

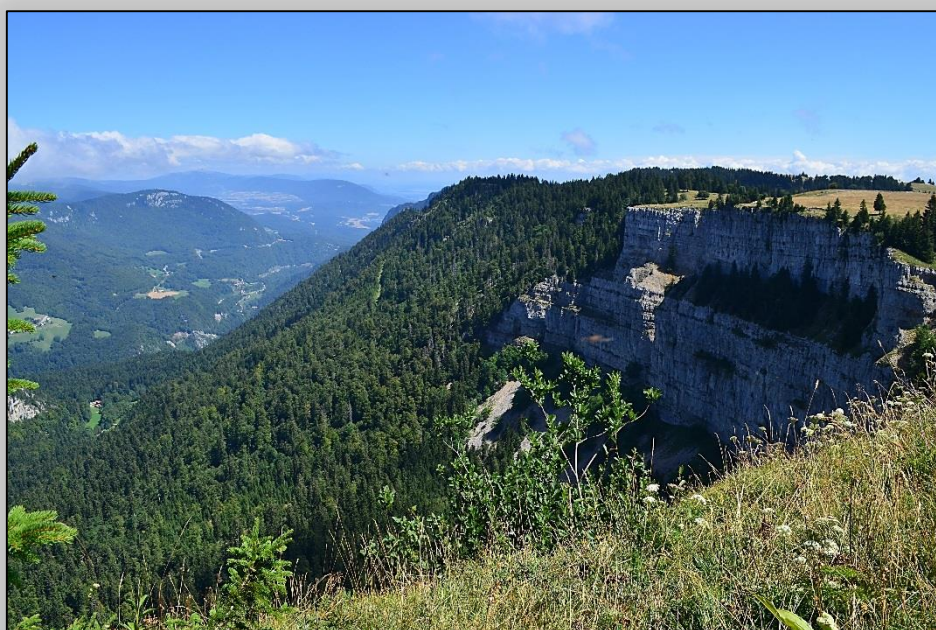
Maîtrise universitaire ès Sciences en biogéosciences
Master of Science in Biogeosciences

Etude du rajeunissement forestier en trouée de la canopée dans la
région du Creux du Van (Jura Suisse).

Camélia Zaïbi

Sous la direction du Prof. Edward Mitchell, Laboratoire de biologie du
sol, UniNe ; Jardin botanique de Neuchâtel, Suisse.

En collaboration avec le Service de la Faune, des Forêts et de la
Nature (SFFN) et le chef du service Dr. Jean-Laurent Pfund.



Camélia Zaïbi

Résumé

Zone d'étude et contexte :

La région du Creux du Van, qui occupe une surface de 3347 ha, est la plus grande réserve naturelle du canton de Neuchâtel (CH). Elle est couverte à 80% de forêts, se compose de 20 milieux différents et abrite de nombreuses espèces protégées. Deux types de réserves y sont présents: les réserves forestières totales (RFT) qui ne subissent aucune intervention sylvicole, et les réserves forestières particulières (RFP), visant à protéger les habitats et les espèces rares. Les autres peuplements forestiers sont traités par des coupes progressives, des coupes en mosaïque ou par jardinage. Après une perturbation naturelle (tempête, éboulement, etc.) ou anthropique (coupes forestières), une trouée se crée dans la canopée, permettant à la lumière d'atteindre le sol. Le changement des conditions écologiques qui en résulte favorise la croissance des jeunes arbres. Cette régénération forestière est le centre de la dynamique écosystémique : elle détermine la composition, la structure et la stabilité des futurs peuplements. De nombreux facteurs freinent toutefois la diversité du recru (arbres < 1.5 m de hauteur) en trouée, comme le gel, les paramètres liés au sol, la compétition pour les ressources, l'abroutissement (consommation de jeunes pousses et de feuilles par le gibier), ou encore les coupes forestières. L'influence de ces facteurs est encore peu connue.

Objectifs :

Le premier objectif de ce travail de master est de mesurer les différentes pressions exercées sur la régénération forestière dans la réserve du Creux du Van, et plus précisément les facteurs écologiques, l'abroutissement et la sylviculture pratiquée. Dans un deuxième temps, ces données sont utilisées pour estimer si les rajeunissements observés aboutiront aux peuplements adultes attendus et déterminer les traitements sylvicoles les plus appropriés pour promouvoir la biodiversité et la naturalité sur le long terme. Telles sont justement les aspirations de la gestion forestière pour l'avenir. Cette recherche a également pour but d'évaluer la pertinence de la mise sous réserve de la région du Creux du Van.

Méthode :

Pour atteindre ces buts, j'ai utilisé les données LIDAR afin d'inventorier toutes les trouées avec une surface entre 25 et 200 m² et une hauteur de canopée inférieure à 2 m en 2010 et supérieure 5 m en 2001. J'ai ensuite retenu les trouées présentes au sein de trois associations forestières, i.e. la hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*), la hêtraie typique à cardamine (*Cardamino-Fagetum*) et la pessière à asplénium (*Asplenio-Piceetum*), et uniquement dans les zones ayant subi des coupes entre 2009 et 2010, dans les RFT et les RFP. Puis, par un échantillonnage aléatoire et stratifié par milieu et par gestion forestière, 52 sites ont été sélectionnés. Sur le terrain, trois types de relevés ont été réalisés à chaque site: un relevé de densité et d'abroutissement des espèces d'arbres sur 10 m² au centre de la trouée, un relevé d'espèces de type phytosociologique sur la surface de la trouée et un relevé phytosociologique dans la forêt à proximité, sur 200 m². Les données ont alors été numérisées et analysées.

Résultats et discussion :

La densité du recru varie entre 3 et 264 arbres sur 10 m², avec une moyenne générale de 45 arbres. Le type de milieu forestier, lié à l'altitude et à la température, suivi de la pente, des proportions de roches et du degré de lumière sont les facteurs les plus fortement corrélés aux variations de rajeunissement dans la région du Creux du Van. La taille de la trouée et le traitement sylvicole ne montrent pas de corrélation significative. Toutefois, les espèces présentes changent légèrement selon le traitement pratiqué. En moyenne, 24% des arbres en trouée ont été abroutis et les espèces les plus touchées sont l'orme, le frêne, le sorbier des oiseleurs, l'érable et le sapin. Aucun des facteurs étudiés n'a pu expliquer pertinemment la distribution des pressions d'abroutissement. Finalement, les rajeunissements forestiers sont composés d'une plus grande proportion de feuillus qu'attendu au sein des milieux étudiés; les résineux, et en particulier le sapin, sont en déclin. Le jardinage semble être le traitement le plus adéquat : il apporte une aussi grande diversité et densité d'arbres que les autres traitements, sans pour autant présenter un abroutissement plus élevé. La situation des RFT étant différente de celle des autres forêts (dans des éboulis et en haute altitude), les comparaisons n'ont pas été possibles. Il serait alors judicieux de les étendre vers les plus basses altitudes et dans un plus grand nombre de milieux, afin d'avoir une meilleure représentativité de la dynamique de régénération naturelle et de pouvoir s'en inspirer dans la gestion forestière.

Mots-clés : Rajeunissement forestier, recru, trouée, abroutissement, Creux du Van, LIDAR, réserve forestière, traitement sylvicole, jardinage, relevé phytosociologique, ReGib, changements climatiques.

Table des matières

Résumé.....	1
1. Introduction et contexte.....	5
1.1 La région du Creux du Van	5
1.1.1 Historique de la réserve	5
1.1.2 Gestion forestière	6
1.1.3 Réserves forestières	7
1.1.4 Traitements sylviculturaux	8
1.2 La régénération des écosystèmes forestiers	9
1.2.1 Régime de perturbations	9
1.2.2 Rajeunissement forestier en trouée	9
1.2.3 Cartographie des trouées	10
1.3 La pression du gibier sur les arbres	11
1.3.1 Alimentation et habitat des ongulés sauvages	12
1.3.2 Dégâts d'abrouissement sur le recru	13
1.4 Les changements climatiques	14
1.4.1 Variations du climat dans le massif du Jura	14
1.4.2 Evolution de la végétation	14
1.5 Synthèse sur la dynamique forestière	15
2. Questions et hypothèses.....	17
3. Matériel et méthodes.....	19
3.1 Les données à disposition	19
3.1.1 Carte des trouées identifiées par LIDAR	19
3.1.2 Données et cartes liées à la gestion forestière du Creux du Van	20
3.1.3 Carte phytosociologique	20
3.2 Les associations forestières étudiées	21
3.2.1 Hêtraie typique à cardamine (<i>Cardamino-Fagetum</i>)	21
3.2.2 Hêtraie à sapin (<i>Abieti-Fagetum</i>)	22
3.2.3 Pessière à asplénium (<i>Asplenio-Piceetum</i>)	22
3.3 Les méthodes d'échantillonnage	23
3.4 Le travail de terrain	24
3.4.1 Démarches préliminaires	24
3.4.2 Relevé phytosociologique en trouée	24
3.4.3 Relevé du recru et de l'abrouissement en trouée	25
3.4.4 Relevé phytosociologique à côté de la trouée	25
3.5 Les données et matrices utilisées pour les analyses statistiques	26
3.5.1 Matrice environnementale	26
3.5.2 Valeurs de Landolt	27
3.5.3 Variables explicatives de l'abrouissement	27

3.6	Les analyses statistiques	27
3.6.1	Exploration des données environnementales	27
3.6.2	Cartes de densité du recru	28
3.6.3	Analyses multivariées sans contrainte (ACP)	28
3.6.4	Analyses multivariées sous contrainte (RDA)	29
3.6.5	Indices de diversité et boxplots	29
3.6.6	Cartes et matrices des taux d'abroutissement	29
3.6.7	Proportions des essences forestières	30
4.	Résultats.....	31
4.1	La densité du rajeunissement forestier en trouée (question 1)	31
4.2	Les facteurs affectant la variation du rajeunissement (questions 2a et 2b)	33
4.2.1	Ensemble des sites d'échantillonnage	34
4.2.2	Hêtraie à sapin	36
4.2.3	Hêtraie typique à cardamine	37
4.2.4	Pessière à asplénium	38
4.3	L'abroutissement (question 3)	40
4.3.1	Pressions d'abroutissement générales	40
4.3.2	Moyennes d'abroutissement par essence forestière	41
4.4	La comparaison des essences entre trouée et canopée (question 4)	44
5.	Discussion.....	45
5.1	La variation du rajeunissement forestier (sur l'ensemble des sites échantillonnés)	45
5.1.1	Densité du rajeunissement	45
5.1.2	Analyse des facteurs influents	45
5.1.3	Taille des trouées	46
5.1.4	Traitements sylvicoles	47
5.2	La variation du rajeunissement forestier par milieu	48
5.2.1	Hêtraie à sapin	48
5.2.2	Hêtraie typique à cardamine	50
5.2.3	Pessière à asplénium	51
5.3	L'abroutissement	52
5.3.1	Pressions d'abroutissement générales	53
5.3.2	Moyennes d'abroutissement par essence forestière	53
5.3.3	Facteurs affectant l'abroutissement	54
5.4	Evaluation de la composition du rajeunissement et regard vers le futur	56
5.4.1	Comparaison entre trouée et forêt environnante	57
5.4.2	Hêtraie à sapin	57
5.4.3	Hêtraie typique à cardamine	58
5.4.4	Pessière à asplénium	59
6.	Conclusion et perspectives.....	61
7.	Remerciements.....	65
8.	Bibliographie.....	67
9.	Annexes.....	71

1. Introduction et contexte

Le sujet de cette étude a été proposé par Service de la Faune, des Forêts et de la Nature (SFFN) auprès du canton de Neuchâtel dans le cadre de l'inscription de la région du Creux du Van à un nouveau périmètre de protection nommé ICOP (Annexe 1). Le canton cherche à y optimiser la gestion forestière dans le but de maintenir la diversité biologique et la naturalité sur le long terme, ainsi que de favoriser la résilience des écosystèmes face aux changements climatiques (Gnaegi & Despland, 2012). Ce travail de master vise à déterminer, en fonction du milieu forestier, les traitements sylvicoles les plus appropriés pour atteindre les objectifs ci-dessus. Il a également pour but d'évaluer la pertinence d'une mise sous réserve du périmètre ICOP. Pour y parvenir, la recherche s'appuie sur trois axes d'analyse: la variation du rajeunissement forestier en trouée de la canopée, les pressions d'abrouissement par les herbivores et la concordance entre le recru et l'association forestière cible.

Par rajeunissement forestier, on entend la phase de régénération des forêts et plus précisément les jeunes arbres présents dans le sous-bois. Le terme recru est employé lorsque ces arbres ont une hauteur < 1,50 m (République et Canton de Neuchâtel, 2001). Le rajeunissement est favorisé dans les trouées principalement en raison de l'arrivée de lumière au sol. Les trouées sont des ouvertures dans la canopée qui se créent par la mort, la chute ou la coupe d'un arbre (McCarthy, 2001; Sénécal, 2011). Toutefois, de nombreux facteurs ont un effet limitant sur le rajeunissement, tels que la qualité du sol ou l'abrouissement. Ce dernier correspond à la consommation de jeunes pousses et de bourgeons par le gibier, ce qui a des conséquences sur le taux de croissance, la qualité du bois et même sur la survie des arbres. Au final, la densité et la diversité du recru sont des paramètres fondamentaux pour la gestion sylvicole. En effet, il a été démontré qu'ils permettent de déterminer la composition et la structure de la future forêt (OFEV, 2010).

Ce travail a une visée prospectrice. Il servira comme base scientifique pour les prochaines recherches et peut-être de recommandation pour la gestion future de cette belle contrée. La suite du chapitre va introduire la zone d'étude et préciser le contexte du sujet.

1.1 La région du Creux du Van

La région du Creux du Van se situe dans le canton de Neuchâtel en Suisse, entre les villages de Noiraigue et de Boudry (Figures 1.1 et 1.2). Elle est d'un grand attrait touristique pour son fameux cirque rocheux et ses gorges formées sur le cours de l'Areuse dans le Val de Travers. C'est également la plus grande réserve naturelle du canton; elle occupe actuellement une surface de 3347 ha, sur un terrain au relief très accidenté allant de 460m à 1465m d'altitude (ICOP, 2004).



Figure 1.1 : Localisation de la région du Creux du Van en Suisse.

1.1.1 Historique de la réserve

L'historique de cette réserve débute en 1876, avec l'achat d'une grande zone d'éboulis au pied du cirque rocheux par le Club Jurassien. Celui-ci en fait la première réserve naturelle de Suisse, avec pour but la préservation de la nature à l'état sauvage. Les autres surfaces forestières restent aux mains de privés, préférant l'exploitation intensive à la protection des sols. Après 1883 et l'adoption de la nouvelle loi forestière cantonale, l'Etat rachète plusieurs forêts et s'occupe du reboisement systématique, ainsi que de la protection de certaines espèces menacées (ICOP, 2004). Par l'arrêté de 1960, la création de la réserve neuchâteloise est formalisée et la chasse interdite. Trois grandes étapes sont instaurées au cours des années 1970 : la mise en place d'un district franc fédéral au sein du

périmètre, l'agrandissement de la zone de réserve et l'inscription de la réserve à l'inventaire fédéral des paysages, sites et monuments naturels d'importance nationale (IFP). Finalement, en 2005, la région du Creux du Van et des gorges de l'Areuse est inscrite à l'inventaire cantonal des objets que l'Etat entend mettre sous protection, abrégé ICOP dans le texte (Gnaegi & Despland, 2012). Elle est présentée sur la carte de la Figure 1.2.

La réserve naturelle est caractérisée par une grande diversité de paysages, de milieux de végétation et d'animaux sauvages, qui est liée à une géologie et topographie très contrastées. Les zones de forêt occupent 80% de l'espace et sont composées de 20 milieux différents dont une grande proportion de milieux rares au niveau cantonal, ainsi que de flore et faune menacées. C'est pourquoi la protection de ces espaces prime sur l'apport économique (Gnaegi & Despland, 2012).

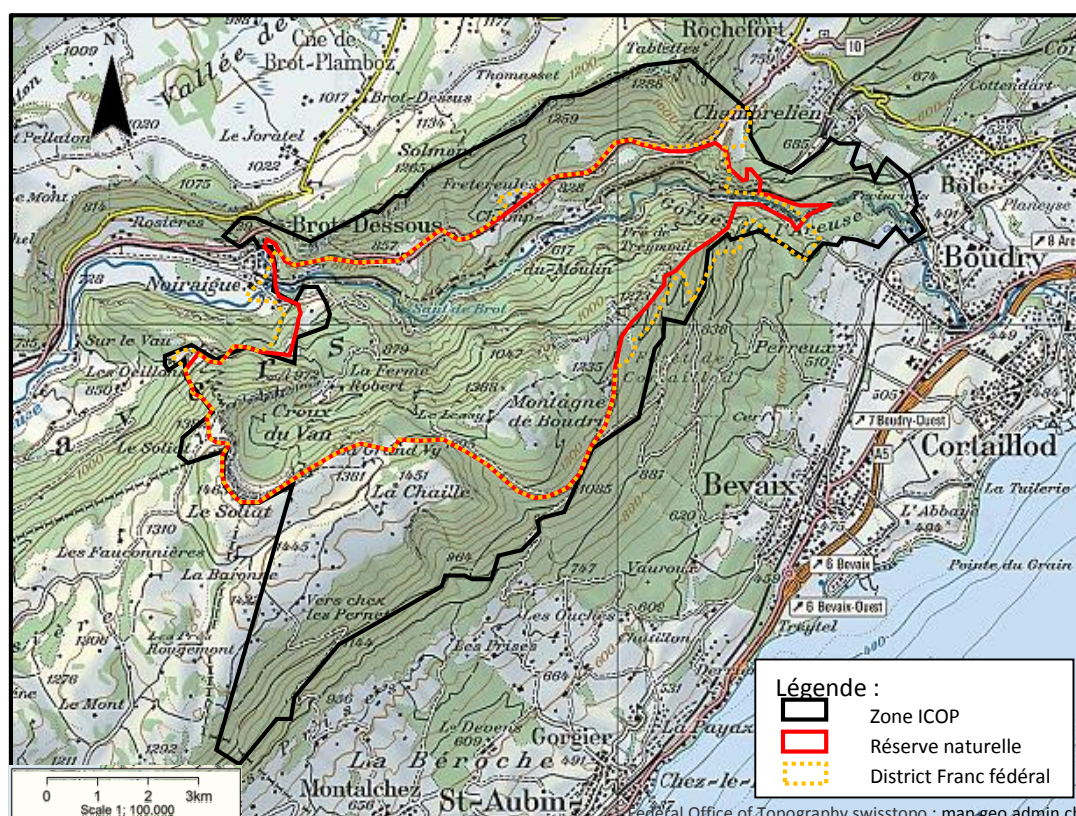


Figure 1.2 : Région du Creux du Van dans le canton de Neuchâtel, Suisse. Sont illustrés le périmètre ICOP (inventaire cantonal des objets que l'Etat entend mettre sous protection), la réserve naturelle et le district franc fédéral où la chasse est interdite.

1.1.2 Gestion forestière

La gestion forestière pratiquée au Creux du Van se fonde sur la loi cantonale sur les forêts (LCFo) de 1996, qui énonce certaines pratiques sylviculturales à suivre. Elle cherche à être proche de la nature, durable, et à obtenir des peuplements multifonctionnels. Le terme multifonctionnel signifie que chaque unité d'aménagement forestière (aussi nommée division) doit être capable d'assumer quatre fonctions de base: économique, protectrice, sociale et de maintien de la biodiversité (République et Canton de Neuchâtel, 2001). Les cartes des Annexes 4-7 illustrent la distribution de ces fonctions.

La fonction économique est liée à la production ligneuse; elle est inférieure à la moyenne du canton, mais permet tout de même de soutenir l'entretien forestier général. Les forêts protectrices ont pour objectif de limiter l'ampleur des événements de chutes de pierres, de glissements de terrain ou d'inondations, ainsi que de restreindre leur impact sur les infrastructures. Elles se situent dans les milieux accidentés, en bas de pente ou en zone alluviale. L'aspect social correspond à l'accueil

touristique; il comprend les chemins pédestres et les établissements hôteliers. Finalement, la fonction de maintien de la biodiversité a pour but la préservation des milieux et des espèces d'importance nationale, cantonale et communale. C'est une préoccupation majeure de la stratégie forestière; elle est considérée comme importante à supérieure dans plus de 90% des forêts de la région du Creux du Van (Gnaegi & Despland, 2012). On peut mentionner en exemple d'association rare la Pessière à Toefide (*Tofieldio-Piceetum*), se situant en bas du cirque rocheux dans les éboulis grossiers. Elle est composée d'épicéas nains, de quelques bouleaux et d'un recouvrement presque continu de mousses, y compris de sphaignes. Il a été démontré qu'elle se développe sur un pergélisol permanent de 20 m d'épaisseur. Ce dernier résulterait du microclimat froid et humide qui y règne, mais surtout d'un système de ventilation particulier à l'éboulis (Delaloye & Reynard, 2001).

1.1.3 Réserves forestières

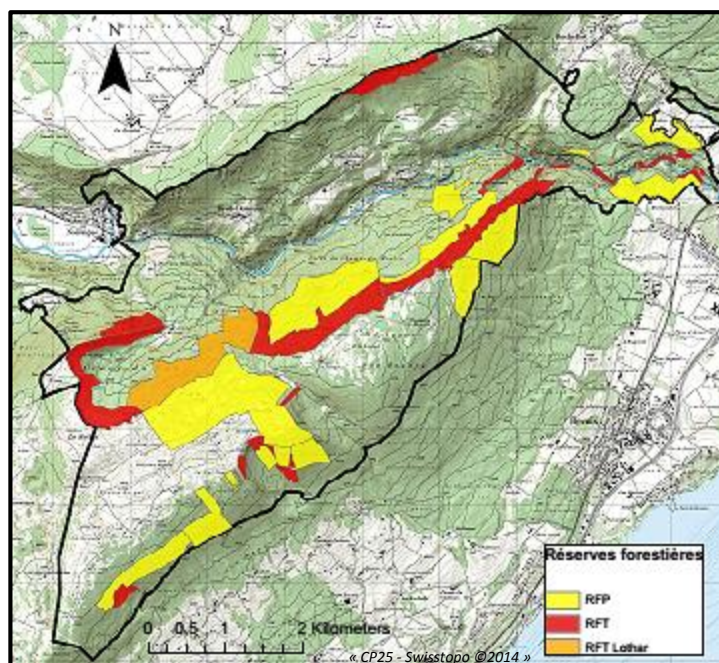


Figure 1.3 : Réserves forestières dans le périmètre ICOP du Creux du Van, Neuchâtel, Suisse. RFP=réserves forestières particulières, RFT=réserves totales, RFT Lothar= réserves totales créées après la tempête Lothar de 1999.

Les fonctions décrites ci-dessus permettent de définir des réserves forestières. Deux types de réserves sont présentes dans le périmètre ICOP : les réserves forestières totales (abrégiées RFT dans le texte) et les réserves à intervention particulière RFP (Figure 1.3). La caractéristique principale des RFT est l'absence d'intervention sylvicole, ce qui laisse les écosystèmes suivre une dynamique totalement naturelle (Service des Forêts, 2003). Elles occupent une surface de 300 ha pour le moment. La RFT Lothar se différencie des autres par sa mise en place après la tempête de 1999 ; aucune intervention n'y a été pratiquée depuis. De nombreux arbres avaient été déracinés et la végétation actuelle est au stade de fourré (< 5 m de hauteur).

Les réserves forestières particulières (RFP) recouvrent quant à elles une surface de 414 ha (Figure 1.3). La sylviculture pratiquée permet d'y préserver des associations phytosociologiques rares et de maintenir ou revitaliser des habitats favorables aux espèces floristiques et faunistiques menacées (Service des Forêts, 2003). Parmi les espèces animales à protéger la plus emblématique est le Grand Tétras (Figure 1.4). Sa population a subi un effondrement de masse au cours des 30 dernières années. Il est lié au dérangement humain, aux dessertes forestières, à la fragmentation du paysage et surtout au vieillissement et à la fermeture des forêts. Des traitements sylvicoles spécifiques visent à favoriser la survie de cet animal. En créant d'importantes éclaircies dans la canopée et en laissant une grande proportion de bois mort au sol, on espère lui faciliter l'accès au sous-bois pour se nourrir et nicher (Mulhauser & Junod, 2006).



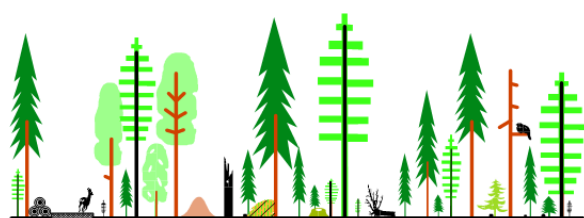
<http://www.arcinfo.ch/fr/regions/canton-de-neuchatel/>

Figure 1.4 : Grand Tétras, espèce emblématique à protéger dans la région du Creux du Van.

1.1.4 Traitements sylviculturaux

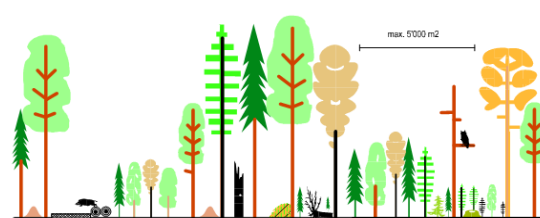
Les traitements sylvicoles pratiqués dans les divisions forestières dépendent des fonctions prioritaires, et par conséquent de la présence et du type de réserve forestière. Ils sont aussi influencés par la structure verticale et horizontale du peuplement désirée sur le long terme, par les espèces à favoriser et par la topographie. On peut énumérer quatre traitements différents dans la zone ICOP : le jardinage, la coupe en mosaïque, la coupe progressive et la gestion extensive (République et Canton de Neuchâtel, 2001).

