut freiner la migration des espèces (Bernard, 2018). Face à ces pressions combinées, les forêts mélangées apparaissent comme les plus résilientes, certaines espèces pouvant compenser la régression des plus sensibles (Barrere et al., 2024). La surdensité d'ongulés a également un coût économique, réduisant la rentabilité forestière et augmentant les frais de gestion (clôtures, replantations). Par ailleurs, cette surdensité provoque des effets secondaires sur la faune, affectant insectes, oiseaux et mammifères (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Licoppe, 2008). Elle affecte particulièrement les invertébrés par la compétition, la modification de la végétation et de la structure de l'habitat, ainsi que par leurs interactions avec les espèces commensales ou coprophages.

Les résultats de Candaele et al. (2023), analysant un vaste réseau d'enclos-exclos en Région wallonne, illustrent clairement ces effets. Globalement, la croissance des semis est plus élevée en l'absence d'ongulés, à l'exception de l'épicéa commun (*Picea abies*). Les espèces présentant les meilleures croissances sans la pression des ongulés sont le charme (*Carpinus betulus*), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) et le bouleau verruqueux (*Betula pendula*), et en leur présence, ce sont le hêtre (*Fagus sylvatica*), le charme et

l'épicéa commun. Concernant la densité, seul le chêne (*Quercus* spp.) montre une augmentation significative en cinq ans, mais uniquement en l'absence d'ongulés. Les densités dans les zones protégées (enclos) sont jusqu'à deux fois plus élevées que dans les zones non protégées (exclos), notamment pour le sorbier des oiseleurs et le bouleau verruqueux. À l'inverse, le charme est la seule espèce à présenter une densité supérieure en présence d'ongulés, tandis que l'épicéa commun ne montre aucune différence significative. Les interactions avec la végétation compétitive comme la ronce (*Rubus fruticosus*), sont à considérer, sa couverture tendant à augmenter en l'absence d'ongulés. Cette espèce peut jouer un double rôle : compétitrice pour les ressources et protectrice des semis en détournant l'abrouissement. L'abrouissement peut en revanche limiter son expansion, diminuant ainsi sa compétitivité face aux autres espèces et favorisant indirectement leur développement.

Abrouissement

L'abrouissement désigne la consommation de semences, semis, bourgeons, feuilles ou aiguilles, pousses ou rameaux, affectant surtout les premiers stades de développement des ligneux (Daburon, 1963 ; Stroh et al., 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Il constitue le principal mode d'impact des ongulés sur la végétation, majoritairement sur les plants de moins de 150 cm, accessibles aux ongulés (Unkule, 2022). Ces effets peuvent ralentir les dynamiques de régénération, augmenter les coûts de gestion et réduire la qualité et donc les prix du bois (Bernard, 2018 ; Boulanger, 2010 ; Côté et al., 2004 ; Fuchs et al., 2021 ; Hurstel et Braconnier, 2013). En effet, l'abrouissement de la pousse terminale compromet la dominance apicale, induit des déformations telles que des fourches, diminue la qualité technologique des arbres et ralentit leur croissance en hauteur. L'abrouissement latéral réduit lui la masse foliaire, multiplie le nombre de fourches, ralentit la croissance et maintient les plants à hauteur des ongulés, augmentant leur vulnérabilité (Licoppe, 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Dans les cas les plus graves, il peut entraîner la mortalité des semis, créant des peuplements moins denses (Côté et al., 2004). Toutefois, l'abrouissement n'a pas systématiquement un effet négatif. Lorsqu'il reste modéré, il peut stimuler la croissance des semis, comme cela est parfois observé chez l'épicéa commun (Reimoser et Putman, 2011).

Chez les cervidés, l'abrouissement se produit toute l'année, avec des pics saisonniers selon les espèces végétales. En hiver, durant le repos végétatif, les bourgeons et les jeunes pousses des résineux sont particulièrement vulnérables. En été, ce sont les feuilles et tissus non lignifiés des feuillus, avec un pic au débourrement printanier (Daburon, 1963 ; Stroh et al., 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Les semis affectés mobilisent davantage de ressources à la croissance, au détriment de leur résistance, les rendant plus sensibles aux autres stress environnementaux (Barrere et al., 2024).

Les ongulés ciblent préférentiellement les espèces les plus appétentes, digestes et nutritives, perturbant et homogénéisant la composition des peuplements forestiers sur le long terme (Barrere et al., 2024 ; Bernard, 2018 ; Boulanger et al., 2024 ; Fuchs et al., 2021 ; Holgén et Hånell, 2000 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Cependant, cette sélection varie selon la disponibilité des espèces dans le milieu (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Lehaire et al., 2013). Les espèces telles que le saule (*Salix* spp.), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), l'if (*Taxus baccata*), le chêne (*Quercus* spp.), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le merisier (*Prunus avium*), l'orme (*Ulmus* spp.) ou encore le robinier (*Robinia pseudoacacia*) figurent parmi les espèces les plus consommées au stade de semis. À l'inverse, des espèces comme le pin sylvestre, l'épicéa commun, le hêtre, le noyer, ou le bouleau pubescent (*Betula pubescens*) sont moins appréciées des ongulés. D'autres, telles que le bouleau verruqueux, l'aulne (*Alnus* spp.) et le tilleul (*Tilia* spp.), sont rarement abruties, et leur consommation est généralement considérée comme un indice de surdensité des ongulés (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Gill, 1992 ; Hothorn et Müller, 2010 ; Lehaire et al., 2014). Cette sélectivité alimentaire compromet les recommandations sylvicoles d'adaptation au climat futur. En effet, 63 % des études recensées par Champagne et al. (2021) suggèrent des changements de composition d'espèces limités dans leur application par la pression des ongulés. C'est le cas du chêne, promu pour sa résilience face au changement climatique mais ciblé par les ongulés, compromettant son installation et sa pérennité.

Une pression modérée des ongulés peut favoriser l'abondance et la diversité de la strate herbacée (Boulanger, 2010). En ciblant préférentiellement les jeunes ligneux, les ongulés limitent la couverture arbustive et arborée, augmentant la luminosité au sol profitant particulièrement aux espèces herbacées (Candaele et al., 2023 ; Licoppe, 2008).

Piétinement

La régénération naturelle peut être stimulée par certaines perturbations du sol, notamment induites par les ongulés. C'est le cas du piétinement et du grattage qui créent localement des conditions favorables à la germination et à l'installation des plantules (Holgén et Hånell, 2000). En complément de l'abrutissement, ces comportements modifient la structure et la composition des peuplements forestiers (Barthod, 1996 ; Bernard, 2018 ; Jactel et Marini, 2021). Le piétinement répété compacte le sol, réduisant son aération et l'infiltration de l'eau, ce qui défavorise la germination de nombreuses espèces. En revanche, il crée des zones de sol nu, perturbe la végétation herbacée, mélange les horizons superficiels et réactive la banque de graines, favorisant ainsi l'émergence d'espèces pionnières (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Lonsdale, 1999 ; Pellerin et al., 2006). Par ailleurs, les déjections des ongulés enrichissent localement le sol en nutriments, notamment en azote, modifiant la composition floristique (Boulanger, 2010 ; Mysterud, 2006).

Ecorçage et frottis

Les ongulés peuvent également impacter les arbres à des stades avancés, via l'écorçage et les frottis. L'écorçage, principalement causé par le cerf élaphe en Wallonie, consiste à retirer l'écorce des troncs à l'aide des dents (Daburon, 1963 ; Verheyden et al., 2006 ; Widar, 2011). Ce comportement fragilise les arbres, en créant des portes d'entrée aux pathogènes, altérant leur fonctionnement physiologique, dégradant la qualité du bois et pouvant entraîner leur mort (Boulanger, 2010 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Les frottis, quant à eux, sont causés par les cerfs et brocards qui frottent leurs bois contre les troncs pour éliminer le velours ou marquer leur territoire. Ces blessures sur l'écorce peuvent compromettre la survie des arbres (Ramos et al., 2006).

Zoochorie

Les ongulés contribuent à la dispersion des graines via l'endozoochorie et l'exozoochorie. Le cerf élaphe, le chevreuil et le sanglier sont impliqués dans ces processus, bien que leurs rôles diffèrent (Heinken et al., 2002 ; Schmidt et al., 2004 ; Von Oheimb et al., 2005). Le cerf et le sanglier peuvent transporter des graines sur de longues distances, contrairement au chevreuil, dont la dispersion est plus locale (Picard, 2014). Parmi les espèces ligneuses dispersées par exozoochorie, le bouleau (*Betula* spp.) est fréquemment dispersé par le chevreuil et le sanglier. Les arbustes sont davantage transportés par le cerf et le chevreuil, tandis que le sanglier est plus impliqué dans la dispersion des herbacées. L'exozoochorie concerne les graines à crochets ou allongées, accrochées au pelage, ainsi que les graines légères transportées par les sabots (Baltzinger, 2016). L'endozoochorie, plus marginale chez les cervidés (~10 % de leur régime), concerne surtout les fruits charnus comme ceux du sorbier des oiseleurs. Le sanglier, au régime plus varié, disperse une plus grande diversité de graines (Heinken et al., 2002 ; Picard, 2014). Ces mécanismes peuvent favoriser la colonisation de nouveaux habitats et renforcer la résilience des écosystèmes. Toutefois, lorsque les graines sont détruites à la consommation, comme pour les faines et les glands, la dispersion est limitée. En influençant ainsi la survie des graines, les ongulés exercent une pression sélective sur la composition des peuplements forestiers, bien que ces effets restent difficiles à quantifier (Licoppe, 2008 ; Vellend et al., 2006).

Sanglier

Le sanglier est un mammifère de l'ordre des ongulés et de la famille des suidés, classé parmi les grands gibiers. L'augmentation de ses populations en Europe ne fait pas exception en Wallonie. Cette hausse résulte en grande partie de pratiques cynégétiques favorisant leur reproduction, ainsi que de conditions environnementales propices à leurs expansions (Schoy, 2024). Cette surabondance accentue leur impact écologique dans les écosystèmes forestiers, où le sanglier joue un rôle structurant par ses activités de

fouissage, de piétinement, de retournement du sol et de dispersion des graines. Il peut modifier la structure du sol, augmenter la proportion de surfaces nues, activer la banque de graines, favoriser l'installation d'espèces pionnières, stimuler la croissance des arbres et concentrer les semis sous un couvert arbustif protecteur (Boulanger, 2010 ; Gómez et Hódar, 2008). L'intensité de ces effets varie selon la fréquence des perturbations, le type de sol et les espèces forestières concernées. Par exemple, Vallée et al. (2016) ont observé que des fouilles répétées réduisent significativement la régénération des chênes (*Quercus* spp.) et des hêtres, sans affecter celle d'espèces comme le cerisier tardif (*Prunus serotina*), le bouleau, le sorbier des oiseleurs, le houx (*Ilex aquifolium*), le pin sylvestre, le douglas, l'épicéa commun ou le mélèze (*Larix decidua*). Risch et al. (2010) ont montré que les fouilles peuvent provoquer des lésions racinaires entraînant la mortalité des semis, tandis que Wirthner et al. (2011) et Haaverstad et al. (2014) n'ont pas observé d'effet significatif sur les racines ou la croissance des jeunes arbres.

Concernant ces effets sur la biodiversité, les résultats des études sont contrastés. Entre 60 et 70 % des études rapportent un impact négatif sur la faune et la flore, 30 % un impact positif, et moins de 10 % n'identifient aucun impact significatif (Vallée et al., 2016). Cette variabilité s'explique en grande partie par l'absence de données précises sur la densité des populations de sangliers, un paramètre pourtant déterminant. En effet, à faible densité, leurs effets peuvent être positifs, tandis qu'à forte densité, la pression exercée devient délétère. Par ailleurs, la majorité des études disponibles sont de courte durée (un à deux ans), ce qui limite la compréhension des effets à moyen et long terme. À court terme, les fouilles réduisent généralement la couverture herbacée, mais une récupération, voire une augmentation de la végétation, peut survenir à plus long terme selon l'intensité et la fréquence des perturbations (Barthod, 1996 ; Fichefet et al., 2011 ; Vallée et al., 2016).

Cervidés : cerf et chevreuil

Le cerf et le chevreuil sont des mammifères de l'ordre des ongulés, appartenant à la famille des cervidés et classés comme grand gibier. Ce sont les deux espèces de cervidés les plus répandues en Wallonie, où leurs populations sont en expansion tant sur le plan géographique que démographique. Bien que des mesures de gestion soient mises en place, notamment pour le cerf, leur densité demeure préoccupante pour les écosystèmes forestiers (Bertouille, 2008 ; Licoppe, 2008). Ils exercent des pressions différenciées mais significatives sur la régénération forestière.

Le chevreuil possède un régime alimentaire constitué à 50 % de semi-ligneux, 30 % de ligneux, 10 % d'herbacés et 10 % de fruits forestiers (Licoppe, 2024). Il cible principalement les espèces feuillues, avec une sélectivité alimentaire plus marquée influençant la composition spécifique de la régénération (Bernard, 2018 ; Hurstel et

Braconnier, 2013). Son comportement de marquage territorial inclut les frottis, ainsi que les grattis, qui consistent à racler le sol avec les sabots, perturbant localement le sol et freinant la régénération. Bien que l'impact du chevreuil soit plus diffus que ceux d'autres ongulés, il reste significatif en modifiant progressivement la diversité végétale au sein des peuplements.

Le cerf exerce une pression plus marquée, notamment sur la strate herbacée et la strate arbustive. Son alimentation se compose à 60 % d'herbacés, 20 % de semi-ligneux, 10 % de ligneux et 10 % de fruits forestiers (Licoppe, 2024). Il s'attaque davantage aux jeunes pousses, provoquant d'importants dégâts par abroutissement et écorçage. Ces atteintes structurelles ralentissent la croissance des jeunes arbres, compromettent la régénération, dégradent la qualité du bois, et altèrent la composition et la structure des peuplements à long terme (Hurstel et Braconnier, 2013).

1.2.4. Gestion cynégétique

Le concept d'équilibre forêt-gibier repose sur la régulation des populations de grand gibier à des niveaux compatibles avec la régénération naturelle des peuplements, la préservation d'une biodiversité fonctionnelle et les objectifs sylvicoles, écologiques et économiques des forêts (Bernard, 2018 ; Fichet et al., 2011). Deux méta-analyses portant sur 144 et 99 études mettent en évidence l'efficacité de la chasse pour limiter les effets négatifs des ongulés sur les jeunes plants (Bernes et al., 2018 ; Redick et Jacobs, 2020). Elle est ainsi considérée comme l'un des leviers les plus performants pour limiter l'impact des ongulés. Au-delà de la réduction des effectifs, elle modifie le comportement des animaux, les rendant plus méfiants et réduisant leur présence dans certaines zones.

Sans régulation suffisante, les gestionnaires forestiers favorisent parfois des espèces moins appréciées ou plus tolérantes, au détriment de l'équilibre écologique et de la diversité fonctionnelle des forêts (Bernard, 2004). Pour limiter ce déséquilibre, des stratégies locales comme la diversification des espèces, les protections temporaires ou l'amélioration de la capacité d'accueil des milieux sont mises en place. Ces solutions restent limitées par leur coût, leur impact environnemental et leur acceptabilité sociale (Boulanger et al., 2024). D'autres pistes, telles que les plantes leurres et répulsives et les répulsifs chimiques, sont explorées, mais leur efficacité reste à démontrer.

Dans ce contexte, une gestion intégrée s'impose, combinant régulation des populations d'ongulés, aménagement des habitats et sylviculture adaptée. Elle repose sur le maintien d'une structure forestière hétérogène, la conservation du bois mort et la limitation des coupes rases afin de favoriser une régénération diversifiée (Ponge et al., 1994). Elle s'inscrit dans une logique de multifonctionnalité forestière, déclinée selon les territoires entre objectifs ciblés (production, chasse) et une approche écosystémique

intégrée conciliant fonctions écologiques, économiques et sociales (Bernard, 2004). Son efficacité repose sur une démarche concertée et adaptative des parties prenantes, appuyée par un suivi régulier de la régénération et des ongulés. Elle vise à concilier la conservation de la biodiversité et la production durable des forêts, bien que cet équilibre soit rarement atteint.

1.2.5. Portée du sujet et recherches antérieures

L'impact des ongulés sur la régénération naturelle des forêts constitue une problématique bien documentée. De nombreuses études soulignent que leur surabondance compromet la diversité, l'abondance et la dynamique des semis, menaçant l'équilibre faune-flore (Bernes et al., 2018). Une méta-analyse de 144 études menées en Amérique du Nord et en Europe montre qu'une réduction des populations d'ongulés favorise significativement la régénération des arbres, ainsi que la diversité et la composition du sous-bois. Cependant, ces études souvent généralistes présentent des limites méthodologiques. Elles distinguent rarement les effets par espèce animale et végétale, et ignorent fréquemment les interactions écologiques locales. Certaines recherches affinent l'analyse en distinguant les espèces concernées. La thèse de Boulanger (2010), menée sur des enclos-exclos en France pendant 10 ans, différencie les impacts du cerf, du chevreuil et du sanglier. Cependant, elle repose sur des données de chasse à large échelle, pouvant ne pas refléter la fréquentation locale.

D'autres études ciblent des espèces animales ou végétales spécifiques. Côté et al. (2004) et Redick et Jacobs (2020) montrent via une revue de la littérature et une méta-analyse en forêts feuillues tempérées, que la surpopulation de cerfs réduit la valeur économique, la stabilité écologique et la diversité des forêts. Elle diminue la croissance et la densité des semis, affectant la protection contre l'érosion et les inondations. Côté et al. (2004) rappellent que la notion de surpopulation est relative et doit être contextualisée afin d'adapter la gestion forestière. Des études plus ciblées, comme celles de Gómez et al. (2003) sur le sanglier, d'Amandier (2017) sur l'impact du cerf sur le sapin pectiné, ou de Barrere et al. (2024) via une simulation d'abrutissement du chevreuil sur des chênes, soulignent l'importance d'un suivi précis et à long terme pour évaluer l'impact spécifique des ongulés sur chaque espèce végétale.

En Wallonie, certaines recherches ont exploré ces dynamiques de façon plus contextualisées. Candaele et al. (2023) et Fichet et al. (2016) ont utilisé des enclos-exclos, respectivement en zone à forte densité de cerfs et dans des forêts de chênaie-hêtraie le long d'un gradient d'abondance du cerf. Toutefois, ces études n'ont pas considéré les densités de chevreuil ou de sanglier, limitant la compréhension des impacts spécifiques. Par ailleurs, les données de densité de cerfs sont issues d'échelles régionales, alors que leurs observations de terrain sont locales, créant un décalage spatial

problématique. Bien que Candaele et al. (2023) évoquent la compétition interspécifique comme facteur influant, celle-ci n'est pas quantifiée.

Les dispositifs enclos-exclos sont une référence pour évaluer l'impact des ongulés, généralement associé à une baisse de densité et de croissance des semis (Candaele et al., 2023 ; Lehaire et al., 2013). Ces résultats doivent toutefois être interprétés avec prudence, en tenant compte du contexte via le type de peuplement, la composition du sous-bois, les pratiques sylvicoles et surtout de la pression locale des ongulés (Licoppe, 2008). Reimoser et Gossow (1996) soulignent la variabilité de la vulnérabilité des forêts et de leur viabilité économique selon les systèmes sylvicoles.

Enfin, de nouvelles approches, comme l'ADN environnemental, offrent des perspectives prometteuses pour identifier précisément les espèces responsables des dégâts. Encore peu utilisée, cette méthode pourrait compléter les dispositifs classiques et affiner les diagnostics (Barrere et al., 2024)

Une compréhension fine des interactions entre ongulés et régénération nécessite une approche intégrée, combinant données écologiques, indices de pression par espèce et caractéristiques locales du couvert végétal. Cela améliorerait la précision des diagnostics et permettrait de mieux cibler les mesures de gestion pour garantir la durabilité des peuplements face aux pressions croissantes de la faune sauvage.

1.3. Attentes

Au regard de l'état de l'art, la densité des semis en régénération naturelle après coupe rase devrait fortement diminuer les premières années. Cette diminution résulte de la compétition, éliminant progressivement les individus les moins compétitifs à mesure de leur croissance. Une forte pression d'ongulés devrait temporairement atténuer cette compétition par l'abroustissement, freinant la croissance et maintenant une densité élevée à court terme. Toutefois, cette dynamique tendrait à s'inverser : un abroustissement prolongé éliminerait les espèces appétentes et freinerait l'émergence des individus dominants, conduisant in fine à une densité plus faible qu'en condition de faible pression. Un abroustissement trop intense pourrait alors retarder la régénération, en prolongeant le temps nécessaire pour atteindre un peuplement établi, défini par une densité minimale de tiges ayant franchi une hauteur cible (Figure 1). Par ailleurs, une forte luminosité accentuerait les stress hydriques et thermiques, défavorisant certaines espèces et favorisant les plus héliophiles.

La croissance en hauteur dominante (ΔH_{dom}) des espèces appétées devrait diminuer avec la densité des ongulés, alors que celle des espèces non appétées resterait stable (Figure 2A). La compétition stimulerait la croissance des semis dominants, mais si

elle devient trop forte, elle pourrait ne favoriser que quelques individus, limitant la hauteur dominante globale (Figure 2B). Selon leur écologie, les espèces présenteraient une réponse différenciée à la lumière : les sciaphiles, comme le hêtre, croîtraient rapidement dès de faibles niveaux lumineux ; les héliophiles, comme le bouleau, nécessiteraient une lumière plus abondante ; les espèces intermédiaires, telles que le chêne sessile, adopteraient une réponse progressive. Au-delà d'un certain seuil de lumière, la croissance tendrait à plafonner, voire à diminuer en cas de stress lumineux élevé. La Figure 2C illustre ces croissances en fonction de niveaux de mise en lumière allant jusqu'à 50 %.

La diversité alpha des semis devrait suivre une courbe unimodale selon la pression des ongulés (Figure 3A). Une pression modérée réduirait la compétition interspécifique et favoriserait les espèces moins compétitives, augmentant la diversité. Une pression trop forte privilégierait les espèces non appréciées ou tolérantes, réduisant la diversité à un petit nombre d'espèces persistantes.

La valeur économique future des peuplements, conditionnée par la qualité des grumes, devrait diminuer avec l'augmentation de la densité d'ongulés, en raison des déformations, du ralentissement de croissance et des modifications de composition (Figure 3B). Cette perte de valeur affecterait particulièrement l'épicéa commun et les espèces nobles comme le chêne. À faible densité, une partie des arbres pourrait atteindre les critères requis, mais au-delà d'un seuil, la proportion d'arbres déformés causerait une chute drastique de la valeur. La valeur se stabiliserait ensuite à un niveau bas, correspondant au bois énergie et copeaux ou à une valeur légèrement plus élevée pour les espèces les moins sensibles.

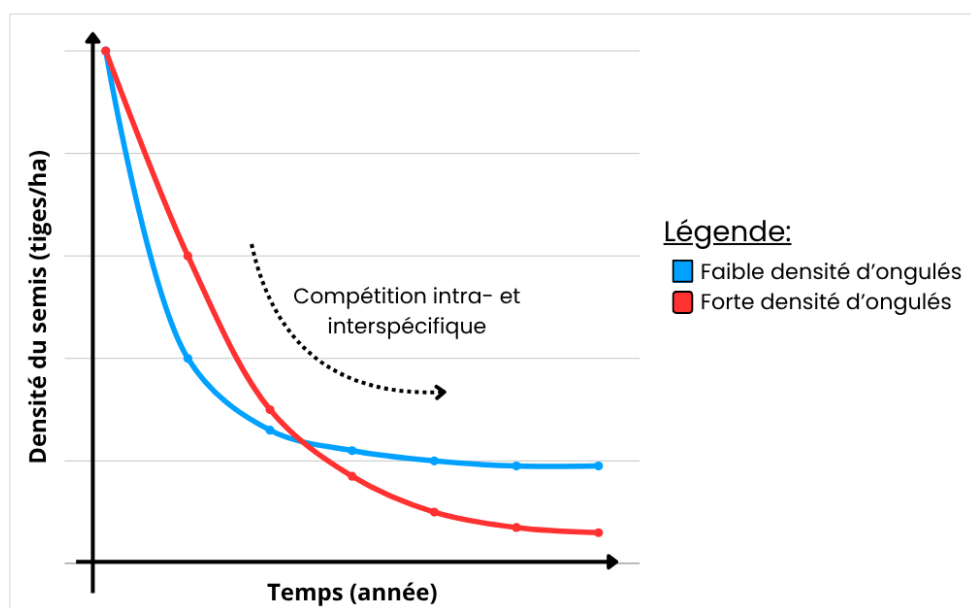
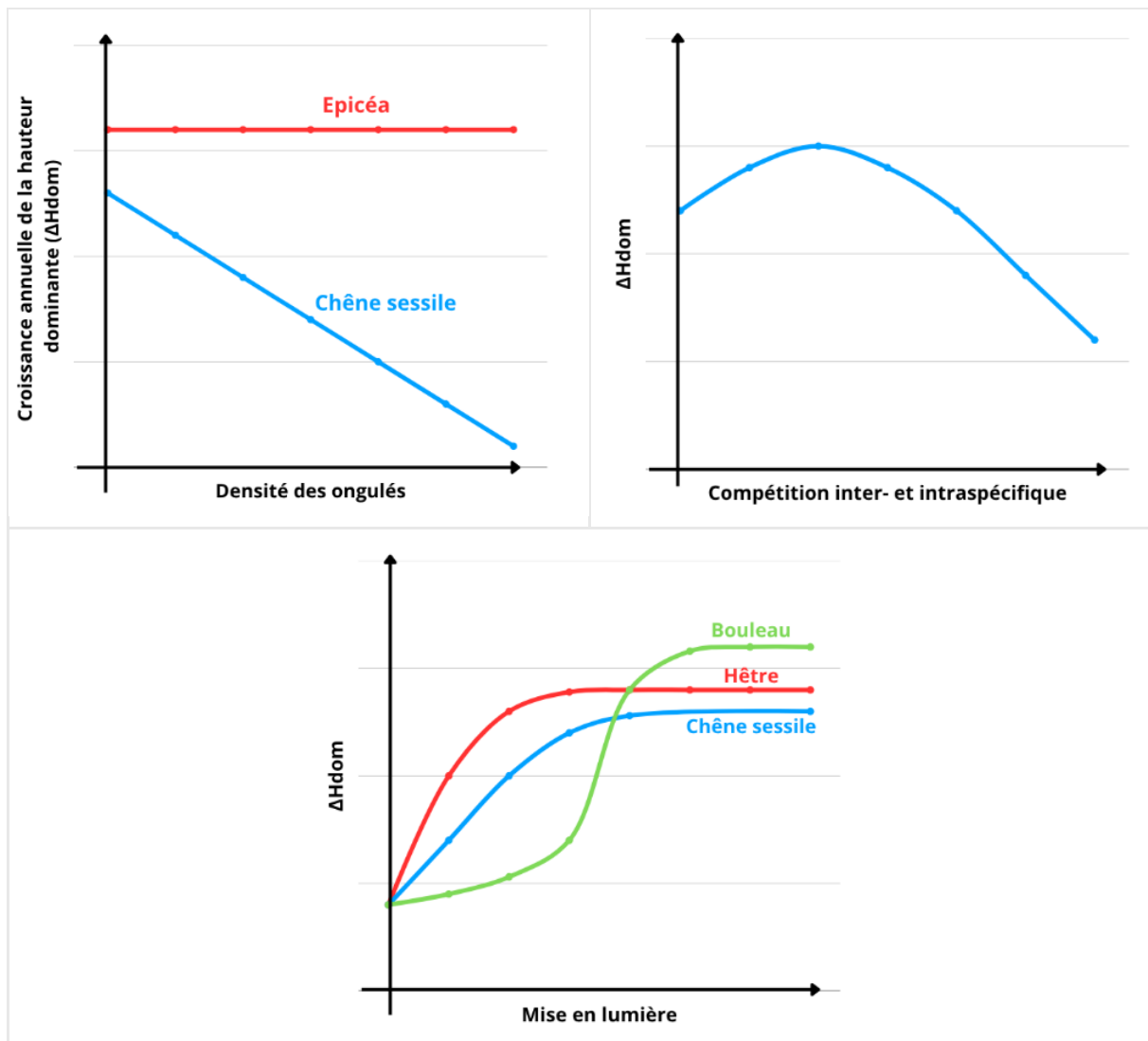
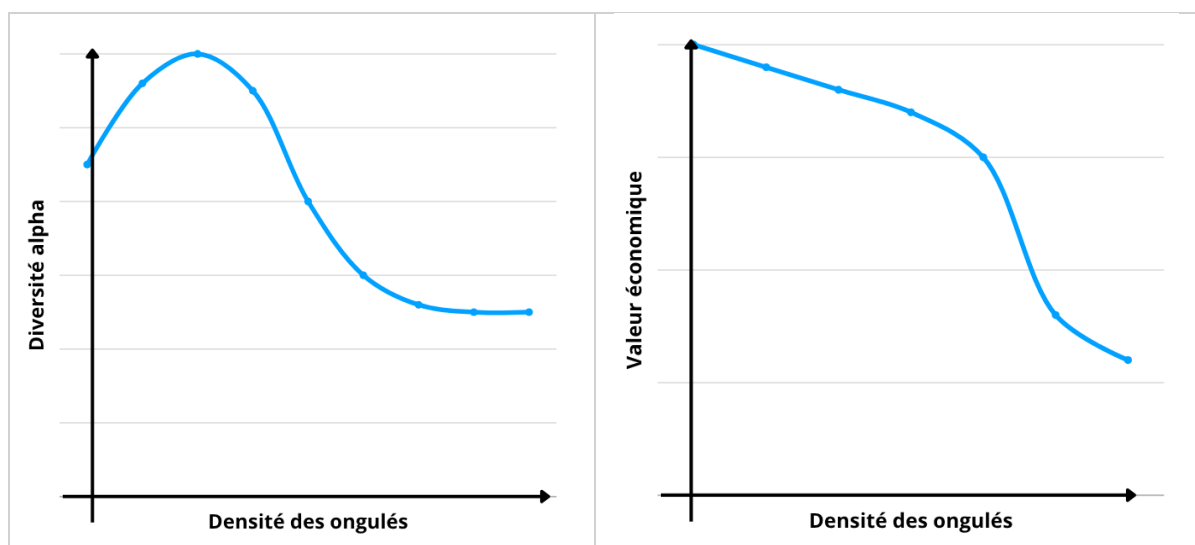


Figure 1 - Graphiques de l'hypothèse d'évolution de la densité des semis en régénération naturelle (toutes espèces confondues) attendue au cours du temps, en fonction de la densité d'ongulés.



Figures 2A, B et C - Graphiques de la croissance annuelle de la hauteur dominante des semis attendues (ΔH_{dom}) en fonction de la densité des ongulés (2A), de la compétition intra- et inter- spécifique (2B), et de la mise en lumière (2C).



Figures 3A et B - Graphiques de la diversité alpha des semis attendue (3A) et de la valeur économique des arbres futurs (3B) en fonction de la densité des ongulés.

2. Objectifs et hypothèses

Cette étude poursuit deux objectifs principaux. Le premier vise à identifier une méthodologie d'échantillonnage et d'analyse pertinente pour étudier, sur plusieurs années, l'impact des ongulés sur la régénération naturelle en Wallonie. Ce travail s'inscrit dans un projet de recherche plus vaste, prévu sur cinq ans. La méthode choisie par ce projet est mise en œuvre, évaluée de manière critique et comparée à d'autres méthodologies, afin d'en tester l'efficacité et de potentiellement envisager des alternatives.

Le second objectif est de vérifier dès à présent les hypothèses de recherche formulées et notées H_1 à H_7 , à partir des premiers résultats issus des enclos et exclos installés dans des coupes rases d'épicéa commun (*Picea abies*) en Wallonie. Les espèces d'ongulés étudiés sont le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*).

- 1) **H_1** : La diversité spécifique des espèces en régénération naturelle tend à diminuer avec la densité des ongulés.

$H_{1,A}$: Cette diminution est plus marquée pour les espèces appétentes.

- 2) **H_2** : Le taux d'abroustissement en régénération naturelle augmente avec l'appétence de l'espèce, les plus appétentes sont ainsi plus impactées par la présence d'ongulés.
- 3) **H_3** : La densité des semis en régénération naturelle ayant atteint une hauteur minimale diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés (Figure 1).
- 4) **H_4** : La croissance de la hauteur dominante des semis en régénération naturelle diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés.
- 5) **H_5** : Les différentes espèces d'ongulés ont des comportements alimentaires distincts, entraînant des impacts différenciés sur les semis, le chevreuil exerçant une pression plus sélective que le cerf ou le sanglier.
- 6) **H_6** : Le taux de recouvrement des herbacées en régénération naturelle augmente de manière significative, proportionnellement à la pression des ongulés.
- 7) **H_7** : Le taux de recouvrement des arbustes appétents diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés.

$H_{7,A}$: Cette diminution de la couverture augmente significativement la densité et la croissance des semis ligneux.

Ainsi, ce travail s'inscrit dans une démarche de compréhension des interactions entre les ongulés et la régénération forestière naturelle. Il cherche à préciser l'influence des trois espèces étudiées sur les ligneux, afin d'éclairer la gestion forestière face à l'augmentation des ongulés.

3. Matériel et méthode

3.1. Projet de douze enclos et exclos

Les analyses ont été menées dans la région de l'Ardenne belge, caractérisée par un climat continental, avec des précipitations annuelles supérieures à 1100 mm et des températures moyennes annuelles inférieures à 9 °C (Van der Perre et al., 2015). Cette région a été choisie pour son important couvert forestier, dominé par les pessières (Alderweireld et al., 2015).

Douze sites ont été sélectionnés en forêts publiques selon des critères stricts. Tous se situaient sur des plateaux oligotrophes et présentaient une coupe rase d'au moins un hectare, réalisée entre janvier 2021 et juin 2023 dans d'anciens peuplements d'épicéas âgés de 50 à 90 ans. Les pratiques sylvicoles appliquées (lit de branches, andain, cloisonnement) étaient similaires, assurant l'homogénéité des conditions initiales. Chaque site permettait l'implantation d'un dispositif rectangulaire de 100 × 50 m. La sélection des sites s'est appuyée sur plusieurs cartes : l'état sanitaire des pessières (2021-2023), la répartition des stations de l'Ardenne et les zones bioclimatiques. Une visite a permis de valider la conformité des sites et d'obtenir l'accord des propriétaires et des gestionnaires forestiers, formalisés par la signature de conventions de partenariat.

Sur chaque site, un rectangle de 100 × 50 m a été divisé en deux carrés de 50 × 50 m. L'un d'eux a été clôturé par un grillage métallique à mailles progressives de 2 m de hauteur, soutenu par des piquets, afin d'en exclure les ongulés (Figure 4). Les grillages, délimitant les enclos, ont été installés en 2023, juste avant les premiers relevés. L'année 2023 marque ainsi le début du suivi du projet sur cinq ans. La présente étude porte sur la première année, avec deux campagnes d'inventaire : l'état initial réalisé entre le 14 septembre et le 6 octobre 2023, et celle un an plus tard, entre le 16 et le 30 octobre 2024.



Figure 4 - Photo d'un des douze enclos grillagés de 50 × 50 m installés en 2023 pour exclure les ongulés.

La régénération naturelle a été caractérisée par un échantillonnage systématique. Dans chaque dispositif (enclos et exclos), 16 placettes circulaires de 3 m de rayon ont été installées selon une grille régulière de quatre lignes par quatre colonnes, espacées de 12 m. Cette grille, centrée dans le carré, laisse une marge de 7 m entre les lignes extérieures et les bordures (Figure 5). Chaque placette est positionnée à l'intersection des lignes et colonnes, et son centre est matérialisé sur le terrain par un tuteur jaune de 75 cm.

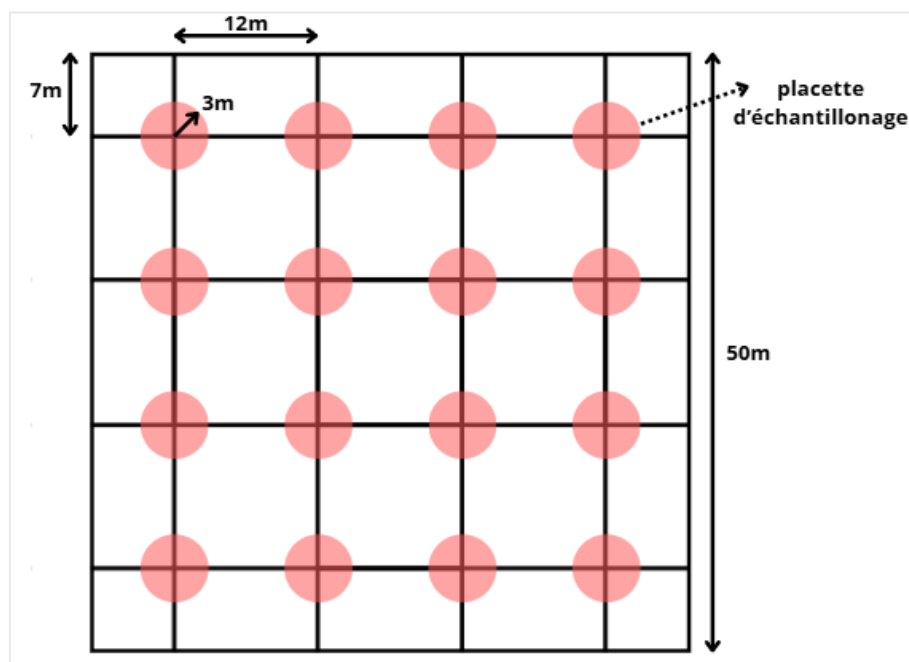


Figure 5 - Schéma de disposition des 16 placettes de 3 m de rayon utilisées pour l'échantillonnage systématique de la végétation dans un enclos ou un exclos.

Les relevés de végétation ont été réalisés selon la Point Centered Quarter Method (PCQM), reconnue pour son efficacité et sa rapidité, avec une légère adaptation consistant à limiter le rayon d'échantillonnage à 3 m autour de chaque point (Mitchell, 2023). Chaque placette a été subdivisée en quartiers délimités par les directions cardinales, matérialisées sur le terrain par l'implantation de piquets à 3 m du centre dans chaque direction.

Les relevés ont été encodés à l'aide d'une tablette équipée de l'application *Field-Map Data Collector* (IFER-Monitoring and Mapping Solutions). Pour l'inventaire de la régénération arborée, la tige la plus proche du centre de la placette a été relevée dans chaque quartier, pour chaque espèce et pour chaque classe de hauteur avec les informations suivantes : la distance au centre de la placette (en centimètre avec un Vertex), l'espèce, la classe de hauteur (Tableau 1), les types de dégâts d'abrouissement (absent, sur la pousse terminale, latérale, ou les deux), l'état général et d'éventuelles remarques. Pour les individus présentant plusieurs tiges, c'est la hauteur de la tige dominante ainsi que la distance au centre du groupe qui ont été relevées. Les tiges mortes n'ont pas été considérées.

Pour la végétation herbacée et arbustive, les classes de recouvrement, évaluées visuellement via l'indice de Braun-Blanquet, et de hauteur dominante de chaque espèce ont été relevées par quartier (Tableau 2).

Tableau 1 - Classes de hauteur de la végétation herbacée, arbustive et arborée et leurs intervalles (cm).

Classe	1	2	3	4	5
Herbacée (cm)]0 ; 50]]50 ; 100]	>100		
Arbustive (cm)]0 ; 25]]25 ; 50]]50 ; 100]]100 ; 150]	>150
Arborée (cm)]0 ; 25]]25 ; 50]]50 ; 100]]100 ; 150]	>150

Tableau 2 - Intervalles de recouvrement (%) associés aux coefficients de Braun-Blanquet.

Coefficient Braun-Blanquet	1	2	3	4	5
Taux de recouvrement (%)]0 ; 5]]5 ; 25]]25 ; 50]]50 ; 75]]75 ; 100]

La richesse spécifique a été calculée pour chaque enclos et exclos en 2023 et 2024, en considérant uniquement les tiges identifiées jusqu'au rang d'espèce. Celles dont l'identification s'est limitée au genre ont été exclues de l'analyse. Les apparitions et disparitions d'espèces entre 2023 et 2024 ont également été analysées. Pour **H₁** (effet des ongulés sur la richesse spécifique), la variation de richesse spécifique entre 2023 et 2024 a été calculée séparément pour les enclos et les exclos de chaque site. Ces variations ont été comparées entre traitements (enclos/exclos) à l'aide d'un test t de Student apparié, chaque paire correspondant aux deux modalités d'un même site, après vérification de la normalité des différences par le test de Shapiro-Wilk. Pour **H_{1A}** (relation entre composition spécifique et appétence), un indice d'appétence a été attribué à chaque espèce à partir de la littérature (Annexe 1). Le Community Weighted Mean (CWM) a ensuite été calculé pour chaque site, année et traitement, en pondérant l'indice d'appétence de chaque espèce par sa densité relative (estimée selon la méthode PCQM, décrite ultérieurement ; équations 1 et 2). Les variations de CWM entre 2023 et 2024 ont été comparées entre traitements à l'aide d'un test t de Student apparié, après vérification de la normalité des différences (test de Shapiro-Wilk).

Dans le reste de cette étude, les « espèces » arborées désignent les groupes : bouleau (*Betula* spp.), chêne indigène (*Quercus robur* et *Quercus petraea*), épicéa commun (*Picea abies*), hêtre (*Fagus sylvatica*), saule (*Salix* spp.), sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), ainsi que deux groupes englobant respectivement les autres feuillus et les autres résineux rencontrés. Ces taxons ont été sélectionnés pour leur intérêt sylvicole futur, leur abondance sur les sites ou leur appétence pour les ongulés.

La densité absolue de chaque espèce (tiges/ha) a été estimée pour chaque site, traitement (enclos/exclos) et année à l'aide de la PCQM (Mitchell, 2023). Pour chaque combinaison site *s*, espèce *sp*, traitement *e* et année *a*, la distance moyenne à la tige la

plus proche ($\bar{r}_{s,sp,e,a}$) a été calculée uniquement à partir des quartiers q où l'espèce était observée, selon la formule suivante :

$$\bar{r}_{s,sp,e,a} = \sum_{q=1}^{n_{s,sp,e,a}} \frac{r_{s,sp,e,a,q}}{n_{s,sp,e,a}} \quad (1)$$

où $r_{s,sp,e,a,q}$ est la distance à la tige la plus proche de l'espèce sp dans le quartier q , et $n_{s,sp,e,a}$ est le nombre de quartiers où l'espèce sp a été observée. La densité a été estimée comme l'inverse du carré de cette distance moyenne. Afin de tenir compte des quartiers dépourvus de l'espèce, un facteur de correction (CF) a été appliqué. Ce facteur a été déterminé à partir du ratio entre le nombre de quartiers sans l'espèce (n_j) et le nombre total de quartiers inventoriés (n_k), selon la table de correction de Warde et Petranksa (1981) avec extrapolation si nécessaire (Annexe 2). La densité d d'une espèce sp sur un site s , pour un traitement e et une année a , a été calculée comme suit :

$$d_{s,sp,e,a} = \frac{CF_{s,sp,e,a}}{\bar{r}_{s,sp,e,a}^2} \quad (2)$$

Le taux d'abrouissement des espèces arborées a été calculé pour 2024 afin d'évaluer l'impact des ongulés, en exprimant la proportion de tiges abrouties (tous types confondus) parmi les tiges inventoriées, par site, espèce et traitement. Afin d'estimer un taux d'abrouissement moyen par espèce à l'échelle de l'ensemble des exclos, les taux observés dans chaque exclos ont été pondérés par la densité respective de l'espèce. De même, un taux d'abrouissement moyen par exclos a été obtenu en pondérant les taux d'abrouissement des espèces par leur densité au sein de l'exclos.

Afin de tester les hypothèses relatives à la croissance de la régénération, la hauteur dominante (Hdom) a été estimée pour chaque site s , espèce sp , traitement e et année d'étude a . Elle correspond à la hauteur moyenne des 100 tiges les plus hautes par hectare. Pour chaque combinaison de site, espèce, traitement et année, la méthode suivante a été appliquée :

- La densité par classe de hauteur a été estimée à l'aide de la PCQM, comme pour la densité spécifique.
- Les densités des classes de hauteur ont été cumulées par ordre décroissant jusqu'à atteindre 100 tiges/ha.
- Hdom a été calculée comme la moyenne pondérée des hauteurs centrales des classes de hauteurs i (Tableau 1), en fonction de leur contribution relative (% densité _{i}) au 100 tiges/ha. Pour la classe 5, une hauteur de 150 cm a été attribuée. La formule utilisée est la suivante :

$$Hdom_{s,sp,e,a} (cm) = \sum_{i=1}^5 h_i \cdot \%dens_{s,sp,e,a,i} \quad (3)$$

Bien que la moitié des densités spécifiques soient inférieures à 100 tiges/ha, le choix des 100 tiges les plus hautes reste pertinent. Les espèces peu denses, comme le chêne, sont généralement peu stratifiées, et l'ensemble des individus est souvent inclus. À l'inverse, les espèces denses, souvent sciaphiles comme l'épicéa, présentent une stratification marquée. Cette méthode cible alors les individus dominants, plus représentatifs de la croissance et de la compétition, et permet une comparaison cohérente entre espèces aux structures verticales contrastées.

Afin de tester **H₆** et **H₇**, les taux de recouvrement de cinq espèces herbacées et arbustives ont été calculés par site, traitement et année d'étude. Ces espèces ont été sélectionnées en raison de leur abondance et de leur importance écologique pour l'étude (Boulanger, 2010 ; Dumas, 2022 ; Hurstel et Braconnier, 2013) :

- La **fougère aigle** (*Pteridium aquilinum*) est très compétitive et forme fréquemment un couvert dense, pouvant fortement limiter l'installation et la croissance des semis.
- La **molinie** (*Molinia caerulea*) peut former des tapis épais après les coupes, concurrençant fortement les semis ligneux.
- Le **genêt à balais** (*Cytisus scoparius*) est une espèce pionnière structurante, pouvant offrir une protection partielle contre l'abrouissement des semis.
- La **myrtille** (*Vaccinium myrtillus*) est très abrutie par les ongulés et constitue un bon indicateur de la pression d'abrouissement.
- La **ronce commune** (*Rubus fruticosus*) peut avoir un effet ambivalent sur la régénération ligneuse : négatif à fort recouvrement par compétition, mais potentiellement facilitateur à recouvrement faible ou modéré. Sa croissance est impactée par l'abrouissement des ongulés.

Les autres espèces ont été regroupées dans les catégories « autres arbustes » et « autres herbacées », selon leur strate respective. Les taux de recouvrement moyen de chaque site s , espèce sp , traitement e et année a ($\bar{c}_{s,sp,e,a}$), ont été calculés à partir de la moyenne des valeurs centrales des classes de recouvrement observées dans les quartiers q (Tableau 2) :

$$\bar{c}_{s,sp,e,a} = \frac{\sum_{q=1}^{64} c_{s,sp,e,q,a}}{64} \quad (4)$$

Un ratio du taux de recouvrement a également été calculé pour chaque combinaison d'espèce, de site et de traitement, en divisant le taux de 2024 par celui en 2023 afin d'évaluer l'évolution.

3.2. Analyse de la présence des ongulés par caméras

Afin de quantifier la fréquentation des espèces d'ongulés étudiés — le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*) — deux caméras Boly (Guard SG2060-T) ont été installées sur chaque site d'étude. Elles ont été placées dans des boîtiers, enduites de graisse de plomberie et sécurisées par un cadenas Master Lock (modèle 8418KADCAMO-TMB) afin de prévenir des dommages et des vols (Figure 6). Elles ont été fixées au sommet des poteaux centraux de deux côtés de l'enclos et inclinées d'environ 30° vers le bas par rapport à l'horizontale. Une caméra était orientée vers l'exclos, l'autre placée soit en face, soit perpendiculairement selon les contraintes environnementales, toujours dirigée vers l'extérieur (Figure 7). Les prises de vue se limitaient strictement à la coupe rase, minimisant la présence d'éléments extérieurs (lisières et voies).



Figure 6 - Caméra Boly (Guard S2G2060-T) placée dans un boîtier sécurisé par un cadenas.

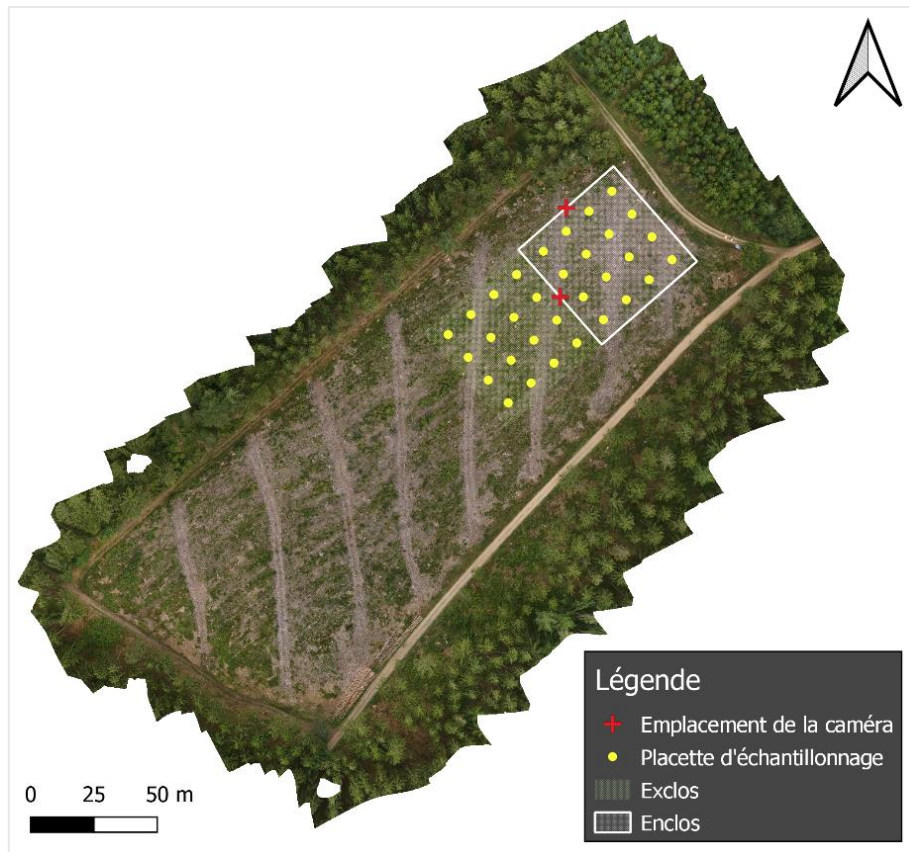


Figure 7 - Carte de l'emplacement des caméras, de l'enclos et de l'exclos ainsi que des placettes d'échantillonnage dans la mise à blanc du site 9.

Les caméras enregistraient des vidéos de 30 secondes à la détection de mouvements, avec un intervalle minimal de 5 secondes entre deux déclenchements (Annexe 3). Les vidéos, stockées sur des cartes SD, ont été récupérées environ tous les deux mois. Leur analyse porte sur la période du 14 novembre 2024 (00h00) au 22 mai 2025 (23h59). Leurs dates et heures exactes ont été récupérées à l'aide d'Exiftool (version 13.26). Elles ont été visionnées au bureau avec *Timelapse* (version 2.3.2.8), à l'aide d'un modèle de saisie prédéfini (template) (Annexe 4), élaboré via *Timelapse Template Editor* (version 2.3.2.7). Deux méthodes ont été testées afin d'estimer le nombre d'individus détectés par espèce et par site : la méthode du seuil d'indépendance temporelle et la méthode de l'observateur. La première repose sur l'évaluation de différents seuils temporels d'indépendance entre détections successives d'une même espèce, en ne conservant, pour chaque groupe indépendant, que la séquence comptant le plus d'individus. Les estimations obtenues ont été comparées à celles issues de la méthode de l'observateur, qui repose sur une analyse visuelle déterminant si les individus de séquences successives sont identiques ou non (Figure 8). Le seuil de deux minutes a donné les résultats les plus proches de ceux obtenus par la méthode de l'observateur dans 25 cas sur 36, apparaissant ainsi comme un bon compromis entre la limitation des doublons et la précision de l'estimation. Néanmoins, c'est la méthode de l'observateur, jugée plus fiable et précise, qui a été retenue pour la suite des analyses. Elle présente un

intérêt particulier pour le cerf, dont le comportement grégaire et les déplacements plus lents devant les caméras rendent l'estimation du nombre d'individus particulièrement sensible au temps d'indépendance retenu, avec un risque de sous-estimation des tailles de groupe.

Pour évaluer localement la pression exercée par les ongulés, l'Indice d'Abondance Relative (RAI) a été calculé. Il permet d'estimer la fréquence de passage relative d'une espèce à partir des pièges photographiques. Calculé pour chaque exclos ex , la présence d'ongulés étant supposée nulle dans les enclos, le RAI permet de comparer la fréquentation relative entre sites. Il a été calculé séparément pour les trois espèces g étudiées (cerf élaphe, chevreuil et sanglier), selon la formule suivante :

$$RAI_{ex,g} = (\text{Nombre d'individus détectés}_{ex,g}) / (\text{Nombre de caméras} \cdot \text{jours}_{ex}) \quad (5)$$

Le RAI est exprimé en nombre d'individus par caméra·jour. À noter que le nombre de caméras·jours varie légèrement d'un site à l'autre, en raison de dégradations ponctuelles ayant affecté certaines caméras.

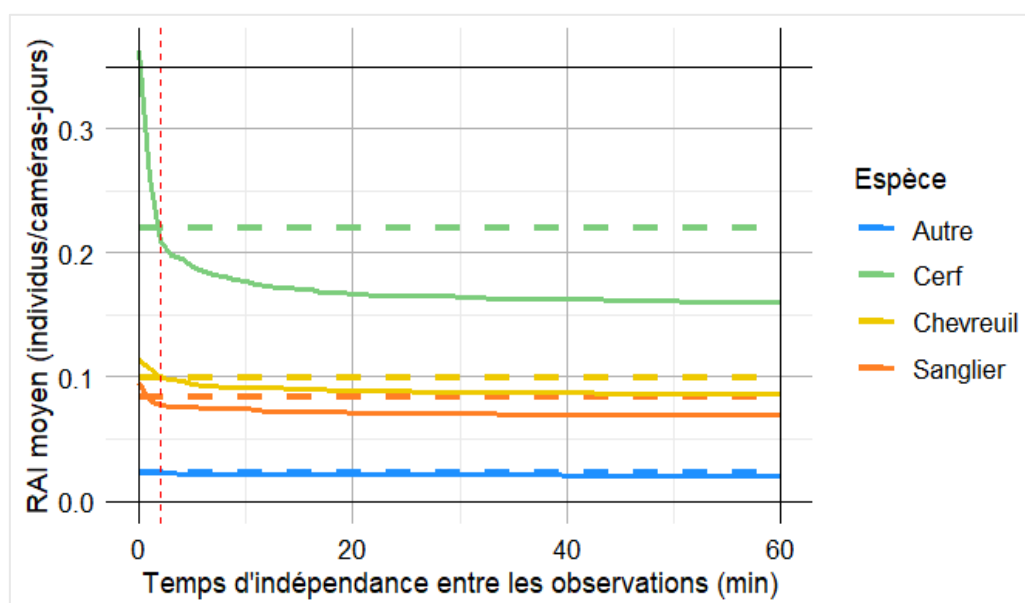


Figure 8 - Graphique des RAI moyens des 12 sites par espèce en fonction du temps d'indépendance entre les observations (traits pleins). Les lignes pointillées représentent les valeurs de RAI par espèce calculées selon la méthode de l'observateur. La ligne en pointillés rouges indique le temps d'indépendance de deux minutes.

3.3. Relevé des fèces

Un indice de densité de fèces par hectare a été calculé pour chaque site, afin de disposer d'une mesure complémentaire de la pression exercée par les ongulés, à comparer aux indices RAI et aux taux d'abroutissement. Un inventaire unique a été réalisé sur chaque site au cours de la première semaine de mars. Dix placettes d'inventaire circulaires de 4 m de rayon ont été implantées dans chaque coupe rase, représentant ensemble moins de 5 % de la surface totale. Elles étaient espacées de 50 m entre centres

afin d'assurer l'indépendance des échantillons, conformément aux recommandations pour l'étude des ongulés (Halford, 2005). Leur implantation dépendait de la configuration de la coupe rase (forme, superficie, topographie) et de la position de l'enclos-exclos, mais suivait systématiquement une grille prédéfinie, disposée au plus proche du dispositif (Figure 9). Les coordonnées GPS des centres étaient préalablement encodées à l'aide du logiciel QGIS Desktop (version 3.28.11) et transférées dans un GPS de terrain (Garmin - GPSMAP 66S), facilitant leur localisation sur le terrain.

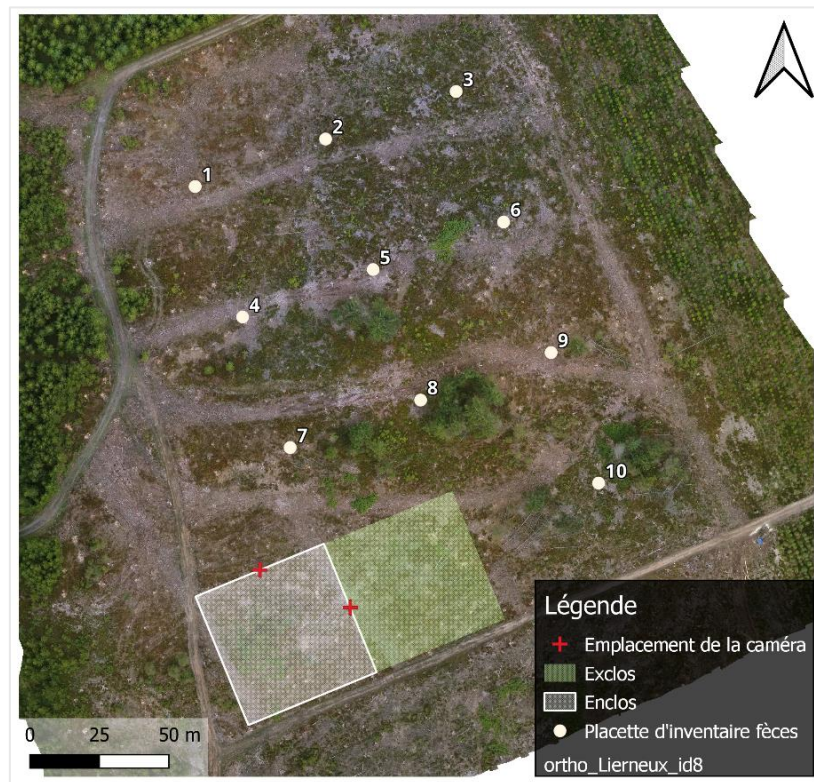


Figure 9 - Emplacement des placettes d'inventaire pour le relevé des fèces sur le site numéro 8 par rapport à l'emplacement de l'enclos et l'exclos.

Lors de la prospection, le centre de chaque placette a été matérialisé par un piquet, et un topofil a permis de s'assurer que les observations étaient dans le rayon de 4 m. Une fiche standardisée servait à relever le numéro du site, de la placette, l'espèce productrice de chaque dépôt de fèces, ainsi que toute remarque utile. Un dépôt de fèces était défini comme un excrément unique de grande taille ou comme un ensemble homogène de crottes rapprochées appartenant manifestement à un même événement de défécation. Les dépôts situés en limite de placette étaient comptabilisés dès lors que la moitié de leur volume se trouvait à l'intérieur. Elles ont été photographiées et annotées avec un identifiant afin de permettre une vérification a posteriori.

L'indice de densité de fèces a été estimé, pour chaque site s et pour chaque espèce étudiée g , à partir de la moyenne du nombre de dépôts de fèces observés ($y_{i,s,g}$) sur les n placettes d'échantillonnage. L'erreur standard de cette moyenne ($\hat{\sigma}_{\bar{y}_{s,g}}$) a également été

calculée à partir de l'écart-type de l'échantillon ($\hat{\sigma}_{s,g}$) et sa taille (n) afin d'évaluer la précision de l'estimation :

$$\hat{m}_{s,g} = \bar{y}_{s,g} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_{i,s,g} \quad \hat{\sigma}_{\bar{y}_{s,g}} = \frac{\hat{\sigma}_{s,g}}{\sqrt{n}} \quad (6 \text{ et } 7)$$

Cette approche repose sur deux hypothèses : (1) l'indépendance des observations, assurée par un espacement suffisant entre placettes, et (2) une population considérée comme infinie, justifiée par un taux d'échantillonnage inférieur à 5 % de la surface de la coupe rase. Par ailleurs, l'objectif étant d'estimer un indice moyen de fréquentation des ongulés, et non un dénombrement exhaustif des fèces, l'échantillonnage systématique peut être assimilé à un échantillonnage aléatoire. Cela autorise, sous certaines conditions, l'application des méthodes classiques d'inférence statistique. Toutefois, les hypothèses de normalité et d'homoscédasticité n'étant pas strictement respectées, le calcul de la taille minimale d'échantillon n , nécessaire pour atteindre une précision relative de 10 % autour de la moyenne estimée, reste approximatif. Il a été réalisé à titre indicatif selon la formule suivante :

$$n = t_{1-\frac{\alpha}{2}}^2 \cdot \frac{CV_{s,g}^2}{d_r^2} \quad (8)$$

avec :

- $t_{1-\frac{\alpha}{2}}$: la valeur critique de la loi de Student à $n-1$ degrés de liberté, testée pour $\alpha = 0,05$ et $\alpha = 0,10$;
- $CV_{s,g} = \hat{\sigma}_{s,g} / \bar{y}_{s,g}$: le coefficient de variation ;
- d_r : la marge d'erreur relative fixée (10 %).