Le jardinage a pour but de maintenir un peuplement d'arbres ou de petits groupes d'arbres de tous âges en permanence. Les coupes s'effectuent sur de petites surfaces afin de conserver l'aspect général de la forêt et permettre une régénération naturelle et continue. Il y a le jardinage pied par pied qui crée des surfaces de coupe $< 250 \text{ m}^2$ (Figure 1.5) et le jardinage par groupe, avec des ouvertures jusqu'à 1000 m^2 . Comme la récolte du bois est disséminée, cette technique ne peut se faire qu'en présence d'une bonne desserte et d'une déclivité pas trop forte (République et Canton de Neuchâtel, 2001).



(République et Canton de Neuchâtel, 2001)

Figure 1.5 : Jardinage pied par pied. Type de coupe forestière emblématique du canton de Neuchâtel, créant des trouées $< 250 \text{ m}^2$.

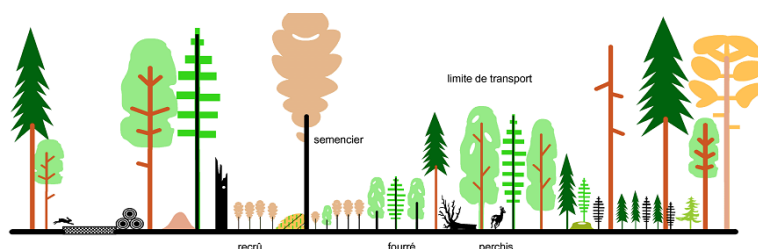


(République et Canton de Neuchâtel, 2001)

Figure 1.6 : Coupe irrégulière en mosaïque, où la surface de la trouée peut atteindre 5000 m^2 .

La coupe irrégulière en mosaïque crée de plus grandes ouvertures, pouvant atteindre 5000 m^2 . Elle génère un patchwork irrégulier de peuplements d'âges différents (Figure 1.6). La structure de la forêt qui en découle est hétérogène. La récolte est plus concentrée qu'en jardinage, mais nécessite tout de même de bonnes pistes pour les camions. C'est une technique plus facile et plus rentable.

La coupe progressive produit des peuplements par ordre d'âge croissant dans l'espace (Figure 1.7). Le rajeunissement commence sur les limites de transport du bois, qui sont souvent liées aux limites topographiques. L'ouverture est agrandie au cours des années pour permettre la succession de recrues (jeunes arbres $< 1.5 \text{ m}$ de hauteur), fourrés (arbres de 1.5 à 5 m), puis de perchis (arbres $< 5 \text{ m}$ et de diamètre $> 20 \text{ cm}$). La majorité des jeunes peuplements ont une surface $> 5000 \text{ m}^2$. Les coupes progressives sont favorisées dans les divisions en pente, d'accès difficile (République et Canton de Neuchâtel, 2001).



(République et Canton de Neuchâtel, 2001)

Figure 1.7 : Coupe progressive, créant des trouées pouvant dépasser 5000 m^2 .

Le dernier traitement est nommé la gestion extensive ; aucune intervention sylvicole n'y est pratiquée. La gestion extensive caractérise donc les réserves totales (RFT). Les forêts sont laissées à leur dynamique naturelle et servent d'inspiration pour la sylviculture proche de la nature.

1.2 La régénération des écosystèmes forestiers

La biodiversité est le résultat d'une bonne dynamique de régénération des écosystèmes. « La régénération naturelle est la capacité d'un milieu, le plus souvent forestier, à se reconstituer sans intervention extérieure suite à une perturbation » (Futura Science, 2015). Le renouvellement des arbres qui en découle définit la composition et la structure des futurs peuplements, ainsi que leur résilience face aux changements climatiques.

1.2.1 Régime de perturbations

Les perturbations sont des événements soudains, qui peuvent être tant anthropiques que naturels, dramatiques que subtils. Ils ont des origines diverses : mort d'un arbre, tempête, feu, glissement de terrain, maladie, coupe d'arbres, etc. Ils entraînent l'ouverture de trouées dans la canopée, dans lesquelles l'ensoleillement au sol augmente (Runkle, 1985; Yamamoto, 2000 - Figure 1.8).

La dynamique des trouées conditionne les étapes de développement et la succession des peuplements. En effet, quatre étapes de développement peuvent se distinguer : la naissance des arbres, la croissance, la sénescence et la mort. Des arbres meurent sous l'action de perturbations, une trouée se forme et de nouveaux arbres peuvent pousser (Figure 1.9). La découverte de ce régime et de son importance est attribuée à A.S. Watt (1947). Les recherches liées au rajeunissement ont débuté seulement dans les années 1970 (Sénécal, 2011).



Camélia Zaïbi

Figure 1.8 : Ouverture de la canopée dans la région du Creux du Van, liée à une coupe forestière de type jardinage.



Camélia Zaïbi

Figure 1.9: Trouée créée par une coupe forestière, favorisant la régénération naturelle des arbres au sol.

1.2.2 Rajeunissement forestier en trouée

La disponibilité en lumière n'est pas le seul changement apparaissant dès l'ouverture d'une trouée ; des variations de température, d'humidité et de disponibilité en nutriments se font aussi remarquer. Le microclimat engendré dépend de la taille de la trouée et de la quantité de soleil parvenant au sol, ainsi que de facteurs stationnels tels que l'altitude et l'exposition. Ce microclimat favorise la régénération des plantes et de la majorité des espèces ligneuses (Figure 1.9). Il a été montré qu'une trouée de plus grande taille engendre une diversité plus haute, mais aussi une augmentation du nombre d'arbres, du taux de croissance et du diamètre des troncs (Degen, Devillez, & Jacquemart, 2005; Runkle, 1982; Sénécal, 2011; Vepakomma, St-Onge, & Kneeshaw, 2008). Cependant, le succès d'établissement des essences forestières (=espèces d'arbres dans le langage forestier) ne dépend pas que des facteurs climatiques. Il faut prendre en compte la géologie, les sols, le type de peuplement forestier et la compétition. Dans une hêtraie de basse altitude par exemple, on trouvera difficilement

des espèces comme le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*): celui-ci pousse préférentiellement en altitude et dans les forêts d'épicéas (Delarze & Gonseth, 2008).

L'aspect de concurrence pour les ressources limitantes est important tout au long de la croissance des arbres en trouée. Il se produit entre toutes les espèces végétales. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) est connu pour être très compétitif ; il peut recouvrir de grandes surfaces et empêcher ou limiter la croissance des autres espèces herbacées et ligneuses. D'ailleurs, comme l'ont découvert Madsen and Larsen (1997), son succès de régénération est peu influencé par la densité de plantes au sol . Par contre, les espèces plus héliophiles que le hêtre, telles que l'alisier blanc (*Sorbus aria*) ou le frêne (*Fraxinus excelsior*) sont plus affectées par les conditions ombragées engendrées par les autres espèces (Dupérat & Polese, 2008). Il existe aussi des arbres complémentaires utilisant un stratège d'alternance. En effet, l'épicéa (*Picea abies*) croît par exemple préférentiellement sous les sapins (*Abies alba*) et vice versa, malgré des tolérances écologiques différentes (le sapin est plus thermophile (J. P. Schütz, 1997).

En plus de la compétition et des aléas climatiques, le taux de croissance et de survie des jeunes arbres est fortement influencé par le gibier sauvage (OFEV, 2010); Schneider (2008a). C'est une thématique centrale dans cette recherche ; elle est abordée dans la section 1.3.

1.2.3 Cartographie des trouées

Les recherches portant sur les trouées ont la plupart du temps comme objectif d'étudier le régime de perturbation, la dynamique forestière, ou encore le rajeunissement. Elles se concentrent sur les trouées biologiques, non édaphiques et spécifient que l'ouverture dans la canopée doit être créée par la chute d'un ou plusieurs arbres (Barden, 1989; Vepakomma et al., 2008). Les ouvertures édaphiques ne sont pas liées au système des perturbations ; elles résultent des facteurs de sol qui empêchent la croissance des arbres (Sénécal, 2011).

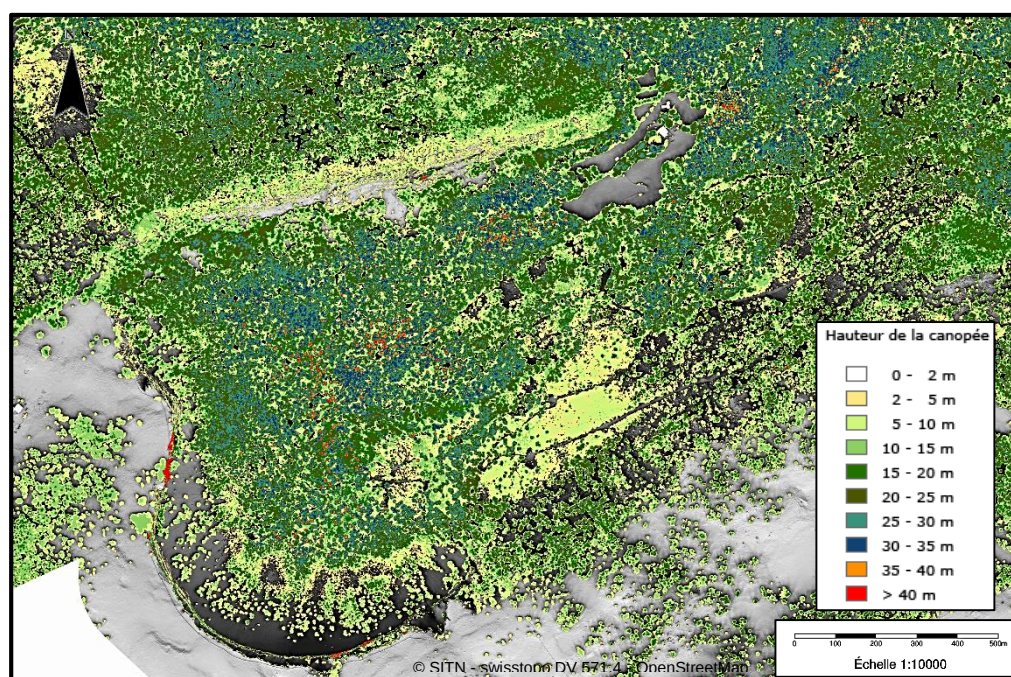


Figure 1.10 : Modèle numérique de hauteur de canopée (MNC) du Creux du Van, canton de Neuchâtel. Les données proviennent des relevés LIDAR de 2010.

Le repérage et l'étude des trouées dans les forêts peuvent être effectués par différentes méthodes de cartographie : la cartographie par relevés sur le terrain (Piney, 2010; Runkle, 1982), la cartographie à partir de l'historique de la station (tempêtes, coupes forestières) et finalement la cartographie par télédétection. Cette dernière approche s'est développée avec l'avancée technologique au niveau des données images et des outils de traitements. Elle comprend la télédétection par Light Detection and Ranging (LIDAR). Ce système LIDAR utilise le temps de parcours d'une émission laser entre le Lida aéroporté et le sol pour déterminer la distance entre les deux (Sénécal, 2011; SITN, 2010). Il ne nécessite ni de repérage sur le terrain ni d'interpolation. Il a été démontré que c'est la méthode la plus précise et la plus rapide pour créer des modèles de hauteur de canopée MNC (Gaulton & Malthus, 2010 - Figure 1.10).

Lors de relevés altimétriques LIDAR, jusqu'à 200'000 impulsions lasers peuvent être enregistrées à chaque seconde. Elles sont alors traitées et filtrées de manière à créer un fichier de coordonnées répertoriant les intensités, qui, au final, produit deux modèles de terrain. Le premier est un modèle numérique de terrain (MNT) présentant les données altitudinales, et le deuxième un modèle numérique de surface (MNS) qui correspond à l'altitude du sommet des objets au-dessus du sol (SITN, 2010). La différence entre ces deux génère le modèle numérique de canopée (MNC) avec les classes de hauteur de la végétation (Figure 1.10). La hauteur maximale de la végétation dans la définition d'une trouée varie selon les recherches effectuées. Elle peut être de 5 m et entourée d'une végétation de hauteur supérieure à 10 m (Vepakomma et al., 2008) ou encore inférieure à 15 m pour Piney (2010). Il est toutefois nécessaire de comparer les MNC d'années différentes afin de repérer les trouées biologiques et non édaphiques.

1.3 La pression du gibier sur les arbres

Après la germination des graines, le gibier devient une menace importante pour la croissance et la survie des jeunes arbres. L'influence du gibier sur la dynamique forestière a été mise en avant dans plusieurs recherches telles que celles de Gill (2006), Kuijper et al. (2009) ou dans les projets ReGib de 1993, 2001 et 2008 (Schneider, 2014). Le rapport de l'OFEV (2010) : « Forêt et gibier, notions de base pratique » réunit l'ensemble des connaissances actuelles dans ce domaine en Suisse. Les conséquences sur les forêts sont d'autant plus importantes que les grands prédateurs, i.e. ours, loup, lynx ont quasiment tous disparu de la région. Seule la chasse permet alors la régulation des effectifs de gibiers. C'est une problématique de grand intérêt, car elle est liée à la régénération des écosystèmes forestiers et par conséquent à la gestion sylvicole.

Par gibier, on entend les mammifères ongulés sauvages présents dans les forêts du Jura, comme le sanglier, le cerf, le chevreuil, le chamois et le bouquetin. Différents impacts sur la végétation se font remarquer : l'écorçage (rongement de l'écorce par le cerf), la frayure (frottement des bois du chevreuil ou du cerf contre les arbres pour en enlever le velours), le piétinement et finalement l'abroustissement. L'abroustissement est la consommation de bourgeons, de feuilles, de jeunes pousses et de plantules par les ongulés sauvages dans un but alimentaire (OFEV, 2010). Il concerne les populations de chevreuils, de cerfs, de chamois et de bouquetins. C'est l'impact le plus important sur le rajeunissement forestier. Il varie en fonction de l'espèce animale, de son alimentation, de la saison, de son lieu de vie, de la végétation présente, de la densité des forêts et du type de traitement sylvicole (Schneider, 2008a).

1.3.1 Alimentation et habitat des ongulés sauvages

Les préférences de nourriture du gibier, par l'abroustissement, vont influencer de manière négative certaines espèces végétales, dont certains arbres. Ce sous-chapitre est ainsi consacré à la description des différentes espèces d'ongulés présentes dans le Jura et leur régime alimentaire.

Le chamois, qui était au bord de l'extinction au début du 20^{ème} siècle a été réintroduit dans la région du Creux du Van dans les années 1950. Sa population en 2009 dans le canton de Neuchâtel comptait 300 individus (Schneider, 2008a). C'est un herbivore à régime mixte, entre folivore (mangeur de feuilles et de plantes herbacées) et graminivore (mangeur de graminées, donc d'herbes). Cette caractéristique signifie qu'il broute et rumine plus longtemps et plus intensément que les folivores pures mais moins souvent. Il apprécie les terrains accidentés et rocheux ; on ne le trouve donc que très rarement dans la partie inférieure du Val de Travers. Il se déplace entre forêt, pentes rocheuses et pelouses/pâturages au rythme des saisons. L'été, il consomme préférentiellement des herbes et l'hiver, des espèces ligneuses et autres plantes au-dessus de la couche neigeuse (OFEV, 2010).

L'effectif de la population du chevreuil est bien plus élevé que celui du chamois ; il atteignait un millier d'individus en 2009 (Schneider, 2008a). Le chevreuil est un folivore pur, son alimentation peut comprendre jusqu'à 80% d'espèces ligneuses et semi-ligneuses (Figure 1.11). C'est un animal forestier qui s'adapte aussi très bien aux plaines. Il a besoin d'une grande diversité de biotopes pour vivre, d'où son attrait particulier pour les lisières (Saïd, Servanty, Pellerin, Guillon, & Van Laere, 2005).



Figure 1.11 : Chevreuil en trouée. Ongulé le plus répandu dans la région du Creux du Van.

En ce qui concerne les cerfs, leur nombre est réduit dans la région du Creux du Van, où seuls quelques individus auraient été observés en 2008. Toutefois, selon le projet franco-suisse Interreg IIIA (2008) leur population est en augmentation. C'est une espèce à régime mixte comme le chamois, avec une plus forte tendance vers le régime graminivore. Il peut consommer jusqu'à 20 kg de matière végétale par jour, mais son effectif n'est considéré pas assez élevé pour affecter le rajeunissement (OFEV, 2010).

Les bouquetins ont été introduits entre 1965 et 1970 dans le canton de Neuchâtel ; leur population était d'une vingtaine d'individus en 2004 dans la région du Creux du Van. Cet animal peut se rencontrer partout dans le périmètre, mais comme il a besoin de rochers il fréquente principalement le cirque rocheux et le Dos d'Ane. Son alimentation est très similaire à celle du chamois. Il se nourrit sur les falaises, dans les pâturages et en forêt (Schneider, 2014).

La structure de la forêt influence fortement le comportement et la distribution des ongulés dans l'espace. Le besoin de couvert (protection visuelle) et de protection climatique les attirent, par exemple, vers les zones où le couvert boisé est dense. Le gibier est craintif, particulièrement vis-à-vis de l'homme. La majorité des grands prédateurs ayant été éliminés au cours des derniers siècles, l'homme est devenu leur plus grande menace. Les animaux ont alors tendance à rester éloignés des routes, des villages ou des infrastructures pour touristes. Seuls les bouquetins ont appris à accepter la présence de l'homme ; on peut les observer presque constamment en haut des falaises du cirque rocheux. En période de chasse, entre les mois de septembre et de décembre, le gibier se réfugie durant la journée dans la réserve naturelle où il n'a aucun risque d'être tiré (OFEV, 2010).

1.3.2 Dégâts d'abrouissement sur le recru

Les quatre ongulés sauvages (chamois, chevreuil, cerf et bouquetin) ont les mêmes préférences de nourriture parmi les espèces ligneuses. D'après la synthèse de l'OFEV sur la forêt et le gibier (2010), les essences préférées sont l'if (*Taxus baccata*), le sapin blanc (*Abies alba*), l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le charme (*Carpinus betulus*), le robinier (*Robinia pseudoacacia*), l'orme (*Ulmus glabra*), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) et les saules (*Salix* sp.). L'épicéa (*Picea abies*), l'aulne (*Alnus* sp.) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) sont en revanche moins fréquemment broutés. Toutefois, la sélection dépend du type d'habitat, de la disponibilité des espèces, de leur qualité nutritive et de la saison (Moser, Schütz, & Hindenlang, 2006). En printemps et en été, ils privilégient les arbres à feuilles caduques, alors qu'en automne et en hiver ils se contentent des résineux à aiguilles persistantes, moins riches en nutriments. Le choix varie encore considérablement selon la forme et la hauteur des arbres. Ceux-ci sont généralement abroustés entre 10 et 130 cm de haut (Figure 1.12 – 1.14), les branches supérieures étant plus difficiles d'accès (OFEV, 2010).



Pascal Junod, SFFN

Figure 1.12 : Jeune sapin abrousti, avec plusieurs branches endommagées.



(OFEV, 2010)

Figure 1.13 : Jeune sapin abrousti, avec un rameau latéral rallongé.



Camélia Zaïbi

Figure 1.14 : Jeune hêtre fortement abrousti, ayant pris la forme d'un bonzaï.

Ce sont les pousses et bourgeons finaux qui sont consommés par les ongulés. L'arbre répond de différentes manières, par ex. en développant plusieurs rameaux finaux au lieu d'un seul (Figure 1.12) ou en rallongeant un rameau latéral (Figure 1.13). Les conséquences à ces réactions s'observent sur le taux de croissance et la qualité du bois, mais elles dépendent beaucoup des conditions climatiques et de l'importance de l'abroustissement. Dans les cas d'abroustissement répétitif, l'arbre risque de prendre une forme de bonzaï et rester de petite taille (Figure 1.14). Lors de la récolte le bois tend en général à être de moins bonne qualité après avoir subi un stress par le gibier. Un abroustissement très fort et répété entraîne même le dépérissement complet de l'arbre (OFEV, 2010).

Ainsi, sur le long terme, les dégâts d'abroustissement risquent de ralentir la croissance du rajeunissement, de diminuer le nombre d'arbres et de modifier la composition des essences des forêts (OFEV, 2010). Quelques études ont été effectuées sur l'abroustissement dans les forêts suisses, comme celles de Kupferschmid, Wasem, and Bugmann (2014) sur la réaction du sapin à l'abroustissement ou celles de ReGib, mais très peu se sont focalisées sur les trouées, ce qui rend les comparaisons difficiles. Le taux d'abroustissement en fonction de l'ouverture pratiquée par les coupes doit être connu pour permettre l'adaptation de la gestion forestière par la suite et permettre aux forêts de remplir toutes leurs fonctions.

1.4 Les changements climatiques

La majeure partie de la communauté scientifique a reconnu à présent que le climat global est en train de se réchauffer sous l'influence des activités humaines et particulièrement des émissions de gaz à effet de serre. L'étude des changements climatiques et leur impact sur la flore est un sujet récurrent ces dernières décennies. De nombreuses recherches ont été réalisées afin de comprendre et de prédire la distribution future des espèces dans l'espace. La composition, la structure et la diversité des écosystèmes forestiers sont affectées (Bouteloup, 2010; Vittoz et al., 2011).

1.4.1 Variations du climat dans le massif du Jura

Selon le rapport de MétéoSuisse, la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère est de 35% supérieure à la concentration pré-industrielle, la température moyenne annuelle dans le Jura a subi une hausse de 1°C ces 100 dernières années, davantage d'événements climatiques extrêmes se produisent et les précipitations en hiver ont augmenté de 20% (Crocchi-Maspoli, Scerrero, Schlegel, & Zubler, 2014). L'IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) a produit différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre afin de modéliser le système climatique futur. Le scénario modéré A1B prévoit une augmentation des gaz jusqu'en 2050, puis un déclin jusqu'en 2100. La température augmenterait dans le Jura entre 1.1 et 3.5°C d'ici 2060 et les précipitations pourraient diminuer de 9 à 15%. Le nombre de jours d'été (dans les régions de faible altitude) passerait de 45 à 70, le nombre de jours de gel de 75 à 20-40, la durée de la période de végétation augmenterait de 40 jours et le nombre de jours de neige baisserait de 40 à 50% (Crocchi-Maspoli et al., 2014).

1.4.2 Evolution de la végétation

La question de l'évolution de la végétation avec les changements climatiques est au centre des préoccupations. Pouvons-nous déjà distinguer des répercussions sur la répartition des espèces? Auront-elles le temps de s'adapter?

La montée en altitude des plantes dans la chaîne des Alpes et le massif du Jura a déjà été démontrée; les limites de distribution et la composition des forêts commencent à changer (Forum Biodiversité Suisse, 2007; Lenoir, Gegout, Dupouey, Bert, & Svenning, 2010; ONF & INRA, 2007; Theurillat & Guisan, 2001). En effet, on constate une augmentation des espèces thermophiles provenant des basses altitudes et une diminution des espèces montagnardes (Bouteloup, 2010; Lenoir et al., 2010). Les plantes sensibles à la sécheresse, telles que le sapin blanc (*Abies alba*) ou l'épicéa (*Picea abies*) sont affectées. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) par contre est en progression. D'ailleurs, Wildi, Kienast, and Zimmermann (2000) prédisent une élévation de l'étage des feuillus avec les changements climatiques, conjointement à une diminution de l'aire des résineux.

D'autres phénomènes ont aussi été relevés, tels que la diminution de la quantité de graines et du taux de germination, l'augmentation de la chute des arbres à cause d'événements climatiques extrêmes et l'augmentation des plantes envahissantes, des parasites et des pathogènes (ONF & INRA, 2007; Vittoz et al., 2011). Parmi d'autres, les espèces exotiques invasives du sud se propagent dans les forêts suisses en raison de la hausse des températures et risquent de concurrencer et menacer certaines espèces locales sur le long terme (Nobis, Jaeger, & Zimmermann, 2009; Vittoz et al., 2011). Par exemple au Tessin, l'ailante (*Ailanthus altissima*), le robinier (*Robinia pseudoacacia*) et le palmier chanvre (*Trachycarpus fortunei*) ont déjà colonisés de grandes surfaces forestières (Conedera, Baumgartner, & Anzini, 2012). Au niveau des parasites, le bostryche, principal parasite forestier suisse, prolifère lors des grandes sécheresses estivales et des hivers doux. Il provoque un affaiblissement des arbres, surtout de l'épicéa (Duelli, 2007). Autre menace croissante pour les écosystèmes forestiers ces

dernières années est la maladie transmise par le champignon *Hymenosyphno albidus*, nommé couramment flétrissement du frêne (Engesser, Queloz, Meier, Kowalski, & Holdenrieder, 2009; Kowalski & Holdenrieder, 2009).

L'impact des changements climatiques sur les écosystèmes est complexe ; malgré les nombreuses études et modélisations réalisées, l'évolution future du climat comme celle de la végétation restent imprévisibles. La végétation a toujours réussi à s'adapter, mais il faut s'attendre cette fois-ci à ce que les forêts ne puissent y parvenir assez rapidement (OFOR, 2013).

1.5 Synthèse sur la dynamique forestière

Le schéma ci-dessous (Figure 1.15) présente la dynamique des écosystèmes forestiers sur le long terme et résume les facteurs régulateurs extérieurs. Les trois facteurs principaux sont la gestion sylvicole, l'abrouissement et les changements climatiques. Pour commencer, les coupes forestières créent des trouées favorisant le rajeunissement (flèches 1 et 2) et entraînent des changements de structure et de composition de la forêt pouvant affecter le gibier et l'abrouissement (flèches 3 et 4). L'abrouissement a une influence négative sur le recru qui risque de se répercuter ensuite sur la diversité des forêts (flèche 5).

Concernant les changements climatiques, l'impact est vaste et se produit sur le plus long terme. L'augmentation des événements climatiques extrêmes par exemple engendre un plus grand nombre de chutes d'arbres, dans les vieilles forêts particulièrement, et crée de nouvelles trouées (flèches 6 et 7). L'augmentation des températures et les modifications du système hydrique jouent un rôle sur la germination des graines, les espèces présentes dans le recru et le taux de croissance des arbres (flèche 8). Finalement, les études sur les changements climatiques, le rajeunissement forestier en trouée et l'abrouissement apportent des informations qui permettent d'adapter la gestion sylvicole (flèches 9, 10 et 11).

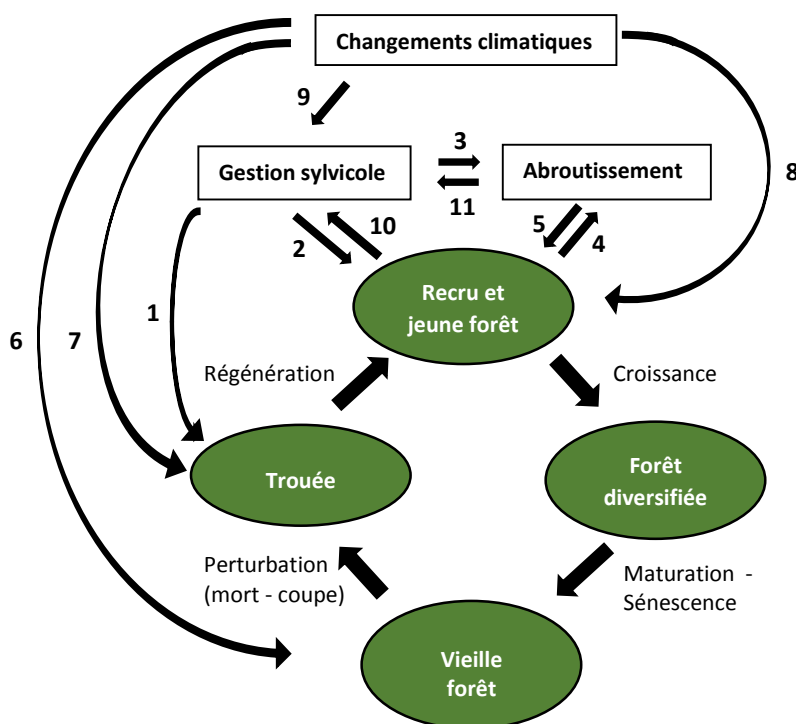


Figure 1.15 : Graphique systémique de la dynamique forestière avec les facteurs régulateurs extérieurs.

Un bon rajeunissement forestier est primordial pour générer des forêts stables, multifonctionnelles et résilientes face aux changements climatiques. Il dirige la composition, la structure et la diversité des écosystèmes (République et Canton de Neuchâtel, 2001). Peu de recherches ont été effectuées dans les trouées de la canopée en Suisse, alors même qu'elles sont définies comme le siège de la régénération. Il est intéressant d'étudier les facteurs qui dirigent la densité des essences forestières en trouée, d'évaluer l'équilibre entre forêt et gibier, et finalement d'estimer si le rajeunissement est en adéquation avec le milieu forestier, les changements climatiques et les fonctions à promouvoir. Ce travail se terminera par une discussion sur les traitements sylvicoles à valoriser à l'avenir.

Les réponses aux questions qui suivent apporteront de nouvelles connaissances et serviront de base de réflexion pour les recommandations finales quant à l'optimisation de la gestion forestière dans la région du Creux du Van.

2. Questions et hypothèses

Après avoir abordé le contexte et exposé les objectifs principaux de ce travail de master, il est temps de passer à l'approche scientifique. Les quatre questions présentées dans ce chapitre ont guidé mon travail de master, ainsi que la structure de ce document. Elles sont inspirées des pistes de recherches proposées par le Canton pour la gestion forestière du Creux du Van (Annexe 1).

2.1 Question 1 : densité du rajeunissement forestier

Quelle est la densité du rajeunissement forestier dans les trouées de la région du Creux du Van?

Objectifs :

- Illustrer la densité du recru à l'aide de cartes.
- Décrire la répartition des essences forestières.
- Comparer les données de densité avec d'autres recherches.

2.2 Question 2 : facteurs affectant la variation du rajeunissement

a) Comment les facteurs biotiques, stationnels, anthropiques et d'abrouissement déterminent-ils la variation du rajeunissement entre les trouées?

Objectifs :

- Dégager les facteurs qui jouent le plus grand rôle dans la différence de rajeunissement entre les trouées, par milieu forestier.
- Estimer si la gestion forestière a une influence dans cette variation.

Hypothèses :

- La gestion forestière joue un rôle dans la variation du recru, par le type de traitement pratiqué (hypothèse principale à tester).
- Le type de milieu forestier et l'altitude déterminent les espèces d'arbres présentes dans le rajeunissement.
- La densité de la végétation de la strate herbacée et arbustive a un impact négatif sur le recru ; elle témoigne de la compétition pour les ressources.
- La taille de la trouée et la lumière définissent la densité du recru et la richesse spécifique.
- La pente et la proportion de roches sont des facteurs limitants pour les jeunes arbres.

b) Quel est l'impact du traitement sylvicole sur la diversité et la densité du recru ?

Objectifs :

- Observer les différences de recru selon le traitement pratiqué, toujours par milieu forestier.
- Définir le traitement qui apporte la plus grande diversité et densité d'espèces ligneuses dans le rajeunissement.

Hypothèses :

- Dans les réserves totales (RFT), la dynamique naturelle promeut la diversité d'arbres (hypothèse principale à tester).
- La taille de la trouée est liée au traitement sylvicole et définit le recru présent.
- Le jardinage n'est pas favorable aux espèces héliophiles, la diversité y est plus faible.
- La densité de régénération est supérieure en coupe progressive et en coupe en mosaïque par rapport au jardinage.

Les questions a et b sont abordées ensembles dans chacune des associations forestières étudiées.

2.3 Question 3 : l'abroutissement

Quels sont les taux d'abroutissement en trouée et leur distribution dans la région du Creux du Van?

Est-il possible de déceler les facteurs sous-jacents à la variation?

Objectifs:

- Décrire les taux d'abroutissement des différentes espèces d'arbres en trouée.
- Comprendre quelles sont les zones et les essences les plus touchées.
- Comparer les données à la littérature.

Hypothèses :

- L'impact du dérangement par l'homme peut s'observer sur la distribution de l'abroutissement (hypothèse principale à tester).
- L'abroutissement est plus important dans le district franc fédéral, où la chasse est interdite.
- Les espèces les plus broutées sont l'alisier blanc et le sorbier des oiseaux.
- L'abroutissement augmente en lisière et dans les éboulis.
- Les taux d'abroutissement moyens sont plus élevés en forêt jardinée.

2.4 Question 4 : évaluation de la composition du rajeunissement

Est-ce que les rajeunissements forestiers observés aboutiront aux peuplements adultes attendus en fonction du type de milieu?

Objectifs :

- Déterminer à l'aide des résultats des questions 2.1 à 2.3 si le recru est en adéquation avec la composition de la forêt qui l'entoure, ainsi qu'avec le milieu forestier en général.
- Evaluer l'impact des changements climatiques dans les variations observées.
- Estimer si les futurs peuplements seraient à même de remplir leur fonction.
- Discuter des traitements sylvicoles à valoriser à l'avenir.

Hypothèses :

- Le recru en RFT aboutira à un peuplement diversifié et stable (hypothèse principale à tester).
- Les deux hêtraies et la pessière à asplénium montrent une régénération adéquate.
- Le hêtre est plus fréquent dans le rajeunissement à cause des changements climatiques, alors que l'épicea diminue.

3. Matériel et méthodes

Afin de répondre aux questions posées ci-dessus, quatre grandes étapes ont été réalisées entre juin 2014 et août 2015. La première réunissait la bibliographie nécessaire et mettait en place les objectifs de recherche. La deuxième servait à élaborer les méthodes d'échantillonnage puis effectuer des relevés de végétation dans la région du Creux du Van. La troisième consistait à analyser les données obtenues à l'aide de cartes et de méthodes statistiques. La dernière étape correspondait à l'interprétation des résultats et à la rédaction. Les différents outils utilisés et les procédures de travail sont décrits dans ce chapitre.

3.1 Les données à disposition

Grâce à l'aide du Service de la Faune, des Forêts et de la Nature (SFFN) ainsi que du Système d'Information du Territoire Neuchâtelois (SITN), de nombreuses cartes ont été obtenues. Elles ont permis de déterminer les emplacements des trouées, et sur cette base de définir les méthodes d'échantillonnage et d'obtenir des données stationnelles précises.

3.1.1 Carte des trouées identifiées par LIDAR

Comme expliqué dans l'introduction, l'utilisation de LIDAR pour la cartographie des trouées est la méthode la plus efficace et précise. En combinant les données LIDAR du modèle de hauteur de canopée (MNC) de 2010 avec celles d'un premier relevé LIDAR effectué en 2001-2002 (Annexes 2 et 3), une carte de l'évolution du couvert boisé a pu être produite. Il suffisait alors d'identifier et de sélectionner sur cette dernière les trouées de la canopée. La définition d'une trouée varie beaucoup selon le type de recherche effectué. Par conséquent il a été nécessaire de poser trois critères :

- 1) Sont considérées comme trouées les zones forestières où la hauteur de la canopée est inférieure à 2 m (N. V. L. Brokaw, 1982; NCRAN, 2015) en 2010 et supérieure à 5 m en 2001. La limite de 2 m assure que la végétation ligneuse soit au stade de recru lors de l'échantillonnage. La hauteur de 5 m en 2001 sous-entend que la formation de la trouée est survenue après 2001. Cela permet d'affirmer que l'ouverture n'a pas une origine édaphique; elle n'est pas liée à une clairière ni à un espace rocheux, mais bien à la mort d'un ou plusieurs arbres (McCarthy, 2001; Sénécal, 2011). Il faut toutefois mentionner la différence de précision entre les 2 vols LIDARs, qui a entraîné quelques erreurs sur la carte d'évolution du couvert boisé. Le premier vol avait un nombre de points de 0.7/m², pour 7 pts/m² lors du deuxième en 2010 (SITN, 2010).
- 2) La surface des trouées doit mesurer entre 25 m² et 200 m². 25 m² est la taille du quadrat utilisé par Kenderes, Mihók, and Standovár (2008) au cours de leur échantillonnage, ce qui permettra la comparaison des résultats avec la littérature. Ensuite, 200 m² est l'aire maximale pour une étude phytosociologique de la strate herbacée en forêt tempérée d'Europe (Delpech, 2006; Meddour, 2011). Sur le terrain, néanmoins, les surfaces relevées ont rarement dépassé 100m², l'inventaire des plantes devenant trop astreignant.
- 3) Les trouées à moins de 5 mètres d'un chemin, dans une nouvelle clairière ou sur le chemin d'une ligne électrique n'ont pas été prises en compte.

La carte finale des trouées présente les ouvertures forestières d'une surface de 25 à 200 m², avec une hauteur de canopée supérieure à 5 m en 2001 et inférieure à 2 m en 2010 (Annexes 2 et 3). Elle sera combinée aux cartes décrites ci-dessous pour la sélection des sites d'échantillonnage. Un exemple de sélection d'une trouée est présenté dans la Figure 3.5.

3.1.2 Données et cartes liées à la gestion forestière du Creux du Van

- Carte des divisions et des fonctions :

Les unités d'aménagements, aussi nommées divisions, sont regroupées en quatre arrondissements forestiers dans la région du Creux du Van (Annexe 4). Ce sont les ingénieurs d'arrondissement qui décident des interventions sylvicoles à y effectuer. Comme expliqué dans l'introduction, les forêts sont traitées de manière à promouvoir les fonctions sociales, économiques, protectrices et de maintien de la biodiversité. Le SFFN et le SITN ont fourni les cartes comportant l'intensité de chacune de ces fonctions dans les divisions forestières du périmètre ICOP (Annexes 5, 6 et 7). Leur description détaillée peut se trouver dans l'Annexe 8 ; elle provient de l'article 20 de la loi RELCFO.

- Carte des divisions ayant subi des coupes entre 2009 et 2010 :

Dans le but de restreindre le nombre de facteurs influant sur la densité et la taille du recru, il a fallu choisir des divisions où des coupes ont été effectuées durant la même période. Ainsi, l'année de coupe ne pourra pas être la cause des variations. Ce sont les divisions qui ont subi un traitement sylvicole entre 2009 et 2010 qui ont alors été répertoriées. Après quatre ans de croissance, la plupart des essences atteignent une hauteur d'au moins 10 cm, ce qui permet d'utiliser la méthode de relevés de ReGib (Runkle, 1981; Schneider, 2008a, 2008b).

- Carte des réserves forestières :

Les fonctions prioritaires des divisions ont permis de définir différents types de réserves et les objectifs qui leur sont liés (Figure 1.3). Il y a les réserves totales (en rouge sur la carte), les réserves totales Lothar (en orange) et les réserves particulières (en jaune). La carte des réserves a été nécessaire pour la sélection de trouées créées par l'homme et celles créées de manière naturelle.

- Les traitements sylvicoles extraits des plans d'aménagements :

Les ingénieurs forestiers des arrondissements de Neuchâtel, du Creux du Van et de Boudry ont délivré un extrait des plans d'aménagements des différentes administrations. Ces documents comportent des informations sur la structure des peuplements visée à long terme ainsi que le traitement sylvicole à pratiquer pour y parvenir. Toutefois, le type de coupe réellement utilisé n'est pas inventorié; le sylviculteur l'adapte quand il est sur le terrain en fonction du contexte local. C'est le principe de libre conduite des coupes. Ainsi, Pascal Junod, ingénieur forestier de l'arrondissement de Boudry a signalé que le traitement peut varier à l'intérieur même d'une division.

3.1.3 Carte phytosociologique

La sélection des milieux forestiers à étudier dans ce travail de mémoire a été réalisée sur la base de la carte phytosociologique des milieux forestiers du canton de Neuchâtel (Annexe 9). Cette carte a été produite directement à partir des relevés de végétation effectués par le phytosociologue Jean-Louis Richard entre les années 1951 et 1961 (Richard, 1964). Au sein du périmètre ICOP du Creux du Van, 18 associations forestières ont été recensées. Toutefois, afin de se coordonner avec la nomenclature utilisée dans le «Guide des milieux naturels de Suisse» (Delarze & Gonseth, 2008), certaines associations ont été regroupées ou renommées par la suite. La carte phytosociologique finale ne compte plus que 15 associations. Quelques autres adaptations ont été apportées pour faire coïncider les lisières forestières à la situation actuelle et prendre en compte l'afforestation d'anciennes zones agricoles (ICOP, 2004).

3.2 Les associations forestières étudiées

Parmi les 15 milieux forestiers (Richard, 1964), seuls les plus répandus dans la zone ICOP et représentés par un maximum de gestions forestières différentes ont été choisis ; ils permettent en effet d'aborder les différentes questions de cette étude. En plus de cela, nous avons défini avec le SFFN que les divisions devaient avoir subi des coupes entre 2009 et 2010. Sur la base de ces critères, la recherche s'est focalisée sur trois associations : la hêtraie typique à cardamine (*Cardamino-Fagetum*), la hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*), et la pessière à asplénium (*Asplenio-Piceetum*) (Figure 3.1). Les deux hêtraies sont les associations les plus communes dans la réserve, mais ne comprennent que très peu de surfaces en RFT où la gestion extensive est pratiquée. L'étude de la pessière à asplénium remplit alors l'objectif manquant de comparaison de zones de coupes avec des zones sans intervention sylvicole.

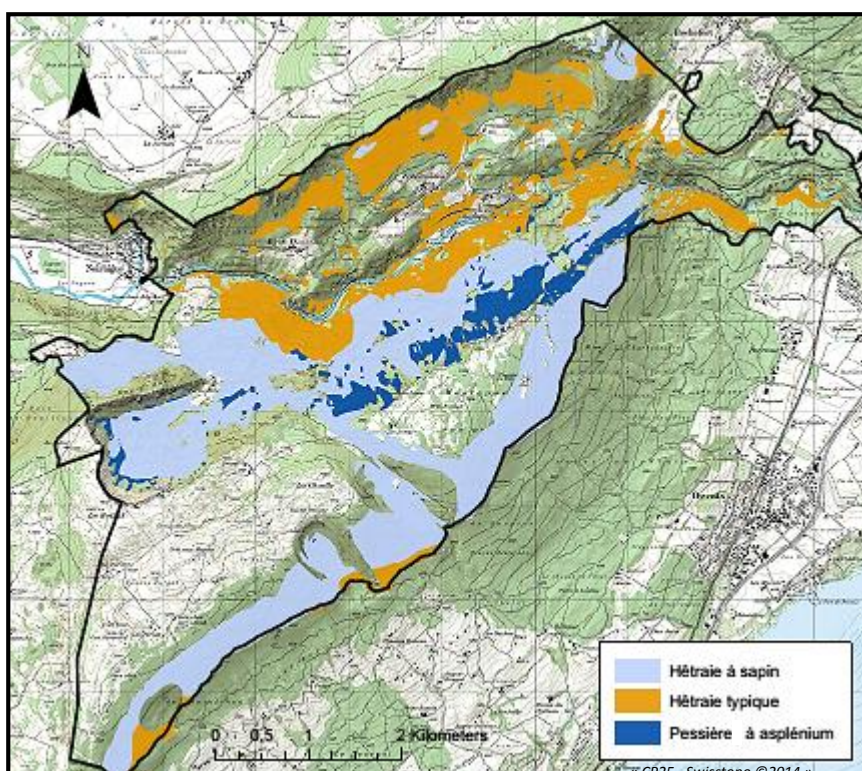


Figure 3.1 : Distribution des trois associations forestières étudiées dans le périmètre de protection ICOP de la région du Creux du Van.

3.2.1 Hêtraie typique à cardamine (*Cardamino-Fagetum*)

Cette hêtraie est l'association climacique de l'étage montagnard inférieur. Dans le Jura, elle s'installe dès 500 m d'altitude et peut monter jusqu'à 1200 m sur les versants sud (Figures 3.1 et 3.2). Son amplitude écologique est très vaste et ne comprend pas d'espèces caractéristiques en dehors du hêtre. C'est un milieu favorable au sapin, mais pas autant que la hêtraie à sapin étant donné sa sensibilité à la sécheresse et au gel tardif. On peut aussi y rencontrer l'érable sycomore, l'orme, l'épicéa et même le tilleul à grandes feuilles (Delarze & Gonseth, 2008; Frehner et al., 2005; Richard, 1964).



Figure 3.2 : Structure caractéristique de la hêtraie typique à cardamine, association étudiée dans cette recherche.

3.2.1 Hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*)

La hêtraie à sapin a la capacité de coloniser les régions de plus haute altitude et donc les stations plus froides (Figures 3.1 et 3.3). C'est l'association climacique de l'étage montagnard moyen à supérieur. Elle s'étend de 700 m d'altitude sur les versants nord à 1400 m ; elle est remplacée par la hêtraie à érable dans les zones de forte pente (Frehner et al., 2005).



Figure 3.3 : Structure caractéristique de la hêtraie à sapin.

Ici le hêtre est en concurrence avec le sapin et parfois avec l'épicéa aussi. Le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) et le chèvrefeuille noir (*Lonicera nigra*) peuvent se trouver dans la strate arbustive. Les espèces caractéristiques sont l'élyme d'Europe (*Hordelymus europaeus*) et la grande fétuque (*Festuca altissima*). La fréquence des espèces montagnardes telles que les fougères et adénostyles augmente (Richard, 1964). C'est un milieu propice au Grand Tétrás; des interventions particulières sont pratiquées dans quelques zones (République et Canton de Neuchâtel, 2001).

3.2.2 Pessière à asplénium (*Asplenio-Piceetum*)

La pessière à asplénium est un milieu relativement rare dans le canton d Neuchâtel, occupant les zones les plus froides et humides des versants nord, entre l'étage montagnard supérieur et haut-montagnard. On la trouve en bas du cirque rocheux du Creux du Van, ainsi qu'à partir de 900 m sur le versant nord du Val de Travers (Figures 3.1 et 3.4). C'est un peuplement pur d'épicéas qui se développe sur les éboulis rocheux stabilisés, les lapiez ou les bancs rocheux. Une couche de presque 50 cm d'humus sépare le soubassement minéral de la végétation, alors que les roches dures calcaires sont recouvertes d'un tapis continu de mousses, de myrtilles (*Vaccinium myrtillus*) et d'airelles (*Vaccinium vitis-idaea*). On y rencontre communément le lycopode à rameaux annuels (*Lycopodium annotinum*), la listère en cœur (*Listera cordata*), les pyroles (*Pyrola* sp.), l'asplénium (*Asplenium viride* / *trichomanes*) et quelques sphaignes.



Figure 3.4 : Pessière asplénium, caractérisée par de grandes roches et une haute diversité de plantes. La petite photo présente l'*Asplenium trichomanes*.

Cette pessière est très sensible aux interventions sylvicoles intensives. Comme l'humus et les mousses sont indispensables à la régénération de l'épicéa, leur suppression lors des coupes risque de supprimer la forêt du même coup. Il s'avère que par sa capacité de rétention de l'eau, la forêt joue en plus un rôle primordial dans la protection contre les crues (Delaloye & Reynard, 2001; Frehner et al., 2005).

3.3 Les méthodes d'échantillonnage

La superposition des cartes décrites aux sections 3.1 et 3.2 a permis d'obtenir la carte finale utilisée pour sélectionner des sites à échantillonner. Celle-ci comprend les divisions qui ont subi des coupes entre 2009 et 2010 en hêtraie à sapin et hêtraie typique à cardamine, l'étendue de la pessière à asplénium, les réserves forestières et les trouées telles que définies à la section 3.1.1. Les informations quant à la gestion et aux traitements sylvicoles sont traitées séparément pour chaque association.

L'échantillonnage est de type aléatoire stratifié. La stratification a été faite par association et en partie par fonction. Pour les deux hêtraies, la fonction économique ne variant que peu, seules les divisions avec une fonction économique normale ont été gardées ; exception faite pour les zones de réserve Lothar. Ceci permet d'éliminer une variable, et de comparer uniquement l'influence des fonctions de protection et de biodiversité. Ensuite, une trouée a été sélectionnée aléatoirement au sein de chaque division; le processus est présenté sur la Figure 3.5. Au final, l'échantillonnage comprenait 20 sites en hêtraie à sapin et 14 en hêtraie typique. Pour la pessière à asplénium, la sélection des sites s'est faite un peu différemment, l'utilisation des divisions n'étant pas nécessaire. Comme l'année de formation des trouées au sein de la RFT n'est pas connue, il était plus judicieux de faire varier l'année de coupe dans les autres zones. Ainsi, six trouées ont été choisies aléatoirement dans les zones de RFT, six en RFP et six en zone de coupe. Une distance minimale de 50 m a été respectée entre elles.