Cette démarche fournit une estimation approximative de l'effort d'échantillonnage nécessaire pour atteindre une précision acceptable dans l'estimation de la fréquentation des ongulés, en tenant compte des limites méthodologiques.

3.4. Modélisation statistique des variations

Afin de tester les hypothèses **H3** et **H4**, deux variables réponses ont été définies et modélisées séparément : la variation de la densité des semis (Δ Densité) et celle de leur hauteur dominante (Δ Hdom). Ces variables quantitatives continues ont été calculées pour chaque espèce, traitement (enclos/exclos) et site, comme la différence entre les valeurs de 2024 et de 2023. Ces calculs ont été réalisés à l'échelle du traitement de chaque site, conformément à l'échelle d'estimation des densités, selon la méthodologie de Mitchell (2023). Les valeurs peuvent être positives ou négatives.

L'ensemble des variables explicatives sont fixes et calculées au niveau du traitement (enclos/exclos) dans chaque site, afin de correspondre à l'échelle des variables dépendantes et des RAI. La variabilité intra-traitement, bien que parfois très élevée (allant de 85 à 99 % selon les espèces pour l'abroustissement, et de 36 à 91 % pour le

recouvrement), n'a pas été modélisée puisque les analyses visaient à expliquer les variations moyennes entre traitements au sein des sites. Les variables explicatives ont été sélectionnées pour représenter les effets de l'environnement, des ongulés et des conditions initiales des peuplements susceptibles d'influencer la croissance et la densité des semis. Elles se répartissent en deux catégories :

- **Variables qualitatives** : le traitement (enclos/exclos), variable binaire, et l'espèce du semis, variable catégorielle.
- **Variables quantitatives continues** : les RAI des trois espèces d'ongulés, le taux d'abrouissement, la densité initiale de l'espèce arborée (2023), la hauteur dominante initiale, les taux de recouvrement des espèces herbacées et arbustives.

Les modèles statistiques ont été utilisés pour estimer l'effet relatif des variables explicatives sur les réponses étudiées. Les variables qualitatives ont été définies comme facteurs et les variables quantitatives ont été standardisées, en les divisant par leur écart-type sans recentrage (fonction `scale()`, avec `center = FALSE`, `scale = TRUE` dans R). Cette standardisation permet de comparer directement les coefficients de régression associés à chaque variable dans un modèle, tout en conservant les valeurs nulles et le signe des effets.

Des modèles linéaires multiples (ANCOVA) ont été utilisés pour estimer l'effet des variables explicatives, qualitatives et quantitatives, sur les réponses Δ Densité et Δ Hdom. Des modèles complets ont d'abord été testés, incluant l'ensemble des variables explicatives ainsi que plusieurs interactions jugées pertinentes. L'interaction entre le traitement et l'espèce de semis visait à tester si la réponse à la protection contre les ongulés variait selon l'espèce. Les interactions entre les RAI et l'espèce exploraient des effets spécifiques. Celles entre les RAI et les taux de recouvrement herbacés ou arbustifs visaient à évaluer si les effets des ongulés sur les semis variaient selon l'abondance des autres strates. Ces interactions, non significatives et sources de colinéarité, n'apportaient pas d'information supplémentaire et ont été retirées pour simplifier les modèles.

Avant l'ajustement des modèles, la colinéarité entre les variables continues a été évaluée par les coefficients de corrélation de Pearson (r). Les corrélations entre le RAI du chevreuil et ceux du cerf ($r = -0,105$) et du sanglier ($r = -0,211$) étaient faibles et négatives, indiquant une colinéarité négligeable entre ces variables. En revanche, le RAI du cerf et celui du sanglier étaient fortement corrélés ($r = 0,937$), suggérant une redondance. Afin de limiter les effets de multicolinéarité, seul le RAI du cerf a été conservé, en raison de son impact supposé plus direct sur la végétation. Les effets estimés peuvent néanmoins refléter une contribution conjointe des deux espèces, leurs effets individuels n'étant pas statistiquement dissociables.

Afin d'obtenir un modèle à la fois robuste et parcimonieux, une sélection manuelle pas à pas descendante (backward) a été appliquée à partir des modèles complets sans interactions. À chaque étape, la significativité des variables explicatives était évaluée à l'aide d'une analyse de variance de type II (ANOVA), tenant compte des autres variables du modèle. La variable non significative présentant la plus grande p-valeur (seuil fixé à $\alpha = 0,05$) était retirée, puis le modèle simplifié était comparé au précédent à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC). Une différence d'AIC inférieur à 10 était considérée comme non significative, permettant de vérifier que le modèle conservait ou améliorait le compromis entre ajustement et simplicité. Ce processus a été répété jusqu'à l'obtention d'un modèle final ne contenant que des variables significatives (ou proches du seuil), avec un AIC optimal ou équivalent. La normalité des résidus a été vérifiée à l'aide de deux diagnostics visuels. Les graphiques des quantiles (Q-Q plot) montraient un bon alignement avec la loi normale, malgré de légères déviations dans les queues de distribution. Les histogrammes des résidus confirmaient une distribution unimodale et symétrique. Ces éléments validaient l'hypothèse de normalité et justifiaient l'utilisation de modèles linéaires.

Les modèles finaux retenus expliquent les variations entre 2023 et 2024 de la densité ($\Delta\text{Densité}$) et de la hauteur dominante (ΔH_{dom}) des semis, selon le site s , l'espèce sp et traitement e . Le modèle de régression linéaire expliquant la variation de densité des semis ($\Delta\text{Densité}$) en fonction de l'espèce et de la densité initiale est formulé comme suit :

$$\Delta\text{Densité}_{s,sp,e} = a + b_{sp} + c \cdot \text{Densité}_{2023,s,sp,e} + \varepsilon_{s,sp,e} \quad (9)$$

Il inclut :

- une constante a , correspondant à l'ordonnée à l'origine, associée à l'espèce de référence (épicéa commun) ;
- un effet fixe de l'espèce b_{sp} ;
- un effet linéaire de la densité initiale ($c \cdot \text{Densité}_{2023}$) ;
- un terme d'erreur $\varepsilon_{s,sp,e}$, supposé normalement distribué.

Le traitement (présence/absence d'ongulés) n'a pas été retenu dans ce modèle, car il n'était pas significatif. Par conséquent, ce modèle ne permet pas de tester directement l'hypothèse H_3 (diminution significative de la densité due aux ongulés), mais décrit les variations interannuelles de densité selon l'espèce et la densité initiale. L'absence d'effet significatif du traitement suggère toutefois que cette hypothèse n'est pas vérifiée dans les conditions étudiées.

Le modèle de régression linéaire expliquant la variation de Hdom des semis ($\Delta Hdom$) en fonction du traitement, de l'espèce et de Hdom initiale est formulé comme suit :

$$\Delta Hdom_{s,sp,e} = a + b_e + c_{sp} + d \cdot Hdom_{2023,s,sp,e} + \varepsilon_{s,sp,e} \quad (10)$$

Il inclut :

- une constante a , correspondant à l'ordonnée à l'origine, associée à l'espèce et au traitement de référence (l'épicéa commun et l'enclos) ;
- un effet fixe du traitement b_e ;
- un effet fixe pour l'espèce c_{sp} ;
- un effet linéaire de Hdom initiale ($d \cdot Hdom_{2023}$) ;
- un terme d'erreur $\varepsilon_{s,sp,e}$, supposé normalement distribué.

Ce modèle permet de tester l'hypothèse **H4**, selon laquelle la croissance en hauteur serait significativement réduite sous la pression des ongulés. La variable traitement permet d'estimer l'effet des ongulés, tout en contrôlant statistiquement les effets de l'espèce et des conditions initiales.

Afin de tester les hypothèses **H6** et **H7**, des modèles linéaires multiples ont été testés. Le modèle retenu vise à expliquer l'évolution du recouvrement des espèces arbustives et herbacées ah entre 2023 et 2024, pour chaque site s et traitement e , à partir du ratio :

$$Ratio_{s,ah,e} = \frac{\text{Taux de recouvrement en 2024}_{s,ah,e}}{\text{Taux de recouvrement en 2023}_{s,ah,e}} \quad (11)$$

Une transformation logarithmique a été appliquée à cette variable réponse afin de stabiliser la variance et approcher la normalité des résidus. Le modèle initial incluait le traitement, l'espèce ainsi que les RAI du cerf et du chevreuil comme variables explicatives. Les interactions entre espèce et traitement, ainsi qu'entre espèce et RAI, ont été testées mais n'ont pas été retenues faute de significativité. Une procédure de sélection par backward, basée sur la significativité statistique des variables explicatives, a conduit à un modèle linéaire simplifié ne retenant que l'effet de l'espèce. Ce modèle explique le logarithme du rapport des taux de recouvrement entre 2024 et 2023 en fonction de l'espèce :

$$\log(Ratio_{s,ah,e}) = a + b_{ah} + \varepsilon_{s,ah,e} \quad (12)$$

Il inclut :

- une constante a , correspondant à l'ordonnée à l'origine, associée à l'espèce de référence (« autres arbustes ») ;
- un effet fixe de l'espèce arbustive ou herbacée b_{ah} ;
- un terme d'erreur $\varepsilon_{s,ah,e}$, supposé distribué normalement.

Des analyses de corrélation bivariée ont été réalisées à l'aide du coefficient de Pearson. Elles ont permis d'explorer les relations entre les taux d'abrouissement totaux observés dans les exclos, les indices de présence des ongulés (RAI et nombre de fèces/ha) et les pressions de chasse à l'échelle du territoire et du secteur (en nombre de tirs/ha). Les données de tir concernaient l'année 2023 pour l'ensemble des ongulés, et également l'année 2024 pour le cerf (Annexe 5). Les sites présentant des données manquantes pour l'une des variables impliquées ont été exclus des corrélations correspondantes (maximum 2 sites). Ce type d'analyse a également été appliqué pour étudier les corrélations entre les RAI et les taux d'abrouissement des trois espèces les plus fortement abrouties. Ces corrélations visent à compléter l'interprétation des modèles statistiques et à tester l'hypothèse **H₅** selon laquelle le chevreuil exercerait une pression plus sélective sur certaines espèces végétales que le cerf et le sanglier. Une corrélation significative entre le taux d'abrouissement d'une espèce et le RAI d'un ongulé suggérerait une contribution notable de celui-ci à l'abrouissement de cette espèce. Si cette espèce figure parmi les plus abrouties, cela indiquerait un comportement sélectif de l'ongulé, ciblant préférentiellement certaines plantes. À l'inverse, l'absence de corrélation claire appuierait l'hypothèse d'un comportement moins sélectif, caractérisé par une pression d'abrouissement plus uniforme entre espèces.

3.5. Analyse de la méthodologie

Afin d'évaluer la précision et la justesse de la méthode d'échantillonnage employée pour estimer la densité et Hdom selon les caractéristiques des peuplements, neuf peuplements monospécifiques de 100 × 100 m ont été simulés. Ils résultent du croisement de trois niveaux de densité (faible : 100 tiges/ha ; moyen : 2 000 tiges/ha ; élevé : 20 000 tiges/ha) avec trois types de distribution spatiale (aléatoire ; systématique ; agrégée), soit neuf combinaisons testées (Annexes 6 à 8). Les tiges simulées se sont vu attribuer une hauteur initiale (H_0) tirée dans une loi normale de moyenne égale à 50 cm et d'écart-type égale à 20 cm. Leur croissance annuelle a été modélisée par :

$$H_1 = H_0 + 5 + \varepsilon \quad (13)$$

où H_1 (cm) est la hauteur après un an, 5 représente la croissance annuelle moyenne (cm), et ε un terme d'erreur aléatoire suivant une loi normale centrée (écart-type = 2 cm), traduisant la variabilité individuelle.

Trois méthodes d'échantillonnage ont été testées sur chaque peuplement simulé afin de comparer celle utilisée dans ce travail à deux alternatives. Pour chacune, 10 000 itérations ont été réalisées. À chaque itération, 16 placettes circulaires (rayon = 3 m) étaient positionnées aléatoirement et indépendamment dans le peuplement, avec une zone tampon de 3 m en bordure afin d'éviter les débordements. Cette approche de

bootstrap spatial garantit l'indépendance statistique des tirages et fournit une estimation robuste de la variabilité des indicateurs, chaque itération couvrant moins de 5 % du peuplement. Les trois méthodes évaluées sont décrites ci-dessous :

1. **Point-Centered Quarter Method (PCQM)** : Identique à celle appliquée sur le terrain. La densité et Hdom ont été estimées selon les équations 2 et 3. ΔH_{dom} a ensuite été calculé comme la différence entre les valeurs de Hdom en 2024 et 2023.
2. **Placettes fixes** : L'ensemble des tiges y a été recensé ainsi que leur classe de hauteur (Tableau 1). La densité a été estimée par extrapolation à l'hectare du nombre total de tiges relevées sur l'ensemble des placettes (tiges/ha). Hdom a été estimée selon la même formule que pour la PCQM (équation 3), puis ΔH_{dom} a été obtenu comme la différence entre les valeurs de Hdom en 2024 et 2023.
3. **Placettes fixes avec suivi longitudinal** : Méthode utilisée uniquement pour quantifier la croissance, basée sur la mesure de la hauteur exacte des cinq tiges les plus hautes de chaque placette, dont la moyenne constitue un indicateur de la hauteur maximale locale. Bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler du Hdom tel que défini précédemment, cet indicateur constitue une approximation pertinente de la hauteur dominante. ΔH_{dom} a été calculé comme la différence entre les valeurs de cet indicateur en 2024 et 2023. La comparaison avec Hdom est considérée légitime dans le cadre des peuplements simulés, la croissance modélisée étant identique pour l'ensemble des tiges.

Certaines itérations du bootstrap ne contenaient aucune tige dans les placettes échantillonnées, rendant impossible le calcul de Hdom. Ces itérations ont donc été exclues de l'analyse de Hdom afin d'éviter un biais lié à l'imputation de valeurs nulles. Pour la densité, les itérations sans tiges ont été conservées, car la densité nulle constitue une valeur informative.

La densité réelle correspond à la valeur assignée à chaque peuplement simulé. Le ΔH_{dom} réel a été calculé pour chaque peuplement comme la différence entre les Hdom estimées pour les deux années, sur base de la moyenne des hauteurs des 100 tiges/ha les plus hautes, sélectionnées à l'échelle du peuplement. La justesse et la précision des estimations de densité et de ΔH_{dom} ont été évaluées à partir des 10 000 itérations de bootstrap. La justesse a été quantifiée à l'aide du biais, défini comme la différence entre la moyenne des estimations (\bar{x}) et la valeur de référence simulée (x_{ref}), puis exprimée en pourcentage de cette valeur de référence :

$$Biais = \bar{x} - x_{ref} \quad Biais (\%) = \frac{Biais}{x_{ref}} \times 100 \quad (14 \text{ et } 15)$$

L'intervalle de confiance à 95 % du biais (IC 95%) est défini par les quantiles empiriques (Q) à 2,5 % et 97,5 % :

$$IC \ 95\% = [Q_{2,5\%}(x), Q_{97,5\%}(x)] \quad (16)$$

Un biais est considéré comme significatif si cet intervalle n'inclut pas la valeur nulle. La précision a été quantifiée par l'écart-type des estimations autour de leur moyenne (σ), puis exprimée en valeur relative à l'aide du coefficient de variation (CV), afin de faciliter la comparaison entre modalités. Ils ont été calculés selon les formules suivantes :

$$\sigma = \sqrt{\sum_{i=1}^n \frac{(x_i - \bar{x})^2}{n-1}} \quad CV = \frac{\sigma}{\bar{x}} \times 100 \quad (17 \text{ et } 18)$$

où x_i est la valeur de l'estimation à l'itération i , \bar{x} la moyenne des estimations ($\bar{x} \neq 0$) et n le nombre total d'itérations (bootstrap). Un coefficient de variation élevé indique une moindre précision. La justesse et la précision des estimations ont été comparées entre méthodes et peuplements. Chaque itération appliquait les différentes méthodes aux mêmes placettes simulées, assurant un appariement des résultats. Les différences de biais entre deux méthodes ont été testées par un test t de Student apparié bilatéral, avec correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples. La normalité des différences a été considérée acquise en raison du grand nombre d'itérations bootstrap (10 000). Le seuil de significativité était fixé à $\alpha = 0,05$, et les intervalles de confiance à 95 % des biais ont été examinés à titre descriptif ; leur non-recouvrement pour un même peuplement suggère une différence significative. La précision a été évaluée par comparaison des coefficients de variation (CV) de chaque méthode et peuplement, les différences étant interprétées qualitativement sans test statistique formel.

L'ensemble des manipulations, calculs et modélisations, a été réalisé à l'aide du logiciel R (version 2024.12.0+467), à l'aide des packages suivants : *dplyr* (Wickham et al., 2023), *tidyr* (Wickham et al., 2024), *ggplot2* (Wickham, 2016), *sjPlot* (Lüdecke, 2024), *DBI* (R-SIG-DB et al., 2024), *readxl* (Wickham et Bryan, 2023), *openxlsx* (Schauberger et Walker, 2023), *stringr* (Wickham, 2023), *car* (Fox et Weisberg, 2019), *knitr* (Xie, 2023) et *purrr* (Wickham et Henry, 2023).

4. Résultats

4.1. Relevé des fèces

Les densités moyennes de fèces par hectare varient d'un site à l'autre selon les espèces. Cependant, les erreurs standards relativement élevées limitent l'interprétation statistique de ces différences (Figure 10). Les sites 6 et 12 se distinguent néanmoins par des densités moyennes nettement plus élevées pour le chevreuil. La Figure 11 met en évidence une diminution exponentielle de la marge d'erreur relative des estimations de densité du chevreuil avec l'augmentation du nombre de placettes échantillonnées, sur les sites 3 (faible densité estimée) et 12 (forte densité estimée). À taille d'échantillon égale, cette marge d'erreur est systématiquement plus élevée pour le site 3, en particulier lorsque le nombre de placettes est faible. Afin d'atteindre une précision relative de 10 %, un minimum de 102 placettes est requis sur le site 12.

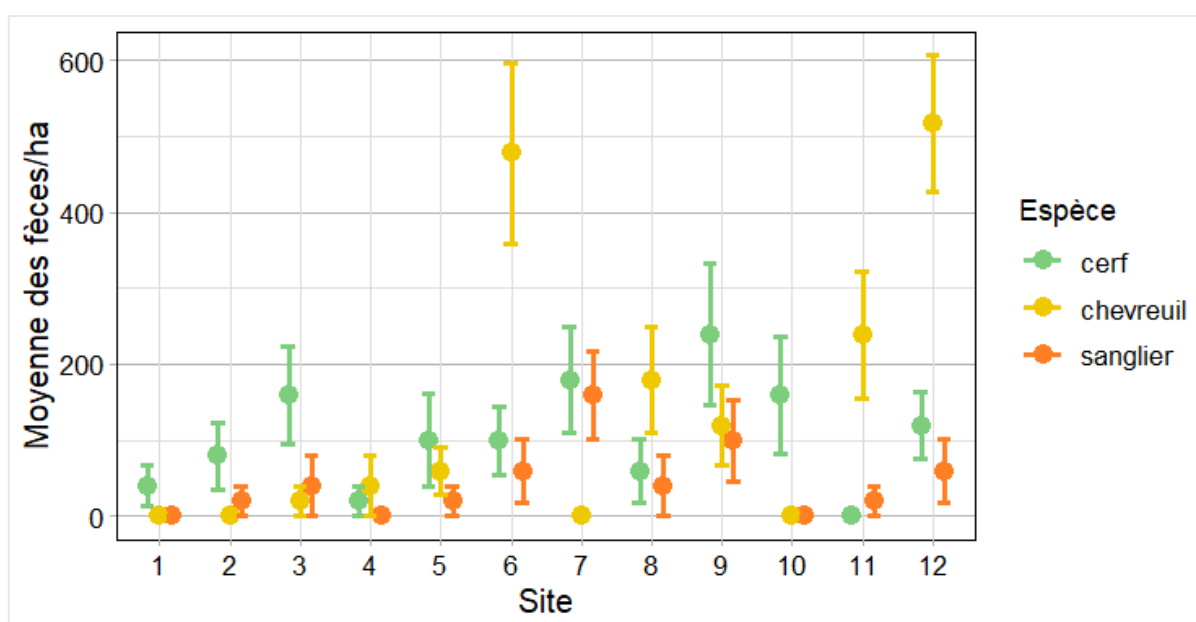


Figure 10 - Graphique des indices de fèces : moyenne estimée du nombre de fèces par hectare pour chaque espèce d'ongulé selon le site, avec leur erreur standard.

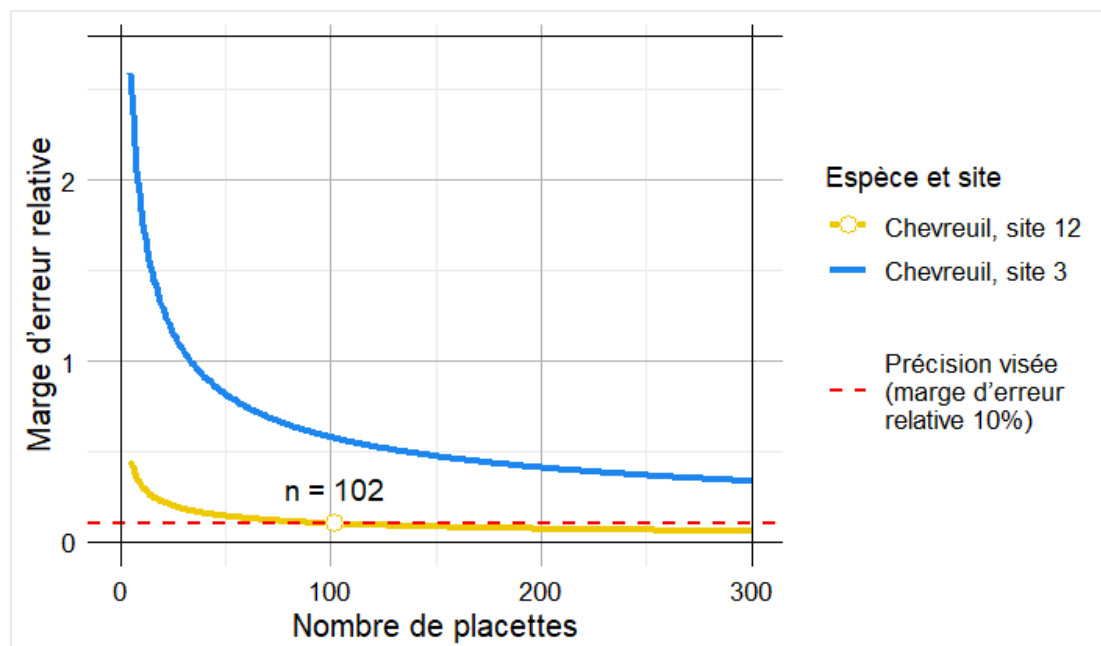


Figure 11 - Graphique de l'évolution de la marge d'erreur relative de l'estimation du nombre moyen de dépôts de fèces de chevreuil par hectare en fonction du nombre de placettes, pour les sites 3 et 12 ($\alpha = 0,10$). La ligne rouge pointillée représente le seuil de précision cible (marge d'erreur relative de 10 %). La valeur n représente le nombre minimal de placettes nécessaires pour l'atteindre.

4.2. Analyse des hypothèses

Le Tableau 3 présente les statistiques descriptives des variables utilisées dans les modèles (équations 9, 10 et 11), avant standardisation (Annexes 12 à 15). Il met en évidence la large amplitude de valeurs de Δ Densité, ainsi que la présence de valeurs négatives pour Δ Densité et Δ Hdom. Parmi les espèces herbacées et arbustives, la myrtille se distingue par un taux moyen de recouvrement particulièrement élevé.

Tableau 3 - Description des variables utilisées pour les modèles Δ Densité_{s,sp,e} et Δ Hdom_{s,sp,e}, calculées par combinaison de site s , de traitement e (enclos/exclos), et, le cas échéant, d'espèce sp ; avec l'unité, la moyenne globale ainsi que les valeurs minimale et maximale (min-max).

Variable	Description	Unité	Min - Max	Moyenne
Δ Hdom _{s,sp,e}	Variation de la hauteur dominante (2024 - 2023)	cm	-58,975 - 133,655	19,669
Δ Densité _{s,sp,e}	Variation de la densité (2024 - 2023)	Tiges/ha	-1.901,071 - 2.512,391	100,730
Hdom_2023 _{s,sp,e}	Hauteur dominante en 2023	cm	0,000 - 150,000	46,154
Densité_2023 _{s,sp,e}	Densité en 2023 (tiges/ha)	Tiges/ha	0,000 - 12.514,051	745,201
RAI_sanglier _{s,e}	Indice d'abondance relative du sanglier	Individu / caméra·jour	0,000 - 0,400	0,042
RAI_cerf _{s,e}	Indice d'abondance relative du cerf	Individu / caméra·jour	0,000 - 0,850	0,109

<i>RAI_chevreuil_{s,e}</i>	Indice d'abondance relative du chevreuil	Individu / caméra·jour	0,000 – 0,213	0,048
<i>Taux_molinie_{s,e}</i>	Taux de recouvrement de la molinie	%	0,000 – 3,398	0,390
<i>Taux_ronce_{s,e}</i>	Taux de recouvrement de la ronce commune	%	0,000 – 65,590	9,673
<i>Taux_myrtille_{s,e}</i>	Taux de recouvrement de la myrtille	%	0,000 – 74,648	23,037
<i>Taux_fougère_a_{s,e}</i>	Taux de recouvrement de la fougère aigle	%	0,000 – 45,559	9,841
<i>Taux_genêt_balais_{s,e}</i>	Taux de recouvrement du genêt à balais	%	0,000 – 10,508	2,062
<i>Taux_autre_herbacé_{s,e}</i>	Taux de recouvrement des autres espèces d'herbacées	%	0,664 – 35,625	12,990
<i>Taux_autre_arbuste_{s,e}</i>	Taux de recouvrement des autres espèces d'arbustes	%	0,000 – 3,555	1,118
<i>Abrouitissement_{s,sp,e}</i>	Taux d'abrouitissement moyen	%	0,000 – 100,000	21,817

Des différences nettes de densité et de composition spécifique de semis sont observées entre sites, et dans une moindre mesure, entre traitements (enclos/exclos) d'un même site (Figure 12 ; Annexe 16). En 2023, la richesse spécifique moyenne était légèrement plus faible en enclos qu'en exclos, tendance qui s'est inversée en 2024, bien que les écarts restent minimes (Figure 13). Le test t de Student apparié n'a d'ailleurs révélé aucune différence significative entre les variations de richesse spécifique des enclos et exclos entre 2023 et 2024 ($t = 2,0284$; $p = 0,067$). De même, les variations du Community Weighted Mean (CWM) entre 2023 et 2024 n'ont pas présenté de différence significative entre enclos et exclos ($t = 0,342$; $p = 0,735$). Dans la majorité des sites, l'épicéa commun est l'espèce la plus abondante, avec une densité relativement stable entre 2023 et 2024. L'ordonnée à l'origine du modèle Δ Densité est significativement négative (coefficient = $-0,573$), traduisant une diminution générale de densité pour l'espèce de référence (l'épicéa commun) (Tableau 4). L'ensemble des espèces présente des coefficients positifs par rapport à cette modalité de référence, dont certaines — les « autres feuillus », les « autres résineux », le bouleau et le sorbier des oiseleurs — montrent des différences significatives, traduisant une augmentation ou une diminution moins prononcée de leur densité. Le coefficient associé à la densité initiale est positif mais non significatif (coefficient = $0,189$), suggérant une tendance non significative à l'augmentation de la variation de densité avec la densité initiale. Par ailleurs, aucune tendance claire n'est observée selon le traitement (Figure 12), justifiant son exclusion du modèle final. Ce modèle explique une proportion limitée de la variance ($R^2 = 0,132$; R^2 ajusté = $0,077$), indiquant que d'autres facteurs non inclus pourraient également influencer la variation de densité.

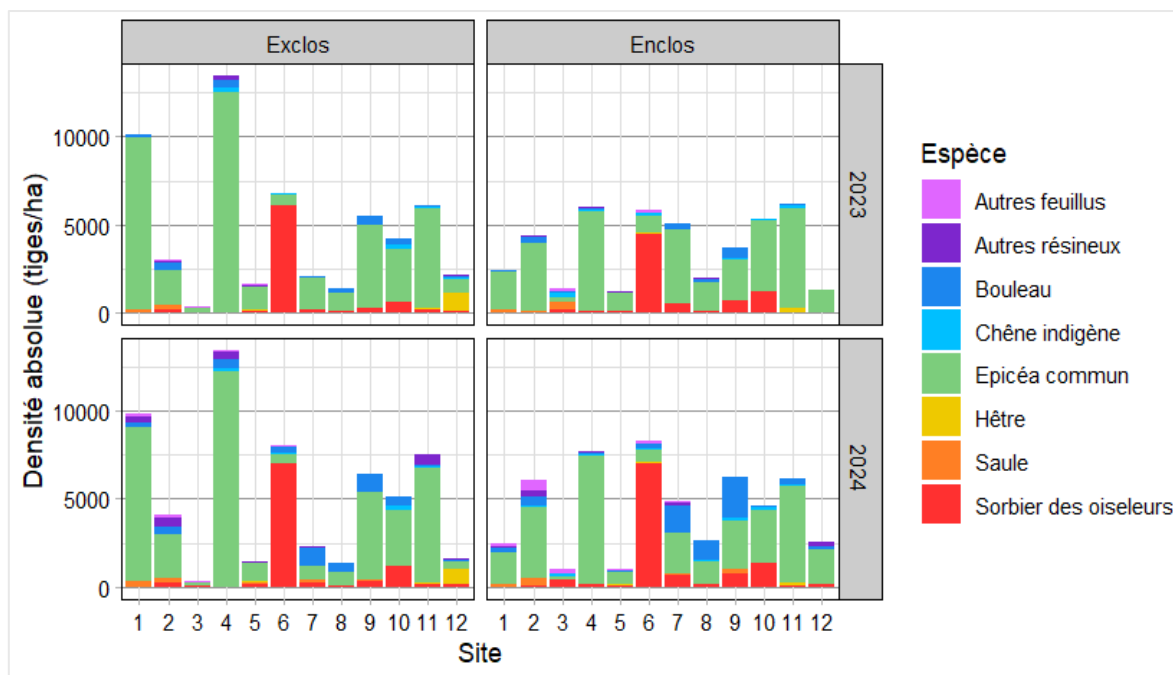


Figure 12 - Graphiques des densités des espèces arborées relevées selon le traitement (exclos/enclos), le site et l'année d'inventaire.