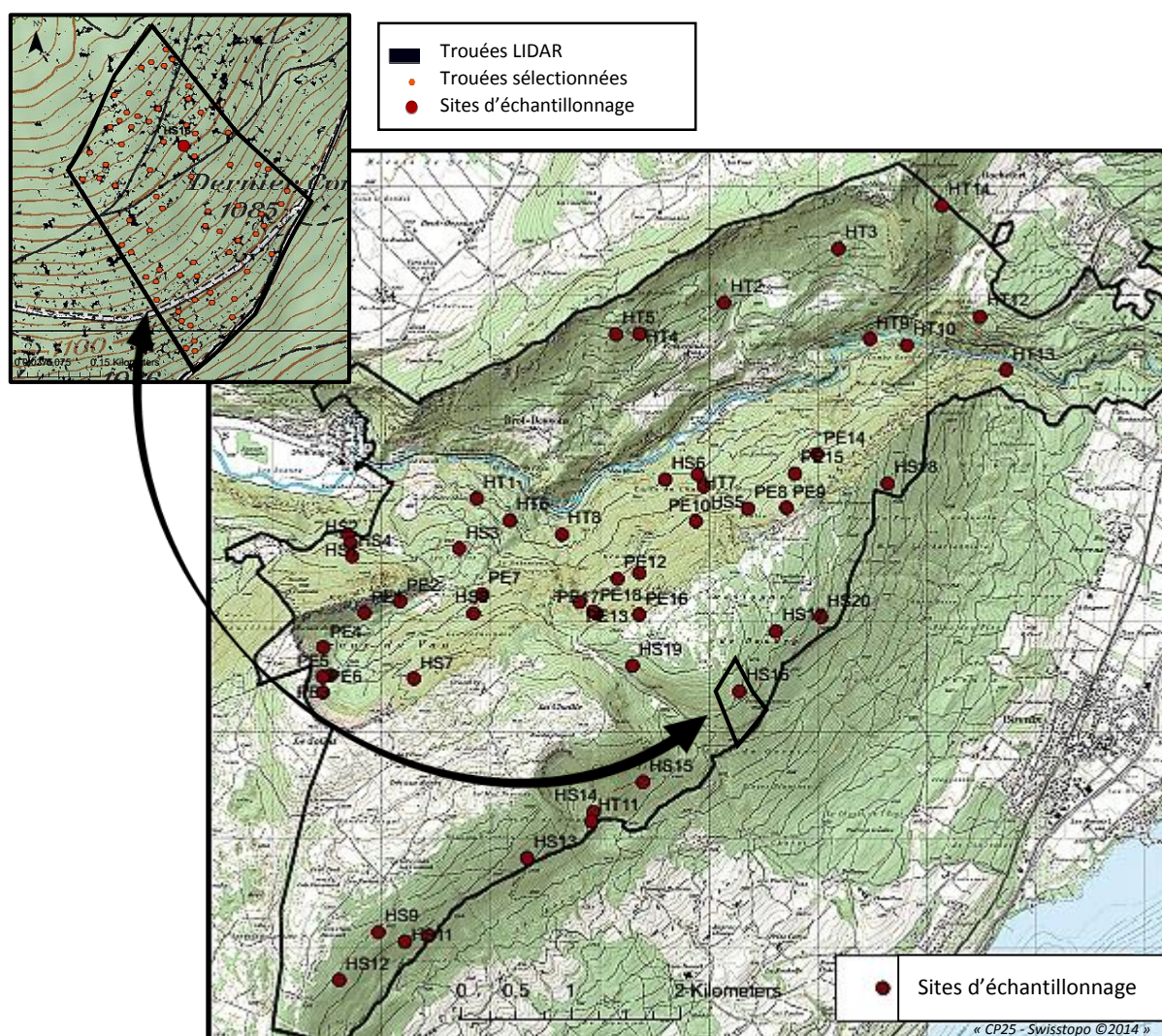


Figure 3.5: Etapes de la sélection aléatoire d'une trouée au sein d'une division et présentation de la carte finale des sites d'échantillonnage. Il y a 20 sites en hêtraie à sapin (HS), 14 en hêtraie typique (HT) et 18 en pessière à asplénium (PE).

3.4 Le travail de terrain

Le travail sur le terrain a duré deux mois, de fin juillet à fin septembre 2014. A chaque site, quatre types de relevés ont été réalisés: un relevé des mesures stationnelles (Section 3.4.1), un relevé phytosociologique en trouée (Section 3.4.2), un relevé du recru et de l'abrouissement en trouée (Section 3.4.3) et un relevé phytosociologique à l'extérieur de la trouée, dans la forêt (Section 3.4.4). Le premier relevé phytosociologique sert à étudier la relation entre les plantes et le recru, comme le rôle de la compétition par exemple. Le recensement du recru et l'estimation de l'abrouissement apportent les informations de base qui sont étudiées dans cette recherche. Finalement, le relevé phytosociologique dans la forêt permet de déterminer le type de peuplement local et de le comparer avec la régénération forestière.

3.4.1 Démarches préliminaires

Les sites d'échantillonnage indiqués sur la carte de la Figure 3.5 ont été localisés sur le terrain à l'aide de cartes topographiques détaillées avec les sites à échantillonner et d'un GPS. Une fois sur place, en cas de doute, la trouée la plus proche était choisie et les nouvelles coordonnées étaient relevées. Une boussole et un clinomètre ont été ensuite utilisés pour déterminer l'exposition et la pente. Les étapes suivantes consistaient à estimer la hauteur de la canopée entourant la trouée, puis mesurer la surface de la trouée à l'aide d'une chevillière. Les livres « Flora vegetativa » (Eggenberg & Möhl, 2008), « Flora helvetica » (Lauber & Wagner, 2012) et « Flora indicativa » (Landolt & Bäumler, 2010) ont servi par la suite à la reconnaissance des espèces.

Il a été défini sur le terrain que la trouée correspondait à l'aire directement en dessous de l'ouverture de la canopée ; elle est limitée par les dernières branches des arbres qui l'entourent. Les arbres > 6 m de hauteur en hêtraie et > 8 m en pessière étaient considérés comme faisant partie de la canopée et non de la trouée. Ainsi les trouées créées par des coupes plus anciennes n'étaient pas prises en compte.

3.4.2 Relevé phytosociologique en trouée (formulaire dans l'Annexe 11)

Dans un premier temps, la trouée était observée sur toute sa surface afin de noter l'état du recru et quantifier la pression du gibier, en suivant la démarche du projet ReGib sur la régénération et les dégâts causés par le gibier (Schneider, 2008b). Les directives ReGib 3 sont présentées dans l'Annexe 10. Dans un deuxième temps, un relevé d'espèces de type phytosociologique stigmatiste était effectué sur le périmètre entier de la trouée (Runkle, 1982; Vittoz, 2014a). La végétation a été inventoriée dans la strate buissonnante entre 50 cm et 6 m, puis dans la strate herbacée, < 50 cm de hauteur.

Les recouvrements relatifs des espèces étaient estimés à l'aide de l'échelle d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1964). C'est une échelle semi-quantitative qui comprend sept classes de base (Figure 3.6, première colonne). Le nombre de classes a été doublé sur le terrain, ce qui apporte une meilleure estimation de recouvrement. Lors de la retranscription des données sur informatique, les codes ont été transformés en pourcentages d'après les valeurs de Gillet (2000), qui préconise la dominance par rapport à l'abondance (Figure 3.6, dernière colonne).

Braun-Blanquet (1964)		Gounot (1969)	Baudière & Serve (1975)	De Foucault (1980)	Dufrène (1998, 2003)	Gillet (2000)
AD	Classe de R %	R % moyen (= médiane des classes en général)				
5	75-100	87.5	87.5	87.5	87.5	90
4	50-75	62.5	62.5	62.5	62.5	57
3	25-50	37.5	37.5	37.5	37.5	32
2	5-25	17.5	15	15	15	14
1	1-5	5	2.5	3	2.5	3
+	< 1	0.1	0.5	0.5	0.2	0.3
r					0.1	0.03

Figure 3.6 : Classes de recouvrement des plantes dans les relevés phytosociologiques (Meddour, 2011). D'après cette recherche, c'est l'échelle de Braun-Blanquet (1964) qui a été employée sur le terrain, puis l'échelle de Gillet (2000) pour la transformation des codes en %.

3.4.3 Relevé du recru et de l'abrouissement en trouée (formulaire dans l'Annexe 12)

Ce relevé reprend les mêmes directives que celles utilisées dans ReGib (Annexe 10). La seule différence est l'ajout de quelques espèces ligneuses qui n'étaient pas spécifiées dans le projet initial. Le périmètre utilisé ici est un cercle de 10 m², avec un rayon variant entre 1,78 m lorsque la pente est nulle et 2,18 m lorsque la pente atteint 110%. Le relevé était réalisé au centre de la trouée, sauf en présence d'une souche d'arbre ; il était alors déplacé de 2-3 m en dessous de la souche. Le nombre de tiges par espèce d'arbre et par classe de hauteur y a été recensé. Les quatre classes de hauteur sont de 10 – 39.9 cm, 40 - 69.9 cm, 70 - 99.9 cm et 100 - 129.9 cm. Ensuite, les arbres intacts devaient être différenciés des arbres abrouissés. L'abrouissement se juge sur l'axe principal de l'arbre et uniquement sur la période de végétation de l'année précédente, i.e. 2013. Pour ce faire, il fallait inspecter sur la tige principale la partie entre les deux dernières collerettes et définir si l'arbre était intact ou abrouissé. La Figure 3.7 présente les formes les plus fréquentes obtenues après un abrouissement. En cas de grande densité d'arbres, seul le quart ou la moitié de la surface était analysé, puis les résultats extrapolés pour la surface totale. Par le rapport entre le nombre d'arbres abrouissés et le nombre d'arbres intacts, on obtenait alors un pourcentage d'abrouissement.

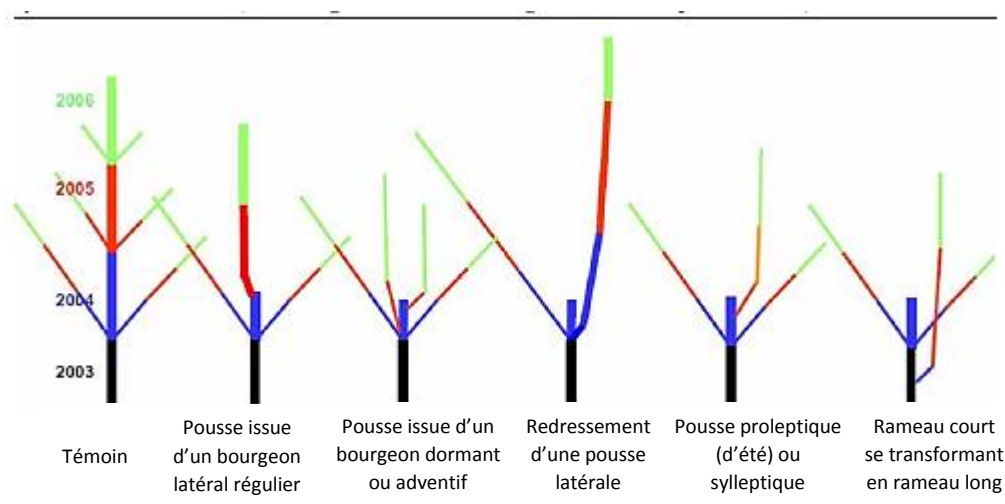


Figure 3.7 : Représentation schématique des formes les plus fréquentes obtenues après un abrouissement ayant eu lieu en 2004. Les bourgeons terminaux réguliers ne sont pas dessinés (OFEV, 2010; Shannon & Weaver, 1948).

3.4.4 Relevé phytosociologique à côté de la trouée (formulaire dans l'Annexe 13)

L'étude phytosociologique a été réalisée sur un périmètre de 200 m², dans une zone de forêt à proximité de l'ouverture de la canopée. La zone devait avoir des conditions stationnelles (pente -

exposition - microtopographie - proportion d'éboulis) relativement similaires à celles de la trouée. Comme avant, c'est un relevé de type phytosociologique stigmatiste; il répertorie toutes les espèces présentes dans la strate herbacée et buissonnante, sans oublier ici la strate arborescente (végétation > 6 m). Les classes de Braun-Blanquet ont été employées pour les recouvrements (Annexe 13).

3.5 Les données et matrices utilisées pour les analyses statistiques

Dans un premier temps, les 52 sites d'échantillonnage ont été relocalisés précisément sur la carte (à l'aide d'ArcGIS) selon les coordonnées prises sur le terrain (carte Figure 3.5). Les données récoltées ont été retranscrites en six matrices différentes. La première contient les données sur la densité du recru, plus précisément le nombre d'arbres par espèce (Annexe 14). La deuxième relate la proportion d'arbres abrutis par rapport aux arbres intacts, par espèce (Annexe 15). La troisième matrice correspond au relevé phytosociologique en trouée, la quatrième au relevé phytosociologique à l'extérieur de la trouée, la cinquième à la matrice explicative environnementale (Annexe 16) et finalement la sixième contient les variables supplémentaires employées dans l'analyse de variation de l'abrutissement.

3.5.1 Matrice environnementale

Le tableau explicatif est divisé en trois sections : la matrice stationnelle (Annexe 16a), la matrice biotique (Annexe 16b) et la matrice anthropique (Annexe 16c). Tous les facteurs connus pouvant affecter la variation du recru y sont inscrits, exception faite de la phytosociologie et de l'abrutissement. Ils sont aussi listés dans le Tableau 1.1.

Les mesures de pente et de hauteur de la canopée ont été corrigées à l'aide des données LIDAR. Pour obtenir les valeurs d'exposition Sud-Nord (entre -1 et 1) le cosinus de l'angle d'exposition a été utilisé, et pour les valeurs Ouest-Est (entre -1 et 1 aussi), le sinus. La dernière transformation effectuée est liée à la strate herbacée. Les recouvrements des espèces végétales, de la litière, de la mousse et des roches sont des valeurs closes ; leur somme est égale à 100%. La transformation CLR (Centered Log Ratio Transformation : $X_{trans} = \ln(X / Moyenne(X))$) a permis d'éliminer la colinéarité (Ranganathan & Borges, 2011).

Au niveau des facteurs anthropiques, la gestion comprend les coupes, les RFP, les RFT et les interventions pour le Grand Tétrás. Les traitements sylvicoles correspondent au jardinage, à la coupe en mosaïque, à la coupe progressive et à la gestion extensive. La description des fonctions se trouve dans l'Annexe 8.

Tableau 1.1 : Variables employées pour expliquer la variation du recru.

Facteurs stationnels
Sud-Nord, cos(exposition)
Ouest-Est, sin(exposition)
Recouvrement roche (transform. CLR)
Altitude (m)
Pente (%)
Continentalité (K)
Humus (H)
Température (T)
Lumière (L)
Humidité (F)
Nutriments (N)
Réactivité (R)
Facteurs biotiques
Association
Hauteur canopée (m)
Surface trouée (m ²)
Recouvrement strate arbustive (%)
Recouvrement strate herbacée (transform. CLR)
Recouvrement mousse (transform. CLR)
Recouvrement litière (transform. CLR)
Recouvrement bois mort (%)
Nombre d'espèces végétales
Facteurs anthropiques
Gestion
Traitement sylvicole
Fonction économique
Fonction de biodiversité
Fonction de protection

3.5.2 Valeurs de Landolt

Les sept derniers facteurs du groupe des facteurs stationnels, c'est à dire la continentalité (K), l'humus (H), la température (T), la lumière (L), l'humidité (F), les nutriments (N) et la réactivité (R) correspondent aux valeurs de Landolt (Tableau 1.1). Elles caractérisent les conditions préférentielles des espèces végétales pour prospérer; c'est-à-dire leur niche écologique fondamentale (Vittoz, 2014b). Landolt and Bäumler (2010) ont attribué pour chaque espèce des indices de 1 à 5, définis dans l'Annexe 17. En calculant la moyenne des différents indices par relevé, il a été possible de connaître les conditions écologiques du site. Pour être plus précis, la moyenne a été pondérée par le recouvrement de chaque espèce présente dans le relevé phytosociologique en trouée. Ainsi, l'abondance des espèces est prise en compte pour caractériser l'écologie du site.

3.5.3 Variables explicatives de l'abroutissement

Pour ce qui est de l'étude de l'abroutissement, sept autres variables ont été ajoutées dans le tableau: la distance entre la trouée et la lisière, la distance au district franc de chasse, la distance au chemin pédestre le plus proche, la distance à une route communale, la distance à une route cantonale, la distance au village et finalement la distance à une infrastructure (telle que lieu d'accueil de touristes, usine, installation hydraulique; OFEV, 2010). Ces informations ont été mesurées dans ArcGIS à l'aide de la carte topographique ainsi que des cartes des chemins et des routes fournies par le SFFN.

3.6 Les analyses statistiques

La première étape statistique était l'exploration de la variation des facteurs environnementaux entre les sites d'échantillonnage. La deuxième consistait à la création de cartes et tableaux synthétiques sur la densité du recru. La troisième étape générait des analyses multivariées avec et sans contrainte (ACP et RDA) ; ces dernières permettent de visualiser la variation du recru entre les trouées et les facteurs les plus influents. La quatrième étape mesurait les indices de diversité et servait à réaliser des boxplots pour montrer les variations de densité et de diversité du recru selon le traitement sylvicole. La cinquième étape manipulait les données d'abroutissement et la dernière générait des tableaux comparatifs des essences forestières en trouée et dans la canopée à côté. Toutes les analyses ont été exécutées à l'aide du programme R (R Core Team, 2014).

3.6.1 Exploration des données environnementales

Afin d'analyser la variation des variables écologiques dans l'espace, des régressions linéaires, des corrélations, des histogrammes et des boxplots ont été réalisés. Les régressions linéaires servent à déterminer la relation entre deux variables, une réponse et une explicative. Les corrélations, ensuite, expliquent l'intensité du lien entre les deux, mais sans définir de relation de cause à effet. Le coefficient de corrélation varie entre -1 pour les anti-corrélations et 1 pour les corrélations positives. Les variables colinéaires ont été omises des analyses.

Des histogrammes ont été produits pour chaque variable, dans le simple but d'observer la répartition des données ; ils ne sont donc pas traités dans les résultats. Puis, pour comparer la distribution entre différents groupes, des boxplots ont été générés. Ils schématisent le 1^{er} quartile, la médiane, le 3^{ème} quartile, la valeur minimale et la maximale (Le Guen, 2002). Les Annexes 22 et 23 montrent des exemples de boxplots avec la distribution des valeurs d'altitude, de pente, de surface de trouée et du nombre d'espèces végétales en fonction du traitement sylvicole et de la gestion. Cette méthode statistique a été remployée plus tard dans l'analyse de variation de diversité du recru entre les traitements sylvicoles (Section 3.6.5).

3.6.2 Cartes de densité du recru

La composition du rajeunissement à chaque site d'échantillonnage a été projetée sur la carte du Creux du Van à l'aide du programme ArcGis. L'utilisation de camemberts a permis de visualiser les proportions de chaque espèce au sein du recru. Une carte de densité totale du recru aux différents sites a aussi été créée sur ArcGis. Pour ce qui est des densités par espèce d'arbre, elles ont été projetée sur des cartes topographiques à l'aide du programme R, et plus précisément avec les packages « ggmap » (Kahle & Wickham) et « mapproj » (McIlroy, 2014).

3.6.3 Analyses multivariées sans contrainte (ACP)

L'Analyse en Composante Principale (ACP) est une méthode descriptive multidimensionnelle, qui permet d'étudier un grand nombre de variables simultanément. Elle a été employée pour l'analyse de variation du recru entre les sites d'échantillonnage dans chaque association forestière séparément. Pour utiliser des termes simples, l'objectif de l'ACP est de travailler sur un nombre réduit de dimensions (deux en général) tout en préservant au maximum l'information. Les objets (ici les sites d'échantillonnages) et les variables d'un jeu de données (ici les espèces) sont projetés dans cet espace réduit; les deux axes sont nommés composantes principales (exemple à la Figure 3.8). Le graphique de l'ACP sert alors à voir s'il existe une structure dans le jeu de données qui n'était pas connue à priori. On peut y découvrir des regroupements entre les sites d'échantillonnages, des corrélations entre les variables ainsi que des liens entre la position des sites et les espèces (Borcard, Gillet, & Legendre, 2011; Gournay, 2012). Les Analyses en Composantes Principales (ACP) et les Analyses de Redondance (RDA, décrites à la section suivante) ont été réalisées sur R avec le package « Vegan » (Oksanen et al., 2015).

Les matrices utilisées pour les ACP ainsi que les RDA ont été centrée-réduites ; de cette manière, toutes les données sont de même dimension. Elles ont alors une moyenne de 0 et un écart-type de 1 (Gournay, 2012). Les données d'abondance d'espèces ont été modifiées par la transformation d'Hellinger. Elle permet d'exprimer les données en abondance relative, de réduire les valeurs les plus fortes et d'éliminer le problème des doubles-zéros. Ce problème survient en présence d'une grande proportion de zéros dans une matrice d'espèces ; les objets partageant des valeurs zéros sont considérés comme similaires alors que ce n'est pas forcément le cas. Grâce à la transformation, les zéros ne sont pas traités de la même manière que les autres valeurs, et la distance asymétrique est conservée (Borcard et al., 2011; Legendre & Gallagher, 2001). La transformation d'Hellinger a ainsi été utilisée pour les relevés phytosociologiques et la matrice recru.

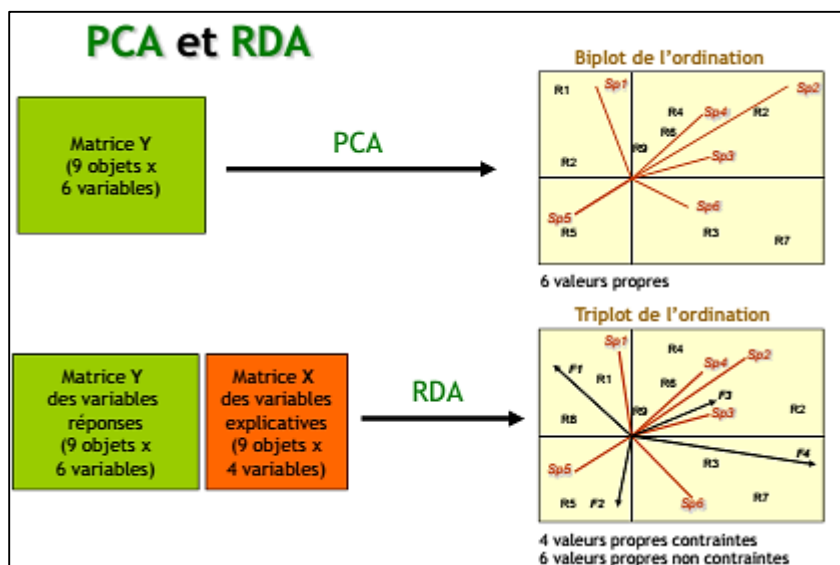


Figure 3.8 : Représentation des jeux de données utilisés pour produire des Analyses en Composantes Principales (ACP), des Analyses de Redondance (RDA), puis des modèles graphiques générés (Buttler, 2008).

3.6.4 Analyses multivariées sous contrainte (RDA)

L'Analyse de Redondance (RDA) fait aussi partie des analyses multivariées et travaille sur un espace réduit à deux dimensions. La différence avec l'ACP est qu'elle prend en compte deux tableaux de données. Le premier contient les variables réponses et le deuxième les variables explicatives. La RDA combine ainsi l'ACP avec des régressions, dans le but de chercher les facteurs qui expliquent au mieux les variations dans la matrice réponse. C'est ce qu'on appelle une ordination avec contrainte (Gournay, 2012).

Pour répondre à la question 2.2 sur le recru, trois types de RDA ont été générés. Le premier est la RDA partielle : elle évalue la proportion de variance expliquée (R^2) par chaque groupe de facteurs, c'est-à-dire les facteurs biotiques, stationnels, anthropiques et d'abrouissement. Le deuxième détermine la proportion de variance expliquée pour chaque facteur séparément. Le troisième a permis de sélectionner les facteurs les plus importants et explicatifs pour produire plusieurs modèles RDA.

3.6.5 Indices de diversité et boxplots

Pour répondre à la question 2.2 b, trois différents indicateurs de diversité ont été utilisés : la richesse spécifique, la diversité de Shannon et la diversité de Simpson. La richesse spécifique représente simplement le nombre total d'essences forestières en trouée. Les indices de Shannon et de Simpson prennent en compte le nombre d'espèces et leur abondance. Les équations sont présentées dans la Figure 3.9. Le premier indice peut être défini comme la probabilité que deux individus choisis au hasard soient d'espèce différente. Le deuxième est basé sur la notion d'entropie, il est plus sensible à la variation d'abondance des espèces rares (Marcon & Morneau, 2013).

Diversité de Simpson : $E = 1 - \sum_{s=1}^S p_s^2$	Diversité de Shannon : $H = - \sum_{s=1}^S p_s \ln p_s$
S = nombre d'espèces, p_s = probabilité qu'un individu tiré au hasard appartienne à l'espèce s	

Figure 3.9 : Equations des indices de diversité de Simpson et de Shannon (Shannon & Weaver, 1948; Simpson, 1949). Ils ont été employés pour estimer la diversité du rajeunissement forestier à chaque site d'échantillonnage.

Des boxplots ont été générés pour analyser la variation de densité et de diversité du recru en fonction du traitement sylvicole. Pour tester la significativité de la différence entre les groupes, le test de Tukey (HSD) est utilisé lorsque l'hypothèse de normalité de la distribution et d'homogénéité des variances est respectée, sinon un test de Kruskal Wallis a été employé (Borcard et al., 2011). La normalité de la distribution est évaluée par le test Shapiro et l'homogénéité des variances avec le test Bartlett.

3.6.6 Cartes et matrices des taux d'abrouissement

Pour répondre à la troisième question qui traite de l'abrouissement, de nombreuses cartes ont été produites via le programme R. Les taux d'abrouissement totaux ont été projetés sur des cartes de terrain à chaque site d'échantillonnage. Ensuite, pour chaque essence forestière, le nombre de tiges a été projeté en parallèle avec la pression d'abrouissement. Un tableau synthétisant les moyennes de taux d'abrouissement par espèce et dans chaque traitement sylvicole a été élaboré. Finalement, des corrélations entre les taux d'abrouissement et les différentes variables explicatives ont été réalisées.

3.6.7 Proportions des essences forestières

Pour répondre à la quatrième question sur l'adéquation entre le rajeunissement et le milieu forestier, des corrélations ont été calculées entre la densité des essences en trouée (relevé du recru) et leur recouvrement dans la canopée (relevé phytosociologique à côté de la trouée). A la place des densités, les recouvrements des essences dans la strate herbacées des trouées ont aussi été utilisés (relevé phytosociologique en trouée).

Ensuite, ont été calculées les proportions de chaque essence forestière par rapport à la densité totale du rajeunissement en trouée et les proportions de recouvrement dans la canopée. La moyenne de ces proportions a été mesurée sur l'ensemble des relevés et par milieu forestier. Ainsi, il est possible de comparer la composition du rajeunissement avec celle de la forêt à côté, puis avec les « exigences en fonction du type de stations » dans le projet NaiS (Frehner et al., 2005).