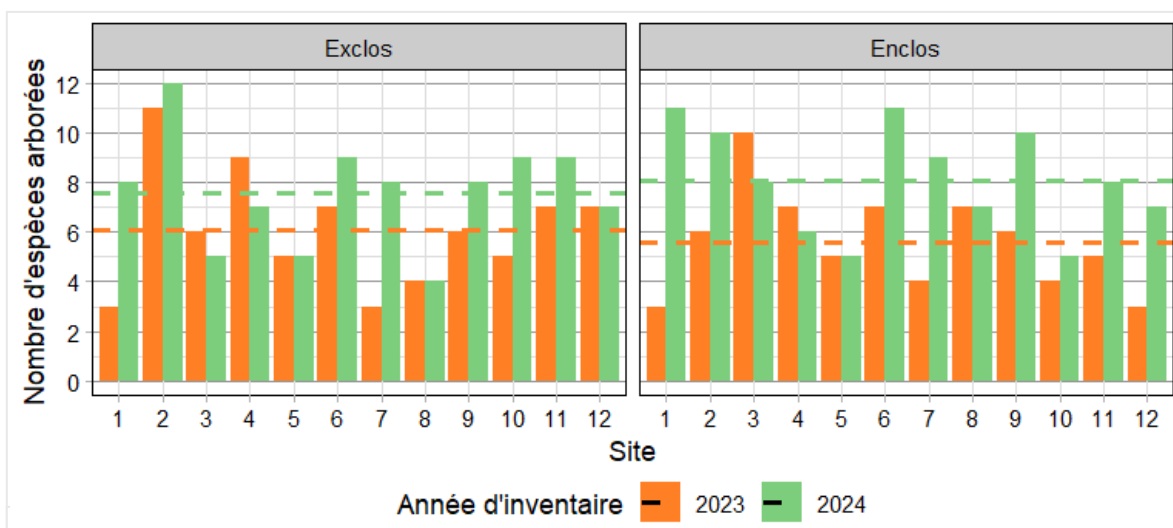


Figure 13 - Graphiques de la richesse spécifique des espèces arborées en enclos et en exclos, par site et par année. Les lignes en pointillés indiquent les moyennes calculées sur l'ensemble des sites.

Tableau 4 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de la densité des semis entre 2023 et 2024 (Δ Densité) en fonction du site s , l'espèce sp et le traitement e . Les variables explicatives sont les espèces présentes (référence : épicéa commun) la densité initiale de l'espèce pour chaque combinaison site \times traitement. Pour chaque variable, le tableau présente le coefficient estimé, l'intervalle de confiance (IC) à 95 % et la p-valeur.
 * $p < 0,05$ (significatif) ; ** $p < 0,01$ (très significatif) ; *** $p < 0,001$ (très hautement significatif)

$$\Delta \text{Densité}_{s,sp,e} = a + b_{sp} + d \cdot \text{Densité}_{s,sp,e} + \varepsilon_{s,sp,e}$$

Coefficient	Estimation	IC 95%	p-valeur
a	-0,573	-1,097 – -0,049	0,032 *
b_{Autres feuillus}	0,806	0,074 – 1,538	0,031 *
b_{Autres résineux}	0,869	0,181 – 1,557	0,014 *
b_{Bouleau}	1,251	0,611 – 1,892	<0,001 ***
b_{Chêne indigène}	0,560	-0,125 – 1,245	0,108
b_{Hêtre}	0,509	-0,293 – 1,310	0,212
b_{Saule}	0,673	-0,088 – 1,433	0,083
b_{Sorbier des oiseaux}	1,018	0,401 – 1,635	0,001 **
d	0,189	-0,034 – 0,413	0,096
Observations	136	R² / R² ajusté	0,132 / 0,077

L'analyse statistique de la variation de la hauteur dominante des semis entre 2023 et 2024 (Δ Hdom) révèle des effets significatifs du traitement, de la hauteur initiale et de l'espèce (Tableau 5). Le traitement « exclos » présente un effet négatif hautement significatif (- 0,407), traduisant une croissance plus faible de Hdom par rapport à l'enclos. Standardisé par l'écart-type, ce coefficient représente le plus fort effet parmi les variables étudiées et correspond à une influence modérée mais notable. Ce résultat est appuyé par la Figure 15, où la médiane de Δ Hdom apparaît plus élevée en enclos, bien que la variabilité y soit plus importante. L'ordonnée à l'origine est positive et très hautement significative (coefficient = 0,882), indiquant une croissance moyenne positive pour l'épicéa commun en enclos. Parmi les espèces, aucune ne présente de variation de Δ Hdom significativement différente de celle de la modalité de référence (épicéa commun). Ce dernier se situe dans une position intermédiaire, certaines espèces affichant des coefficients positifs et d'autres négatifs par rapport à lui, sans que ces écarts ne soient statistiquement significatifs (Figure 14). La modalité « autres résineux » est la seule à présenter un Δ Hdom médian plus faible en enclos qu'en exclos (Figure 16). Enfin, la hauteur initiale des semis exerce un effet significatif négatif sur leur croissance en 2024 (Figure 14). Les individus les plus hauts en 2023 ont connu une croissance relative plus faible, sans pour autant présenter de diminution absolue de leur hauteur. Cette réponse traduit un ralentissement de la croissance en Hdom à mesure que la taille augmente.

Tableau 5 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de la hauteur dominante entre 2023 et 2024 (ΔH_{dom}), en fonction du site s , de l'espèce sp et du traitement e (enclos/exclos). Les variables explicatives sont le traitement (effet de l'exclos, l'enclos servant de modalité de référence), les différentes espèces présentes (modalité de référence : épicéa commun), ainsi que la hauteur dominante initiale en 2023. Pour chaque variable, sont présentés le coefficient estimé, l'intervalle de confiance (IC) à 95 % et la p-valeur.
(* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

$$\Delta H_{dom_{s,sp,e}} = a + b_{Exclos} + c_{sp} + d \cdot H_{dom_2023_{s,sp,e}} + \varepsilon_{s,sp,e}$$

Coefficient	Estimation	IC 95%	p-valeur
a	0,882	0,397 – 1,367	<0,001 ***
b_{Exclos}	-0,407	-0,670 – -0,144	0,003 **
c_{Autres feuillus}	0,323	-0,277 – 0,922	0,288
c_{Autres résineux}	-0,294	-0,858 – 0,271	0,305
c_{Bouleau}	0,315	-0,179 – 0,810	0,210
c_{Chêne indigène}	-0,153	-0,705 – 0,398	0,583
c_{Hêtre}	-0,264	-0,881 – 0,353	0,399
c_{Saule}	-0,205	-0,843 – 0,434	0,527
c_{Sorbier des oiseleurs}	0,382	-0,101 – 0,865	0,120
d	-0,315	-0,542 – -0,087	0,007 **
Observations	136	R ² / R ² ajusté	0,223 / 0,168

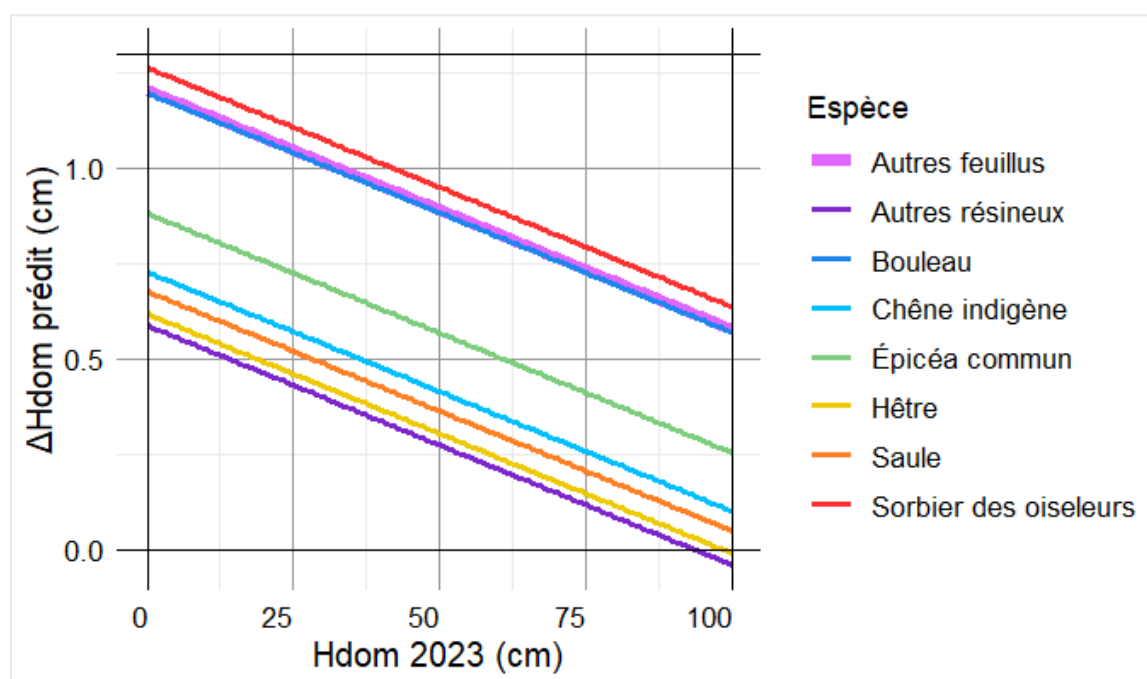


Figure 14 - Graphique des prédictions de ΔH_{dom} issues du modèle de ΔH_{dom} (Tableau 5) en fonction de H_{dom_2023} , selon l'espèce, pour la modalité de référence du traitement (enclos).

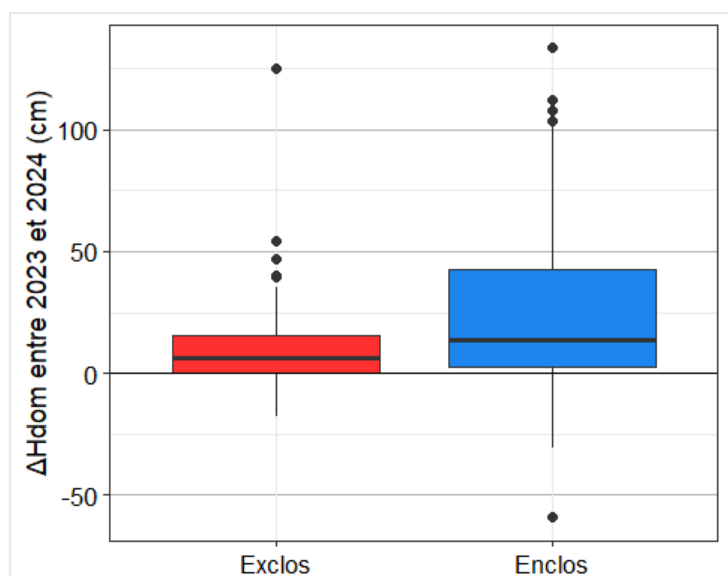


Figure 15 - Boxplots du delta de la hauteur dominante (ΔH_{dom}) des semis entre 2023 et 2024, comparant les exclos et les enclos.

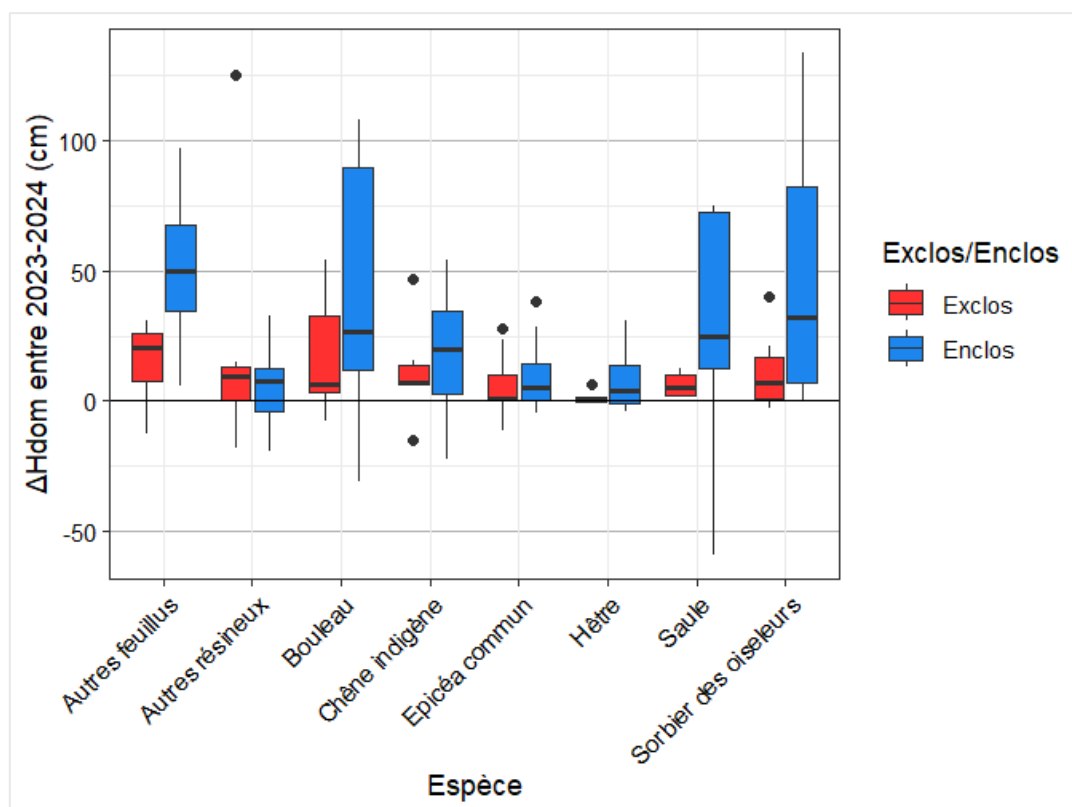


Figure 16 - Boxplots de ΔH_{dom} des espèces arborées entre 2023 et 2024, comparant les exclos et les enclos.

Les taux d'abrouissement observés dans les exclos varient selon les espèces arborées et les sites (Figure 17). Le hêtre présente le taux le plus élevé (90 %), suivi du sorbier des oiseleurs (78 %) et du chêne indigène (69 %) (Figure 18). À l'opposé, l'épicéa commun présente le taux d'abrouissement le plus faible (0,75%). Les taux globaux d'abrouissement (toutes espèces confondues) atteignent leurs valeurs maximales dans les exclos des sites 6 et 12 (74 %), suivis du site 3 (59 %) (Figure 19).

Les corrélations les plus fortes sont observées entre le taux d'abrouissement et les prélèvements cynégétiques, en particulier pour le sanglier (Tableaux 6 à 8). Cette relation, bien que significative, doit être interprétée avec prudence compte tenu du rôle limité attendu du sanglier dans l'abrouissement. À l'inverse, le chevreuil, reconnu comme l'un des principaux contributeurs aux dommages d'abrouissement, présente une corrélation négative entre le taux d'abrouissement et ses prélèvements à l'échelle du secteur en 2023, mais une corrélation modérée et positive à l'échelle du territoire. Parallèlement, le taux d'abrouissement global est majoritairement mieux corrélé à l'indice de fèces qu'aux RAI, en particulier pour le chevreuil, dont la corrélation avec l'indice de fèces est significative. La corrélation avec le RAI du chevreuil est modérée ($r = 0,250$), tandis que celles du cerf ($r = -0,273$) et du sanglier ($r = -0,323$) sont faiblement négatives et non significatives. Plus largement, les corrélations entre les RAI et les autres indicateurs de présence (fèces/ha, taux d'abrouissement) demeurent globalement faibles, voire négatives pour le cerf et le sanglier, et sont associées à des p-valeurs élevées.

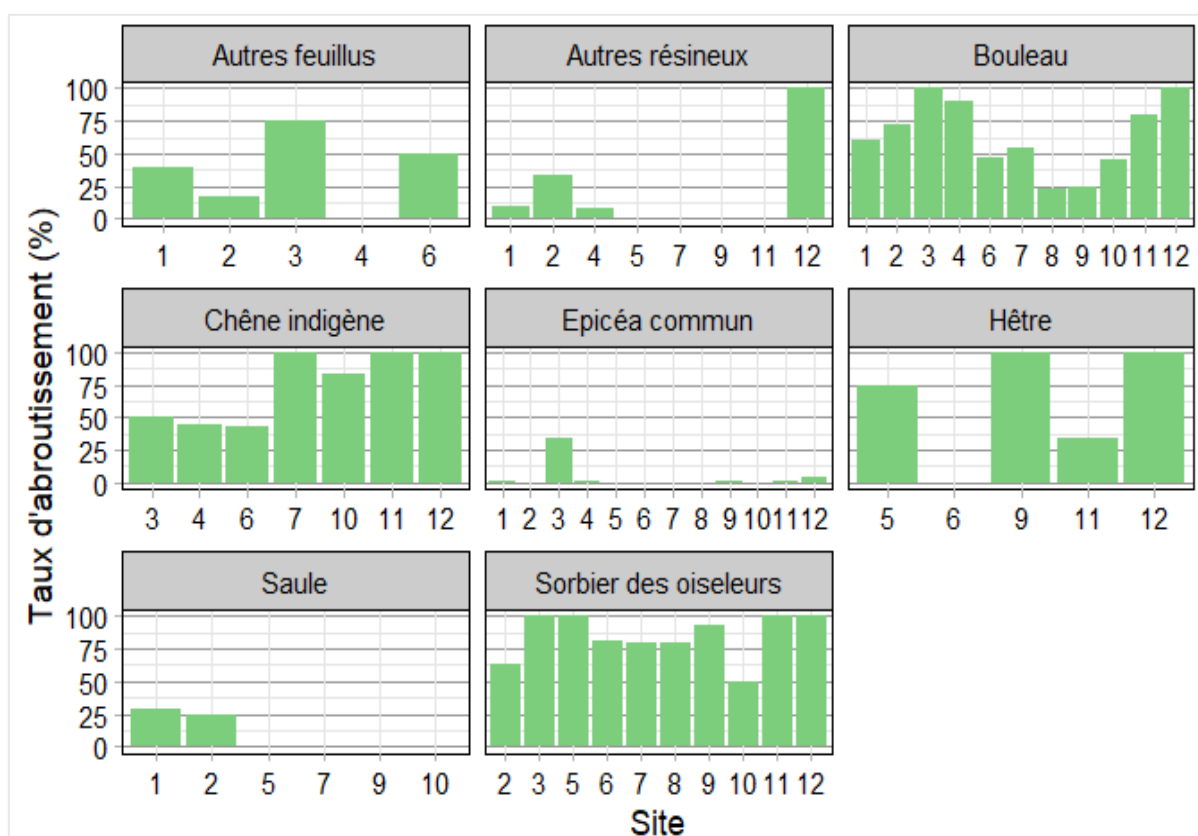


Figure 17 - Graphiques des taux d'abrouissement par espèce et par site en 2024, mesurés pour chaque exclos où l'espèce était présente.

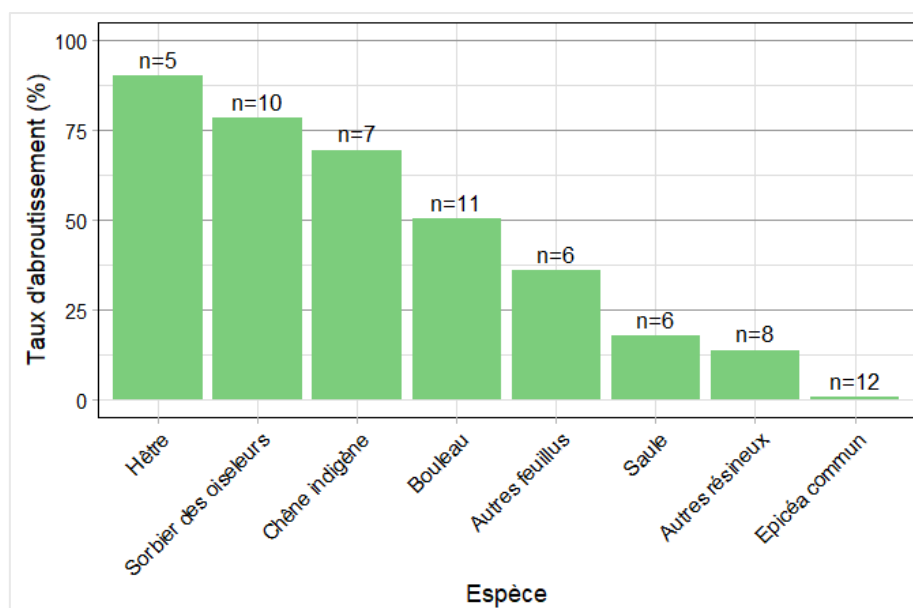


Figure 18 - Graphique du taux moyen d'abrouissement (%) par espèce arborée, calculé sur l'ensemble des exclos où l'espèce était présente. Le nombre d'exclos concernés (n) est indiqué au-dessus de chaque barre.

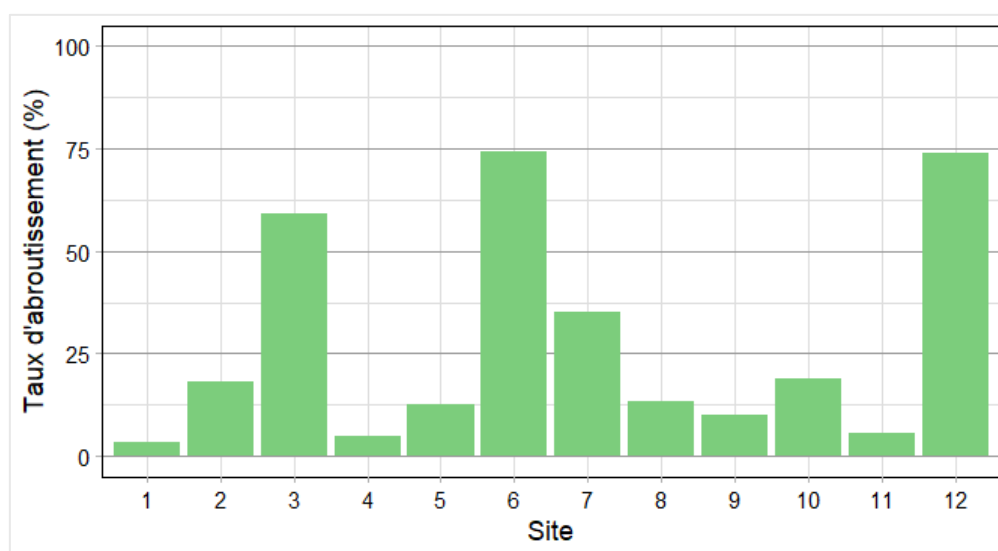


Figure 19 - Graphique des taux d'abrouissement moyen par site en 2024, mesurés dans les exclos.

Tableau 6 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du cerf (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du cerf à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 et 2024 (tirs/ha).

Cerf	Taux d'abrouissement (%)		RAI		Indice fèces/ha	
	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur
RAI (caméra-jour)	-0,273	0,391				
Indice fèces/ha	0,321	0,309	-0,126	0,697		
Territoire 2023 (tirs/ha)	0,216	0,549	0,376	0,284	-0,312	0,380
Territoire 2024 (tirs/ha)	0,689	0,013*	-0,016	0,960	-0,059	0,855
Secteur 2023 (tirs/ha)	0,381	0,222	0,461	0,131	-0,244	0,445
Secteur 2024 (tirs/ha)	0,656	0,028*	0,123	0,718	-0,092	0,787

Tableau 7 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du chevreuil (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du chevreuil à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 (tirs/ha).

Chevreuil	Taux d'abrouissement (%)		RAI		Indice fèces/ha	
	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur
RAI (caméra-jour)	0,250	0,433				
Indice fèces/ha	0,650	0,022*	0,458	0,134		
Territoire 2023 (tirs/ha)	0,557	0,094	0,598	0,068	0,577	0,081
Secteur 2023 (tirs/ha)	-0,255	0,424	0,288	0,365	0,145	0,653

Tableau 8 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre les taux d'abrouissement des exclos, les indices de présence du sanglier (RAI et indice de fèces/ha) et les pressions de chasse du sanglier à l'échelle du territoire et du secteur en 2023 (tirs/ha).

Sanglier	Taux d'abrouissement (%)		RAI		Indice fèces/ha	
	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur
RAI	-0,323	0,306				
Indice fèces/ha	0,349	0,267	-0,161	0,617		
Territoire 2023 (tirs/ha)	0,700	0,024*	-0,193	0,593	0,114	0,754
Secteur 2023 (tir/ha)	0,598	0,040*	-0,038	0,906	0,117	0,718

Les RAI varient fortement selon les sites, allant des valeurs nulles en l'absence de détection à des niveaux élevés. Le site 2 se distingue notamment par des RAI élevés, à l'exception de celui du chevreuil. (Figure 20 ; Annexe 15). Une tendance inverse semble d'ailleurs se dessiner entre le RAI du chevreuil et ceux des autres ongulés. Une variabilité saisonnière est également présente, avec des RAI généralement plus élevées en automne, notamment pour le sanglier (Figure 21). En hiver, les valeurs sont particulièrement faibles pour le cerf, à l'exception du site 2. Les suivis hivernaux et printaniers permettent toutefois d'observer des espèces non détectées à l'automne. Enfin, seul le RAI du chevreuil est significativement et modérément corrélé aux taux d'abrouissement de deux des trois espèces les plus consommées, le sorbier des oiseleurs et le chêne indigène (Tableau 9).

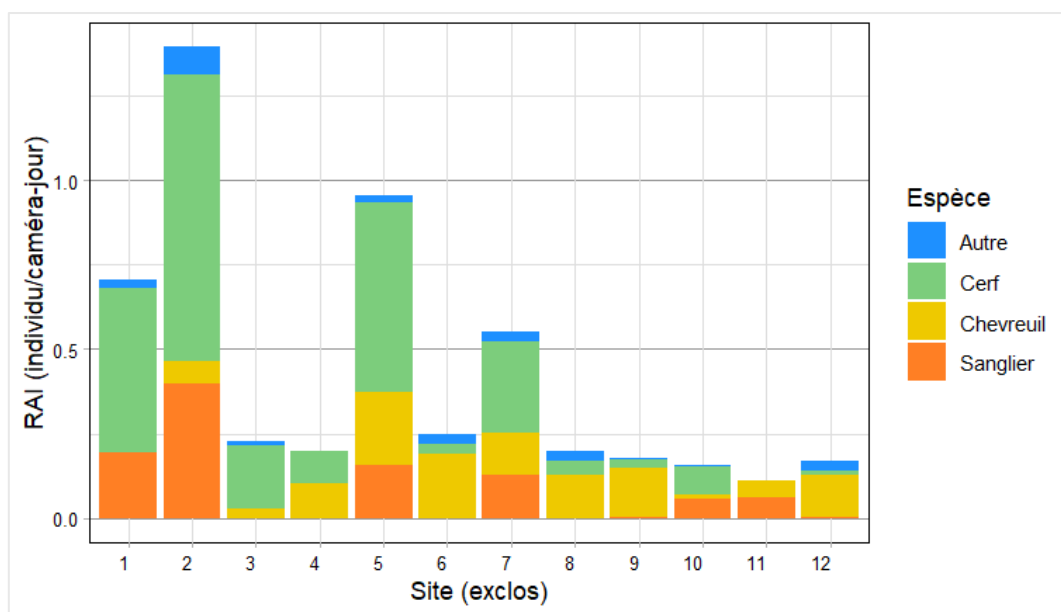


Figure 20 - Graphique des indices d'abondance relative (RAI) par espèce d'ongulé pour chaque site (exclus).

Tableau 9 - Coefficients de corrélation de Pearson et leur p-valeur entre le taux d'abrutissement des trois espèces arborées les plus abruties et les RAI des espèces d'ongulés.
(* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

Taux d'abrutissement	RAI du cerf		RAI du chevreuil		RAI du sanglier	
	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur	Corrélation	p-valeur
Hêtre	0,353	0,352	0,649	0,059	0,334	0,380
Sorbier des oiseleurs	0,268	0,228	0,631	0,002**	0,181	0,419
Chêne indigène	0,235	0,365	0,530	0,029*	0,243	0,348

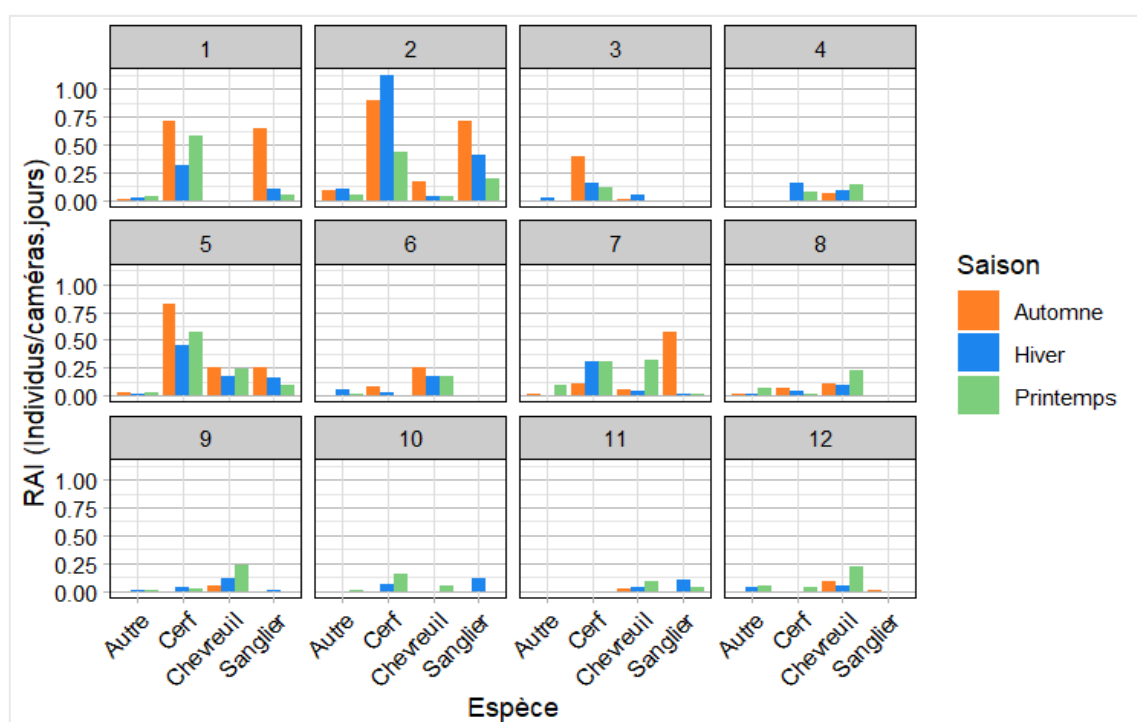


Figure 21 - Graphiques des indices d'abondance relative (RAI) des ongulés calculés par saison et site.

L'évolution du taux de recouvrement entre 2023 et 2024 varie significativement selon le type d'espèce herbacée ou arbustive (Tableau 10). En comparaison à la modalité de référence (« autres arbustes »), la fougère aigle et la myrtille présentent des augmentations de recouvrement significativement plus faibles, tandis qu'aucun effet significatif n'a été détecté pour les autres espèces. Le facteur « traitement », non significatif, a été exclu du modèle. D'un point de vue descriptif (Figure 22), la myrtille domine dans les sites 8 à 12. À l'inverse, la fougère aigle et les autres herbacées sont principalement présentes dans les sites 1 à 7, où la strate herbacée prédomine, à l'exception du site 3 (ronce commune dominante) et au site 6 (strates équivalentes). Aucune différence nette n'apparaît entre enclos et exclos concernant l'évolution du recouvrement. Enfin, une augmentation généralisée du recouvrement herbacé et arbustif est observée sur l'ensemble des sites.

Tableau 10 - Modèle linéaire évaluant l'effet des espèces herbacées et arbustives (catégorie de référence : « autres arbustes ») sur le taux standardisé de recouvrement en tenant compte du site s , de l'espèce ah et du traitement e . Le tableau présente les estimations des coefficients, les intervalles de confiance à 95 % (IC) et les p-valeurs. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

$$\log(\text{Ratio}_{s,ah,e}) = a + b_{ah} + \varepsilon_{s,ah,e}$$

Coefficient	Estimations	IC 95%	p-valeur
a	1,264	0,856 – 1,673	<0,001***
$b_{\text{Autres herbacés}}$	-0,046	-0,599 – 0,507	0,869
$b_{\text{Fougère aigle}}$	-0,657	-1,294 – -0,020	0,043*
$b_{\text{Genêt à balais}}$	-0,438	-1,051 – 0,175	0,160
b_{Molinie}	-0,551	-1,354 – 0,251	0,176
b_{Myrtille}	-1,111	-1,682 – -0,540	<0,001***
$b_{\text{Ronce commune}}$	0,031	-0,594 – 0,655	0,923
Observations	117	R² / R² ajusté	0,181 / 0,136

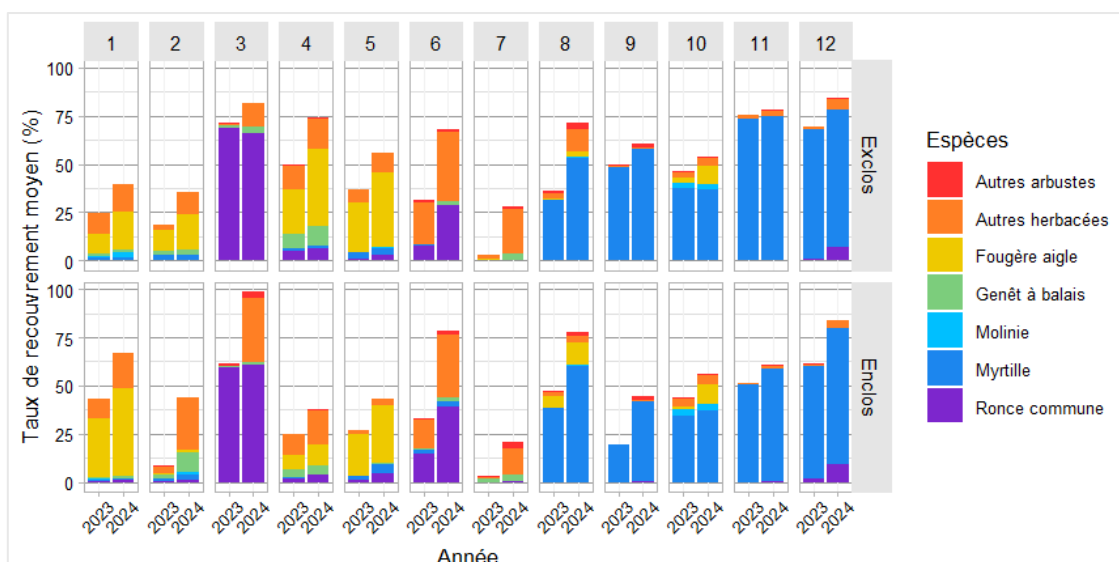


Figure 22 - Graphiques des taux de recouvrement moyen des espèces herbacées et arbustives en exclos et en enclos, par site et par année.

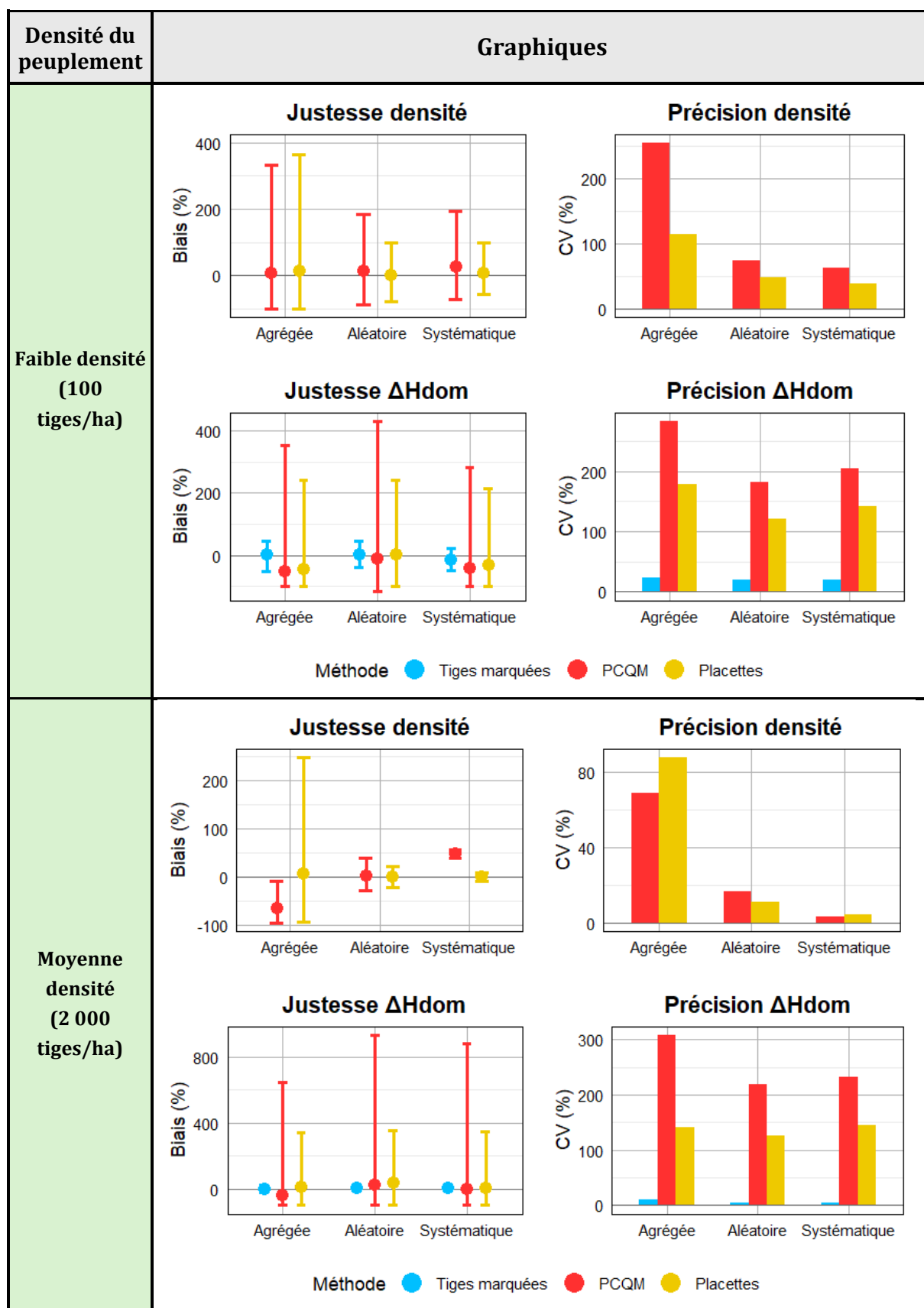
4.3. Analyse de la méthodologie

Densité

Pour l'estimation de la densité, la méthode des placettes fixes présente les biais relatifs moyens les plus faibles, compris entre 0,004 % et 14,762 % en valeur absolue, contre 2,929 % à 84,249 % pour la PCQM (Figure 23 ; Annexe 9). La seule exception concerne le peuplement à faible densité et structure agrégée, où le biais moyen de la méthode des placettes fixes atteint 14,762 %, contre 6,847 % pour la PCQM. Dans toutes les configurations, les biais diffèrent significativement entre méthodes. La distribution agrégée engendre les estimations les moins justes et précises pour la méthode des placettes fixes, bien que les biais relatifs restent faibles et non significatifs (de 8,030 % à 14,762 %). La PCQM présente des biais significatifs dans les peuplements de densité moyenne et forte : négatifs en distribution agrégée et positifs en systématique. Pour les deux méthodes, les coefficients de variation diminuent avec la densité du peuplement. Pour la PCQM, ils ont diminué en moyenne de 81,785 % entre les peuplements à faible et moyenne densité, puis de 26,831 % entre moyenne et forte densité. Pour les placettes fixes, les réductions moyennes sont respectivement de 62,755 % et 62,971 %. Les coefficients de variation des deux méthodes sont plus élevés en distribution agrégée, intermédiaires en aléatoire et les plus faibles en systématique. Pour la PCQM, le passage d'une distribution agrégée à aléatoire les réduit en moyenne de 72,988 %, puis de 59,837 % de l'aléatoire à systématique ; pour les placettes fixes, ces réductions sont respectivement de 79,893 % et 54,638 %. Globalement, les coefficients de variation de la PCQM sont plus élevés que ceux des placettes fixes, sauf pour les peuplements à distribution agrégée et densité moyenne ou forte, pour lesquels ils sont respectivement inférieurs de 21,470 % et 14,097 % à ceux des placettes fixes.

Croissance en hauteur dominante

Aucune méthode ne présente de biais significatif dans l'estimation de la croissance annuelle en hauteur dominante (ΔH_{dom}) pour l'ensemble des peuplements. Toutefois, la méthode de suivi longitudinal des tiges offre les meilleures performances, indépendamment de la configuration du peuplement. Elle présente des biais relatifs moyens non significatifs, compris en valeur absolue entre 0,074 % et 2,940 %, à l'exception du peuplement à faible densité et distribution systématique (-13,829 %). Elle affiche également une variabilité restreinte, avec des coefficients de variation allant de 4,293 % à 24,183 % (Figure 23 ; Annexe 10). La Point-Centered Quarter Method (PCQM) et la méthode des placettes fixes présentent également, de manière systématique, des biais non significatifs. Pour la PCQM, ces biais varient en valeur absolue de 3,013 % à 52,956 %, à l'exception des peuplements à forte densité avec distribution aléatoire ou systématique, où ils atteignent respectivement 104,200 % et 104,074 %. Pour les placettes fixes, ils oscillent entre 0,485 % et 63,638 %, inférieurs à ceux de la PCQM, sauf en peuplement à densité moyenne avec distribution aléatoire et à densité forte avec distribution agrégée. La PCQM produit des biais moyens négatifs dans les peuplements à faible densité et/ou à distribution agrégée, et positifs dans ceux à forte densité, bien que tous demeurent non significatifs. Dans les peuplements combinant faible densité et structure agrégée, ces effets semblent partiellement se compenser. Les différences de biais entre méthodes sont significatives, sauf entre placettes fixes et suivi longitudinal en densité moyenne ou forte avec distribution systématique. En termes de précision, la PCQM présente la variabilité la plus élevée, avec des coefficients de variation proches pour les peuplements à distributions systématiques et aléatoires (de 182,664 % à 232,349 %), et plus élevés en distribution agrégée (de 242,070 % à 308,012 %). Un cas particulier est observé en peuplement à forte densité et distribution aléatoire, où la PCQM affiche un coefficient de variation inférieur à celui des placettes fixes (184,002 % contre 213,596 %). Cependant, ces dernières demeurent supérieures en précision absolue (écart-type = 7,989 cm contre 19,787 cm pour la PCQM). De manière générale, le coefficient de variation des placettes fixes présente une amplitude restreinte entre les différentes configurations de peuplement, avec des valeurs comprises entre 121,181 % et 213,596 %.



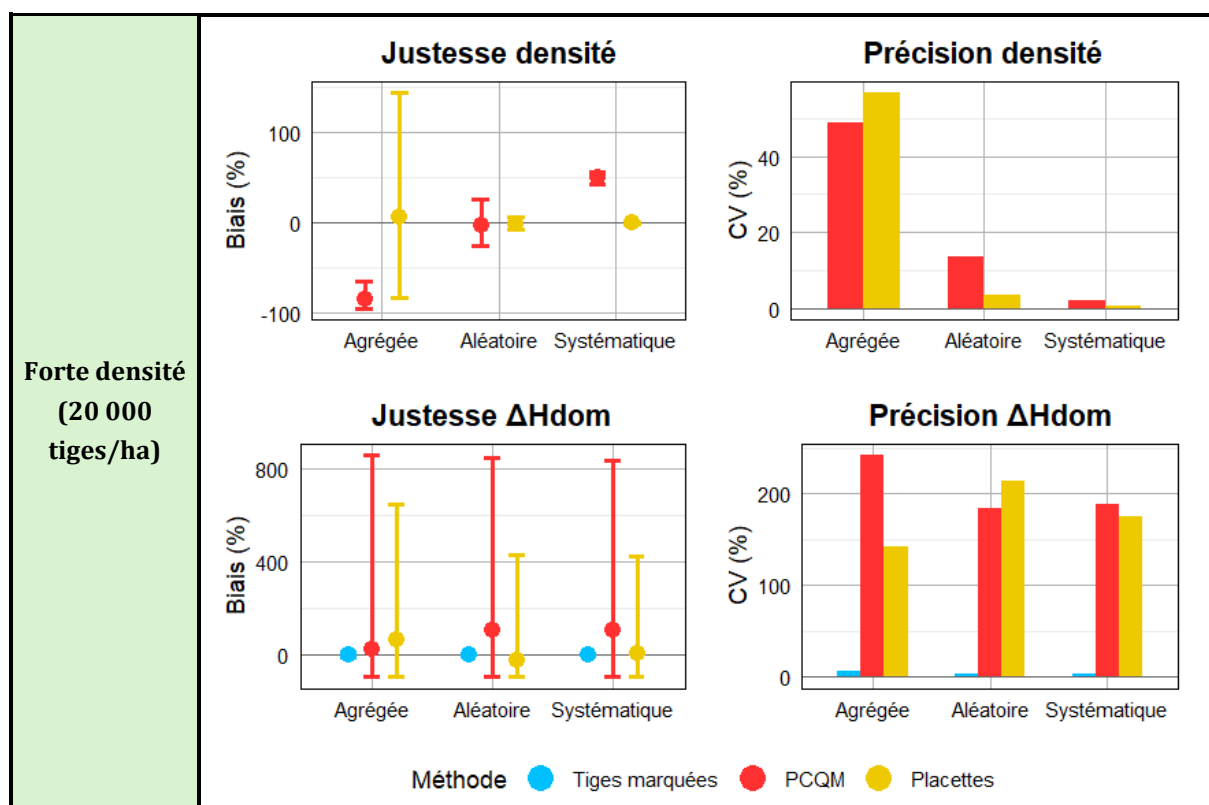


Figure 23 - Graphiques de la justesse (biais relatif moyen \pm intervalle de confiance à 95 % du biais) et de la précision via le coefficient de variation (CV), des estimations de la croissance en hauteur dominante (ΔH_{dom}) et de la densité, dans les peuplements simulés selon leur densité, la méthode d'estimation et la distribution spatiale des tiges. Bootstrap initial : 10 000 itérations. Pour ΔH_{dom} , certaines itérations sans tiges ont été exclues ; le nombre retenu est indiqué en Annexe 11.

5. Discussion

5.1. Comparaison des indices des ongulés

La fiabilité des RAI comme indicateurs de la pression des ongulés est questionnée par l'absence de corrélations significatives avec les autres indices, notamment les taux d'abroustissement (Tableaux 6 à 8), et ce malgré une pose rigoureuse et standardisée des caméras. En effet, des biais liés à la sensibilité variable des appareils ou à leur emplacement, par exemple sur un côté de faible passage d'ongulés, peuvent limiter la représentativité des détections. La structure et la densité de la végétation environnante pourraient également influencer la probabilité de déclenchement.

Bien que les indices de fèces soient mieux corrélés avec les taux d'abroustissement, leur interprétation demeure relative, et l'effort d'échantillonnage réalisé dans cette étude ne permet pas d'atteindre une précision statistique satisfaisante (Figure 10). Selon les espèces et les sites, le nombre de placettes nécessaires pour atteindre une précision relative de 10 % avec un niveau de confiance de 90 % varie fortement : de 102 placettes

pour le chevreuil dans le site 12, où des fèces ont été trouvées dans les 10 placettes échantillonnées, jusqu'à 3.361 placettes pour le cerf et le chevreuil dans le site 3, où une seule placette contenait des fèces (Figure 11). Ce nombre pourrait s'élever jusqu'à 5.118 placettes pour un niveau de confiance de 95 %. De telles exigences sont incompatibles avec la surface restreinte des mises à blanc et les contraintes de terrain tant en termes d'espacement des échantillonnages que de temps de mise en œuvre (Halford, 2005). Malgré cela, les résultats issus de l'indice de fèces restent intéressants, notamment en raison des écarts marqués observés avec les autres indicateurs. Par exemple, les sites 9, 10 et 12 présentent une forte densité de fèces de cerf, mais de faibles valeurs de RAI. Ces divergences, bien que quelques correspondances soient également relevées, soulèvent des interrogations quant à la fiabilité relative de ces différents indices de présence des ongulés.

Enfin, les corrélations observées entre les prélèvements cynégétiques et les autres indices suggèrent que ni les indices de fèces ni les RAI ne peuvent, à eux seuls, être considérés comme des indicateurs fiables de la fréquentation réelle des ongulés sur les sites (Tableaux 6 à 8). Ce constat renforce l'intérêt du taux d'abrouissement, qui apparaît comme le meilleur indicateur disponible dans ce contexte, en intégrant à la fois la présence des ongulés et leur impact direct sur la végétation.

5.2. Analyse des hypothèses

5.2.1. Indices de pression des ongulés

Les modèles statistiques exploratoires ont révélé un lien entre le traitement (enclos/exclos) et le taux d'abrouissement dans leur effet sur la variation de la hauteur dominante (ΔH_{dom}). Dans le modèle ΔH_{dom} , le traitement était significatif, mais cette significativité disparaissait lorsque le taux d'abrouissement était ajouté. Inversement, ce dernier y était significatif et le restait même en l'absence du traitement (Annexes 17 et 18). Les AIC proches des trois modèles suggèrent des performances statistiques comparables. Ces résultats s'expliquent par le rôle des enclos, qui limitent l'abrouissement en excluant les ongulés. L'effet du traitement est donc en grande partie capté par la variable du taux d'abrouissement. Toutefois, lorsque l'analyse est restreinte aux données des exclos, le taux d'abrouissement spécifique n'est plus significatif, suggérant qu'il reflète essentiellement la différence entre traitements, sans saisir pleinement les variations de pression des ongulés entre sites. Par ailleurs, le coefficient du traitement dans le modèle ΔH_{dom} est supérieur à celui du taux d'abrouissement dans le modèle sans traitement, suggérant un effet plus global du traitement, intégrant possiblement d'autres formes de perturbation. En raison de cette redondance partielle, seul le traitement a été retenu dans le modèle final.

5.2.2. Richesse spécifique

Malgré l'augmentation générale de la richesse spécifique au sein des enclos et des exclos entre 2023 et 2024, certains dispositifs ont connu une diminution, principalement liée à la disparition apparente du chêne sessile (*Quercus petraea*) dans huit dispositifs et du douglas dans trois. Observées aussi bien en enclos qu'en exclos, ces disparitions ne semblent pas directement liées à la pression du gibier. Elles pourraient cependant résulter d'une identification taxonomique incomplète, certaines espèces n'ayant pas été déterminées jusqu'au rang spécifique. Parallèlement, seize occurrences d'apparition d'espèces ont été recensées en 2024, les plus fréquentes étant le bouleau pubescent, le pin noir (*Pinus nigra*) et le douglas.

L'inversion de la tendance de la richesse spécifique entre enclos et exclos de 2023 à 2024 est cohérente avec l'hypothèse **H₁**, selon laquelle la présence d'ongulés exerce un effet négatif sur la diversité spécifique (Figure 13). Toutefois, le test t de Student apparié n'a montré aucune différence significative entre les variations de richesse spécifiques entre enclos et exclos, ne permettant pas de confirmer cette hypothèse. Quant à l'hypothèse **H_{1.A}**, qui postulait une réduction plus marquée des espèces fortement appétentes sous forte pression d'ongulés, elle n'est pas vérifiée. Le test t apparié réalisé sur le Community Weighted Mean (CWM) d'appétence n'a révélé aucune différence significative entre les enclos et les exclos. Ces résultats indiquent que, sur la période étudiée, la présence d'ongulés n'a pas entraîné de diminution différentielle des espèces appétentes. En outre, aucune relation claire ne se dégage entre les variations de diversité spécifique et les niveaux de pression mesurés (RAI, taux d'abrouissement), suggérant que les différences observées pourraient refléter d'autres facteurs que la seule présence des ongulés (Figure 19 ; Figure 20). Ces résultats ne permettent donc pas, après un an de suivi, de confirmer les tendances décrites dans la littérature, selon lesquelles une faible pression d'ongulés favoriserait la diversité spécifique, tandis qu'une forte pression lui serait défavorable (Barrere et al., 2024 ; Bernes et al., 2018 ; Hurstel et Braconnier, 2013).

5.2.3. Taux d'abrouissement

Le chevreuil apparaît comme le principal responsable de l'abrouissement observé, en raison des corrélations positives observées entre son RAI et le taux d'abrouissement (Tableaux 6 à 8), en accord avec son comportement alimentaire documenté (Bernard, 2018 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Toutefois, cette relation n'est pas statistiquement significative et l'analyse des vidéos tend à contredire cette hypothèse : 42 % des séquences impliquant un cerf montrent un comportement d'abrouissement, contre seulement 25 % pour le chevreuil. Une autre hypothèse serait que le taux d'abrouissement dépend davantage de la disponibilité en ressources alimentaires et de

son appétence, que de la densité d'ongulés. Cette interprétation est appuyée par les observations faites dans les exclos des sites 3, 6 et 12, qui présentent les taux d'abrouissement les plus élevés (Figure 19). L'exclos du site 3 se caractérise par une très faible densité de semis (Figure 12), et malgré des RAI faibles, la rareté des ressources pourrait contraindre les ongulés à consommer une proportion plus importante des tiges disponibles (Figure 20). Le site 12, également caractérisé par une faible densité de semis et de faibles valeurs de RAI, présente une proportion réduite d'épicéas en exclos, laissant place à d'autres espèces plus appétentes. La rareté des tiges et la composition en espèces pourraient expliquer le taux élevé d'abrouissement. Quant au site 6, il se distingue par une forte proportion de sorbiers des oiseleurs, une espèce reconnue pour sa forte appétence (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Hothorn et Müller, 2010 ; Lehaire et al., 2014), ce qui est confirmé dans cette étude par des taux d'abrouissement élevés sur l'ensemble des sites où elle est présente. Cela pourrait expliquer la forte proportion de semis abrouis observée sur ce site (Figure 19). À l'inverse, les exclos des sites 1 et 4 présentent des densités élevées de semis (Figure 12), majoritairement composées d'épicéas, et comptent parmi les taux d'abrouissement les plus faibles observés, bien que le site 1 soit fortement fréquenté par les ongulés (à l'exception du chevreuil) (Figure 20).

Le décalage temporel entre les relevés de végétation (automne 2024) et les mesures de fréquentation des ongulés (automne 2024 – printemps 2025) pourrait également expliquer l'absence de lien clair entre les RAI et la régénération observée. Bien qu'une fréquentation stable des ongulés ait été supposée, d'importantes variations saisonnières des RAI sont observées (Figure 21). Elles pourraient s'expliquer par la durée plus courte du suivi automnal (37 jours, contre 89 en hiver et 64 au printemps), réduisant les probabilités de détection. Ces variations influencent fortement les estimations de RAI et en compliquent l'interprétation. Par conséquent, les RAI calculés après les relevés de végétation ne reflètent pas fidèlement les pressions exercées antérieurement sur la régénération. Par ailleurs, le site 4 a subi des opérations de gyrobroyages et de plantations durant l'hiver, ce qui a pu influencer la fréquentation des ongulés et impacter les valeurs de RAI.

Le hêtre apparaît comme l'espèce proportionnellement la plus abroutie par rapport à sa densité, ce qui peut surprendre au vu de son appétence généralement considérée comme faible (Figure 18) (Gill, 1992 ; Lehaire et al., 2014). Son taux d'abrouissement varie toutefois fortement selon les sites (Figure 17). Il atteint par exemple 100 % dans l'exclos du site 12, où le hêtre est dominant dans une régénération peu dense. À l'inverse, bien que peu abondant dans une régénération plus dense dans l'exclos du site 9, il y est également fortement abrouiti. Ces observations suggèrent qu'en situation de forte pression d'abrouissement ou de disponibilité réduite en espèces plus attractives, le hêtre peut être consommé par défaut. Cette hypothèse est étayée par Hothorn et Müller (2010),

qui identifient le hêtre comme un indicateur pertinent des niveaux élevés d'abroustissement. Elle est également renforcée par les observations du site 6, où une forte densité de sorbiers semble détourner les ongulés du hêtre, aucune tige de ce dernier n'ayant été abrutie. Ces résultats rejoignent ceux d' Unkule (2022), qui rapportait un taux élevé d'abroustissement du hêtre et suggérait que, faute de disponibilité suffisante de leur espèce préférée, les ongulés se tournaient vers le hêtre, tandis que l'épicéa demeurait peu touché. Ce comportement opportuniste des ongulés pourrait ainsi expliquer pourquoi une espèce habituellement peu consommée devient localement très abrutie. D'autres cas inattendus sont à noter : le bouleau, réputé peu appétent, est abrutie à 50 %, tandis que le saule, pourtant considéré comme appétent, est peu touché (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Gill, 1992 ; Lehaire et al., 2014). Pour les autres espèces, les taux d'abroustissement semblent globalement cohérents avec les niveaux d'appétence. Ces résultats confirment l'existence d'une sélectivité dans la consommation des ongulés, mais suggèrent que celle-ci ne dépend pas uniquement de l'appétence intrinsèque des espèces comme formulé dans l'hypothèse **H2**. En effet, cette hypothèse se vérifie partiellement et doit être nuancée, car la disponibilité et la composition locale des ressources alimentaires semblent également jouer un rôle déterminant. Par ailleurs, l'appétence relative des espèces pourrait être encore insuffisamment caractérisée dans les conditions écologiques spécifiques à notre région.

Enfin, les faibles effectifs de certaines espèces pourraient introduire un biais dans les taux d'abroustissement, bien que ceux-ci aient été pondérés par la densité spécifique à chaque site. Concernant le sanglier, il a rarement été observé en train de se nourrir sur les vidéos, se limitant à quelques fouillages du sol, dont l'impact n'a pas pu être quantifié dans le cadre de cette étude.

5.2.4. La densité

Dans le modèle de Δ Densité, l'épicéa commun présente une diminution moyenne significative, tandis que les autres groupes d'espèces affichent des augmentations ou des diminutions moins prononcées, certaines statistiquement significatives (Tableau 4). Cette différence entre espèces pourrait s'expliquer par la forte abondance initiale de l'épicéa commun (Figure 12), sans lien apparent avec la pression du gibier, d'autant que cette essence est peu abrutie et que les traitements ne diffèrent pas significativement (Figure 18). L'absence d'effet significatif du traitement sur le Δ Densité suggère d'ailleurs que l'évolution de la densité ne diffère globalement pas entre enclos et exclos à court terme, excluant un impact détectable des ongulés. La densité initiale, bien qu'associée à un effet positif suggérant une augmentation plus marquée dans les peuplements denses, est proche de la significativité sans l'atteindre. Les RAI et le taux d'abroustissement n'ont montré aucun effet significatif sur Δ Densité. Ces résultats obtenus ne permettent donc pas

de confirmer l'hypothèse **H₃** d'un impact significatif des ongulés sur la densité des semis, contrairement à la littérature (Barrere et al., 2024 ; Candaele et al., 2023 ; Lehaire et al., 2013). Ils doivent toutefois être interprétés avec prudence en raison du suivi limité à un an. Barrere et al. (2024) ont cependant montré que l'abroustissement pouvait réduire de moitié le taux de survie des semis de chêne dès la première année. Candaele et al. (2023) ont également mis en évidence un effet négatif des ongulés sur la présence et la densité des semis, avec une intensité variable selon les espèces, marquée pour le chêne et le hêtre, et modérée pour le sorbier et le bouleau, mais uniquement observée après quatre ans.

5.2.5. La hauteur dominante

L'exposition des semis aux ongulés a un effet négatif significatif sur leur croissance en Hdom des semis (Tableau 5), soutenant partiellement l'hypothèse **H₄** selon laquelle cette croissance diminue significativement avec l'intensité de la pression des ongulés. Le modèle ΔH_{dom} suggère un impact de la présence des ongulés sur ΔH_{dom} , sans toutefois permettre d'évaluer la forme de la relation, la variable du traitement étant binaire. Par ailleurs, la faible valeur du R^2 ajusté (0,168) indique que d'autres facteurs non inclus influencent la croissance. Il convient également de noter que les exclos peuvent altérer d'autres conditions environnementales, lesquelles peuvent également influencer la croissance. Les résultats sont globalement cohérents avec la littérature, qui rapporte un effet négatif des ongulés sur la croissance de la régénération naturelle, bien que seule la hauteur dominante ait ici été analysée (Boulanger, 2010 ; Fuchs et al., 2021 ; Hurstel et Braconnier, 2013 ; Licoppe, 2008). Dans cette étude, le bouleau et le sorbier des oiseleurs présentent les croissances les plus élevées en l'absence d'ongulés (en dehors des « autres feuillus »), en accord avec les résultats de Candaele et al. (2023). En revanche, l'épicéa commun montre une croissance légèrement supérieure en enclos, ce qui contraste avec leurs observations, bien que l'écart reste modeste (Figure 16). Il n'est toutefois pas possible d'attribuer avec certitude les différences observées aux seuls ongulés, ni d'évaluer l'effet d'une pression plus ou moins forte, contrairement aux études précitées.