4. Résultats

4.1 La densité du rajeunissement forestier en trouée (question 1)

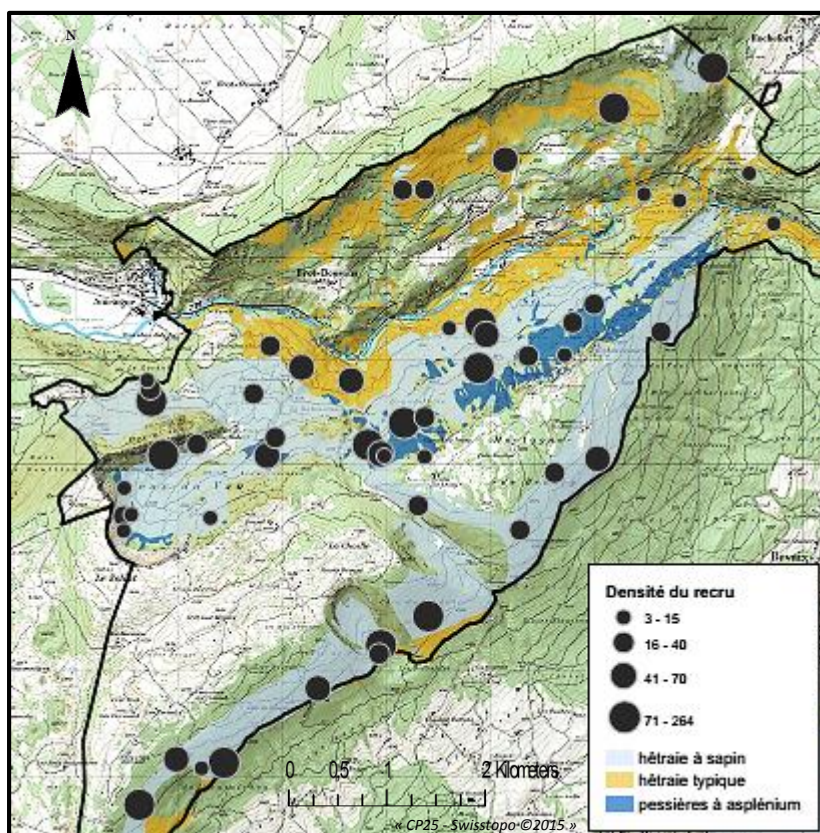


Figure 4.1: Carte présentant la densité du recru total en trouée (nombre d'arbres / 10m²) à chaque site d'échantillonnage, ainsi que la répartition des trois milieux forestiers étudiés.

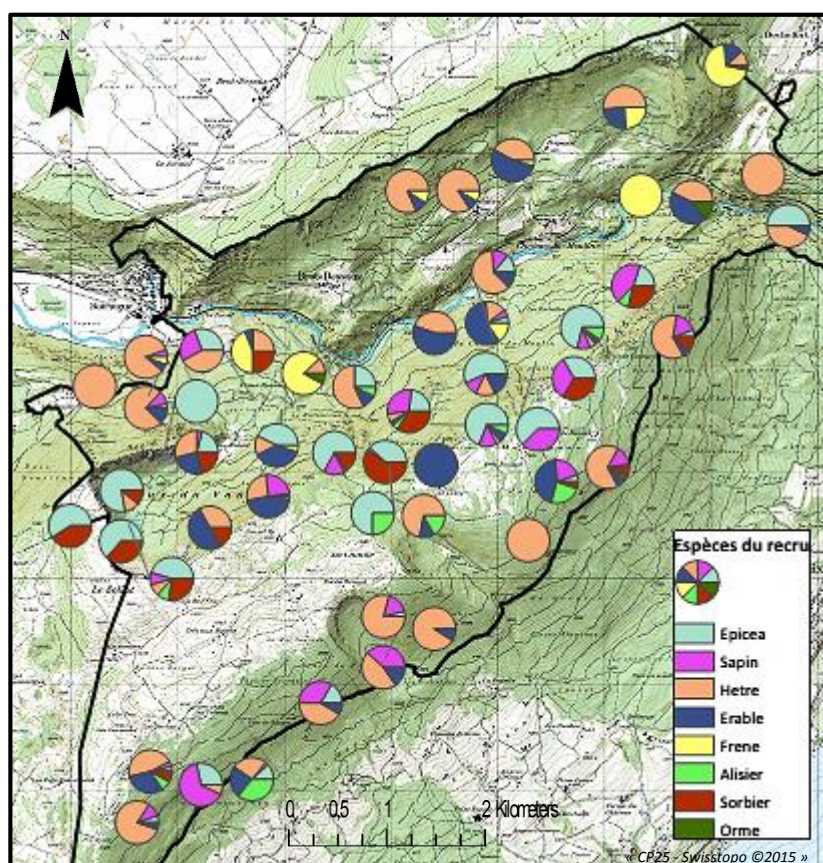


Figure 4.2: Carte présentant les proportions de chaque espèce d'arbre parmi le rajeunissement en trouée à chaque site d'échantillonnage.

La densité du recru forestier en trouée dans la région du Creux du Van (Figure 4.1) varie entre 3 et 264 arbres pour 10m². Sur les 52 relevés effectués, la moyenne totale est de 45 tiges, ce qui correspond à 45'000 tiges/ha (Tableau 4.1). Il y a 71% de feuillus et 29% de résineux. La moyenne varie ensuite selon le milieu forestier : elle est de 44 arbres en hêtraie à sapin, 54 en hêtraie typique à cardamine et de 38 en pessière à asplénium.

Tableau 4.1 : Moyennes de densité des différentes essences forestières dans le rajeunissement forestier en trouée (en nombre de tiges), en fonction de l'association et du traitement sylvicole. L'Annexe 32 spécifie le nombre de sites échantillonnés par traitement.

Moyenne de densité sur 10m ²		Moyenne totale	Coupe progressive	Coupe en mosaïque	Gestion extensive	Gestion extensive + Coupe progressive + en mosaïque	Jardinage
Ensemble des relevés	Epicéa	8,9	28,9	1,6	5,1	10,5	7,1
	Sapin	4,2	9,8	1,9	1,6	4,3	4,0
	Hêtre	15,5	14,1	17,9	1,8	11,6	20,1
	Erable sycomore	6,4	10,5	8,0	4,0	7,3	5,4
	Frêne	5,7	1,5	4,1	0,0	2,0	10,0
	Chêne	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
	Alisier blanc	1,4	1,6	0,4	0,3	0,7	2,2
	Sorbier des oiseleurs	2,5	7,0	0,5	5,0	3,6	1,2
	Orme	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,5
	Nombre d'espèces	4,6	5,6	4,2	3,5	4,4	4,8
	Feuillus	31,8	34,8	31,0	11,0	25,3	39,5
	Résineux	13,1	38,6	3,5	6,8	14,8	11,1
	Densité totale	45,0	73,4	34,5	17,8	40,1	50,6
Hêtraie à sapin	Epicéa	2,9	4,5	3,7	0,5	2,8	2,7
	Sapin	5,4	4,0	7,0	5,5	5,4	4,8
	Hêtre	26,5	22,0	18,3	7,0	12,7	34,7
	Erable sycomore	6,3	6,0	7,0	11,5	6,2	5,8
	Frêne	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
	Chêne	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
	Alisier blanc	2,6	0,5	1,3	0,5	0,7	3,8
	Sorbier des oiseleurs	0,6	0,0	2,0	0,5	0,8	0,4
	Orme	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Nombre d'espèces	4,6	5,0	5,0	4,0	4,2	4,4
	Feuillus	36,1	28,5	28,7	19,5	20,3	44,9
	Résineux	8,2	8,5	10,7	6,0	8,2	7,5
	Densité totale	44,3	37,0	39,3	25,5	28,6	52,4
Hêtraie typique à cardamine	Epicéa	1,8	9,0	0,9	/	2,5	0,0
	Sapin	1,0	2,0	0,0	/	0,4	2,5
	Hêtre	17,1	22,0	17,8	/	18,6	13,5
	Erable sycomore	11,6	25,0	8,4	/	11,7	11,3
	Frêne	21,1	6,0	5,6	/	5,7	59,8
	Chêne	0,0	0,0	0,0	/	0,0	0,0
	Alisier blanc	0,3	2,0	0,0	/	0,4	0,0
	Sorbier des oiseleurs	0,3	0,0	0,0	/	0,0	1,0
	Orme	1,0	0,0	0,1	/	0,1	3,3
	Nombre d'espèces	4,4	5,5	3,9	/	4,2	4,8
	Feuillus	51,4	55,0	31,9	/	36,5	88,8
	Résineux	2,8	11,0	0,9	/	2,9	2,5
	Densité totale	54,2	66,0	32,8	/	39,4	91,3
Pessière à asplénium	Epicéa	21,3	51,0	/	6,7	24,4	17,4
	Sapin	5,3	16,5	/	0,3	6,8	3,5
	Hêtre	2,1	6,3	/	0,0	2,5	1,6
	Erable sycomore	2,6	5,5	/	1,5	3,1	1,9
	Frêne	0,1	0,0	/	0,0	0,0	0,1
	Chêne	0,0	0,0	/	0,0	0,0	0,0
	Alisier blanc	0,8	2,0	/	0,2	0,9	0,8
	Sorbier des oiseleurs	6,3	14,0	/	6,5	9,5	2,4
	Orme	0,0	0,0	/	0,0	0,0	0,0
	Nombre d'espèces	4,8	6,0	/	3,3	4,4	5,4
	Feuillus	11,9	27,8	/	8,2	16,0	6,8
	Résineux	26,6	67,5	/	7,0	31,2	20,9
	Densité totale	38,5	95,3	/	15,2	47,2	27,6

Nous pouvons observer les proportions de chaque essence forestière au sein du rajeunissement (Figure 4.2) et leur densité respective dans les Annexes 24 à 31. L'épicéa et le sapin blanc sont très répandus dans les hautes altitudes de la région du Creux du Van, principalement sur le versant nord du Val de Travers. Ils sont absents sur le versant sud et le long de l'Areuse. Le hêtre est fortement représenté dans l'ensemble de la réserve, à l'exception de certaines trouées en haut du versant nord et dans le cirque rocheux. Le même schéma peut se constater avec l'érable, mais avec des plus faibles densités. Le frêne est quant à lui présent dans 11 relevés, tous situés dans la partie nord de la zone ICOP. L'alisier blanc est peu fréquent dans les trouées ; sa densité est partout inférieure à 10 tiges, à l'exception du relevé au sud avec 30 tiges (Figure 4.2). En ce qui concerne le sorbier des oiseleurs, la majorité des sites où il est retrouvé sont situés dans la pessière à asplénium, mais aussi dans la hêtraie à sapin sur le versant sud de la montagne de Boudry. Finalement, l'orme n'a été aperçu que dans trois relevés et en hêtraie à cardamine uniquement.

4.2 Les facteurs affectant la variation du rajeunissement (questions 2a et 2b)

Les résultats nécessaires pour répondre aux questions 2a et 2b sont présentés dans un premier temps pour l'ensemble des sites échantillonnés (section 4.2.1), puis par milieu forestier (sections 4.2.2 à 4.2.4).

Tableau 4.2 : Proportions de variation du recru expliquées par chaque facteur (R^2) et les p-values associées, mesurées lors des Analyses de Redondance (RDA). En vert sont présentées les p-values ≤ 0.05 ou ≥ -0.05 , ce qui témoigne de corrélations significatives. La proportion de variation (R^2) expliquée par chaque groupe de facteur est aussi présentée (Ensemble des variables).

Facteurs		Ensemble des sites		Hêtraie à sapin		Hêtraie typique		Pessière à asplénium	
		R^2	p-value	R^2	p-value	R^2	p-value	R^2	p-value
Facteurs biotiques	Association	0.36	0.001	-	-	-	-	-	-
	Hauteur canopée	0.01	0.7	0.08	0.2	0.06	0.6	0.02	0.9
	Surface	0.02	0.4	0.04	0.6	0.09	0.3	0.05	0.5
	Strate arbustive	0.01	0.9	0.03	0.7	0.02	1	0.09	0.2
	Strate herbacée	0.01	0.6	0.02	0.8	0.11	0.2	0.03	0.8
	Mousse	0.08	0.005	0.09	0.1	0.06	0.6	0.12	0.05
	Bois mort	0.02	0.4	0.03	0.6	0.02	1	0.07	0.3
	Litière	0.10	0.002	0.07	0.3	0.1	0.2	0.05	0.6
	Nombre d'espèces	0.04	0.05	0.1	0.1	0.03	0.9	0.03	0.8
	Ensemble des variables	0.47	0	0.53	0.02	0.39	0.8	0.43	0.1
Facteurs stationnels	Exposition Sud-Nord	0.06	0.01	0.05	0.5	0.08	0.4	0.05	0.6
	Exposition Ouest-Est	0.04	0.09	0.01	0.9	0.08	0.3	0.1	0.1
	Altitude	0.05	0.05	0.05	0.5	0.09	0.3	0.11	0.06
	Pente	0.03	0.15	0.03	0.7	0.12	0.1	0.08	0.2
	Roche	0.03	0.1	0.04	0.5	0.08	0.4	0.12	0.05
	Température (T)	0.22	0.001	0.12	0.04	0.04	0.9	0.13	0.03
	Lumière (L)	0.06	0.01	0.17	0.005	0.04	0.8	0.05	0.5
	Humidité (F)	0.06	0.01	0.05	0.5	0.1	0.2	0.11	0.09
	Humus (H)	0.17	0.001	0.03	0.7	0.08	0.4	0.1	0.1
	Nutriments (N)	0.11	0.001	0.09	0.1	0.07	0.5	0.9	0.2
	Réactivité (R)	0.14	0.001	0.1	0.1	0.13	0.1	0.7	0.3
	Ensemble des variables	0.46	0	0.55	0.2	0.66	0.05	0.54	0.04
Facteurs anthropiques	Gestion	0.19	0.001	0.17	0.4	-	--	0.18	0.09
	Traitement sylvicole	0.13	0.007	0.19	0.3	0.2	0.2	0.15	0.2
	Degré de protection	0.07	0.05	0.05	0.9	0.11	0.2	0.11	0.5
	Degré de production ligneuse	0.12	0.009	0.2	0.05	0.05	0.7	0.12	0.05
	Protection de la biodiversité	5	0.3	0.07	0.8	0.12	0.1	0.11	0.05
	Ensemble des variables	0.29	0.01	0.4	0.7	0.39	0.1	0.33	0.6
Abroutissement	Degré abroutissement arbres	0.12	0.01	0.19	0.2	0.23	0.4	0.18	0.3
	Degré abroutissement buissons	0.15	0.01	0.31	0.09	0.25	0.7	0.37	0.04
	Proportion d'abroutissement total	0.08	0.004	0.11	0.06	0.31	0.001	0.12	0.05
	Ensemble des variables	0.26	0.01	0.46	0.09	0.46	0.04	0.6	0.05

4.2.1 Ensemble des sites d'échantillonnage

a) Facteurs affectant la variation du recru :

Les résultats des Analyses de Redondances (RDA) partielles montrent que les facteurs stationnels, biotiques, anthropiques et d'abrouissement ont un impact significatif sur la distribution du recru (Tableau 4.2). Ce sont les facteurs biotiques et stationnels qui jouent le plus grand rôle; ils expliquent respectivement 47% et 46% de la variation. L'association forestière et la température (facteur de Landolt) sont les plus fortement corrélées à la distribution du rajeunissement, suivi par la gestion sylvicole (Tableau 4.2).

La RDA (Figures 4.3 et 4.4) met en évidence la différence de recru entre la hêtraie typique et la pessière le long de l'axe 1 ; la hêtraie à sapin se trouve en situation intermédiaire. Cet axe représente un gradient de température (T) et d'humification (H), avec le hêtre, le frêne et l'érable à gauche où l'indicateur de température est plus élevé, puis l'épicéa, le sapin et le sorbier des oiseleurs à droite où H augmente et T diminue. La densité d'érables et de frênes est négativement corrélée au recouvrement du sol par les roches. L'axe 2 est représenté en partie par le taux d'abrouissement, avec le frêne en bas où l'abrouissement est plus fort. La taille de la trouée ne joue pas de rôle significatif sur la distribution du recru entre les trouées (Tableau 4.2). Néanmoins, elle est corrélée positivement à la fréquence de l'épicéa et négativement à celle du hêtre, de l'érable et du frêne (Tableau 4.3). Les indices de diversité sont négativement corrélés à la pente et à la quantité de nutriments dans le sol.

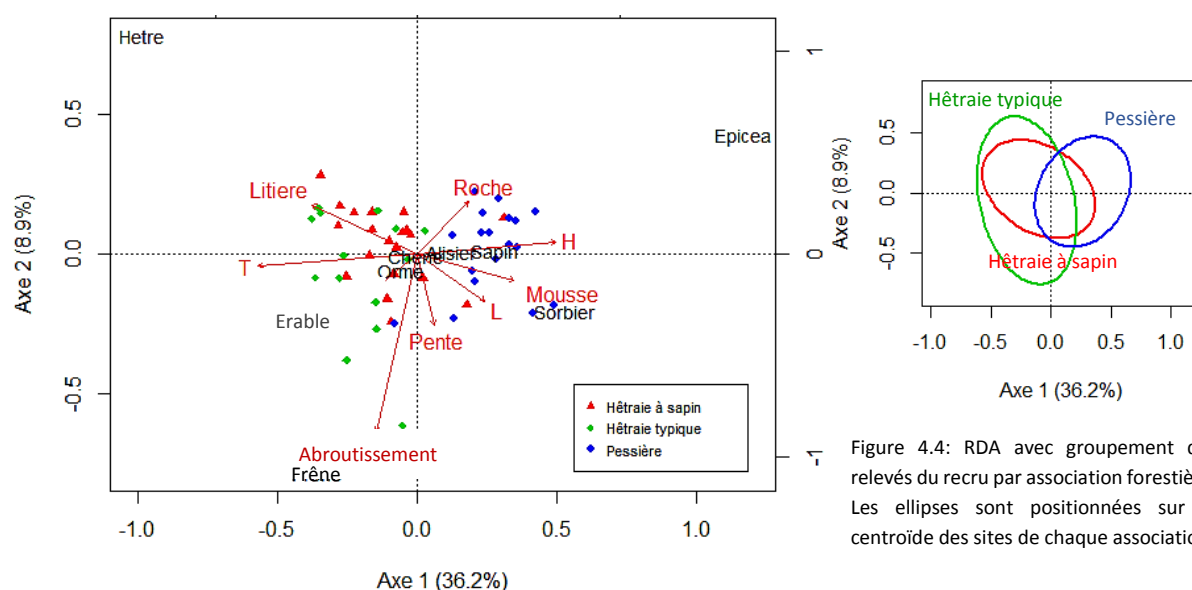


Figure 4.3 : Analyse de Redondance (RDA) en scaling 3 projetant les relevés du recru effectués sur l'ensemble des trouées, les espèces d'arbres, ainsi que les variables les plus explicatives. Scaling 3 signifie que les scores des espèces (scaling 2) et les scores des sites (scaling 1) sont projetés symétriquement. Les deux axes expliquent 45.1% de la variation. Il y a trois axes significatifs, mais seuls les deux plus forts sont illustrés. Le groupement est par association forestière.

b) Traitements sylvicoles :

La densité d'épicéas, de sapins, d'érables sycomores et de sorbiers des oiseleurs est la plus élevée dans les relevés des zones traitées par coupes progressives, alors que la densité de hêtres, d'alisiers blancs et de frênes est supérieure en jardinage (Tableau 4.1). La RFT, en revanche, présente la plus faible densité et diversité d'espèces (Annexe 35). Etant donné que le nombre de relevés dans chaque groupe de traitement varie considérablement entre les trois associations, notamment ceux en gestion extensive (Annexe 32), l'interprétation sera réalisée plus précisément par milieu forestier au cours des prochains chapitres.

Tableau 4.3 : Coefficients de corrélation (R^2) entre les densités des essences forestières dans le recru et les variables écologiques. En vert sont représentés les coefficients de corrélation supérieurs à 0.4 et inférieurs à -0.4, seuils défini de manière arbitraire.

Général	Epicea	Sapin	Hetre	Erable	Frene	Chene	Alisier	Sorbier	Orme	Nombre d'espèces	Densité recru	Diversité shannon	Diversité simpson
Altitude	0,09	0,14	0,03	-0,08	-0,12	0,07	0,15	0,18	-0,14	0,02	0,02	0,05	0,03
Pente	0,15	-0,12	-0,08	0,02	-0,07	0,07	-0,02	0,07	-0,07	-0,14	-0,02	-0,31	-0,30
Hauteur canopée	0,02	-0,17	-0,13	0,00	0,21	-0,16	-0,25	0,07	0,22	-0,24	0,04	-0,06	-0,04
Exposition	0,24	0,26	-0,21	0,07	-0,12	-0,05	0,01	0,29	-0,14	0,21	0,02	0,24	0,26
Surface	0,26	-0,10	-0,23	-0,14	-0,21	0,01	0,04	-0,03	-0,18	0,03	-0,17	-0,19	-0,19
Strate arbustive	0,06	0,14	0,02	0,26	0,27	-0,12	-0,12	0,13	0,16	0,04	0,27	0,05	0,04
Strate herbacée	0,14	0,09	-0,26	0,14	0,00	0,12	0,17	0,24	0,04	0,15	0,04	0,10	0,09
Mousse	0,14	0,08	-0,15	-0,31	-0,05	-0,15	-0,16	0,07	-0,03	0,11	-0,10	0,17	0,22
Roche	0,04	-0,14	0,00	-0,30	-0,24	0,08	0,00	-0,19	-0,20	-0,24	-0,23	-0,19	-0,15
Bois mort	-0,13	-0,05	0,23	-0,08	-0,06	-0,09	-0,15	-0,12	-0,09	-0,20	-0,04	-0,13	-0,09
Nombre d'espèces	0,10	-0,13	-0,33	-0,03	-0,27	0,12	0,19	-0,03	-0,27	0,13	-0,28	0,01	-0,01
T	-0,33	-0,21	0,30	0,21	0,24	-0,07	-0,23	-0,37	0,23	-0,34	0,09	-0,29	-0,29
L	0,08	-0,11	-0,35	-0,04	-0,13	0,12	0,17	0,07	-0,15	-0,18	-0,20	-0,07	-0,02
F	-0,10	-0,08	-0,04	0,37	0,21	-0,11	-0,12	-0,23	0,21	-0,04	0,10	0,17	0,18
R	-0,39	-0,23	0,35	0,33	0,15	0,21	0,20	-0,48	0,15	-0,17	0,08	-0,06	-0,05
N	-0,28	-0,32	-0,06	0,12	0,09	-0,08	-0,19	-0,38	0,08	-0,38	-0,17	-0,31	-0,29
H	0,41	0,30	-0,39	-0,24	-0,19	-0,18	-0,12	0,50	-0,16	0,33	-0,08	0,31	0,29

Hêtraie à sapin	Epicea	Sapin	Hetre	Erable	Frene	Chene	Alisier	Sorbier	Orme	Nombre d'espèces	Densité recru	Diversité shannon	Diversité simpson
Altitude	-0,19	-0,02	-0,05	0,19	-0,24	0,03	0,18	0,41	/	0,02	0,03	0,21	0,15
Pente	0,03	-0,23	0,18	0,04	-0,01	0,20	0,08	-0,16	/	-0,07	0,14	-0,12	-0,14
Hauteur canopée	-0,27	-0,24	-0,11	-0,30	0,44	-0,28	-0,41	-0,28	/	-0,35	-0,33	-0,37	-0,39
Exposition	0,29	0,16	-0,11	0,25	-0,29	0,00	0,03	-0,02	/	0,04	0,03	0,42	0,46
Surface	-0,23	-0,38	-0,16	-0,24	-0,20	0,06	0,16	0,23	/	0,05	-0,24	-0,22	-0,25
Strate arbustive	-0,21	0,21	-0,03	0,09	0,04	-0,14	-0,15	-0,16	/	-0,14	-0,03	0,07	0,13
Strate herbacée	0,08	-0,21	-0,35	0,25	-0,03	0,22	0,31	0,07	/	0,11	-0,18	0,12	0,08
Mousse	0,27	0,45	0,04	0,05	0,25	-0,17	-0,17	-0,18	/	-0,01	0,11	0,23	0,24
Roche	0,23	0,07	0,51	0,04	-0,16	0,17	0,12	-0,15	/	0,00	0,49	-0,14	-0,17
Bois mort	-0,24	0,08	0,14	-0,33	-0,02	-0,13	-0,18	0,14	/	-0,13	-0,01	-0,14	-0,10
Nombre d'espèces	-0,20	-0,41	-0,34	0,42	-0,10	0,23	0,43	0,53	/	0,32	-0,16	0,21	0,13
T	-0,30	-0,04	0,19	-0,27	0,26	-0,12	-0,33	-0,16	/	-0,40	-0,02	-0,42	-0,44
L	0,00	-0,25	-0,51	0,46	-0,21	0,24	0,36	0,24	/	0,21	-0,28	0,44	0,49
F	-0,22	-0,18	-0,41	-0,04	0,10	-0,17	-0,16	0,14	/	-0,14	-0,43	0,07	0,08
R	-0,17	-0,41	0,00	0,32	-0,05	0,36	0,44	0,22	/	0,18	0,09	0,05	-0,02
N	-0,29	-0,11	-0,27	-0,06	0,16	-0,12	-0,20	-0,10	/	-0,23	-0,34	-0,09	-0,03
H	-0,01	0,00	-0,23	-0,24	0,16	-0,29	-0,29	0,08	/	-0,15	-0,31	0,06	0,09