L'absence d'interactions significatives entre l'espèce et le traitement dans les modèles exploratoires suggère un effet globalement similaire des enclos sur la croissance de Hdom, quelle que soit l'espèce. Cette tendance est confirmée par l'analyse graphique (Figure 16), malgré des variations d'amplitude. Une exception notable concerne le groupe des « autres résineux », dont l'accroissement plus faible en enclos et son effet négatif mais non significatif dans le modèle ΔH_{dom} , pourrait refléter une sensibilité particulière aux conditions microenvironnementales induites par les enclos.

Une relation inverse entre la Hdom initiale et la croissance en Hdom a été mise en évidence, indiquant que les semis les plus petits ont, en moyenne, présenté les croissances les plus élevées. (Tableau 5). Ce résultat contraste avec celui d'Unkule (2022), qui

rapportait un effet positif de la hauteur initiale sur la croissance. Afin d'explorer l'origine de cet effet inattendu, des interactions avec Hdom initiale ont été testées dans le modèle ΔH_{dom} . L'interaction entre la Hdom initiale et le traitement n'était pas significative, ne permettant pas de conclure à un effet différentiel lié à un impact des ongulés. De même, l'interaction entre la Hdom initiale et l'espèce n'était pas significative, bien qu'un effet significatif ait été observé pour le saule, chez lequel la croissance diminue fortement avec l'augmentation de la hauteur initiale. Toutefois, cette espèce est peu représentée dans l'échantillon, limitant la portée de cette observation. Par ailleurs, l'effet pourrait résulter de la méthode de calcul de Hdom appliquée. En l'absence d'explication claire, une analyse approfondie serait nécessaire pour en vérifier la robustesse et s'assurer qu'il ne s'agit pas d'un effet confondu avec une variable non prise en compte.

Les indices d'abondance du cerf et du chevreuil (RAI) n'ont montré aucun effet significatif sur ΔH_{dom} . Un modèle intégrant un indice synthétique de densité d'ongulés (somme des RAI des trois espèces) a également été testé, sans effet significatif. Ces résultats suggèrent, une fois de plus, que les RAI ne reflètent pas fidèlement la pression réelle exercée par les ongulés sur la régénération. Ce décalage pourrait résulter d'une estimation imparfaite de la pression locale liée à la méthodologie, ou de l'influence de facteurs environnementaux tels que la disponibilité en ressources alimentaires dans et autour des coupes rases, ou encore l'appétence relative des espèces végétales présentes.

En résumé, la croissance en hauteur dominante des semis est significativement favorisée par la mise en enclos, une hauteur initiale plus faible, et varie selon l'espèce, en particulier pour le groupe des autres résineux. L'hypothèse **H4**, selon laquelle la croissance diminue avec la pression des ongulés, est partiellement confirmée. En considérant les enclos comme des zones exemptes de pression et les exclos comme exposés, les résultats montrent une croissance significativement plus faible en présence d'ongulés. Toutefois, aucun lien significatif n'a été observé entre la croissance et les indicateurs quantitatifs de pression (RAI). Quant au taux d'abrouissement, son effet significatif sur ΔH_{dom} semblerait principalement refléter la simple distinction entre absence et présence d'abrouissement, ce qui en limite la portée statistique et interprétative.

5.2.6. RAI

Un comportement alimentaire sélectif du chevreuil est suggéré par les corrélations significatives entre son RAI et les taux d'abrouissement des espèces les plus consommées, contrairement au cerf et au sanglier, dont l'impact apparaît plus diffus ou non spécifique (Tableau 9). Ainsi, l'hypothèse **H5** d'un impact différencié selon l'espèce d'ongulé est ici partiellement vérifiée. En effet, malgré l'absence de corrélations globales significatives entre les RAI et les variables de régénération (Tableaux 6 à 8), certaines

espèces présentent un abrouissement plus marqué, corrélé au RAI du chevreuil. Ces résultats suggèrent un comportement sélectif du chevreuil, pouvant refléter des préférences spécifiques pour certaines espèces, plus marquées que chez les autres ongulés.

5.2.7. Recouvrement herbacé et arbustif

Le taux de recouvrement élevé de la ronce commune sur le site 3 pourrait contribuer à la faible densité de semis observée (Figure 12 ; Figure 22). Cependant, contrairement à la littérature qui souligne le rôle important de la compétition avec les herbacées et arbustes dans la limitation de la régénération, les analyses n'ont révélé aucun effet significatif du recouvrement des espèces herbacées ou arbustives sur la densité ou la croissance des semis (Fuchs et al., 2021 ; Malík et al., 2014). Le modèle du rapport des taux de recouvrement a révélé un effet significatif de l'espèce herbacée ou arbustive sur la variation du recouvrement, mais ni le traitement ni les RAI n'ont montré d'effet significatif (Tableau 10). Ainsi, les hypothèses **H₆** et **H₇**, postulant respectivement une augmentation des herbacées et une diminution des arbustes appétents sous pression des ongulés, n'ont donc pas été vérifiées. De plus, l'hypothèse **H_{7.A}** selon laquelle la réduction du recouvrement des arbustes, liée à la présence des ongulés, favoriserait significativement la densité et la croissance des semis ne peut être testée et donc vérifiée ici. Les rapports de taux de recouvrement des arbustes ont toutefois été intégrés dans les modèles Δ Densité et Δ Hdom mais n'ont révélé aucun effet significatif (équations 9 et 10). Ces résultats suggèrent que, dans le cadre de cette étude, les variations de recouvrement de la strate arbustive n'influencent pas significativement la régénération, en contradiction avec les mécanismes de compétition avancés dans la littérature (Pirronitto et al., 2020 ; Ponge et al., 1994 ; Roy et al., 2000).

5.3. Analyse de la méthodologie

5.3.1. Densité

Dans cette étude, la PCQM a été adaptée afin de permettre une estimation directe par espèce. Contrairement à l'approche indirecte proposée par Mitchell (2023) – qui consiste à appliquer la méthode à l'ensemble des tiges, puis à répartir la densité totale selon la fréquence relative des espèces – les distances au centre ont été mesurées spécifiquement pour chaque espèce. Bien que cette approche exige un effort de terrain plus important, elle offre une estimation plus fidèle de la régénération spécifique.

La PCQM est largement utilisée pour estimer la densité des peuplements en raison de sa simplicité de mise en œuvre, de sa rapidité, de son faible coût et de son protocole

standardisé garantissant une bonne reproductibilité. Toutefois, sa validité repose sur l'hypothèse d'une distribution aléatoire des individus, rarement vérifiée dans les peuplements naturels où les jeunes semis présentent fréquemment une distribution agrégée (Mitchell, 2023). Lorsque cette hypothèse est violée, des biais significatifs apparaissent dans les peuplements à moyenne ou forte densité (Figure 23). En condition de faible densité, les biais sont non significatifs, probablement en raison de la présence fréquente de quartiers dépourvus de tiges, influençant les estimations. Afin de corriger cet effet, un facteur de correction (CF) issu de Warde et Petranka (1981) a été appliqué (équation 2). Cependant, ce facteur a été conçu pour la PCQM classique, alors qu'une version modifiée a été utilisée dans cette étude, limitant le rayon d'échantillonnage à 3 m afin de réduire l'effort de terrain. Cette adaptation peut induire une sous-estimation des densités, l'absence de tige dans le quartier restreint étant assimilée à une absence dans le quartier complet. Dans les peuplements à faible densité, cette version modifiée n'a pas généré de biais significatifs et a même montré une légère tendance à la surestimation. En revanche, dans les peuplements à distribution agrégée et à densité moyenne ou forte, elle a conduit à des sous-estimations significatives (biais moyens de -65,379 % et - 84,249 %). Ces sous-estimations sont probablement dues à un nombre réduit de quartiers comportant au moins une tige, effet renforcé par l'agrégation spatiale et augmentant avec la densité réelle. À l'inverse, dans les peuplements à distribution systématique et à densité moyenne ou forte, la PCQM surestime la densité (biais moyens de 47,953 % et 50,365 %), avec une faible variabilité (CV de 3,313 % et 2,188 %).

À titre comparatif, la méthode des placettes fixes s'est révélée globalement plus robuste que la PCQM, fournissant des estimations plus justes et précises. En moyenne, elle réduit le biais relatif de 71,272 % et le coefficient de variation de 26,553 % par rapport à cette dernière. Des exceptions apparaissent toutefois pour les peuplements agrégés, où cette méthode présente les biais et les variabilités les plus élevés. Dans ces peuplements à densité moyenne ou forte, les coefficients de variation de la PCQM sont respectivement inférieurs de 21,470 % et 14,097 %. Ces différences pourraient s'expliquer par la sensibilité de la méthode des placettes fixes à la répartition des agrégats : selon que les placettes interceptent ou non ces zones denses, les estimations de densités peuvent fortement varier. La PCQM, fondée sur la distance à la première tige, atténue cet effet, surtout lorsque l'agrégation n'est pas centrée sur le point d'échantillonnage. Pour les peuplements agrégés à faible densité, c'est la justesse des placettes fixes qui est inférieure à celle de la PCQM. Cela pourrait s'expliquer par le CF qui compense les surestimations induites par les agrégations, limitant ainsi les fortes surestimations possibles avec les placettes fixes qui entraîne un biais moyen plus élevé. Bien que la méthode des placettes fixes soit majoritairement plus juste et plus précise, elle nécessite un effort d'échantillonnage plus important, ce qui explique en partie la variabilité généralement plus faible de ces estimations. Dans notre étude, la PCQM échantillonne en moyenne un

maximum de quatre tiges par placette, tandis que les placettes fixes atteignent en moyenne : deux tiges toutes les sept placettes en faible densité, six tiges par placette en densité moyenne et jusqu'à 57 tiges par placette en forte densité. Ainsi, lorsque le peuplement présente une distribution aléatoire et que sa densité permet d'échantillonner au minimum une tige par quartier, la PCQM est pertinente : elle fournit des estimations satisfaisantes (biais moyens de 2,93 % pour les fortes densités et de -2,81 % pour les densités moyennes) et une variabilité contenue (CV de 16,48 % et 13,64 %), tout en limitant l'effort de terrain et en offrant un gain de temps.

La diminution du coefficient de variation avec l'augmentation de la densité s'explique, pour la méthode des placettes fixes, par l'accroissement de l'effort d'échantillonnage, et pour la PCQM, par l'homogénéisation des distances à la première tige à mesure que la densité croît (Figure 23). La diminution observée en passant d'une distribution agrégée à aléatoire puis systématique résulte d'une moindre hétérogénéité spatiale des tiges : plus la distribution est régulière, moins les estimations sont sensibles à la position des placettes d'échantillonnage, réduisant ainsi la variabilité relative des mesures.

Au-delà de ses limites statistiques, la PCQM présente également des contraintes opérationnelles. Sur le terrain, sa précision peut être compromise par des biais d'observation, tels que des erreurs de mesure ou d'identification de la tige la plus proche (White et al., 2008). De plus, sa faible résolution spatiale — liée à la méthodologie ne prenant qu'une seule tige par quartier — ne permet qu'une estimation à l'échelle du traitement, sans saisir l'hétérogénéité intra-traitement. Cette limitation réduit la capacité à interpréter finement la structure et la variabilité écologique des peuplements.

5.3.2. Croissance en hauteur dominante

La PCQM a également été utilisée pour estimer la croissance en hauteur dominante (ΔH_{dom}) (Figure 23 ; Annexe 10). Sensible à la densité et à la structure spatiale des peuplements, elle génère des biais moyens non significatifs (3,01 % à 52,95 %), mais pouvant atteindre des valeurs importantes dans les peuplements à forte densité et distribution aléatoire (104,20 %) ou systématique (104,07 %). Ces biais proviennent en partie de son mode de calcul, basé sur la sélection des 100 tiges les plus grandes par hectare et sur une classification en classes de hauteur. Dans les peuplements très denses, ces 100 tiges représentent une faible proportion du total et peuvent se concentrer dans une même classe. Une croissance modérée suffit alors à faire passer un grand nombre d'entre elles dans la classe supérieure, entraînant une hausse brutale et artificielle de H_{dom} . Ce phénomène n'est pas observé dans les peuplements à forte densité et distribution agrégée, où la structure spatiale limite le nombre de tiges échantillonnées, réduisant ainsi la densité estimée (Annexe 8).

La précision de la PCQM est globalement inférieure à celle des autres méthodes, et est particulièrement faible dans les peuplements à distribution agrégée. Une exception est observée en forte densité et distribution aléatoire, où le coefficient de variation moyen est inférieur à celui des placettes fixes (184,002 % contre 213,596 %). Toutefois, l'analyse des écarts-types et des moyennes estimées indique que cette apparente meilleure précision relative résulte d'un biais moyen positif de la PCQM pour estimer ΔH_{dom} , si bien que la précision absolue reste moindre.

La méthode des placettes fixes présente, pour un même peuplement, des biais significativement différents et une justesse généralement supérieure à la PCQM, avec une précision systématiquement plus élevée. Sa meilleure précision et la stabilité de ses performances la rendent plus adaptée à la diversité des structures de peuplement.

Le suivi longitudinal de tiges apparaît comme la méthode la plus fiable pour estimer ΔH_{dom} , combinant une bonne justesse et une faible variabilité, indépendamment de la densité et de la structure du peuplement. Dans les peuplements à distribution systématique et à densité moyenne ou forte, les biais ne diffèrent pas significativement de ceux des placettes fixes, suggérant une justesse comparable mais avec une variabilité moindre. En évitant les biais liés aux classes de hauteur, cette méthode réduit les effets artificiels susceptibles de masquer ou d'amplifier les variations interannuelles. Malgré un échantillonnage limité à cinq tiges par placette, elle constitue un compromis pertinent entre faisabilité et représentativité. Dans les peuplements très denses ou hétérogènes, un échantillonnage élargi pourrait toutefois accroître la précision. L'analyse des dynamiques de croissance par classe de hauteur (cinq tiges/classe) offrirait également des perspectives intéressantes pour détecter d'éventuelles divergences structurelles.

5.3.3. Résumé

En synthèse, la PCQM est une méthode rapide et opérationnelle pour estimer la densité et ΔH_{dom} , mais ses performances demeurent limitées pour l'estimation de la densité dans les peuplements à structure spatiale non aléatoire, où elle présente des biais significatifs. L'absence de placette de surface fixe, inhérente à la méthode, empêche de définir un taux de sondage standardisé, mais réduit le temps de travail par point d'échantillonnage. À l'inverse, la méthode des placettes fixes, majoritairement plus robuste, juste et précise, constitue une alternative pertinente, notamment lorsqu'elle est associée à un suivi longitudinal de tiges, permettant de mieux caractériser les dynamiques de croissance. Des variantes améliorées de la PCQM, telles que les méthodes *Nearest Neighbor* ou *T-Square*, intégrant des tests de distribution spatiale, offriraient des estimations de densité plus justes et précises (Silva et al., 2017). Toutefois, leur complexité, leur sensibilité aux erreurs de mesure et leur mise en œuvre contraignante sur le terrain en limitent l'application.

6. Limites et perspectives

Cette étude présente plusieurs limites, principalement liées à la méthodologie d'échantillonnage. Bien que rapide à mettre en œuvre, la PCQM montre des faiblesses de justesse et de précision, notamment pour l'estimation de paramètres autres que la densité et dans les peuplements à distribution non aléatoires. La variante utilisée, limitant la distance maximale à 3 m, introduit un biais dans les estimations de densité en raison de l'application d'un facteur de correction (CF) conçu pour des distances illimitées. Une révision de ce facteur ou la suppression de la limite de distance — au prix d'un effort de terrain accru — serait nécessaire pour améliorer la justesse des estimations.

L'estimation de la pression du gibier à l'aide de deux caméras fixes par site s'avère peu représentative de l'activité réelle, d'autant qu'elles ne couvrent qu'une zone limitée. Le décalage temporel entre les relevés de végétation et la mesure des RAI, couplé aux variations saisonnières de ces derniers, peut induire des biais. Dans le cadre du projet quinquennal, le maintien des caméras tout au long de l'année, associé à la répétition des mesures, devrait permettre d'affiner les analyses temporelles et de mieux évaluer l'effet associé aux exclos. Par ailleurs, le taux d'abroutissement apparaît comme l'indicateur le plus fiable de la pression exercée par les ongulés. Sa robustesse pourrait être renforcée par deux relevés annuels, distinguant les périodes de repos végétatif et de croissance.

Une piste d'amélioration intéressante de cette étude consisterait à intégrer une variable permettant de mieux appréhender la disponibilité alimentaire pour les ongulés, tant à l'intérieur qu'à proximité des sites étudiés. À cet effet, il serait pertinent de développer un indice de disponibilité alimentaire, prenant en compte l'abondance des espèces végétales, leur niveau d'appétence, ainsi que leur densité relative à la densité des ongulés localement estimée. Une telle variable permettrait d'affiner l'analyse de l'intensité d'abroutissement observée et d'identifier plus précisément les facteurs influençant la sélection des sites par les ongulés. Cela ouvrirait également la voie à une compréhension plus fine des mécanismes influençant l'équilibre faune-flore, en intégrant la composante trophique dans l'évaluation des impacts des ongulés sur la régénération.

Les scripts R développés garantissent la reproductibilité interannuelle des analyses et offrent un appui méthodologique solide pour le suivi à long terme. Un suivi longitudinal de semis dominants marqués affinerait l'évaluation de leur croissance. Par ailleurs, la comparaison entre enclos et exclos suppose que la présence d'ongulés est le seul facteur différentiel, excluant d'éventuels effets indirects, notamment liés au microclimat. Enfin, des pistes de gestion pourraient être envisagées, telles que l'expérimentation de techniques sylvicoles visant à limiter l'abroutissement des espèces d'intérêt, par exemple par l'association à des espèces plus appétentes servant de diversion.

7. Conclusion

Concernant les hypothèses formulées :

- 1) **H₁** postulant une diminution de la diversité spécifique des espèces en régénération naturelle avec la densité des ongulés, ainsi que l'hypothèse **H_{1.A}** postulant une réduction plus marquée pour les espèces appétentes ne sont pas vérifiées.
- 2) **H₂** relative à une sélectivité alimentaire des ongulés fondée sur l'appétence intrinsèque des espèces, est partiellement vérifiée. Les résultats suggèrent une sélectivité dans l'abroustissement, mais celle-ci semble modulée par la disponibilité et la composition locale des ressources.
- 3) **H₃** selon laquelle la densité des semis en régénération naturelle diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés n'est pas statistiquement vérifiée.
- 4) **H₄** postulant que la croissance de la hauteur dominante des semis en régénération naturelle diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés est partiellement vérifiée. Une croissance significativement plus faible a été observée en présence d'ongulés, bien que d'autres facteurs non intégrés dans les modèles puissent également influencer cette dynamique.
- 5) **H₅** postulant un impact différencié selon l'espèce d'ongulé est vérifiée, avec un effet qui semble plus sélectif et fort du chevreuil.
- 6) **H₆** selon laquelle le taux de recouvrement des herbacées en régénération naturelle augmenterait de manière significative, proportionnellement à la pression des ongulés n'est pas vérifiée.
- 7) **H₇** postulant que le taux de recouvrement des arbustes appétents diminue significativement avec l'augmentation de la pression des ongulés n'est pas vérifiée. Enfin, l'hypothèse **H_{7.A}**, suggérant un effet indirect des variations de recouvrement des arbustes sur la régénération, n'a pas pu être testée. Les modèles intégrant ces variables n'indiquent aucun effet significatif, suggérant une absence d'influence directe mesurable sur la densité ou la croissance des semis.

En conclusion, cette étude d'un an suggère un effet potentiel des ongulés sur la croissance en hauteur dominante des semis en régénération naturelle, sans mise en évidence d'un impact significatif sur leur densité ni sur la composition spécifique. Toutefois, la diminution de croissance observée dans les zones exposées (exclos) ne peut être attribuée avec certitude à la seule présence des ongulés. Aucun lien statistiquement significatif n'a pu être établi entre les indices d'abondance ou de dommages des ongulés et les variables de régénération analysées.

Sur le plan méthodologique, la PCQM, bien qu'opérationnelle et rapide, présente des limites dans les peuplements à structure spatiale non aléatoire. En revanche, la méthode des placettes fixes, couplée à un suivi longitudinal de tiges, constitue une alternative plus précise et juste afin d'évaluer les dynamiques de régénération. Cependant, elle nécessite un investissement plus important en temps et en effort de terrain. Parmi les indicateurs testés pour quantifier la pression exercée par les ongulés, le taux d'abrouissement s'est révélé être le plus pertinent.

8. Contribution personnelle

Le choix des sites, la configuration et la mise en place des enclos et exclos, ainsi que la définition et l'exécution des protocoles de suivi sur le terrain, ont été réalisés dans le cadre du projet RégéNat, porté sur cinq ans par Gembloux Agro-Bio Tech, sans ma participation. Ma seule contribution à ce volet se limite à une tournée de relevé de caméras avec le technicien Florentin Rogister. En revanche, j'ai réalisé seule l'ensemble des analyses de données, le traitement des images issues des caméras et le codage sur R. J'ai également défini et appliqué le protocole d'inventaire des fèces, effectué les relevés de terrain et analysé les résultats. J'ai pu bénéficier de l'aide de Monsieur Yves Brostaux pour les analyses statistiques, de Monsieur Simon Lhoest pour le traitement des vidéos, de Monsieur Alain Licoppe pour l'obtention des données cynégétiques, ainsi que de l'accompagnement de Monsieur Gauthier Ligot pour l'ensemble de ce mémoire. Pour les simulations de peuplements et la comparaison des méthodologies d'échantillonnage, j'ai élaboré les scénarios, choisi les méthodes à tester et développé les scripts R, avec l'appui de mon promoteur Monsieur Gauthier Ligot. J'ai entièrement rédigé mon mémoire, avec une aide ponctuelle de ChatGPT pour reformuler certains passages et résoudre des blocages dans le code.

9. Bibliographie

Alderweireld, M., Burnay, F., Pitchugin, M., & Lecomte, H. (2015). *Inventaire Forestier Wallon—Résultats 1994—2012*. SPW, Jambes, Belgique.
<https://hdl.handle.net/2268/181169>

Amandier, L. (2017). *Impact des grands ongulés sur la biodiversité floristique et sur la régénération forestière d'une sapinière sèche du Beauchêne (Hautes-Alpes)*.
<https://hal.science/hal-03556528v1>

Baltzinger, C. (2016). *Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes*.
<https://hal.inrae.fr/tel-02605441v1>

Barrere, J., Boulanger, V., Collet, C., Beroud, T., Bonal, L., & Saïd, S. (2024). La simulation d'abrouissement : Un outil pour mieux comprendre l'effet de l'herbivorie par les cervidés sur les jeunes plants de Chênes. *Revue forestière française*, 75(1), 15-24.
<https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.7991>

Barthod, C. (1996). La gestion durable des forêts tempérées : Quelques défis pour le XXI^e siècle. *Revue Forestière Française*, 5, 235. <https://doi.org/10.4267/2042/26800>

Bernard, B. (2004). L'Intégration locale de la gestion durable : Effets de système et pratiques innovantes. Quatre études de cas en Belgique et en France. *Revue Forestière Française*, 3, 231-240. <https://doi.org/10.4267/2042/5095>

Bernard, M. (2018). *Changements climatiques et herbivorie : Influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées* [Doctorat, Université Montpellier].
<https://theses.hal.science/tel-02010545v1>

Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B. G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Lõhmus, A., & Macdonald, E. (2018). Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests : Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>

Bernier, N., & Trosset, J.-Y. (2024). Bois pourri et santé des forêts : Exemple du mélange épicéa (*Picea abies* [L.] Karst.) et mélèze (*Larix decidua* Mill.) en forêt subalpine de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie). *Revue forestière française*, 75(2), 101-113.
<https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.8152>

Bertouille, S. (2008). Dynamique des populations de cerf en Région wallonne. *Forêt Wallonne*, 94.

Boulanger, V. (2010). *Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt* [Doctorat, Université Nancy - Henri Poincaré].
<https://theses.hal.science/tel-00518080>

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., & Dupouey, J.-L. (2011). *Relations cervidés-végétation forestière : Apports des suivis temporels*. <https://www.researchgate.net/publication/292988730>

Boulanger, V., Saïd, S., Laurent, L., & Henry, C. (2024). *Réduire le déséquilibre forêt-ongulés pour permettre le renouvellement des forêts*. <https://hal.science/hal-04867704v1>

Candaele, R., Ligot, G., Licoppe, A., Lievens, J., Fichet, V., Jonard, M., André, F., & Lejeune, P. (2023). Interspecific Growth Reductions Caused by Wild Ungulates on Tree Seedlings and Their Implications for Temperate Quercus-Fagus Forests. *Forests*, 14(7), 1330. <https://doi.org/10.3390/f14071330>

Champagne, E., Raymond, P., Royo, A. A., Speed, J. D. M., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2021). A review of ungulate impacts on the success of climate-adapted forest management strategies. *Current Forestry Reports*, 7(4), 305-320. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00148-5>

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113-147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>

Daburon, H. (1963). Les dégâts de cerf et de chevreuil en forêt. *Revue Forestière Française*, 11, 860. <https://doi.org/10.4267/2042/24509>

Deflandre, A., & Forget, L. (2024). *Propriétaires privés – Bilan de l'expérience 2024*. FBW, Forêt Résiliente. <https://foretresiliente.be/>

Dufrêne, M., Blervaque, I., Bussers, M., Collard, Y., Coppée, T., Larrieu, L., Royen, L., Lehaire, F., Vandenberghe, A., Crespín, A., Simon, N., & de Wouters, P. (2025). *Rapport final du projet DeadWood4Forests : Importance du bois mort pour des forêts vivantes et plus résilientes*. ULiège – Gembloux Agro-Bio Tech ; Centre National de la Propriété Forestière ; TER-consult ; Forêt.Nature ; Société Royale Forestière de Belgique.

Dumas, N. (2022). *La végétation concurrente de la régénération forestière : Évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France* [Doctorat, AgroParisTech]. <https://pastel.hal.science/tel-03957202v1>

Ernst de Bunswyck, A., Claessens, H., & Ligot, G. (2024). La régénération naturelle est-elle une alternative prometteuse pour le renouvellement des grandes coupes rases ? *Forêt.Nature*, 171, 39-48.

Fichet, V., Branquart, E., Claessens, H., Dufrêne, M., Delescaillie, L.-M., Graitson, E., Paquet, J.-Y., & Wibail, L. (2011). *Milieus ouverts forestiers, lisières et biodiversité. De la théorie à la pratique* (Série « Faune – Flore – Habitats », n°7, p. 184). Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (SPW-DGARNE). <https://hdl.handle.net/2268/112559>

Fichet, V., Licoppe, A., & Lievens, J. (2016). Des enclos-exclos au service des gestionnaires. *Forêt.Nature*, 139, 50-56.

Forest Europe, UNECE, & FAO. (2011). *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe* (p. 337). Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe. https://www.researchgate.net/publication/259231298_State_of_Europe's_Forests_2011_Status_and_Trends_in_Sustainable_Forest_Management_in_Europe

Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (3rd ed.). Sage, Thousand Oaks, CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., & Gallo, J. (2021). Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany). *Central European Forestry Journal*, 67(3), 166-180. <https://doi.org/10.2478/forj-2021-0008>

Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31(3-4), 189-201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2001.00090.x>

Genikova, N. V., Mamontov, V. N., Kryshen, A. M., Kharitonov, V. A., Moshnikov, S. A., & Toropova, E. V. (2021). Natural regeneration of the tree stand in the Bilberry Spruce Forest—Clear-cutting ecotone complex in the first post-logging decade. *Forests*, 12(11), 1542. <https://doi.org/10.3390/f12111542>

Gill, R. (1992). A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests : 1. Deer. *Forestry*, 65(2), 145-169. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.2.145>

Gilles, A., Lisein, J., Latte, N., Lejeune, P., & Claessens, H. (2023). Est-ce la fin de la crise des scolytes? *Silva Belgica*, 24-33.

Gómez, J. M., García, D., & Zamora, R. (2003). Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 180(1-3), 125-134. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00608-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00608-4)

Gómez, J. M., & Hódar, J. A. (2008). Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1384-1389. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.045>

Guignabert, A., Gonzalez, M., Delerue, F., Maugard, F., & Augusto, L. (2020). La régénération du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine : Un processus complexe et multifactoriel. *Rendez-vous Techniques de l'ONF, Office national des forêts*, 67-68, 52-60.

Haaverstad, O., Hjeljord, O., & Wam, H. K. (2014). Wild boar rooting in a northern coniferous forest – minor silviculture impact. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29(1), 90-95. <https://doi.org/10.1080/02827581.2013.865781>

Hagge, J., Müller, J., Bässler, C., Biebl, S. S., Brandl, R., Drexler, M., Gruppe, A., Hotes, S., Hothorn, T., Langhammer, P., Stark, H., Wirtz, R., Zimmerer, V., & Mysterud, A. (2019). Deadwood retention in forests lowers short-term browsing pressure on silver fir saplings by overabundant deer. *Forest Ecology and Management*, 451, 117531. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117531>

- Halford, M. (2005). *Étude des facteurs écologiques de l'habitat du cerf (Cervus elaphus L.) dans les sites LIFE du massif forestier de Saint-Hubert*. [Uliège, Faculté Gembloux Agro-Bio Tech]. https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/123851/1/THESE_DEA.pdf
- Heinken, T., Hanspach, H., Raudnitschka, D., & Schaumann, F. (2002). Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia*, 32(4), 627-643. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2002/0032-0627>
- Holgén, P., & Hånell, B. (2000). Performance of planted and naturally regenerated seedlings in Picea abies-dominated shelterwood stands and clearcuts in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 127(1-3), 129-138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00125-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00125-5)
- Hothorn, T., & Müller, J. (2010). Large-scale reduction of ungulate browsing by managed sport hunting. *Forest Ecology and Management*, 260(9), 1416-1423. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.019>
- Hurstel, A., & Braconnier, N. (2013). *Impact des Ongulés sur la myrtille (Vaccinium myrtillus)*. Groupe Tétrás Vosges. <https://www.researchgate.net/publication/282665774>
- Jactel, H., & Marini, L. (2021). Libre évolution des forêts et maîtrise du risque sanitaire associé aux scolytes des conifères. *Revue forestière française*, 73(2-3), 383-390. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5477>
- Landmann, G., Delay, M., Marquet, G., Bergès, L., Collet, C., Deuffic, P., Gosselin, M., Marage, D., Ogée, J., Ose, K., Perrier, C., Agro, C., Akroume, E., Aubert, M., Augusto, L., Baubet, O., Becquey, J., Bélouard, T., Boulanger, V., ... Toutchkov, M. (2023). *Expertise collective CRREF `` Coupes Rases et Renouveau des peuplements Forestiers en contexte de changement climatique ’ ’ : Rapport scientifique de l'expertise* (p. 782). GIP ECOFOR ; RMT AFORCE. <https://hal.science/hal-04246488v1>
- Latte, N., Perin, J., & Lejeune, P. (2016). *Évolution récente des surfaces forestières et de la régénération des coupes rases en Wallonie*. 141, 46-51.
- Lehaire, F., Ligo, G., Morelle, K., & Lejeune, P. (2014). Les indicateurs de la pression du cerf élaphe sur la végétation du sous-bois en forêt feuillue tempérée (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*
- Lehaire, F., Morelle, K., Licoppe, A., & Lejeune, P. (2013). Les enclos-exclos : Une technique éprouvée pour l'évaluation et le monitoring de l'équilibre forêt-grande faune. *Forêt Wallonne*, 125, 3-14.
- Licoppe, A. (2008). Cervidés et biodiversité. *Forêt Wallonne*, 94, 3-17.
- Licoppe, A. (2024). Gestion de la grande faune en milieu tempéré [Support de cours inédit]. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOP]2.0.CO;2)

Lososová, Z., Axmanová, I., Chytrý, M., Midolo, G., Abdulhak, S., Karger, D. N., Renaud, J., Van Es, J., Vittoz, P., & Thuiller, W. (2023). Seed dispersal distance classes and dispersal modes for the European flora. *Global Ecology and Biogeography*, 32(9), 1485-1494. <https://doi.org/10.1111/geb.13712>

Lüdecke, D. (2024). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science (R package version 2.8.17). <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>

Malík, K., Remeš, J., Vacek, S., & Štícha, V. (2014). Development and dynamics of mountain spruce (*Picea abies* [L.] Karsten) stand regeneration. *Journal of Forest Science*, 60(2), 61-69. <https://doi.org/10.17221/98/2013-JFS>

Massonneau, R. (2010). Evaluation de l'impact des populations de cervidés sur la zone sommitale du Donon (Vosges du Nord). *Sciences de l'environnement*. <https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01884442v1>

Milne-Rostkowska, F., Holeksa, J., Bogdziewicz, M., Piechnik, Ł., Seget, B., Kurek, P., Buda, J., & Żywiec, M. (2020). Where can palatable young trees escape herbivore pressure in a protected forest? *Forest Ecology and Management*, 472, 118221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118221>

Mitchell, K. (2023). *Quantitative Analysis by the Point-Centered Quarter Method*. <http://people.hws.edu/mitchell/PCQM.pdf>

Mysterud, A. (2006). The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12(2), 129-141. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[129:TCOOAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[129:TCOOAI]2.0.CO;2)

Pellerin, S., Huot, J., & Côté, S. D. (2006). Long-term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. *Biological Conservation*, 128(3), 316-326. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.039>

Picard, M. (2014). *Influence de la dispersion endozoochore sur la composition des communautés végétales: Une approche fonctionnelle basée sur trois ongulés sauvages* [Doctorat, Université d'Orléans]. <https://hal.inrae.fr/tel-02601116v1>

Pirronitto, S., Schmitz, S., & Claessens, H. (2020). Le cèdre de l'Atlas en Wallonie : Premier état des lieux de la situation. *Forêt.Nature*, 157, 40-46.

Ponge, J.-F., André, J., Bernier, N., & Gallet, C. (1994). La régénération naturelle : Connaissances actuelles. le cas de l'épicéa en forêt de macot (Savoie). *Revue Forestière Française*, 1, 25-45. <https://doi.org/10.4267/2042/26510>

Price, D. T., Zimmermann, N. E., Lexer, M. J., Leadley, P., Jorritsma, I. T. M., Schaber, J., Clark, D. F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., & Smith, B. (2001). *Regeneration in Gap Models : Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change*. 51, 475-508.

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., & Poorter, L. (2018). Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests : A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management*, 424, 406-419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>

- Ramos, J. A., Bugalho, M. N., Cortez, P., & Iason, G. R. (2006). Selection of trees for rubbing by red and roe deer in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 222(1-3), 39-45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.017>
- Redick, C. H., & Jacobs, D. F. (2020). Mitigation of deer herbivory in temperate hardwood forest regeneration: A meta-analysis of research literature. *Forests*, 11, 1-16. <https://doi.org/10.3390/f11111220>
- Reimoser, F., & Gossow, H. (1996). Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecology and Management*, 88(1-2), 107-119. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03816-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03816-9)
- Reimoser, F., & Putman, R. (2011). Impacts of wild ungulates on vegetation : Costs and benefits. In R. Putman, M. Apollonio, & R. Andersen (Éds.), *Ungulate Management in Europe* (1^{re} éd., p. 144-191). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974137.007>
- Risch, A. C., Wirthner, S., Busse, M. D., Page-Dumroese, D. S., & Schütz, M. (2010). Grubbing by wild boars (*Sus scrofa* L.) and its impact on hardwood forest soil carbon dioxide emissions in Switzerland. *Oecologia*, 164(3), 773-784. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1665-6>
- Roy, V., Ruel, J.-C., & Plamondon, A. P. (2000). Establishment, growth and survival of natural regeneration after clearcutting and drainage on forested wetlands. *Forest Ecology and Management*, 129(1-3), 253-267. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00170-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00170-X)
- R Special Interest Group on Databases (R-SIG-DB), Wickham, H., & Müller, K. (2024). DBI: R Database Interface (R package version 1.2.3). <https://CRAN.R-project.org/package=DBI>
- Schauberger, P., & Walker, A. (2023). openxlsx: Read, Write and Edit xlsx Files (R package version 4.2.5.2). <https://CRAN.R-project.org/package=openxlsx>
- Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W.-U., Ellenberg, H., & Von Oheimb, G. (2004). Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *European Journal of Forest Research*, 123(2), 167-176. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0029-3>
- Scohy, J.-P. (2024). On a retrouvé le principal responsable de la prolifération des sangliers ! Vers une modification fondamentale de paradigme en matière de chasse, au-delà des polémiques ? *Forêt.Nature*, 171, 18-23.
- Service public de Wallonie (SPW). (2018). *Évolution des populations d'ongulés sauvages*. <https://etat.environnement.wallonie.be/contents/indicatorsheets/FFH%2010.html>
- Silva, L. B., Alves, M., Elias, R. B., & Silva, L. (2017). Comparison of *T*-Square, Point Centered Quarter, and *N*-Tree Sampling Methods in *Pittosporum undulatum* Invaded Woodlands. *International Journal of Forestry Research*, 13. <https://doi.org/10.1155/2017/2818132>
- Stroh, N., Baltzinger, C., & Martin, J.-L. (2008). Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for

recovery? *Forest Ecology and Management*, 255(12), 3973-3979. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.039>

Unkule, M. (2022). *Regeneration of spruce—Fir—Beech mixed forests under climate and ungulate pressure* [UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES]. <https://theses.hal.science/tel-03722811>

Valkonen, S., Koskinen, K., Mäkinen, J., & Vanha-Majamaa, I. (2011). Natural regeneration in patch clear-cutting in *Picea abies* stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26(6), 530-542. <https://doi.org/10.1080/02827581.2011.611818>

Vallée, M., Lebourgeois, F., Baudet, É., Saïd, S., & Klein, F. (2016). Le sanglier en Europe : Une menace pour la biodiversité? *Revue Forestière Française*, 6, 505-518. <https://doi.org/10.4267/2042/62398>

Van der Perre, R., Bythell, S., Bogaert, P., Claessens, H., Ridremont, F., Tricot, C., Vincke, C., & Ponette, Q. (2015). La carte bioclimatique de Wallonie : Un nouveau découpage écologique du territoire pour le choix des essences forestières. *Forêt.Nature*, 135, 47-58.

Van Lerberghe, P. (2014). *Protéger les arbres contre les dégâts du gibier : Les manchons grillagés* (CNPFF-IDF). https://www.researchgate.net/publication/280546712_Proteger_les_arbres_contre_les_degats_du_gibier_-_Les_manchons_grillages

Vellend, M., Knight, T. M., & Drake, J. M. (2006). Antagonistic effects of seed dispersal and herbivory on plant migration. *Ecology Letters*, 9(3), 319-326. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00878.x>

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., & Saint-Andrieux, C. (2006). Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. *Mammal Review*, 36(3), 217-234.

Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances : A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109-124. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>

Von Oheimb, G., Schmidt, M., Kriebitzsch, W.-U., & Ellenberg, H. (2005). Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part II: Red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Forest Research*, 124(1), 55-65. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0053-y>

Walters, M. B., Farinosi, E. J., & Willis, J. L. (2020). Deer browsing and shrub competition set sapling recruitment height and interact with light to shape recruitment niches for temperate forest tree species. *Forest Ecology and Management*, 467, 118134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118134>

Warde, W., & Petranksa, J. W. (1981). A Correction Factor Table for Missing Point-Center Quarter Data. *Ecology*, 62(2), 491-494. <https://doi.org/10.2307/1936723>

White, N. A., Engeman, R. M., Sugihara, R. T., & Krupa, H. W. (2008). A comparison of plotless density estimators using Monte Carlo simulation on totally enumerated field data sets. *BMC Ecology*, 8(1), 6. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-8-6>

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>

Wickham, H. (2023). *stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations* (R package version 1.5.1). <https://CRAN.R-project.org/package=stringr>

Wickham, H. & Bryan, J. (2023). *readxl: Read Excel Files* (R package version 1.4.3). <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (R package version 1.1.4). <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Wickham, H., & Henry, L. (2023). *purrr: Functional Programming Tools* (R package version 1.0.2). <https://CRAN.R-project.org/package=purrr>

Wickham, H., Vaughan, D., & Girlich, M. (2024). *tidyr: Tidy Messy Data* (R package version 1.3.1). <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>

Widar, J. (2011). *Les dégâts de la faune sauvage en zone agricole : Identification, prévention, gestion et indemnisation*. Service public de Wallonie – Direction générale de l'Agriculture, des Ressources naturelles et de l'Environnement. https://www.fourragesmieux.be/Documents_telechargeables/livret19.pdf

Wirthner, S., Frey, B., Busse, M. D., Schütz, M., & Risch, A. C. (2011). Effects of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting on the bacterial community structure in mixed-hardwood forest soils in Switzerland. *European Journal of Soil Biology*, 47(5), 296-302. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.07.003>

Xie, Y. (2023). *knitr: A General-Purpose Package for Dynamic Report Generation in R* (R package version 1.45). <https://yihui.org/knitr/>

Annexes

Annexe 1 – Tableau des indices d'appétence attribués à chaque espèce inventoriée (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Gill, 1992 ; Hothorn et Müller, 2010 ; Lehaire et al., 2014).

Les indices sont codés comme suit : 0 = non appétent, 1 = appétence moyenne, 2 = très appétent.

Espèce	Nom scientifique	Appétence (0-2)
Épicéa commun	<i>Picea abies</i>	0
Hêtre	<i>Fagus sylvatica</i>	0
Houx	<i>Ilex aquifolium</i>	0
Sapin de Vancouver	<i>Abies procera</i>	0
Bouleau verruqueux	<i>Betula pendula</i>	1
Bouleau pubescent	<i>Betula pubescens</i>	1
Alisier blanc	<i>Sorbus aria</i>	1
Aubépine	<i>Crataegus spp.</i>	1
Noisetier	<i>Corylus avellana</i>	1
Érable sycomore	<i>Acer pseudoplatanus</i>	1
Érable champêtre	<i>Acer campestre</i>	1
Charme	<i>Carpinus betulus</i>	1
Sorbier des oiseaux	<i>Sorbus aucuparia</i>	2
Chêne sessile	<i>Quercus sessiliflora</i>	2
Douglas	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2
Chêne pédoncule	<i>Quercus robur</i>	2
Saule à oreillettes	<i>Salix spp.</i>	2
Cerisier tardif	<i>Prunus avium</i>	2
Peuplier noir hybride	<i>Populus nigra</i>	2
Saule marsault	<i>Salix caprea</i>	2
Chêne rouge d'Amérique	<i>Quercus rubra</i>	2
Peuplier tremble	<i>Populus tremula</i>	2

Annexe 2 - Tableau du facteur de correction (CF) en fonction de la proportion de quartiers sans valeur par rapport au nombre de quartiers totaux inventoriés (Warde et Petranka, 1981).

nj/nk	CF	nj/nk	CF	nj/nk	CF	nj/nk	CF
0,01	0,96670	0,26	0,57018	0,51	0,33103	0,76	0,14685
0,02	0,94012	0,27	0,55896	0,52	0,32284	0,77	0,14032
0,03	0,91630	0,28	0,54791	0,53	0,31473	0,78	0,13367
0,04	0,89431	0,29	0,53704	0,54	0,30670	0,79	0,12715
0,05	0,87368	0,30	0,52633	0,55	0,29874	0,80	0,12068
0,06	0,85354	0,31	0,51579	0,56	0,29086	0,81	0,11425
0,07	0,83554	0,32	0,50719	0,57	0,28306	0,82	0,10787
0,08	0,81771	0,33	0,49514	0,58	0,27532	0,83	0,10153
0,09	0,80056	0,34	0,48504	0,59	0,26766	0,84	0,09524
0,10	0,78401	0,35	0,47507	0,60	0,26006	0,85	0,08899
0,11	0,76800	0,36	0,46523	0,61	0,25254	0,86	0,08278
0,12	0,75248	0,37	0,45552	0,62	0,24508	0,87	0,07662
0,13	0,73471	0,38	0,44594	0,63	0,23768	0,88	0,07050
0,14	0,72275	0,39	0,43647	0,64	0,23035	0,89	0,06441
0,15	0,70845	0,40	0,42712	0,65	0,22308	0,90	0,05837
0,16	0,69451	0,41	0,41846	0,66	0,21586	0,91	0,05236
0,17	0,68090	0,42	0,40876	0,67	0,20871	0,92	0,04640
0,18	0,66759	0,43	0,39974	0,68	0,20162	0,93	0,04047
0,19	0,65456	0,44	0,39082	0,69	0,19458	0,94	0,03458
0,20	0,64182	0,45	0,38200	0,70	0,18761	0,95	0,02873
0,21	0,62931	0,46	0,37327	0,71	0,18068	0,96	0,02291
0,22	0,61705	0,47	0,36465	0,72	0,17381	0,97	0,01713
0,23	0,60502	0,48	0,35611	0,73	0,16699	0,98	0,01139
0,24	0,59320	0,49	0,34766	0,74	0,16023	0,99	0,00568
0,25	0,58159	0,50	0,33930	0,75	0,15351		

Annexe 3 - Réglages des 24 caméras installées sur les 12 sites.

Réglage	Configuration	Réglage	Configuration
Mode camera	Vidéo	Picture Type	Black & White
Résolution photo	36M	Flash Distance	Loin
Résolution vidéo	720P	Jour de travail	Entrer
Rafale photo	1Photo	Heure de travail	Off
Longueur vidéo	30 Sec	Langue	Français
Réglage horloge	24 heures	Bip sonore	Off
Horodatage	On	Recycler	Off
Lapse de temps	Off	Formater SD	Entrer
Sensibilité PIR	Normal	Réglages d'usine	Sauver
Intervalle PIR	5 Sec		

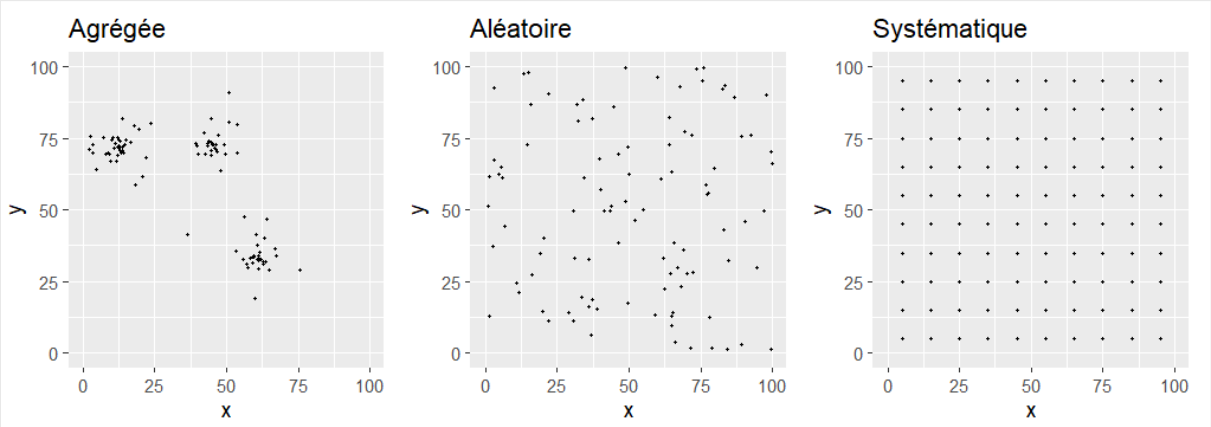
Annexe 4 - Template pour l'analyse des vidéos de caméra traps au sein de Timelaps.

Type	Default Value	Label	Data Label	Tooltip	List	Width	Copyable	Visible	Export
File		File	File	Le nom du fichier		100	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
RelativePath		RelativePath	RelativePath	Le chemin d'accès à la vidéo		100	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
DateTime	2025-01-01 12:00	DateTime	DateTime	La date et l'heure de la vidéo		160	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
DeleteFlag	false	Delete?	DeleteFlag	Vidéo à effacer (fausse détection, technicien de terrain, ...)		20	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Counter	0	Nombre groupe	Nombre_groupe	Nombre d'individus différents sur les vidéos qui se succèdent		30	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
MultiChoice		Espec	Espec	Espèce présente sur la vidéo parmi : chevreuil, cerf, sanglier et autre	Define List	100	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Flag	false	Doute?	Doute	Doute sur l'identification ou le nombre		20	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Flag	false	Magnifique	Magnifique	Une belle vidéo, utilisable pour des présentations		20	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Note		Autre espèce	Autre_espec	Si "autre" à été choisit pour "Espec", spécifier l'espèce		100	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Flag	false	Alimentation	Alimentation	Présence d'un comportement d'alimentation ou non		20	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Note		Remarques	Remarques	Remarque éventuelle		100	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Flag	false	Même animal	Meme_animal	Mêmes animaux que sur la vidéo d'avant/après		20	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
Counter	0	Nombre	Nombre	Nombre d'individus sur la vidéo		30	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>

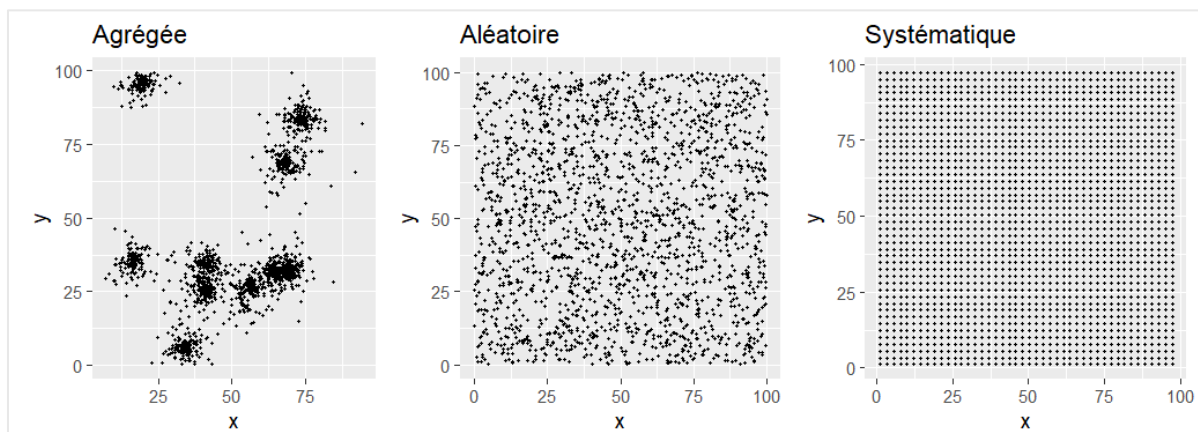
Annexe 5 - Données des prélèvements cynégétiques (tirs/ha) à l'échelle du territoire et du secteur pour les douze sites étudiés, concernant le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf (*Cervus elaphus*) (DEMNA, 2025). Les cases barrées indiquent l'absence de données.

Site	Territoire (tirs/ha)				Secteur (tirs/ha)			
	2023			2024	2023			2024
	Sanglier	Chevreuil	Cerf	Cerf	Sanglier	Chevreuil	Cerf	Cerf
1	0,078	0,019	0,074	0,029	0,041	0,028	0,029	0,017
2	0,078	0,019	0,074	0,029	0,041	0,028	0,029	0,017
3	/	/	0,048	0,036	0,100	0,012	0,026	/
4	0,043	0,043	0,007	0,011	0,041	0,028	0,029	0,017
5	0,091	0,061	0,015	0,015	0,081	0,027	0,022	0,021
6	0,632	0,316	0,070	0,088	0,052	0,042	0,032	0,042
7	0,065	0,045	0,003	0,005	0,049	0,035	0,023	0,028
8	/	/	0,031	0,026	0,036	0,045	0,012	0,018
9	0,002	0,100	/	0,009	0,016	0,126	0,003	0,003
10	0,000	0,010	0,005	0,000	0,001	0,028	0,015	0,001
11	0,004	0,046	/	0,000	0,009	0,055	0,005	0,004
12	0,1104	0,0293	0,0319	0,0332	0,0809	0,0313	0,0215	0,0213

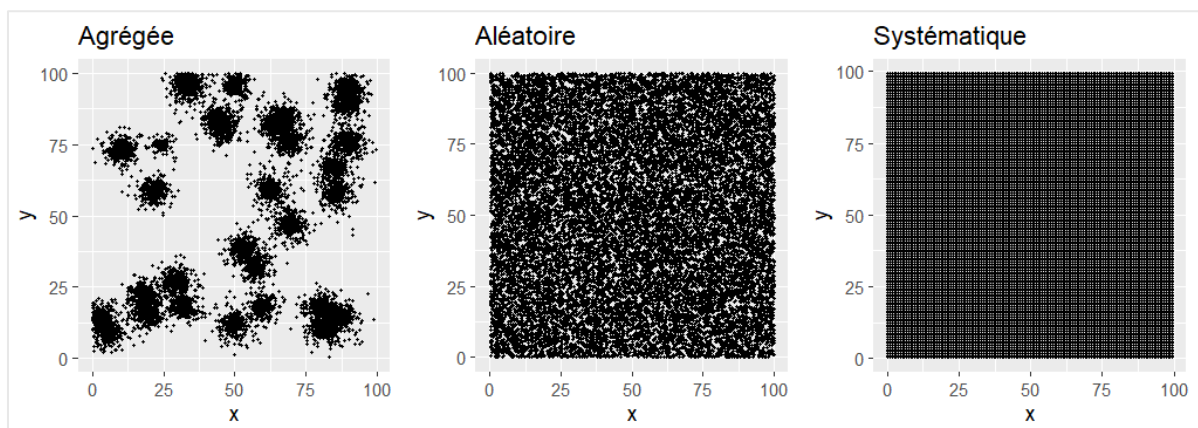
Annexe 6 - Représentations spatiales de peuplements simulés à faible densité (100 tiges/ha) dans des parcelles de 100 × 100 m. La disposition des tiges suit une distribution aléatoire, agrégée ou systématique.



Annexe 7 - Représentations spatiales de peuplements simulés à **moyenne densité (2 000 tiges/ha)** dans des parcelles de 100×100 m. La disposition des tiges suit une distribution aléatoire, agrégée ou systématique.



Annexe 8 - Représentations spatiales de peuplements simulés à **forte densité (20 000 tiges/ha)** dans des parcelles de 100 × 100 m. La disposition des tiges suit une distribution aléatoire, agrégée ou systématique.



Annexe 9 - Moyenne, écart-type, biais et son intervalle de confiance à 95 % (IC 95 %) de l'estimation de la densité des peuplements simulés, obtenus par bootstrap (10 000 fois), selon les méthodes d'échantillonnage et les caractéristiques des peuplements simulés. Les IC 95 % montrant un biais significatif sont **en gras**.

Peuplement simulé		Densité estimée				
Densité	Distribu- tion	Méthode	Moyenne (tiges/ha)	Écart-type (tiges/ha)	Biais (tiges/ha)	IC 95 % du biais (tiges/ha)
Faible (100 tiges/ha)	Agrégée	PCQM	106,847	271,632	6,847	[-100,000 ; 331,578]
		Placettes	114,762	130,290	14,762	[-100,000 ; 364,202]
	Aléatoire	PCQM	113,925	84,505	13,925	[-86,686 ; 185,047]
		Placettes	99,784	47,277	-0,216	[-77,895 ; 98,944]
	Système- tique	PCQM	127,425	79,712	27,425	[-71,400 ; 194,456]
		Placettes	108,343	40,772	8,343	[-55,790 ; 98,944]
	Agrégée	PCQM	692,414	477,631	-1 307,586	[-1 883,809 ; -149,989]
		Placettes	2 160,606	1 897,873	160,606	[-1 867,371 ; 4 963,581]

Moyenne (2 000 tiges/ha)	Aléatoire	PCQM	2 058,570	339,192	58,570	[-534,378 ; 796,971]
		Placettes	2 005,989	219,090	5,989	[-408,451 ; 453,639]
	Systéma- tique	PCQM	2 959,061	98,058	959,061	[776,917 ; 1 148,829]
		Placettes	1 995,542	84,969	-4,458	[-165,297 ; 166,276]
Forte (20 000 tiges/ha)	Agrégée	PCQM	3 150,120	1 536,005	-16 849,880	[-18 879,181 ; -13 002,036]
		Placettes	21 255,967	12 065,346	1 255,967	[-16 640,615 ; 28 945,119]
	Aléatoire	PCQM	19 438,664	2 651,372	-561,336	[-5 090,083 ; 5 220,635]
		Placettes	19 864,988	693,707	-135,012	[-1 498,238 ; 1 221,212]
	Systéma- tique	PCQM	30 073,047	658,121	10 073,047	[8 753,125 ; 11 357,081]
		Placettes	20 000,896	123,426	0,896	[-238,261 ; 248,046]

Annexe 10 - Moyenne, écart-type, biais et son intervalle de confiance à 95 % (IC 95 %) de l'estimation de la croissance annuelle de Hdom des peuplements simulés, obtenus par bootstrap (10 000 répétitions), selon les méthodes d'échantillonnage et les caractéristiques des peuplements simulés (densité et distribution spatiale).

Peuplement simulé		Croissance annuelle de Hdom (cm)				
Densité	Distribution	Méthode	Moyenne (cm)	Écart-type (cm)	Biais (cm)	IC 95% du biais (cm)
Faible	Agrégée	PCQM	2,297	6,503	-2,584	[-4,881 ; 17,260]
		Placettes	2,744	4,905	-2,137	[-4,881 ; 11,698]
		Suivi longitudinal	4,992	1,207	0,111	[-2,611 ; 2,273]
	Aléatoire	PCQM	4,221	7,709	-0,633	[-5,719 ; 20,847]
		Placettes	4,877	5,910	0,024	[-4,854 ; 11,725]
		Suivi longitudinal	4,996	1,020	0,143	[-1,837 ; 2,160]
	Systématique	PCQM	3,004	6,150	-2,288	[-5,292 ; 14,934]
		Placettes	3,552	5,057	-1,740	[-5,292 ; 11,287]
		Suivi longitudinal	4,560	0,946	-0,732	[-2,609 ; 1,168]
Moyenne	Agrégée	PCQM	2,936	9,042	-2,091	[-5,026 ; 32,474]
		Placettes	5,520	7,842	0,494	[-5,026 ; 17,078]
		Suivi longitudinal	5,030	0,536	0,004	[-1,065 ; 1,053]
	Aléatoire	PCQM	5,911	12,995	1,064	[-4,965 ; 45,152]
		Placettes	6,502	8,246	1,655	[-4,848 ; 17,257]
		Suivi longitudinal	4,964	0,247	0,116	[-0,364 ; 0,608]
	Systématique	PCQM	4,775	11,096	-0,148	[-4,924 ; 43,342]
		Placettes	5,021	7,250	0,098	[-4,924 ; 17,181]
		Suivi longitudinal	5,042	0,225	0,118	[-0,328 ; 0,553]
Forte	Agrégée	PCQM	6,419	15,539	1,213	[-5,206 ; 44,794]
		Placettes	8,520	12,182	3,313	[-5,206 ; 33,741]

		Suivi longitudinal	5,054	0,326	-0,153	[-0,798 ; 0,474]
	Aléatoire	PCQM	10,754	19,787	5,488	[-5,266 ; 44,734]
		Placettes	3,740	7,989	-1,526	[-5,266 ; 22,629]
		Suivi longitudinal	5,126	0,220	-0,141	[-0,573 ; 0,300]
	Systématique	PCQM	10,867	20,563	5,542	[-5,325 ; 44,675]
		Placettes	5,403	9,496	0,079	[-5,325 ; 22,570]
		Suivi longitudinal	5,239	0,208	-0,086	[-0,495 ; 0,327]

Annexe 11 – Nombre d'itérations bootstrap ayant une valeur pour les trois méthodes d'estimations de la croissance en hauteur dominante en fonction du peuplement (Nombre initial : 10 000).

Densité	Distribution	Nombre d'itérations
Faible	Agrégée	8 488
	Aléatoire	9 894
	Systématique	9 877
Moyenne	Agrégée	9 997
	Aléatoire	10 000
	Systématique	10 000
Forte	Agrégée	10 000
	Aléatoire	10 000
	Systématique	10 000

Annexe 12 - Tableau récapitulatif des densités absolues et relatives en 2023 et 2024, de leur delta et des taux d'abrouissement des espèces étudiées pour chaque enclos et exclos des douze sites.