Hêtraie typique	Epicea	Sapin	Hetre	Erable	Frene	Chene	Alisier	Sorbier	Orme	Nombre d'espèces	Densité recru	Diversité shannon	Diversité simpson
Altitude	-0,32	0,27	0,47	0,21	0,24	/	-0,11	0,01	0,16	0,27	0,33	0,16	0,12
Pente	-0,32	0,22	-0,32	-0,03	-0,19	/	-0,35	-0,19	-0,18	-0,04	-0,24	-0,30	-0,27
Hauteur canopée	-0,10	-0,18	0,05	0,08	0,22	/	-0,06	0,13	0,24	-0,67	0,18	0,09	0,16
Exposition	0,29	-0,01	-0,13	0,06	-0,24	/	0,39	0,37	-0,28	0,47	-0,17	0,34	0,27
Surface	0,36	0,19	-0,25	-0,12	-0,50	/	0,44	0,08	-0,41	0,15	-0,42	0,09	0,04
Strate arbustive	-0,05	-0,17	0,34	0,44	0,35	/	-0,01	-0,24	0,18	-0,22	0,43	-0,32	-0,37
Strate herbacée	0,03	-0,22	-0,33	0,22	0,05	/	-0,16	-0,07	0,14	-0,04	0,00	-0,01	-0,01
Mousse	0,35	0,06	-0,18	-0,53	-0,06	/	0,35	0,46	-0,01	0,40	-0,18	0,29	0,30
Roche	-0,26	0,40	-0,31	-0,37	-0,32	/	-0,23	-0,23	-0,26	-0,11	-0,40	-0,07	-0,03
Bois mort	-0,11	-0,17	0,52	-0,03	-0,22	/	-0,10	0,22	-0,36	0,11	-0,06	0,22	0,25
Nombre d'espèces	0,04	0,17	-0,42	-0,07	-0,45	/	0,00	-0,09	-0,46	0,01	-0,45	-0,43	-0,46
T	-0,36	-0,24	-0,04	-0,01	0,14	/	-0,38	-0,07	0,13	-0,89	0,05	-0,35	-0,26
L	-0,18	-0,38	-0,10	-0,09	-0,12	/	-0,27	-0,25	-0,17	-0,38	-0,17	-0,58	-0,55
F	0,28	0,07	0,37	0,55	0,19	/	0,26	-0,14	0,21	-0,15	0,38	0,63	0,64
R	-0,29	0,22	0,30	0,43	0,28	/	-0,06	0,04	0,28	0,33	0,37	0,50	0,47
N	-0,34	-0,18	-0,20	-0,14	-0,16	/	-0,33	-0,33	-0,16	-0,48	-0,24	-0,54	-0,51
H	0,71	0,14	-0,23	-0,03	-0,29	/	0,47	0,09	-0,20	0,48	-0,22	0,48	0,41

Pessière	Epicea	Sapin	Hetre	Erable	Frene	Chene	Alisier	Sorbier	Orme	Nombre d'espèces	Densité recru	Diversité shannon	Diversité simpson
Altitude	-0,14	-0,32	-0,28	-0,01	-0,14	/	-0,40	0,08	/	-0,55	-0,18	-0,58	-0,54
Pente	0,11	-0,16	0,05	0,34	0,10	/	-0,05	0,01	/	-0,28	0,09	-0,50	-0,50
Hauteur canopée	0,00	-0,04	-0,08	-0,25	0,01	/	-0,18	0,09	/	0,09	-0,02	0,09	0,04
Exposition	0,13	0,45	0,17	0,30	0,18	/	0,18	0,27	/	0,12	0,30	0,06	0,08
Surface	0,28	-0,04	-0,05	0,05	0,19	/	-0,46	-0,24	/	-0,11	0,11	-0,34	-0,31
Strate arbustive	0,12	0,41	0,11	-0,11	-0,17	/	0,24	0,30	/	0,49	0,25	0,47	0,42
Strate herbacée	0,13	0,31	0,20	0,22	0,16	/	-0,01	0,32	/	0,22	0,27	0,11	0,14
Mousse	-0,05	-0,38	-0,14	-0,36	-0,16	/	-0,52	-0,12	/	-0,10	-0,21	-0,07	0,04
Roche	-0,10	-0,56	-0,41	-0,37	0,03	/	-0,42	-0,48	/	-0,60	-0,39	-0,41	-0,31
Bois mort	-0,17	-0,29	0,06	0,34	-0,20	/	-0,25	-0,29	/	-0,63	-0,21	-0,41	-0,33
Nombre d'espèces	-0,07	-0,24	0,03	0,09	0,34	/	-0,41	-0,36	/	-0,06	-0,18	-0,03	0,04
T	-0,01	0,02	0,17	0,47	0,21	/	-0,14	-0,35	/	0,00	-0,03	-0,16	-0,19
L	-0,05	-0,11	-0,30	-0,20	0,10	/	-0,10	-0,07	/	-0,48	-0,12	-0,28	-0,17
F	0,04	0,17	0,25	0,41	0,17	/	0,00	-0,25	/	0,24	0,07	0,15	0,11
R	-0,19	-0,32	-0,20	0,09	0,20	/	-0,35	-0,46	/	-0,54	-0,33	-0,42	-0,32
N	-0,15	-0,32	-0,22	0,09	-0,10	/	-0,32	-0,42	/	-0,40	-0,29	-0,40	-0,41
H	0,15	0,47	0,30	-0,02	-0,24	/	0,35	0,42	/	0,54	0,33	0,54	0,46

4.2.2 Hêtraie à sapin

a) Facteurs affectant la variation du recru :

Le groupe des facteurs biotiques a un impact significatif sur le recru ($R^2=0.53$ – Tableau 4.2). Celui de la gestion anthropique par contre n'a aucune influence. Les variables qui expliquent le mieux la variation du recru sont l'intensité de la production ligneuse ($R^2=0.20$), l'indicateur de lumière ($R^2=0.17$), l'indicateur de température ($R^2=0.12$) et la proportion d'abroustissement ($R^2=0.11$). Ensembles, elles expliquent 35.2% de la variance. A spécifier que pour la production ligneuse 17 sites ont été échantillonnés en zone de production normale, deux en RFT et un en production diversifiée (Figure 4.5). Les relevés en RFT se situent en haut à droite du graphique et sont corrélés à la lumière (L), à l'humidité (F), au nombre d'espèces végétales et à l'abroustissement. Dans ce même cadran, l'érable, le sorbier et l'alisier sont présents. D'après le Tableau 4.3, ces essences sont effectivement corrélées positivement avec le facteur lumière, ainsi qu'avec la taille de la trouée (mais moins fortement). Les densités du hêtre et du sapin montrent une tendance inverse.

Le Tableau 4.3 révèle en plus que les densités de l'épicéa, du hêtre et du sapin sont corrélées négativement avec le nombre d'espèces végétales, ainsi qu'avec le recouvrement de la strate herbacée. En contrepartie, ces essences sont favorisées dans les zones plus rocheuses et sèches, où la strate herbacée est moins présente.

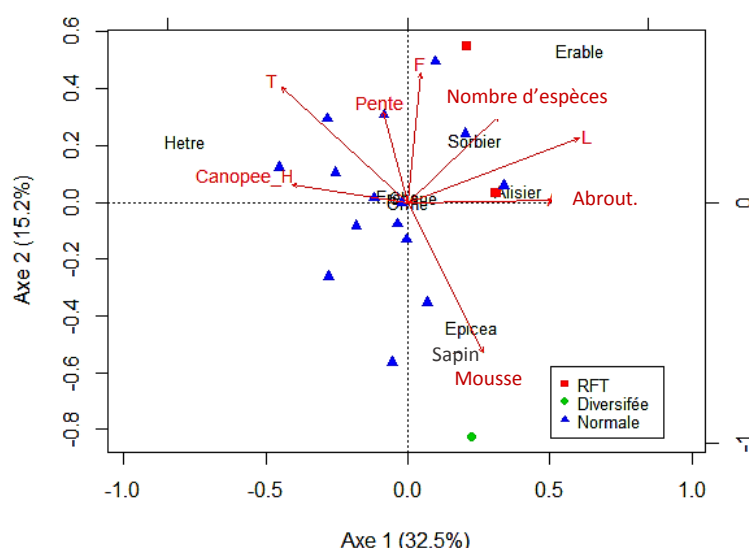
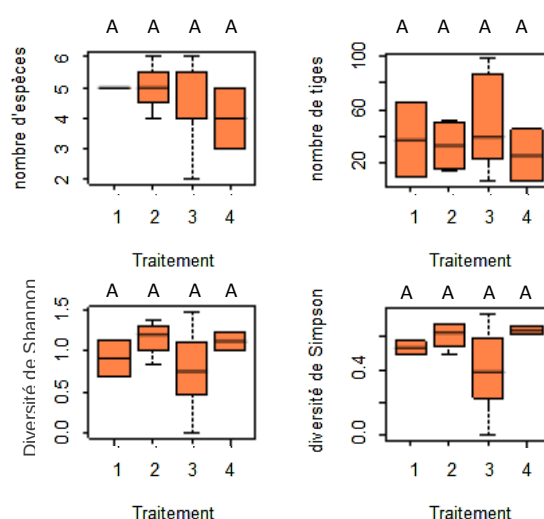


Figure 4.5: RDA en scaling 3 projetant les relevés du recru en hêtraie à sapin, les espèces d'arbre ainsi que les variables les plus explicatives. Il y a deux axes significatifs qui expliquent 47.7% de la variance. Le groupement est par intensité de production ligneuse. RFT correspond à la gestion extensive.



1) Coupe progressive 2) Coupe en mosaïque 3) Jardinage 4) RFT

Figure 4.6 : Variation du nombre d'espèces, de densité, et des indices de diversité du recru en fonction du traitement sylvicole, en hêtraie à sapin. Les lettres représentent les groupes de traitements différents significativement, calculés à l'aide du test HSD de Tukey.

b) Traitements sylvicoles :

Parmi les relevés réalisés en hêtraie à sapin, deux des divisions étudiées sont traitées par coupes progressives, quatre par coupes en mosaïque, douze par jardinage et deux par gestion extensive (RFT). Les moyennes de densité totale et par espèce sont présentées dans le Tableau 4.1. Il n'y a pas de différences significatives entre les traitements sylvicoles (cf. ACP Annexe 37). Seuls les relevés du recru en RFT sont regroupés (cadran en haut à droite). Des boxplots ont été générés afin d'évaluer si le traitement affecte les différences de diversité et de densité entre les sites (Figure 4.6). Aucune distinction significative n'a été mise en avant, ce qui peut être lié au manque de réplicas en coupe progressive et RFT. On peut tout de même constater que les indices de diversité sont plus élevés dans

les divisions traitées par gestion extensive et par coupes en mosaïque que par celles en jardinage. Les moyennes de densité du sapin, du sorbier des oiseaux y sont plus élevées. La densité totale du recru par contre atteint les valeurs les plus hautes en jardinage ; elle est corrélée principalement à la dynamique du hêtre (Figure 4.7).

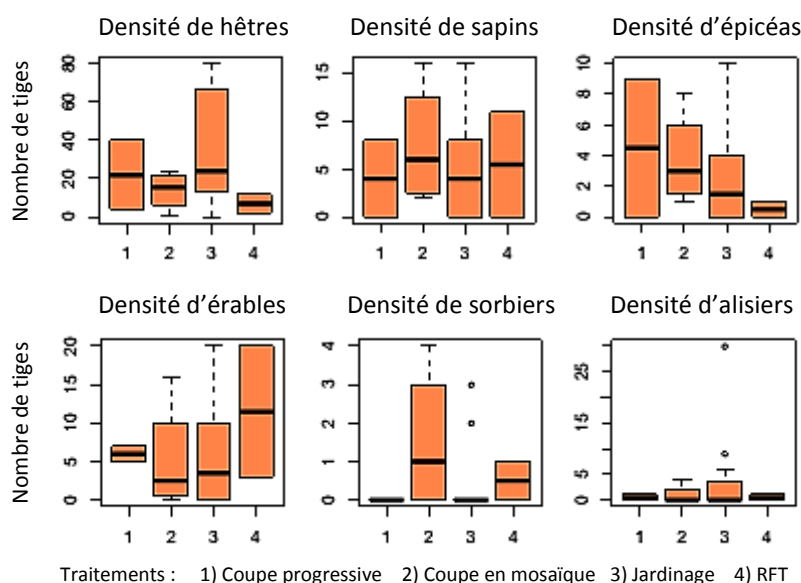


Figure 4.7: Distribution des densités de chaque essence forestière en hêtraie à sapin en fonction du traitement sylvicole.

4.2.3 Hêtraie typique à cardamine

a) Facteurs affectant la variation du recru :

La variation du recru entre les trouées de la hêtraie typique est liée significativement aux facteurs stationnels et d'abrouissement. Ils expliquent respectivement 66% et 46% de celle-ci (Tableau 4.2). Le facteur le plus important est la proportion d'abrouissement des arbres ($R^2 = 0.31$), suivi de la réactivité ($R^2 = 0.13$), de la pente ($R^2 = 0.12$) et du recouvrement de la strate herbacée ($R^2 = 0.11$). Ces facteurs réunis expliquent 55.7% de la variance. Sur la Figure 4.8, on constate que le frêne est positivement corrélé au taux d'abrouissement et à la pente et qu'il est négativement corrélé à la surface de la trouée et à la proportion de litière. C'est la situation opposée pour le hêtre. L'érable est plutôt lié aux variables d'humidité et de réactivité.

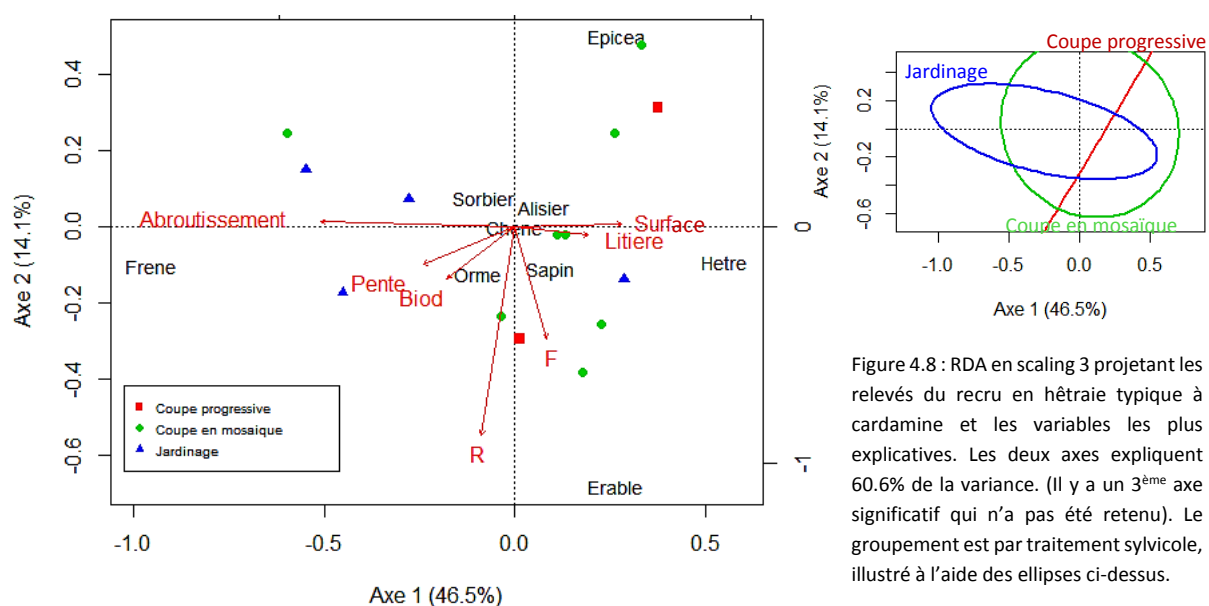


Figure 4.8 : RDA en scaling 3 projetant les relevés du recru en hêtraie typique à cardamine et les variables les plus explicatives. Les deux axes expliquent 60.6% de la variance. (Il y a un 3^{ème} axe significatif qui n'a pas été retenu). Le groupement est par traitement sylvicole, illustré à l'aide des ellipses ci-dessus.

b) Traitements sylvicoles :

La moyenne de densité du recru est la plus élevée dans les divisions traitées par jardinage (Tableau 4.1). Néanmoins, la RDA ci-dessus (Figures 4.8) et les ACP de l'Annexes 38 ne permettent pas de distinguer une variation du recru significative en fonction du traitement sylvicole. Comme au point 4.2.2, il est possible d'utiliser des boxplots pour mieux se représenter la variation de diversité et de densité du recru (Figure 4.9). La coupe en mosaïque apporte la plus faible diversité et densité de jeunes arbres. Les moyennes sont les plus hautes dans les relevés en coupe progressive. L'Annexe 39 montre que l'épicéa et l'alisier blanc y sont présents, contrairement aux autres trouées. L'orme et le sorbier des oiseleurs, quant à eux, n'ont été rencontrés qu'en forêt jardinée.

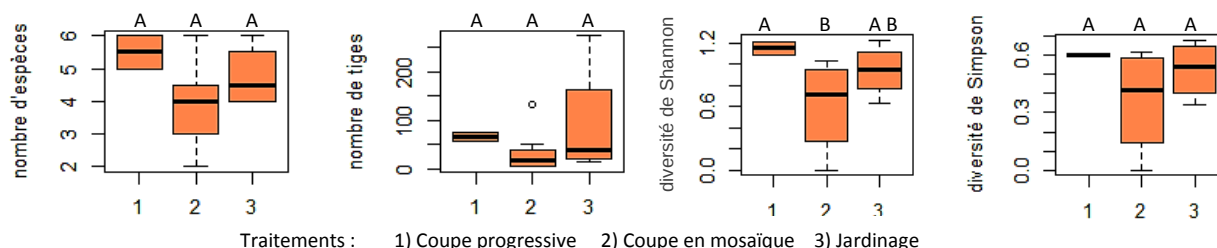


Figure 4.9 : Variation du nombre d'espèces, de la densité et des indices de diversité du recru en hêtraie à cardamine, selon le traitement sylvicole. La significativité des différences a été calculée par le test HSD de Tukey pour le nombre d'espèces et de Kruskal-Wallis pour les autres.

4.2.4 Pessière à asplénium

a) Facteurs affectant la variation du recru:

Ce sont les facteurs liés à l'abroustissement ainsi qu'à la station qui ont le plus d'impact sur le recru (Tableau 4.2). La variation entre les trouées est dirigée par la température ($R^2 = 13.2$), la proportion de roches au sol ($R^2 = 12.3$), le recouvrement par la mousse ($R^2 = 11.8$), le degré d'abroustissement des buissons ($R^2 = 37.2$), l'abroustissement des arbres ($R^2 = 12.2$) et le type de production ligneuse ($R^2 = 11.7$ - Tableau 4.2). Ici, la production ligneuse correspond soit à des coupes normales, soit à la gestion extensive (RFT). Après retrait d'un site qui s'avérait plus proche d'une érableie que d'une pessière d'après la végétation présente (cf. Annexe 40), la RDA de la Figure 4.10 indique une séparation claire entre les sites traités par coupes et ceux en RFT. Les premiers sont caractérisés par un plus grand nombre d'érables, de hêtres et de sapins, et les deuxièmes par la présence du sorbier. Ensuite, on peut constater que l'épicéa est corrélé à la surface de la trouée, à la pente et au recouvrement du sol par les roches. La présence de l'érable et du hêtre est corrélée à la température. Au final, la diversité des essences augmente en parallèle avec la diminution de lumière, de pente et de roches (Tableau 4.3).

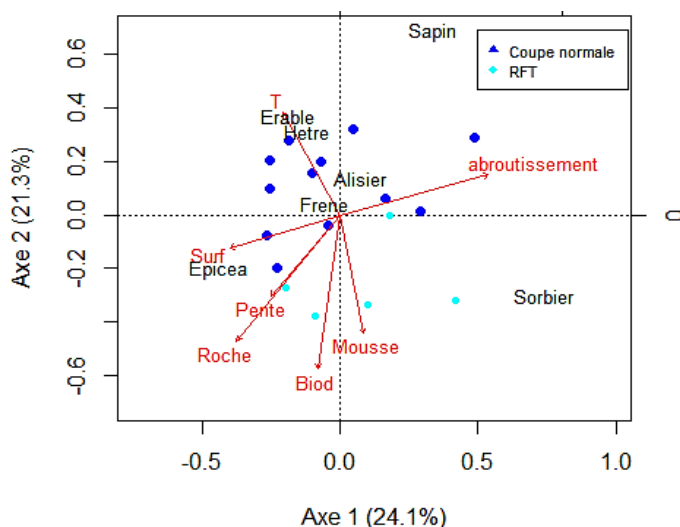


Figure 4.10 : RDA en scaling 3 projetant les relevés du recru en pessière à asplénium et les variables les plus explicatives. Les deux axes expliquent 45.4% de la variance. Les deux groupes correspondent aux forêts sans intervention sylvicole (RFT) et celle traitées par coupes normales.

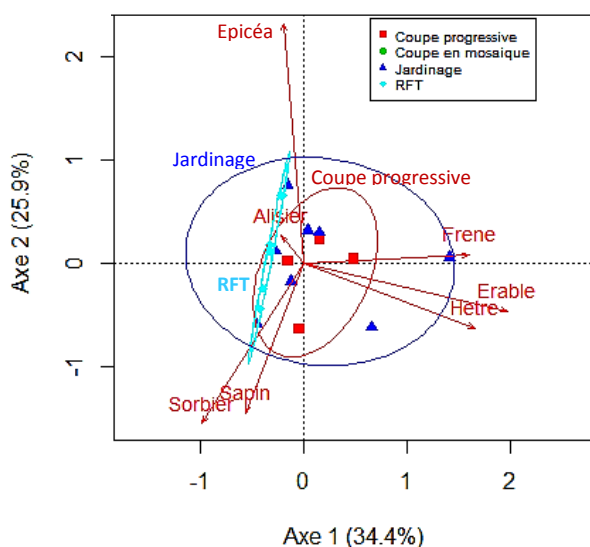


Figure 4.11 : ACP en scaling 1 projetant les relevés du recru en pessière à asplénium. Le scaling 1 conserve les distances entre les sites, mais pas les angles entre les flèches d'espèces. Sur les 3 axes significatifs, les deux plus forts sont illustrés; ils expliquent 60.3% de la variation. Le groupement est par type de traitement sylvicole, mis en évidence par les ellipses de couleur.

b) Traitements sylvicoles :

La projection des relevés dans l'ACP de la Figure 4.11 met en évidence deux groupes distincts. Ils correspondent aux sites traités par coupe progressive (en rouge) et aux sites en RFT (en bleu clair). La distinction est aussi marquée dans les RDA de l'Annexe 41. Le premier groupe est caractérisé par une plus grande proportion de frênes, d'érables et de hêtres que le deuxième. Il faut toutefois noter que le recru de ces deux groupes ne se différencie pas de celui des trouées créées par jardinage. Les quatre boxplots de la Figure 4.12 montrent que la densité et diversité des espèces ligneuses est plus élevée dans les forêts traitées par coupes progressives que celles en RFT. Les valeurs en jardinages sont relativement proches de celles des coupes progressives, à l'exception de la densité de tiges qui y est plus faible. En effet, la moyenne de densité est de 95 arbres en coupe progressive pour 27 en jardinage et 15 en RFT (Tableau 4.1). De manière générale, la densité et diversité du recru est supérieure dans les trouées créées par l'homme en comparaison aux trouées naturelles.

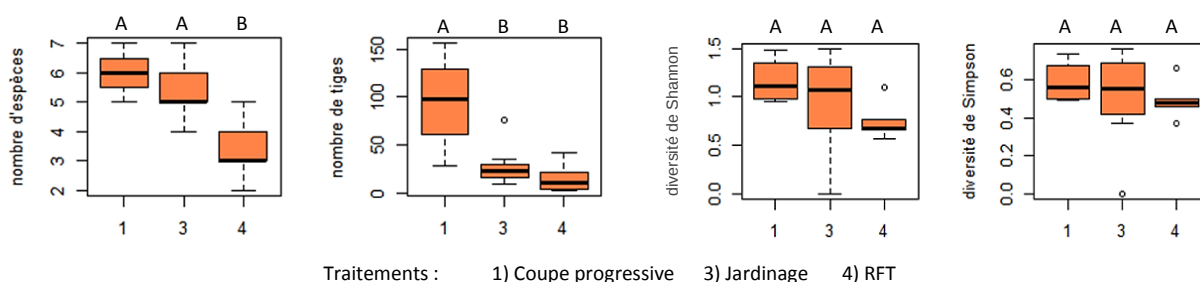


Figure 4.12: Variation du nombre d'espèces, de densité du recru, et des indices de diversité en pessière à asplénium, en fonction du traitement sylvicole. La significativité des différences entre les traitements a été calculée à l'aide du test HSD de Tukey pour le nombre d'espèces d'arbres, la diversité de Shannon et la surface, et du test de Kruskal-Wallis pour la densité du recru et la diversité de Simpson.

Les Annexes 42, 43 et 44 présentent encore la variation du recru entre la RFT, la RFP et les forêts gérées par coupes normales. Les relevés en RFP, qui sont traités par des coupes progressives et de jardinage, montrent une moyenne de densité et de diversité généralement supérieure aux autres gestions (Annexe 44).

4.3 L'abroustissement (question 3)

Les résultats suivants abordent l'abroustissement, dans un premier temps sur l'ensemble des essences forestières, puis sur chaque essence individuellement.