Site	Traite- ment	Espèce	Densité absolue en 2023 (tiges/ha)	Densité absolue en 2024 (tiges/ha)	Densité relative en 2023 (%)	Densité relative en 2024 (%)	ΔDensité (tiges/ha)	Taux d' abrouis- sement (%)
1	Exclos	Autres feuillus	0,000	113,220	0,000	1,154	113,220	40,000
		Autres résineux	0,000	401,702	0,000	4,096	401,702	9,091
		Bouleau	127,047	198,741	1,261	2,026	71,694	60,000
		Saule	161,927	327,059	1,607	3,335	165,133	28,571
		Épicéa commun	9 785,036	8 766,743	97,132	89,389	-1 018,293	0,546
	Enclos	Autres feuillus	0,000	210,639	0,000	8,429	210,639	0,000
		Autres résineux	0,000	88,825	0,000	3,555	88,825	0,000
		Bouleau	46,691	267,697	1,943	10,713	221,005	0,000
		Saule	180,062	119,076	7,493	4,765	-60,986	33,333
		Sorbier des oiseleurs	0,000	17,409	0,000	0,697	17,409	100,000
		Épicéa commun	2 176,486	1 795,279	90,565	71,842	-381,207	0,000
2	Exclos	Autres feuillus	87,303	216,936	2,923	5,300	129,633	16,667
		Autres résineux	67,710	509,962	2,267	12,458	442,252	33,333

		Bouleau	419,259	406,832	14,038	9,939	-12,427	72,222
		Saule	313,882	266,947	10,510	6,522	-46,935	25,000
		Sorbier des oiseleurs	145,110	266,396	4,859	6,508	121,286	63,636
		Épicéa commun	1 953,301	2426,290	65,403	59,274	472,989	0,000
	Enclos	Autres feuillus	0,000	557,889	0,000	9,216	557,889	0,000
		Autres résineux	43,483	393,364	0,999	6,498	349,880	0,000
		Bouleau	361,589	524,266	8,305	8,661	162,676	3,571
		Chêne indigène	17,256	18,540	0,396	0,306	1,284	0,000
		Saule	79,776	387,665	1,832	6,404	307,889	0,000
		Sorbier des oiseleurs	0,000	72,247	0,000	1,194	72,247	0,000
		Épicéa commun	3 851,818	4 099,330	88,468	67,721	247,511	2,941
3	Exclos	Autres feuillus	78,234	98,567	21,042	27,435	20,334	75,000
		Bouleau	16,379	28,112	4,405	7,825	11,734	100,000
		Chêne indigène	40,118	23,436	10,790	6,523	-16,682	50,000
		Sorbier des oiseleurs	22,912	44,110	6,163	12,277	21,198	100,000
		Épicéa commun	214,151	165,056	57,600	45,941	-49,095	33,333
	Enclos	Autres feuillus	180,073	290,526	13,142	28,835	110,453	0,000
		Bouleau	82,210	0,000	6,000	0,000	-82,210	0,000
		Chêne indigène	263,368	158,425	19,221	15,724	-104,944	0,000
		Saule	421,284	21,367	30,746	2,121	-399,918	0,000
		Sorbier des oiseleurs	169,387	390,976	12,362	38,804	221,589	0,000
		Épicéa commun	253,886	146,264	18,529	14,517	-107,623	0,000
4	Exclos	Autres feuillus	0,000	35,172	0,000	0,262	35,172	0,000
		Autres résineux	264,434	457,637	1,968	3,410	193,203	8,333
		Bouleau	418,944	508,825	3,117	3,792	89,881	90,000
		Chêne indigène	241,842	204,498	1,800	1,524	-37,344	44,444
		Épicéa commun	12 514,053	12 213,025	93,116	91,012	-301,029	0,556
	Enclos	Autres résineux	132,611	129,744	2,199	1,686	-2,867	0,000
		Bouleau	41,664	45,768	0,691	0,595	4,105	0,000
		Chêne indigène	107,555	127,592	1,783	1,658	20,037	0,000
		Sorbier des oiseleurs	115,464	143,508	1,914	1,865	28,045	0,000
		Épicéa commun	5 634,311	7 248,603	93,413	94,196	1 614,292	0,000
5	Exclos	Autres feuillus	117,478	0,000	7,161	0,000	-117,478	0,000
		Autres résineux	69,343	62,507	4,227	4,313	-6,836	0,000

6		Hêtre	49,713	81,947	3,030	5,654	32,234	75,000
		Saule	0,000	92,400	0,000	6,375	92,400	0,000
		Sorbier des oiseleurs	132,471	119,814	8,075	8,266	-12,657	100,000
		Épicéa commun	1 271,499	1 092,742	77,507	75,392	-178,757	0,000
	Enclos	Autres feuillus	0,000	106,778	0,000	10,508	106,778	0,000
		Autres résineux	65,735	0,000	5,374	0,000	-65,735	0,000
		Bouleau	0,000	51,032	0,000	5,022	51,032	0,000
		Chêne indigène	12,567	0,000	1,027	0,000	-12,567	0,000
		Hêtre	44,631	41,264	3,649	4,061	-3,367	0,000
		Sorbier des oiseleurs	73,279	102,348	5,991	10,072	29,068	0,000
		Épicéa commun	1026,975	714,752	83,959	70,338	-312,223	0,000
	Exclos	Autres feuillus	17,409	77,812	0,256	0,968	60,403	50,000
		Bouleau	0,000	381,208	0,000	4,742	381,208	47,368
		Chêne indigène	99,139	84,541	1,459	1,052	-14,599	42,857
		Hêtre	10,871	10,013	0,160	0,125	-0,858	0,000
		Sorbier des oiseleurs	6 108,699	7 011,613	89,885	87,213	902,913	81,319
		Épicéa commun	560,032	474,437	8,240	5,901	-85,595	0,000
7	Enclos	Autres feuillus	146,214	206,131	2,501	2,475	59,918	0,000
		Bouleau	70,174	237,916	1,200	2,857	167,742	15,385
		Chêne indigène	111,056	137,910	1,899	1,656	26,854	0,000
		Hêtre	105,636	84,911	1,807	1,020	-20,725	0,000
		Sorbier des oiseleurs	4449,705	6962,096	76,104	83,605	2512,391	1,648
		Épicéa commun	964,125	698,377	16,490	8,387	-265,749	3,226
	Exclos	Autres résineux	0,000	54,478	0,000	2,382	54,478	0,000
		Bouleau	65,735	1014,341	3,174	44,352	948,605	54,286
		Chêne indigène	0,000	51,032	0,000	2,231	51,032	100,000
		Saule	0,000	176,391	0,000	7,713	176,391	0,000
		Sorbier des oiseleurs	148,208	249,555	7,156	10,912	101,348	80,000
		Épicéa commun	1 857,038	741,221	89,670	32,410	-1 115,817	0,000
	Enclos	Autres feuillus	0,000	118,967	0,000	2,445	118,967	0,000
		Autres résineux	0,000	125,452	0,000	2,579	125,452	0,000
		Bouleau	308,187	1 539,207	6,089	31,639	1231,020	0,000
		Chêne indigène	28,064	23,146	0,555	0,476	-4,918	0,000
		Saule	0,000	109,776	0,000	2,257	109,776	0,000

		Sorbier des oiseleurs	553,743	678,078	10,941	13,938	124,335	0,000
		Épicéa commun	4 171,300	2 270,228	82,416	46,666	-1 901,072	0,000
8	Exclos	Bouleau	245,650	523,929	18,066	38,662	278,278	23,529
		Sorbier des oiseleurs	93,485	71,692	6,875	5,290	-21,793	80,000
		Épicéa commun	1 020,575	759,535	75,058	56,048	-261,040	0,000
	Enclos	Autres résineux	34,043	0,000	1,753	0,000	-34,043	0,000
		Bouleau	172,370	1 113,180	8,874	42,694	940,810	0,000
		Chêne indigène	18,710	51,881	0,963	1,990	33,171	0,000
		Sorbier des oiseleurs	115,624	152,580	5,953	5,852	36,956	0,000
		Épicéa commun	1 601,676	1 289,718	82,458	49,465	-311,958	1,818
9	Exclos	Autres résineux	0,000	18,372	0,000	0,286	18,372	0,000
		Bouleau	493,929	1 054,567	9,038	16,391	560,638	25,000
		Hêtre	12,758	11,758	0,233	0,183	-1,000	100,000
		Saule	14,002	27,563	0,256	0,428	13,561	0,000
		Sorbier des oiseleurs	276,462	361,969	5,059	5,626	85,507	93,750
		Épicéa commun	4 668,069	4 959,572	85,414	77,086	291,503	0,637
	Enclos	Autres feuillus	0,000	14,814	0,000	0,236	14,814	0,000
		Autres résineux	0,000	58,774	0,000	0,938	58,774	0,000
		Bouleau	594,374	2 297,743	16,281	36,658	1703,369	0,000
		Chêne indigène	76,764	109,643	2,103	1,749	32,879	0,000
		Saule	0,000	184,824	0,000	2,949	184,824	0,000
		Sorbier des oiseleurs	668,350	791,191	18,308	12,623	122,841	0,000
		Épicéa commun	2 311,184	2 811,062	63,309	44,848	499,877	0,000
10	Exclos	Bouleau	306,362	475,469	7,333	9,360	169,106	45,000
		Chêne indigène	256,036	219,622	6,129	4,323	-36,414	83,333
		Saule	0,000	13,154	0,000	0,259	13,154	0,000
		Sorbier des oiseleurs	595,465	1 138,548	14,254	22,413	543,083	50,000
		Épicéa commun	3 019,818	3 233,034	72,285	63,645	213,216	0,000
	Enclos	Bouleau	39,404	94,947	0,736	2,053	55,543	0,000
		Chêne indigène	68,152	172,232	1,273	3,723	104,080	0,000
		Sorbier des oiseleurs	1 215,087	1 351,131	22,687	29,209	136,044	1,923
		Épicéa commun	4 033,216	3 007,405	75,305	65,015	-1 025,811	1,124
11	Exclos	Autres résineux	0,000	584,607	0,000	7,755	584,607	0,000

12		Bouleau	32,190	112,206	0,530	1,489	80,017	80,000
		Chêne indigène	109,442	93,853	1,801	1,245	-15,588	100,000
		Hêtre	120,755	117,237	1,988	1,555	-3,517	33,333
		Sorbier des oiseleurs	147,206	107,347	2,423	1,424	-39,859	100,000
		Épicéa commun	5 665,926	6 523,121	93,258	86,532	857,195	1,389
	Enclos	Autres résineux	25,702	0,000	0,414	0,000	-25,702	0,000
		Bouleau	115,176	276,805	1,856	4,524	161,629	0,000
		Chêne indigène	127,996	110,658	2,063	1,809	-17,339	0,000
		Hêtre	232,168	201,112	3,742	3,287	-31,055	0,000
		Sorbier des oiseleurs	0,000	26,264	0,000	0,429	26,264	0,000
		Épicéa commun	5 704,068	5 503,655	91,925	89,951	-200,414	0,000
12	Exclos	Autres résineux	97,956	51,814	4,619	3,261	-46,142	100,000
		Bouleau	48,318	92,033	2,279	5,792	43,715	100,000
		Chêne indigène	50,243	10,720	2,369	0,675	-39,523	100,000
		Hêtre	1 057,298	868,347	49,858	54,644	-188,951	100,000
		Sorbier des oiseleurs	92,392	134,287	4,357	8,451	41,895	100,000
		Épicéa commun	774,403	431,902	36,518	27,179	-342,501	4,546
	Enclos	Autres résineux	0,000	217,087	0,000	8,642	217,087	0,000
		Bouleau	53,332	173,699	4,025	6,915	120,367	0,000
		Hêtre	0,000	22,009	0,000	0,876	22,009	0,000
		Sorbier des oiseleurs	0,000	106,929	0,000	4,257	106,929	0,000
		Épicéa commun	1 271,614	1 992,381	95,975	79,311	720,766	0,000

Annexe 13 - Tableau récapitulatif des hauteurs dominantes (Hdom) des espèces étudiées en 2023 et 2024 et de leur delta, pour chaque enclos et exclos des douze sites.

Site	Traitement	Espèce	Hdom en 2023 (m)	Hdom en 2024 (m)	ΔHdom (m)
1	Exclos	Autres feuillus	0,000	23,494	23,494
		Autres résineux	0,000	12,500	12,500
		Bouleau	12,500	15,919	3,419
		Épicéa commun	150,000	150,000	0,000
		Saule	12,500	16,891	4,391
	Enclos	Autres feuillus	0,000	47,278	47,278
		Autres résineux	0,000	11,103	11,103
		Bouleau	5,836	102,565	96,729

		Epicéa commun	149,812	150,000	0,188
		Saule	12,500	37,500	25,000
		Sorbier des oiseleurs	0,000	6,528	6,528
2	Exclos	Autres feuillus	10,913	37,500	26,587
		Autres résineux	18,886	33,578	14,692
		Bouleau	12,500	15,763	3,263
		Epicéa commun	62,314	90,384	28,070
		Saule	12,500	18,857	6,357
		Sorbier des oiseleurs	12,500	15,572	3,072
	Enclos	Autres feuillus	0,000	75,000	75,000
		Autres résineux	5,435	12,500	7,065
		Bouleau	23,120	125,000	101,880
		Chêne indigène	6,471	6,952	0,481
		Epicéa commun	100,289	128,991	28,702
		Saule	9,972	82,655	72,683
		Sorbier des oiseleurs	0,000	31,149	31,149
3	Exclos	Autres feuillus	76,063	93,443	17,379
		Bouleau	12,284	18,980	6,696
		Chêne indigène	10,827	17,577	6,750
		Epicéa commun	74,784	75,000	0,216
		Sorbier des oiseleurs	8,592	27,158	18,566
	Enclos	Autres feuillus	57,425	118,210	60,785
		Bouleau	30,829	0,000	-30,829
		Chêne indigène	75,000	52,519	-22,481
		Epicéa commun	88,057	86,873	-1,184
		Saule	75,000	16,025	-58,975
		Sorbier des oiseleurs	46,640	150,000	103,360
4	Exclos	Autres feuillus	0,000	4,397	4,397
		Autres résineux	112,709	125,000	12,291
		Bouleau	120,271	150,000	29,729
		Chêne indigène	75,000	80,962	5,962
		Epicéa commun	141,394	150,000	8,607
	Enclos	Autres résineux	56,242	88,781	32,540
		Bouleau	26,032	134,194	108,162
		Chêne indigène	15,162	67,184	52,022
		Epicéa commun	111,347	125,000	13,653
		Sorbier des oiseleurs	37,500	150,000	112,500

5	Exclos	Autres feuillus	12,500	0,000	-12,500
		Autres résineux	51,623	46,880	-4,743
		Epicéa commun	117,686	106,253	-11,432
		Hêtre	33,454	39,995	6,541
		Saule	0,000	11,550	11,550
		Sorbier des oiseleurs	32,181	37,131	4,950
	Enclos	Autres feuillus	0,000	21,935	21,935
		Autres résineux	12,848	0,000	-12,848
		Bouleau	0,000	6,379	6,379
		Chêne indigène	1,571	0,000	-1,571
		Epicéa commun	99,468	137,954	38,485
		Hêtre	39,195	34,900	-4,295
		Sorbier des oiseleurs	19,762	80,393	60,631
6	Exclos	Autres feuillus	13,057	44,181	31,124
		Bouleau	0,000	54,023	54,023
		Chêne indigène	26,999	73,743	46,744
		Epicéa commun	86,456	87,579	1,123
		Hêtre	8,153	7,510	-0,643
		Sorbier des oiseleurs	150,000	150,000	0,000
	Enclos	Autres feuillus	75,000	125,000	50,000
		Bouleau	8,772	31,642	22,871
		Chêne indigène	55,776	109,818	54,042
		Epicéa commun	89,455	85,082	-4,373
		Hêtre	75,000	106,139	31,139
		Sorbier des oiseleurs	150,000	150,000	0,000
7	Exclos	Autres résineux	0,000	6,810	6,810
		Bouleau	15,778	45,207	29,429
		Chêne indigène	0,000	6,379	6,379
		Epicéa commun	12,500	12,500	0,000
		Saule	0,000	12,500	12,500
		Sorbier des oiseleurs	12,500	33,315	20,815
	Enclos	Autres feuillus	0,000	97,027	97,027
		Autres résineux	0,000	12,500	12,500
		Bouleau	12,500	99,597	87,097
		Chêne indigène	3,508	17,360	13,852
		Epicéa commun	12,500	17,354	4,854
		Saule	0,000	12,500	12,500

		Sorbier des oiseleurs	12,500	146,155	133,655
8	Exclos	Bouleau	68,329	60,656	-7,673
		Epicéa commun	111,934	113,442	1,509
		Sorbier des oiseleurs	64,605	61,671	-2,934
	Enclos	Autres résineux	4,255	0,000	-4,255
		Bouleau	32,449	67,123	34,675
		Chêne indigène	2,339	12,694	10,355
		Epicéa commun	133,165	150,000	16,835
		Sorbier des oiseleurs	94,389	101,365	6,976
9	Exclos	Autres résineux	0,000	2,297	2,297
		Bouleau	150,000	150,000	0,000
		Epicéa commun	150,000	150,000	0,000
		Hêtre	15,948	14,697	-1,250
		Saule	1,750	3,445	1,695
		Sorbier des oiseleurs	137,980	147,589	9,609
	Enclos	Autres feuillus	0,000	5,555	5,555
		Autres résineux	0,000	7,347	7,347
		Bouleau	150,000	150,000	0,000
		Chêne indigène	38,108	74,000	35,893
		Epicéa commun	150,000	150,000	0,000
		Saule	0,000	75,000	75,000
		Sorbier des oiseleurs	150,000	150,000	0,000
10	Exclos	Bouleau	44,516	79,855	35,338
		Chêne indigène	37,500	48,771	11,271
		Epicéa commun	150,000	150,000	0,000
		Saule	0,000	1,644	1,644
		Sorbier des oiseleurs	64,317	75,000	10,683
	Enclos	Bouleau	18,876	32,491	13,615
		Chêne indigène	11,740	37,500	25,760
		Epicéa commun	122,474	127,699	5,225
		Sorbier des oiseleurs	68,481	80,360	11,879
11	Exclos	Autres résineux	0,000	125,000	125,000
		Bouleau	13,216	52,974	39,758
		Chêne indigène	19,902	35,547	15,644
		Epicéa commun	136,327	150,000	13,673
		Hêtre	128,355	129,687	1,333
		Sorbier des oiseleurs	75,000	75,000	0,000

12	Enclos	Autres résineux	19,277	0,000	-19,277
		Bouleau	125,000	150,000	25,000
		Chêne indigène	46,835	77,820	30,985
		Epicéa commun	144,635	150,000	5,365
		Hêtre	150,000	150,000	0,000
		Sorbier des oiseaux	0,000	32,830	32,830
	Exclos	Autres résineux	24,395	6,477	-17,918
		Bouleau	24,045	30,281	6,236
		Chêne indigène	18,841	4,020	-14,821
		Epicéa commun	51,587	75,000	23,413
		Hêtre	75,000	75,000	0,000
		Sorbier des oiseaux	34,647	75,000	40,353
	Enclos	Autres résineux	0,000	12,500	12,500
		Bouleau	31,785	60,044	28,260
		Epicéa commun	75,000	75,000	0,000
		Hêtre	0,000	8,253	8,253
		Sorbier des oiseaux	0,000	75,000	75,000

Annexe 14 - Tableau des taux de recouvrement des espèces herbacées et arbustives, dans les enclos et exclos des douze sites.

Site	Traitement	Espèce	Taux de recouvrement 2023 (%)	Taux de recouvrement 2023 (%)
1	Exclos	Autres arbustes	0,000	0,195
		Autres herbacées	10,703	14,219
		Fougère aigle	9,961	19,375
		Genêt à balais	1,484	1,914
		Molinie	0,508	2,266
		Myrtille	1,719	1,328
		Ronce commune	0,039	0,391
	Enclos	Autres herbacées	9,922	18,594
		Fougère aigle	30,547	45,586
		Genêt à balais	0,977	0,820
		Molinie	0,469	0,469
		Myrtille	0,859	0,664
		Ronce commune	0,195	0,859
2	Exclos	Autres arbustes	0,000	0,078
		Autres herbacées	2,656	11,602

		Fougère aigle	10,742	18,047
		Genêt à balais	1,836	2,383
		Molinie	0,039	0,117
		Myrtille	3,086	2,813
		Ronce commune	0,039	0,273
	Enclos	Autres arbustes	0,039	0,078
		Autres herbacées	3,906	27,617
		Fougère aigle	0,586	1,016
		Genêt à balais	1,914	10,508
		Molinie	0,039	1,211
		Myrtille	1,641	2,422
		Ronce commune	0,117	1,289
3	Exclos	Autres arbustes	0,508	0,273
		Autres herbacées	0,547	11,797
		Fougère aigle	0,000	0,039
		Genêt à balais	1,094	3,672
		Molinie	0,000	0,039
		Ronce commune	68,945	65,898
	Enclos	Autres arbustes	1,172	3,125
		Autres herbacées	0,195	33,203
		Fougère aigle	0,039	0,039
		Genêt à balais	0,469	1,563
		Ronce commune	59,609	60,820
4	Exclos	Autres arbustes	0,586	0,625
		Autres herbacées	12,266	15,859
		Fougère aigle	22,773	40,195
		Genêt à balais	7,773	9,961
		Myrtille	1,328	1,328
		Ronce commune	4,688	6,328
	Enclos	Autres arbustes	0,078	0,664
		Autres herbacées	10,664	18,047
		Fougère aigle	7,539	10,313
		Genêt à balais	4,492	4,844
		Myrtille	0,352	0,078
		Ronce commune	1,914	3,828
5	Exclos	Autres arbustes	0,078	0,195
		Autres herbacées	7,070	9,688
		Fougère aigle	25,547	38,828
		Genêt à balais	0,000	0,273

		Molinie	0,273	0,078
		Myrtille	3,242	3,359
		Ronce commune	0,703	3,242
	Enclos	Autres arbustes	0,078	0,195
		Autres herbacées	1,523	3,438
		Fougère aigle	21,641	30,039
		Genêt à balais	0,078	0,234
		Myrtille	2,344	5,039
		Ronce commune	1,016	4,414
6	Exclos	Autres arbustes	0,820	1,406
		Autres herbacées	22,031	35,625
		Genêt à balais	0,273	2,227
		Myrtille	0,039	0,078
		Ronce commune	7,969	28,555
	Enclos	Autres arbustes	0,352	2,031
		Autres herbacées	15,000	32,500
		Fougère aigle	0,234	0,000
		Genêt à balais	0,273	1,719
		Myrtille	2,031	2,969
		Ronce commune	14,961	39,141
7	Exclos	Autres arbustes	0,078	1,641
		Autres herbacées	2,148	22,617
		Fougère aigle	0,234	0,117
		Genêt à balais	0,391	3,398
		Myrtille	0,000	0,117
		Ronce commune	0,039	0,156
	Enclos	Autres arbustes	0,195	3,555
		Autres herbacées	1,016	13,320
		Genêt à balais	1,563	3,594
		Myrtille	0,039	0,078
		Ronce commune	0,000	0,078
8	Exclos	Autres arbustes	1,367	3,555
		Autres herbacées	2,969	10,977
		Fougère aigle	0,469	3,086
		Genêt à balais	0,000	0,078
		Molinie	0,000	0,586
		Myrtille	31,641	53,047
	Enclos	Autres arbustes	0,664	2,227
		Autres herbacées	1,914	3,281

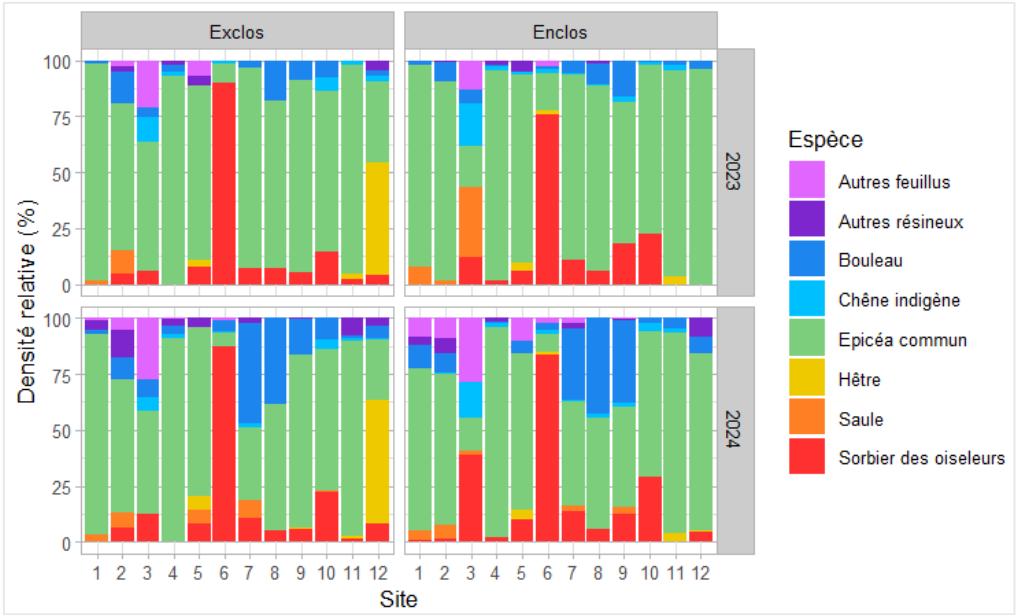
		Fougère aigle	5,703	11,836
		Genêt à balais	0,039	0,078
		Molinie	0,078	0,078
		Myrtille	38,477	60,352
		Ronce commune	0,039	0,000
9	Exclos	Autres arbustes	0,703	1,875
		Autres herbacées	0,859	0,938
		Myrtille	48,359	57,656
		Ronce commune	0,000	0,117
	Enclos	Autres arbustes	0,156	1,680
		Autres herbacées	0,078	0,664
		Genêt à balais	0,000	0,039
		Myrtille	19,492	41,602
		Ronce commune	0,000	0,391
10	Exclos	Autres arbustes	0,156	0,313
		Autres herbacées	2,773	4,453
		Fougère aigle	3,164	8,984
		Genêt à balais	0,078	0,117
		Molinie	2,422	2,656
		Myrtille	37,461	37,070
	Enclos	Autres arbustes	0,352	0,703
		Autres herbacées	4,180	5,078
		Fougère aigle	1,680	9,961
		Genêt à balais	0,000	0,234
		Molinie	3,008	3,398
		Myrtille	34,375	36,875
11	Exclos	Autres arbustes	0,078	0,547
		Autres herbacées	1,641	2,617
		Fougère aigle	0,039	0,000
		Genêt à balais	0,078	0,039
		Myrtille	73,438	74,648
		Ronce commune	0,000	0,078
	Enclos	Autres arbustes	0,430	1,250
		Autres herbacées	0,586	0,938
		Fougère aigle	0,117	0,000
		Genêt à balais	0,000	0,156
		Myrtille	50,352	58,594
		Ronce commune	0,000	0,078
12	Exclos	Autres arbustes	0,039	0,547

		Autres herbacées	0,977	5,352
		Fougère aigle	0,000	0,156
		Genêt à balais	0,000	0,039
		Myrtille	67,070	70,820
		Ronce commune	1,016	7,227
	Enclos	Autres arbustes	0,430	0,469
		Autres herbacées	1,055	3,555
		Fougère aigle	0,000	0,313
		Myrtille	58,359	70,273
		Ronce commune	1,641	9,375

Annexe 15 - Tableau des indices d'abondance relatif (RAI) par espèce d'ongulés pour chaque site (exclos).

Site	RAI (individus/caméra-jour)			
	Cerf	Chevreuril	Sanglier	Autre
1	0,484	0,000	0,195	0,026
2	0,850	0,063	0,400	0,084
3	0,188	0,026	0,000	0,013
4	0,095	0,098	0,000	0,000
5	0,563	0,213	0,158	0,021
6	0,029	0,192	0,000	0,029
7	0,267	0,125	0,128	0,031
8	0,039	0,129	0,000	0,030
9	0,026	0,145	0,003	0,005
10	0,083	0,014	0,057	0,003
11	0,000	0,053	0,061	0,000
12	0,013	0,126	0,003	0,029

Annexe 16 - Graphiques de la densité relative des espèces arborées en exclos/enclos, par site et par année.



Annexe 17 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de Hdom entre 2023 et 2024 ($\Delta Hdom$), en fonction du site s , de l'espèce sp et du traitement e . Les variables explicatives sont le traitement (référence = enclos), les différentes espèces présentes (référence : « autres feuillus »), Hdom en 2023 et le taux d'abrouissement. Pour chaque variable, sont présentés le coefficient estimé, l'intervalle de confiance à 95 % et la p-valeur.

(* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

$$\Delta Hdom_{s,sp,e} = a + b_{Exclos} + c_{sp} + d \cdot Hdom_{2023,s,sp,e} + e \cdot Taux\ d'abrouissement_{s,sp,e} + \varepsilon_{s,sp,e}$$

Coefficient	Estimation	IC 95%	p-valeur
a	1,177	0,737 – 1,616	<0,001 ***
b_{Exclos}	-0,162	-0,507 – 0,183	0,355
c_{Autres résineux}	-0,649	-1,205 – -0,093	0,023 *
c_{Bouleau}	0,093	-0,443 – 0,628	0,733
c_{Chêne indigène}	-0,366	-0,931 – 0,200	0,203
c_{Epicéa commun}	-0,386	-0,980 – 0,208	0,201
c_{Hêtre}	-0,484	-1,157 – 0,189	0,157
c_{Saule}	-0,585	-1,206 – 0,035	0,064
c_{Sorbier des oiseaux}	0,239	-0,326 – 0,803	0,404
d	-0,327	-0,552 – -0,103	0,005 **
e	-0,242	-0,466 – -0,018	0,035 *
Observations	136	R² / R² ajusté	0,251 / 0,191

Annexe 18 - Modèle linéaire multiple de l'évolution de Hdom entre 2023 et 2024 ($\Delta Hdom$), en fonction du site s , de l'espèce sp et du traitement e . Les variables explicatives sont le taux d'abrouissement, les différentes espèces présentes (référence : « autres feuillus »), Hdom en 2023 et le taux d'abrouissement. Pour chaque variable, sont présentés le coefficient estimé, l'intervalle de confiance (IC) à 95 % et la p-valeur.

(* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$)

$$\Delta Hdom_{s,sp,e} = a + b \cdot Taux\ d'abrouissement_{s,sp,e} + c_{sp} + d \cdot Hdom_{2023,s,sp,e} + \varepsilon_{s,sp,e}$$

Coefficient	Estimation	IC 95%	p-valeur
a	1,127	0,701 – 1,553	<0,001 ***
b	-0,311	-0,480 – -0,143	<0,001 ***
c_{Autres résineux}	-0,659	-1,214 – -0,104	0,020 *
c_{Bouleau}	0,120	-0,412 – 0,653	0,655
c_{Chêne indigène}	-0,329	-0,889 – 0,230	0,247
c_{Epicéa commun}	-0,405	-0,997 – 0,188	0,179
c_{Hêtre}	-0,462	-1,133 – 0,209	0,176
c_{Saule}	-0,609	-1,227 – 0,008	0,053
c_{Sorbier des oiseaux}	0,292	-0,261 – 0,844	0,298
d	-0,333	-0,557 – -0,109	0,004 **
Observations	136	R² / R² ajusté	0,245 / 0,191