4.3.1 Pressions d'abroustissement générales

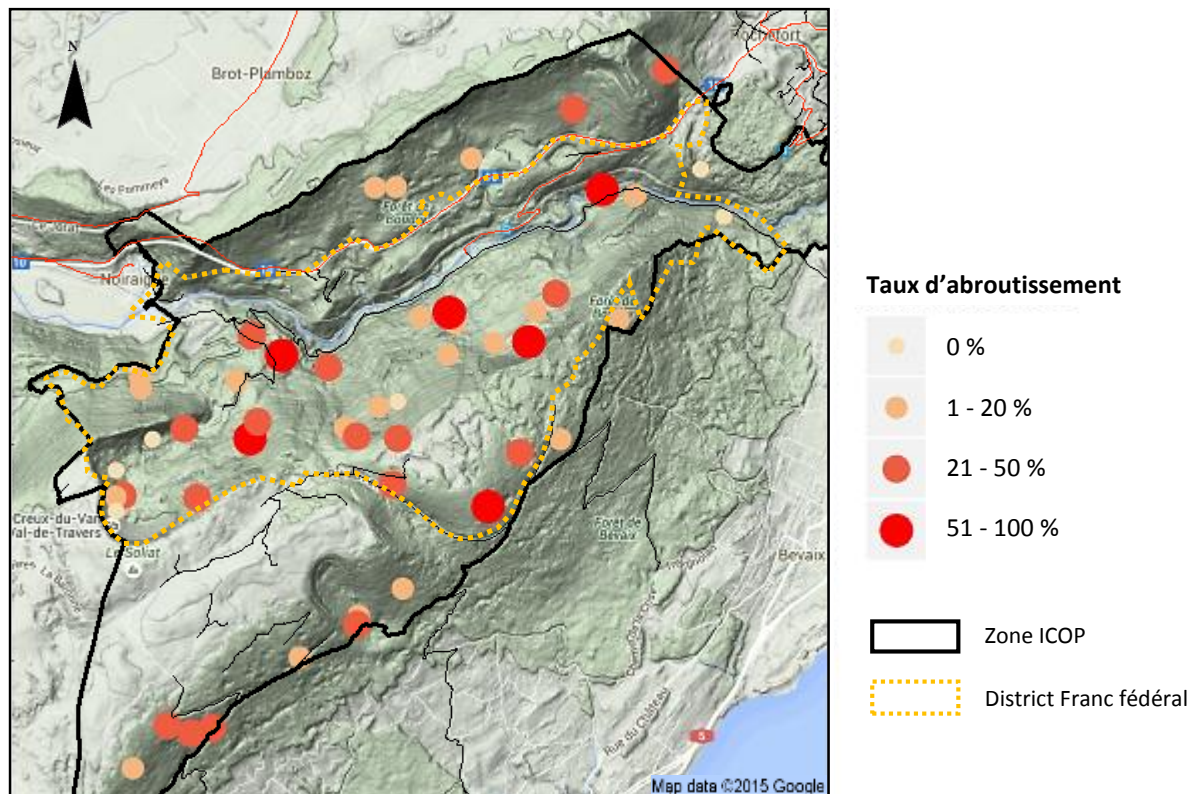


Figure 4.13: Taux d'abroustissement du recru à chaque site d'échantillonnage dans la région du Creux du Van, canton de Neuchâtel, Suisse. Les pourcentages correspondent aux rapports entre le nombre d'arbres abroustis et le nombre d'arbres intacts.

La carte de la Figure 4.13 illustre la répartition des proportions d'abroustissement du recru en trouée à travers la région du Creux du Van. L'abroustissement est nul dans huit des 52 sites échantillonnés et supérieur à 50% dans six d'entre eux. Ces six derniers se situent à l'intérieur du district franc fédéral. En moyenne, sur l'ensemble des relevés effectués, 24% des jeunes arbres ont été abroustis au cours de l'année de végétation 2013, taux qui atteint 27% si l'on ne tient pas compte de l'épicéa qui a été retrouvé intact à chaque site (Tableau 4.4). Cette moyenne est de 29% dans le district franc et de 24% en dehors. En ce qui concerne les feuillus, elle est de 31% au sein du district franc contre 20% à l'extérieur. Toutefois, les taux d'abroustissement ne sont pas significativement supérieurs dans cette réserve de chasse (Annexe 47). L'abroustissement total est en moyenne plus élevé dans les forêts traitées par gestion extensive (29%) que dans les autres, ce qui est d'autant plus marqué chez les feuillus (39%). Toutefois, lorsqu'on regroupe la gestion extensive, la coupe en mosaïque et la coupe progressive (tel que dans l'étude ReGib 3 de Schneider, 2008a), il est similaire à celui du groupe jardinage (Tableau 4.4).

Le Tableau 4.5 présente les coefficients de corrélation entre les taux d'abroustissements totaux et les variables potentiellement explicatives. La proximité des routes et des infrastructures humaines, la distance à la lisière, tout comme les facteurs stationnels et biotiques ne permettent pas d'expliquer la variation d'abroustissement dans la zone ICOP du Creux du Van. La densité totale du recru n'est pas corrélée à l'abroustissement non plus (voir carte de l'Annexe 48). Les boxplots de l'Annexe 49 montrent toutefois que ce dernier est légèrement plus élevé en hêtraie qu'en pessière.

Tableau 4.4 : Taux d'abroutissement moyen du recru en trouée (en %), sur les 52 relevés effectués. Il correspond à la proportion d'arbres abrutis par rapport aux arbres intacts. Le nombre de tiges étudié pour chaque espèce est reporté dans l'Annexe 46.

	Total	Dans le district franc	A l'extérieur du district franc	Coupe progressive	Coupe en mosaïque	Gestion extensive	Gestion extensive + Coupe progressive + mosaïque	Jardinage
Epicéa	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapin	22	22	22	26	26	36	28	16
Hêtre	10	11	9	7	6	21	8	13
Erable	50	52	46	49	37	60	46	56
Frêne	70	68	72	100	83	/	85	51
Alisier	47	40	72	30	50	50	38	57
Sorbier	53	48	78	12	100	53	54	52
Orme	83	75	100	/	100	/	100	75
Feuillus	27	31	20	20	22	39	26	29
Total	24	24	22	16	25	29	24	23

Tableau 4.5 : Corrélations (R^2) entre les taux d'abroutissement du recru en trouée et les variables potentiellement explicatives. Sont présentés en vert les R^2 supérieurs à 0.35 et inférieurs à -0.35, seuils choisis de manière arbitraire.

	Densité recru	Altitude	Pente	Roche	Surface Trouée	Hauteur Canopée	Strate arbustive	Strate herbacée	Distance district franc	Distance chemin	Distance route	Distance infrastructure	Distance village	Distance lisière
Sapin	-0,21	-0,37	0,18	0,54	-0,06	-0,23	-0,26	-0,35	-0,02	0,13	-0,04	-0,02	-0,1	0,12
Hêtre	-0,1	0	-0,13	-0,04	0,16	-0,14	-0,19	0,14	-0,05	-0,21	-0,31	0,01	0,18	0,2
Erable	0,01	0,08	-0,25	-0,08	0,06	-0,04	0,17	-0,26	-0,12	-0,13	0,17	-0,03	-0,19	-0,06
Frêne	-0,18	-0,04	0,49	0,61	0,39	-0,73	0,12	0,33	-0,17	0,15	-0,06	-0,16	0,15	0,2
Alisier	-0,07	0,03	-0,54	-0,32	-0,04	0,27	0,01	-0,15	0,24	-0,32	-0,41	-0,1	0,38	0,16
Sorbier	-0,37	-0,13	-0,3	-0,14	-0,27	-0,17	0,13	-0,02	0,33	-0,01	-0,19	0,51	-0,26	0,21
Total	-0,01	-0,13	0,07	-0,09	-0,16	-0,27	0,16	0,1	0	-0,13	-0,32	0,08	-0,03	0,22

4.3.2 Moyennes d'abroutissement par essence forestière

Les résultats présentés dans cette section proviennent de trois sources: le Tableau 4.4 avec les moyennes d'abroutissement, le Tableau 4.5 avec les coefficients de corrélation et les cartes de la Figure 4.14 illustrant les densités et les taux d'abroutissement par espèce d'arbres.

- Le sapin (*Abies alba*)

La moyenne d'abroutissement du sapin est de 22% ; elle ne varie pas entre le district franc et le reste de la zone ICOP (Tableau 4.4). La Carte 1 de la Figure 4.14 montre que l'abroutissement fluctue considérablement. Il est relativement faible voire nul en bas du cirque rocheux et atteint jusqu'à 75% dans les relevés au sud de Champ-du-Moulin-dessous. Il est de 16% en traitement par jardinage, contre 36% en gestion extensive. Il semblerait que la pression du gibier sur le sapin augmente quand le recouvrement par la strate herbacée diminue et que le recouvrement des roches au sol est plus élevé (Tableau 4.5). Elle varie également avec l'altitude.

- Le hêtre (*Fagus sylvatica*)

Le hêtre a une moyenne d'abroutissement de 10% ; plus précisément de 11% dans le district franc et 9% en dehors. Sur les 41 relevés où il est présent, il y en a 18 avec un taux d'abroutissement nul, ce qui correspond à 43% des trouées (Carte 2). La moyenne est de 13% en jardinage, autour de 10% en coupe progressive et en mosaïque et de 21% en gestion extensive. L'Annexe 50 montre que les valeurs les plus élevées se rencontrent effectivement en gestion extensive. Il n'y a pas de facteur fortement corrélé à la variation d'abroutissement du hêtre, si ce n'est la distance à la route ($R^2 = -0.31$).

- L'érable (*Acer pseudoplatanus*)

La moyenne d'abrouissement de l'érable est de 50%, 52% dans le district franc et 46% en dehors. Parmi les 34 relevés où l'érable est présent, il y en a huit avec un abrouissement nul et 15 avec un abrouissement > 50% (Carte 3). Ces derniers sont distribués de manière régulière dans l'ensemble de la zone ICOP, aucune tendance ne peut être mise en avant. Le taux d'abrouissement moyen est de 60% en gestion extensive, 56% en jardinage et 37% en coupe en mosaïque. Les facteurs les plus corrélés à la variation sont le recouvrement de la strate herbacée ($R^2 = -0.26$) et la valeur lumière ($R^2 = -0.27$).

- Le frêne (*Fraxinus excelsior*)

Le frêne a une moyenne d'abrouissement de 70%. Les taux sont partout > 30%, à l'exception d'un relevé à l'ouest où les arbres sont tous intacts (Carte 4). Les taux sont les plus bas en jardinage (Annexe 50), avec une moyenne de 51% ; en coupe en mosaïque celle-ci atteint 83%. La variation entre les trouées est fortement corrélée à la hauteur de la canopée ($R^2 = -0.73$), au recouvrement par les roches ($R^2 = 0.61$), à la lumière ($R^2 = 0.53$) et à la pente ($R^2 = 0.49$).

- L'alisier blanc (*Sorbus aria*)

L'alisier blanc, présent dans 15 relevés, a une moyenne d'abrouissement de 47%. On constate que les sites où l'alisier n'est pas brouté se concentrent sur les hauts du versant nord du Val de Travers (Carte 5). Le taux d'abrouissement moyen est supérieur en forêts traitées par jardinage (57%) que dans les autres. Pour finir, les facteurs affectant la distribution de l'abrouissement sont principalement la pente ($R^2 = -0.54$), la distance aux routes ($R^2 = -0.41$), ainsi que la distance aux villages ($R^2 = 0.38$).

- Le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*)

La moyenne d'abrouissement du sorbier des oiseleurs est de 54%. Les deux relevés avec un abrouissement nul se situent en bas du cirque rocheux du Creux du Van (Carte 6). L'abrouissement est significativement supérieur en gestion extensive et en jardinage (53% et 52%) par rapport à la coupe progressive (12% - Annexe 50). Le facteur avec la plus grande influence sur la variation entre les trouées est la distance à une infrastructure humaine ($R^2 = 0.51$) et la densité du recru ($R^2 = -0.37$).

- L'orme (*Ulmus glabra*)

L'orme a été retrouvé dans 3 relevés, en hêtraie typique uniquement (Annexe 51). Sur les 14 arbres analysés, il y en a 12 qui ont été abrouis au cours de la saison de végétation 2013. La moyenne d'abrouissement de l'orme est de 83%.

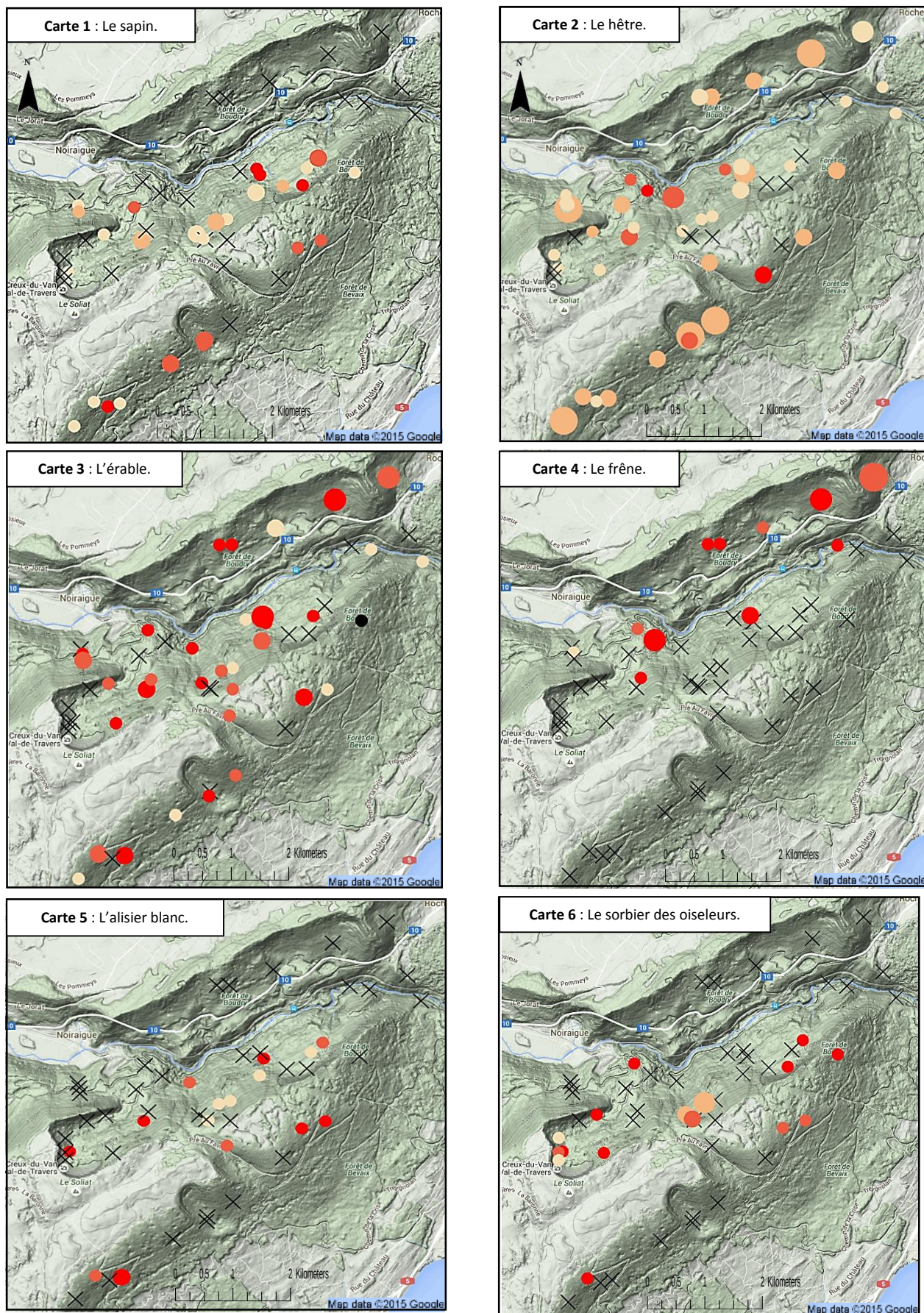
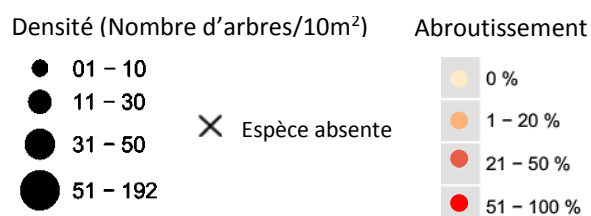


Figure 4.14 : Densités et taux d'abrouissement des essences forestières du recru dans les trouées échantillonnées au Creux du Van, Suisse.



4.4 La comparaison des essences entre recru et canopée (question 4)

A l'exception du hêtre et de l'épicéa, les corrélations entre les densités des différentes essences forestières en trouée et leur recouvrement dans la canopée à proximité ne sont pas significatives (Annexe 52 et 53). Le résultat est similaire lorsqu'on utilise plutôt les recouvrements dans la strate herbacée du relevé phytosociologique en trouée plutôt que les densités. Comme alternative, ce sont les proportions qui ont été utilisées pour les comparaisons (Tableau 4.6). Dans l'ensemble, il y a une diminution de proportion des résineux dans le rajeunissement par rapport à la composition de la canopée entourant les trouées ; la proportion est de 32% dans le rajeunissement contre 61% dans la forêt. En contrepartie, l'érable, le frêne et le sorbier augmentent en trouée.

Tableau 4.6 : Moyennes des proportions de chaque essence forestière dans la canopée et dans le rajeunissement en trouée, en %.

	Ensemble des relevés		Hêtraie à sapin		Hêtraie typique		Pessière à asplénium	
	Proportions dans la canopée (%)	Proportions en trouée (%)	Proportions dans la canopée (%)	Proportions en trouée (%)	Proportions dans la canopée (%)	Proportions en trouée (%)	Proportions dans la canopée (%)	Proportions en trouée (%)
Epicéa	39,6	21,9	22,7	6,7	10,8	5,7	80,9	51,4
Sapin	20,7	9,9	31,9	13,1	23,1	3,1	6,3	11,5
If	0,8	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0
Total résineux	61,1	31,8	54,6	19,8	36,9	8,9	87,2	63,0
Hêtre	33,4	35,4	40,1	56,7	56,2	43,8	8,4	5,3
Erable sycomore	3,3	14,8	4,6	16,2	2,1	17,9	2,6	10,8
Frêne	0,3	7,0	0,0	0,3	1,0	25,4	0,0	0,3
Alisier	0,5	3,1	0,7	4,5	0,0	0,5	0,6	3,6
Sorbier	0,4	7,3	0,0	2,4	0,0	1,8	1,2	17,1
Orme	0,7	0,5	0,0	0,0	2,7	1,8	0,0	0,0
Erbale plane	0,1	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0
Tilleul	0,1	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0
Total feuillus	38,8	68,2	45,4	80,1	63,1	91,1	12,8	37,0

En hêtraie à sapin, la situation est la même, les résineux sont presque trois fois moins présents dans le rajeunissement que dans la canopée, alors que le hêtre, l'érable et l'alisier y augmentent. En hêtraie typique, l'if (*Taxus baccata*), l'érable plane (*Acer platanoides*) et le tilleul à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*) n'ont pas été retrouvés dans les relevés du recru alors qu'ils étaient présents dans certaines canopées. Les proportions des résineux sont quatre fois moins hautes en trouée qu'en canopée, par contre le frêne atteint 25% du nombre de tiges total et l'érable 18%. En pessière à asplénium, la proportion d'épicéas est moins forte en trouée que dans la canopée, mais celle du sapin est stable. L'érable et le sorbier des oiseleurs augmentent dans le rajeunissement.

5. Discussion

La discussion est organisée en quatre parties, dans l'ordre des questions de recherche. Pour répondre à ces dernières, les résultats présentés dans le dernier chapitre, sous forme de cartes, tableaux, boxplots, ACP et RDA seront analysés et comparés à la littérature. Les deux premières parties développeront la thématique de la variation du recru en trouée (i.e. les questions 1 et 2), de manière générale dans la section 5.1, puis par milieu forestier dans la section 5.2. La troisième partie traitera de la problématique de l'abroustissement sur la régénération forestière (i.e. question 3). Finalement, la quatrième partie évaluera si les rajeunissements forestiers observés aboutiront aux peuplements attendus, en fonction du type de milieu (i.e. question 4).

5.1. La variation du rajeunissement forestier (sur l'ensemble des sites échantillonnés)

5.1.1 Densité du rajeunissement

La moyenne de densité du recru en trouée est de 45'000 tiges/ha, ce qui est deux fois plus que la densité relevée dans les forêts neuchâteloises en 2008 lors du projet ReGib ; elle était de 20'952 tiges (Schneider, 2008a). Celle déterminée par le troisième inventaire forestier nationale suisse entre 2004 et 2006 (Brändly, 2010), quant à elle, était de 27'000 tiges. Ces deux recherches ont été effectuées dans tous types de milieux forestiers et sous divers degrés de fermeture de la canopée. Ces densités sont ainsi données à titre indicatif et n'ont qu'une faible valeur comparative. Les proportions moyennes des différentes espèces de feuillus au sein du recru sont similaires à celle présentées dans ReGib (Schneider, 2008a). Ainsi, le hêtre avec 15% est l'essence la plus fréquente, représentant la moitié des tiges. Elle est suivie de l'érable (6.4%), puis du frêne (5.7%) qui constituent ensemble un tiers des feuillus, tel que dans ReGib. Finalement, une tige sur huit correspond au groupe des espèces rares, c'est à dire le sorbier des oiseaux, l'alisier blanc et l'orme (Tableau 4.1).

Il semble donc que le rajeunissement soit plus élevé en trouée de la canopée qu'en forêt fermée, mais que les proportions des différentes essences de feuillus soient similaires. Pour ce qui est des résineux, la situation est inversée : ils représentent 29% du recru contre seulement 9.5% dans les deux recherches citées précédemment. Cette différence peut s'expliquer par l'étude de la pessière à asplénium ici et la grande proportion d'épicéas qui s'y trouve. Les analyses par milieu forestier dans la section 5.2 apporteront plus d'informations.

5.1.2 Analyse des facteurs influents

Comme l'ont montré les Figure 4.3 et 4.4 ainsi que le Tableau 4.2, c'est le milieu forestier et la température qui expliquent le mieux la variation du rajeunissement forestier dans la région du Creux du Van. Les conditions écologiques et surtout stationnelles priment sur le traitement sylvicole. Le groupe constitué de l'épicéa, du sapin et du sorbier est lié aux valeurs d'humus; celles-ci témoignent de la haute concentration en matière organique non décomposée dans le sol. Ce phénomène est favorisé en haute altitude lorsque les températures diminuent et avec une certaine acidité du sol (Otto & Kempf, 1998). Le groupe composé du hêtre, du frêne et de l'érable montre une tendance opposée. Cette divergence, comme l'attestent Landolt and Bäumler (2010), illustre les niches écologiques contrastées des deux groupes d'espèces.

De manière générale, la qualité du sol ainsi que la topographie sont fortement corrélées à la diversité et la densité totale du rajeunissement. Il est vrai que dans les stations de bas de pente par exemple, les sols sont généralement plus profonds et plus riches en nutriments, ce qui favorise la végétation

(Gobat, Aragno, & Matthey, 2010). Les cartes des Annexes 24-31 illustrent la distribution des essences forestières dans la région du Creux du Van.

5.1.3 Taille des trouées

La taille de la surface ne semble pas jouer ici un rôle significatif sur la variation du rajeunissement forestier total (Tableau 4.2, Figure 5.1). Pourtant, l'augmentation de la densité et la diversité du recru avec la grandeur de l'ouverture dans la canopée est un phénomène maintes fois étudié et reconnu par la communauté scientifique (Abe, Masaki, & Nakashizuka, 1995; Poulson & Platt, 1989; Yamamoto, 2000). En parallèle, il a été démontré que les essences forestières peuvent être classées en deux groupes, celui des espèces pionnières (plutôt héliophiles) et celui des climaciques (plutôt sciaphiles). Le premier, ayant besoin d'un large ensoleillement au sol pour germer, est avantagé dans les grandes trouées, alors que le deuxième, tolérant à l'ombre, colonise les plus petites trouées (Whitmore, 1989; Yamamoto, 2000). Néanmoins, cette relation n'apparaît pas dans ce travail.

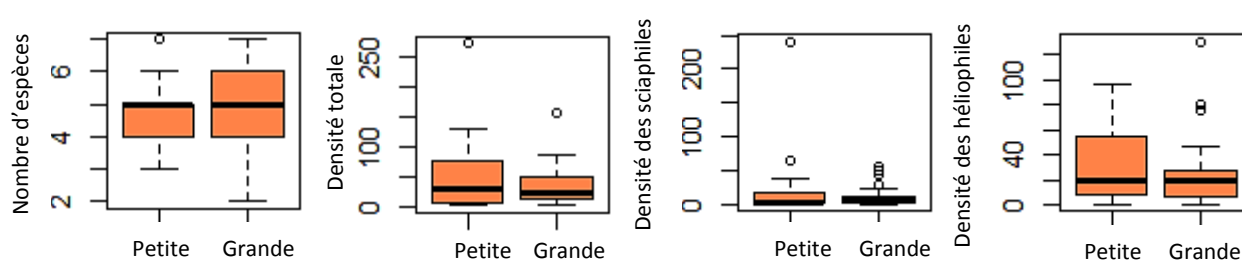


Figure 5.1 : Distribution du nombre d'espèces d'arbres, de la densité totale du recru, de la densité des espèces sciaphiles et héliophiles, en fonction de la surface de la trouée. Les héliophiles comprennent ici le frêne, le sorbier des oiseaux, l'alisier blanc, l'orme et l'érable sycomore. Les sciaphiles sont quant à eux composés de l'épicéa, du hêtre et du sapin. Les petites trouées ont une surface inférieure à 70m², et les grandes sont entre 70 et 120m².

On constate que les espèces héliophiles et de mi-ombre, telles que le sorbier, l'alisier, le frêne, l'orme et l'érable sycomore ne sont pas plus fréquentes dans les grandes trouées que les petites ; c'est même le contraire qui semble se dessiner (Tableau 4.3 et Figure 5.1). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Tout d'abord, les exigences écologiques de chaque espèce, comme la température, l'humidité, ou la qualité de sol pourraient primer sur l'ensoleillement. Il est possible aussi que la variation de surface (entre 25 et 120 m²) ne soit pas assez vaste pour pouvoir observer de différences majeures. Ensuite, les essences pionnières ou post pionnières étant de manière générale peu compétitives, elles ne parviennent peut-être pas à concurrencer les espèces climaciques et autres plantes herbacées. Le frêne et l'orme montrent par exemple des corrélations négatives avec le nombre d'espèces végétales. Finalement, en ce qui concerne l'alisier et le sorbier, leur reproduction peut se faire grâce à la dispersion des graines par les oiseaux, ainsi que de manière végétative par drageonnement (i.e. rejet des racines - Chaire de Sylviculture, 2007). Il est alors probable que leur établissement soit d'avantage influencé par la présence de ces espèces dans la canopée à proximité et par le facteur de chance que par l'ensoleillement. En effet, le hasard ne doit pas être omis dans les analyses de distribution d'espèces. N. Brokaw and Busing (2000) ont même découvert que les trouées étaient occupées majoritairement par des espèces arrivées par chance, et non par les plus adaptées écologiquement.

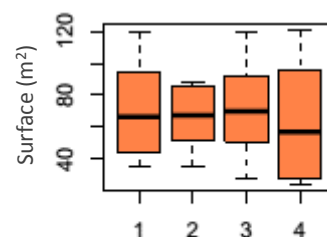
L'étude de la distribution des espèces sciaphiles, ici le hêtre, l'épicéa et le sapin, présente deux tendances opposées. La première indique que la densité du hêtre est négativement corrélée à la surface et à la quantité de lumière, ce qui est cohérent avec la théorie : les espèces tolérantes à l'ombre sont favorisées dans les petites ouvertures. En effet, les graines étant relativement lourdes, elles se

dispersent difficilement. Par conséquent, la régénération qui en résulte augmente à faible distance des semenciers de la canopée, et aussi en présence de lumière au sol (Grime, 1998; Poulson & Platt, 1989; Walters & Reich, 2000; Whitmore, 1989). Le hêtre montre une corrélation négative avec le nombre d'espèces herbacées, ainsi qu'avec la proportion de litière (elle-même liée à la biomasse végétale – Tableau 4.3). Le phénomène de compétition pour les ressources en est très probablement la cause. Mais dans quel sens ? L'étude effectuée par Löf and Welanders (2004) a mis en avant la réduction de la croissance du hêtre en présence de plantes herbacées, alors que celle de Madsen and Larsen (1997) n'en a observé aucun impact. Selon ces derniers, ce serait même le hêtre qui, par son vaste recouvrement, affecterait la diversité de la strate herbacée. Ma recherche ne permet toutefois pas de distinguer lequel de ces deux phénomènes est le plus influent.

L'épicéa et le sapin étant également des espèces sciaphiles, elles devraient préférer les petites trouées aux grandes. Ce n'est pourtant pas ce qui est observé. Il sera préférable de parler de cet aspect dans l'analyse séparée de chaque milieu forestier, car les espèces présentes dans la strate arborescente (i.e. stratégie d'alternance entre sapin-épicéa), ainsi que les paramètres d'humus, de mousse et d'humidité pourraient jouer un rôle non négligeable (Duchaufour, 1953; Ponge, André, Bernier, & Gallet, 1994).

5.1.4 Traitements sylvicoles

Nous savons que le traitement a une influence indirecte sur le rajeunissement forestier, par le biais de la surface de coupe dans un premier temps. Pour pouvoir effectuer des comparaisons entre les traitements, sans que la différence de surfaces de coupes ne biaise les résultats, des trouées de toutes les tailles ont été échantillonnées (Figure 5.2). Ensuite, le traitement dirige la structure horizontale et verticale des forêts et devrait apporter une diversification des espèces présentes (République et Canton de Neuchâtel, 2001).



1) Coupe progressive 2) Mosaïque 3) Jardinage 4) RFT

Figure 5.2 : Variation de taille des trouées dans chaque groupe de traitement.

Il s'avère qu'aucune distinction significative de rajeunissement n'a pu être mise en avant entre les différents groupes de traitements (Annexe 35). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les transitions entre le jardinage, les coupes en mosaïque et les coupes progressives ne sont pas nettes mais plutôt des continuums dans l'espace, que les coupes réalisées sur le terrain ne correspondent pas parfaitement à la théorie à cause du principe de libre conduite des coupes, et qu'il manque des réplicats.

Nous pouvons tout de même comparer les densités du recru obtenus aux résultats de ReGib (2008). Les coupes progressives y ont été regroupées avec les coupes en mosaïque et la gestion extensive, en raison de la ressemblance entre les structures produites (Schneider, 2008a). En procédant de manière similaire, on remarque que la moyenne de densité totale est plus élevée en jardinage (50'600 tiges/ha) que dans le groupe des coupes progressives (40'100 tiges/ha – Tableau 4.1), ce qui est opposé aux résultats de ReGib (Schneider, 2008a). Il est vrai que les coupes de jardinage engendrent normalement de multiples ouvertures de petite taille qui sont plus favorables aux espèces sciaphiles qu'héliophiles, ce qui réduit la diversité (OFEV, 2010). Mais il apparaît ici que la moyenne de densité et du nombre d'espèces d'arbres au sein des trouées créées par jardinage est aussi grande, et même supérieure à celle des autres traitements (Tableau 4.1 - Annexes 35 et 36). C'est un avantage considérable, parce que le jardinage est l'approche sylvicole qui suit le mieux la dynamique naturelle du régime des perturbations au sein des écosystèmes. Il apporte une grande diversité de structures forestières grâce aux nombreuses cellules de régénération et il est le plus apte à remplir la fonction de protection contre

les risques naturel. De plus, il représente un patrimoine culturel à préserver (OFEV, 2010; République et Canton de Neuchâtel, 2001; Zingg, 2012).

Les seuls facteurs qui privilégieraient le passage du traitement par jardinage vers la coupe en mosaïque ou la coupe progressive sont l'inefficacité des forêts jardinées à promouvoir la diversité en essences forestières et la pression d'abrouissement (Brang et al., 2008). S'il est possible, par la création d'un plus grand nombre de trouées, de palier au problème de diversité, alors la gestion devrait davantage s'orienter vers le jardinage. Pour ce qui est de la pression d'abrouissement, elle sera analysée dans de la section 5.3.

Le nombre de tiges nécessaire dans chaque groupe de traitement est défini dans le projet ReGib qui se base de plusieurs sources (Duc, 1991; OFEV, 2010; J.-P. Schütz, 1990). L'OFEV indique un minimum de 2000-3000 tiges/ha dans les surfaces créées par coupe progressive, ce qui est largement le cas dans ce travail (moyenne de 73'400 tiges/ha). En ce qui concerne le jardinage, la limite est de 800-1100 tiges/ha, et de 3800 tiges/ha pour ReGib, mais ces densités sont valables pour tout degré de fermeture de la canopée. En ce qui concerne le groupe des coupes progressives, coupes en mosaïque et gestion extensive, le seuil est de 10'000 tiges/ha pour les espèces à croissance monopodiale (i.e. le sapin, l'épicéa, l'érable sycomore, le frêne, le sorbier et l'alisier) et 20'000/ha pour les sympodiales (le hêtre et l'orme). Les essences monopodiales forment un axe de tige parfaitement droit et n'ont pas besoin d'une densité aussi élevée que les sympodiales qui ont tendance à se ramifier (J.-P. Schütz, 1990).

A l'exception de la gestion extensive qui montre une densité limitée avec une moyenne de 17'000 tiges/ha (Tableau 4.1), la régénération peut être considérée comme nettement suffisante pour chacun des traitements.

5.2 La variation du rajeunissement forestier par milieu

5.2.1 Hêtraie à sapin

a) Densité – proportion des essences en trouée:

Le rajeunissement total a une moyenne de 44'000 tiges/ha. Les densités des diverses essences ont été présentées dans la section 4.1. Dans les relevés effectués en hêtraie à sapin, le hêtre est toujours l'espèce dominante, avec en moyenne 56% de la totalité des tiges. L'érable constitue 16% des tiges, le sapin 13% et l'épicéa 7% (Tableau 4.6). Ces proportions seront comparées aux « Exigences en fonction du type de station » fixées par le projet NaiS (Frehner et al., 2005) dans la section 5.4, afin d'estimer l'adéquation du rajeunissement avec le milieu forestier.

b) Facteurs affectant la variation:

Le facteur de lumière joue le plus grand rôle sur la composition et la diversité en essences forestières des trouées (Tableau 4.2-4.3). On constate ici une scission claire entre les essences héliophiles (alisier, sorbier, érable) et les tolérantes à l'ombre (sapin et hêtre). La densité de l'épicéa par contre semble plus liée à la diminution de la température. Comme le mentionnent Frehner et al. (2005) et Burnand et al. (1998), le sapin et le hêtre ont besoin de moins d'ensoleillement au sol que l'épicéa et les autres feuillus nobles pour croître; ils sont par conséquent plus compétitifs que les autres espèces ligneuses dans des conditions peu lumineuses.

Il faut toutefois être conscient que les valeurs de Landolt (lumière, température, humidité, nutriments, humus, réactivité) sont inférées sur la base de la fréquence des espèces présentes ; ce sont donc des mesures indirectes des conditions. De plus, les essences forestières ont été prises en compte dans le

calcul et lorsque l'une d'elles a un fort recouvrement, les valeurs deviennent moins adéquates comme prédicteurs, à cause de la perte d'information au cours de la pondération. Un autre biais à intégrer à ces analyses est l'âge du recru: l'année de formation de la trouée est un bon indicateur de l'âge, toutefois la probabilité qu'une partie des essences (les sciaphiles principalement) se soit établie avant la trouée n'est pas à négliger. L'arrivée de lumière liée à la taille de l'ouverture dans la canopée permettrait alors surtout d'accélérer leur croissance, mais pas d'expliquer complètement leur densité. Il aurait été judicieux d'analyser uniquement la strate < 50 cm pour les espèces à croissance lente ; l'aspect de compétition y aurait d'ailleurs été plus facilement mesuré.

Les densités de l'épicéa, du hêtre et du sapin semblent considérablement affectées par la compétition pour les ressources (Tableau 4.3, Figure 4.5). La « clé simplifiée des stations du Jura bernois » (Burnand et al., 1998) explique effectivement que les grandes trouées en hêtraie à sapin engendrent un couvert végétal dense qui entrave le rajeunissement. Néanmoins, ce sont des milieux à grande valeur écologique qu'il ne faut pas éliminer. Les autres essences forestières (i.e. l'alisier, le sorbier et l'érable) augmentent en parallèle avec le nombre d'espèces végétales quand le degré de lumière est plus élevé. Elles ne sont donc pas aussi sensibles à la concurrence que l'épicéa, le hêtre et le sapin.

L'impact de l'abroustissement sera abordé au chapitre 5.3. Les prochains paragraphes vont discuter de la variation du recru en hêtraie à sapin en fonction du traitement sylvicole.

c) Les sites en réserve totale Lothar :

Au sein des deux sites étudiés dans les chablis créés par Lothar en 1999 (maintenant en RFT), la moyenne de diversité des essences forestières est relativement élevée. La présence du sorbier, de l'alisier et de la plus forte densité d'érables est corrélée à cette tendance (Figures 4.5-4.6 et 4.7). Il n'est pas possible de faire une vraie comparaison avec les autres relevés, étant donné que l'âge des trouées en RFT n'est pas le même qu'ailleurs et que la forêt y est au stade de fourré. Dans cette zone de déracinés, la végétation est très dense et inférieure à 5 m de hauteur, à l'exception de quelques grands arbres, la plupart morts sur pied, qui ont résisté à la tempête (Figure 5.3).

En analysant de manière plus détaillée l'emplacement et la composition en espèces végétales des deux sites, un phénomène intéressant peut être mis en avant. Le premier site de relevé qui se trouve en bordure de la lisière (point HS8 sur la carte de la Figure 3.5 et photo Figure 5.3), recense une densité et diversité en essences forestières bien plus élevée que le deuxième, qui se situe au milieu de la réserve Lothar (HS7). Les espèces climaciques (hêtre et sapin) y sont plus représentées.



Camélia Zaibi

Figure 5.3 : Site d'échantillonnage HS8 dans la réserve forestière totale (RFT) Lothar, caractérisée par une végétation jeune et dense.

Le deuxième site est couvert d'une végétation herbacée et arbustive bien plus compacte, composée majoritairement de ronces, de mûriers et de framboisiers. L'effet de compétition y a probablement défavorisé les espèces ligneuses. Quinones-Nadler, Lacombe, and Gegout (2005), ainsi que Angst et al. (2004) avaient fait les mêmes observations dans certaines forêts touchées par Lothar. La densité de 6'000 tiges/ha inventoriée dans le deuxième relevé est tout de même supérieure à la moyenne récoltée par Brang (2005). Néanmoins, elle est inférieure à la valeur limite de 10'000 tiges/ha proposée par J.-P. Schütz (1990), ce qui risque d'être un frein à une bonne régénération sur le long terme.

d) Traitements sylvicoles :

La diversité des essences forestières en trouée et l'indicateur de lumière sont plus élevés dans les divisions traitées par coupe en mosaïque (et en RFT) qu'en forêt jardinée (Figure 4.6 et 4.7 - Tableau 4.1). La différence n'est pas significative, mais cette tendance est toutefois en accord avec la théorie de la dynamique des trouées qui prédit une plus grande richesse spécifique quand l'ensoleillement au sol est supérieur (Alex S. Watt, 1947; Yamamoto, 1992). Dans les relevés en forêt jardinée par contre, le rajeunissement est plus dense, à cause du hêtre qui y est très fréquent. Les coupes progressives sont omises de ces comparaisons car seuls deux sites ont été étudiés.

5.2.2 Hêtraie typique à cardamine

a) Densité – proportion des essences en trouée :

La moyenne de densité la plus haute en hêtraie typique revient au frêne, avec 21'100 tiges/ha. Le hêtre représente en moyenne 44% des tiges, le frêne 25% et l'érable sycomore 18%. L'orme ne représente que 2% et les résineux 9% (Tableau 4.1). Il est surprenant que l'ensemble des essences de lumière arrive à une fréquence aussi importante que le hêtre, alors que ce dernier se situe dans son optimum écologique. Frehner et al. (2005) annoncent que le hêtre est plus compétitif et plus apte à se régénérer sous couvert dans les hêtraies de l'étage montagnard inférieur qu'en hêtraie à sapin, mais qu'en trouée sa densité dépend largement des semences déjà présentes et de la dispersion par les animaux. De plus, le hêtre supporterait mal le dessèchement qui peut se produire dans les grandes ouvertures. A l'opposé, l'érable, le frêne et l'orme y croissent facilement.

b) Facteurs affectant la variation :

Les RDA n'ont pas permis de définir de facteurs écologiques qui expliquent significativement la variation du recru entre les trouées (Tableau 4.2). Le faible nombre de sites échantillonnés ne permet pas d'établir de bonnes corrélations. Néanmoins, la Figure 4.8 ainsi que le Tableau 4.3 mettent en évidence que l'érable est favorisé lorsque l'humidité du sol augmente. La Chaire de Sylviculture (2007) explique justement que la niche fondamentale de l'érable est similaire à celle du hêtre, mais la concurrence le pousse vers les conditions plus extrêmes, telles que les endroits frais et humides. De ce fait, il apparaît que les grandes ouvertures ne lui sont pas favorables (à cause de la compétition), de même que pour la densité totale du recru. La diversité globale augmente même lorsque les valeurs de lumière diminuent. En ce qui concerne la compétition pour les ressources, Burnand et al. (1998) indiquent que les plantes herbacées ne sont pas une contrainte pour la régénération des arbres en hêtraie typique. Une corrélation négative s'observe pourtant entre les densités des essences et le nombre d'espèces végétales, mais elle est probablement liée à d'autres facteurs, tels que la lumière.

Le sorbier et l'alisier n'ayant pas été retrouvés dans un grand nombre de relevés, leur variation ne sera pas abordée ici. Celle du frêne sera par contre discutée dans ce paragraphe, d'autant plus que cette espèce est au centre de l'actualité suisse et des dernières recherches scientifiques. En effet, depuis 2008, un champignon nommé *Hymenosyphna albidus* ou flétrissement du frêne se propage sans limites sur tous les stades de développement du frêne. Aucun traitement phytosanitaire n'a pu être élaboré et le frêne est menacé de disparaître (Engesser et al., 2009; Meier, Engesser, Forster, Odermatt, & Angst, 2011). Cette essence forestière est fréquente dans les trouées en hêtraie typique, et particulièrement dans trois d'entre elles, les sites HT3, HT6 et HT14 avec plus de 30 tiges sur 10m² (cf. cartes Figure 3.5 et Annexe 28). Il est quelque peu difficile d'expliquer la variation, mais il apparaît néanmoins que la surface et le facteur de lumière n'en sont pas la cause. Ces trois sites paraissent avoir des conditions plus humides et moins acides que les autres, ce qui accélérerait la croissance du frêne (Chaire de Sylviculture, 2007).

c) Traitements sylvicoles :

Les ouvertures créées par les coupes en mosaïque en hêtraie typique détiennent la plus faible densité et diversité d'essences forestières (Tableau 4.1 - Figure 4.9 - Annexe 39). Le jardinage et la coupe progressive semblent chacun promouvoir des espèces différentes. Le sorbier, le frêne et l'orme sont favorisés sous jardinage, alors qu'avec la coupe progressive la moyenne de densité du sapin, de l'érable, de l'épicéa et de l'alisier est plus élevée. Néanmoins le manque de réplicas ne permet pas de tester ces résultats; la coupe progressive n'est d'ailleurs représentée que par deux sites.

5.2.3 Pessière à asplénium

a) Densité – proportion des essences en trouée :

L'épicéa est largement dominant dans le rajeunissement forestier de la pessière à asplénium avec une moyenne de densité de 21'300 tiges/ha (Tableau 4.1). Il représente en moyenne 51% de l'ensemble des tiges, le sorbier 17%, le sapin 12%, l'érable 11% et le hêtre 5%. La comparaison de ces chiffres avec les autres recherches sera réalisée dans la partie 5.4.4

b) Facteurs affectant la variation:

Après les observations faites sur le terrain et les résultats présentés dans la section 4.2.4, on peut affirmer que deux grands types de trouées se rencontrent dans les pessières à asplénium:

1) Les trouées très humides qui se situent dans des forêts riches et denses, plutôt en basse altitude. Elles comportent une couverture épaisse de myrtilles et d'airelles. La présence du hêtre, de l'érable et du sapin amène une diversité d'essences plus haute que dans les autres sites (Figure 5.4).



Camélia Zaïbi

Figure 5.4 : Photo d'une trouée en pessière à asplénium.

2) Les trouées dans les éboulis calcaires occupant les lisières de forêts et les fortes pentes. Le sol y est moins profond et moins stable, ce qui limite la croissance des espèces végétales. Seule la régénération de l'épicéa n'y est pas trop affectée. La densité du recru est alors plus faible qu'ailleurs (Figure 5.5).



Camélia Zaïbi

Figure 5.5 : Photo d'une trouée sur un éboulis en pessière.

c) Traitements sylvicoles:

Il s'avère que ces deux types de trouées ont été créés par des perturbations différentes. Les premières proviennent de coupes forestières, alors que les deuxièmes se sont formées naturellement; celles-ci sont en réserves forestières totales. Le type de gestion sylvicole est alors significativement lié à la variation du rajeunissement forestier en pessière à asplénium (Figure 4.10 et 4.11). La diversité et la densité des essences sont effectivement les plus faibles en RFT, où il n'y a aucune intervention humaine. Cependant, dans le prochain paragraphe nous verrons que la gestion extensive n'est associée qu'indirectement à cette tendance.

Les réserves totales, comme présentées sur la carte de la Figure 1.3 et les boxplots de l'Annexe 45, sont situées dans les plus hautes altitudes, en dessous des Rochers des Miroirs et des éboulis du bas du Creux du Van. La plupart des arbres au sol sont morts après des chutes de pierres, comme en témoignent les données de recouvrement des roches, les traces d'impacts sur les arbres et les différentes photos (Figure 5.5). Le sol qui en résulte est instable et sec, ce qui freine fortement la régénération forestière. Les morts d'arbres naturelles se produisent également, mais les surfaces ont souvent une taille <25 m² et ne sont pas bien repérées par les vols LIDAR.

On comprend qu'il y a trop de différences entre les stations en RFT et celles avec interventions sylvicoles pour pouvoir effectuer une comparaison réaliste. Il serait essentiel d'avoir des renseignements sur les perturbations et l'âge des ouvertures de la canopée, peut-être par des vols LIDAR et des observations assidues. On pourrait alors sélectionner des trouées jeunes, formées la même année ; l'aspect de compétition par exemple est plus perceptible aux cours des premières années après la germination des graines qu'après. Finalement, pour une meilleure appréciation de la diversité des jeunes arbres en RFT et de la dynamique naturelle de régénération, il serait intéressant d'étendre les réserves totales vers les plus basses altitudes et de réitérer cette recherche régulièrement dans le futur, peut-être au sein de trouées plus petites ou simplement dans la forêt avec des relevés le long de transects.

Un autre résultat intéressant à exposer est la similarité de diversité en essences entre les RFP (= réserves forestières particulières, traitées par coupe progressive et jardinage) et les forêts traitées par jardinage. Les coupes progressives favorisent le sorbier et l'alisier, qui ont besoin d'un plus grand ensoleillement au sol (Tableau 4.1 et Figure 4.12 - Chaire de Sylviculture, 2007). L'agrandissement des RFP peut alors être une bonne alternative aux RFT. Toutefois, les éclaircies doivent être de faible étendue pour ne pas dégrader la couche d'humus présente sur les blocs (Frehner et al., 2005; Richard, 1964).

Maintenant que l'impact des facteurs stationnels, biotiques et anthropiques sur le rajeunissement forestier dans la région du Creux du Van a été étudié, l'étape suivante se charge d'analyser les pressions d'abrouissement.

5.3 L'abrouissement

Dans les sections 5.3.1 et 5.3.2, les moyennes d'abrouissement sont comparées à celles obtenues dans le projet ReGib en 2008 (Schneider, 2008a) et évaluées par rapport aux valeurs limites du Tableau 5.1. Un abrouissement qui dépasse ces seuils implique une baisse de croissance et de force de concurrence chez les jeunes arbres qui peut être attribuée aux ongulés ; leur survie est mise en péril. La section 5.3.3 tentera de comprendre les facteurs qui guident la pression d'abrouissement et la distribution des ongulés sauvages dans la région du Creux du Van. A titre informatif, des erreurs d'estimation de l'abrouissement ont pu être commises sur le terrain, la distinction entre les arbres intacts et abrouis n'étant pas toujours nette.

Tableau 5.1 : Proportions limites d'abrouissement des différentes essences forestières, d'après Eiberle and Nigg (1987) et Schneider (2008a). Un dépassement de ces seuils entraîne une baisse de croissance et de force de concurrence chez les jeunes arbres qui peut être attribuée aux ongulés ; leur survie est mise en péril.

Epicéa	Sapin	Hêtre	Erable	Frêne	Autres feuillus
12%	9%	20%	30%	35%	30%

5.3.1 Pressions d'abrouissement générales

Le taux d'abrouissement total des jeunes arbres en trouée est de 24%. La Figure 5.6 montre que cette valeur est supérieure à celle mesurée par ReGib (14.8%) et par le troisième inventaire forestier suisse (18%) (Brändly, 2010). La différence provient-elle de la méthode utilisée, de la région d'étude, des populations de gibiers présentes ou de l'effet de la trouée? La question est des plus intéressantes, mais les réponses ne pourront être qu'hypothétiques.

Il est fort probable que l'effectif des ongulés combiné à la grande quantité de plantes en trouée joue un rôle majeur. En effet, les pâtures très fertiles de la région du Creux du Van ainsi que les grandes étendues de forêts protégées procurent un espace idéal pour le gibier. Il est avéré que les chamois, chevreuils et bouquetins y sont bien présents, et peut-être même en plus grand effectif que dans le reste du canton de Neuchâtel (ICOP, 2004). Malgré certaines divergences entre les recherches, on s'accorde à penser qu'à petite échelle, sur un territoire défini, c'est l'offre de nourriture qui détermine le lieu de séjour des animaux. Les trouées, abritant une riche végétation herbacée et arbustive avec beaucoup de jeunes pousses et de bourgeons, sont dès lors un bon emplacement, d'autant que le couvert forestier autour procure la protection dont ils ont besoin (Moser et al., 2006; OFEV, 2010).

5.3.2 Moyennes d'abrouissement par essence forestière

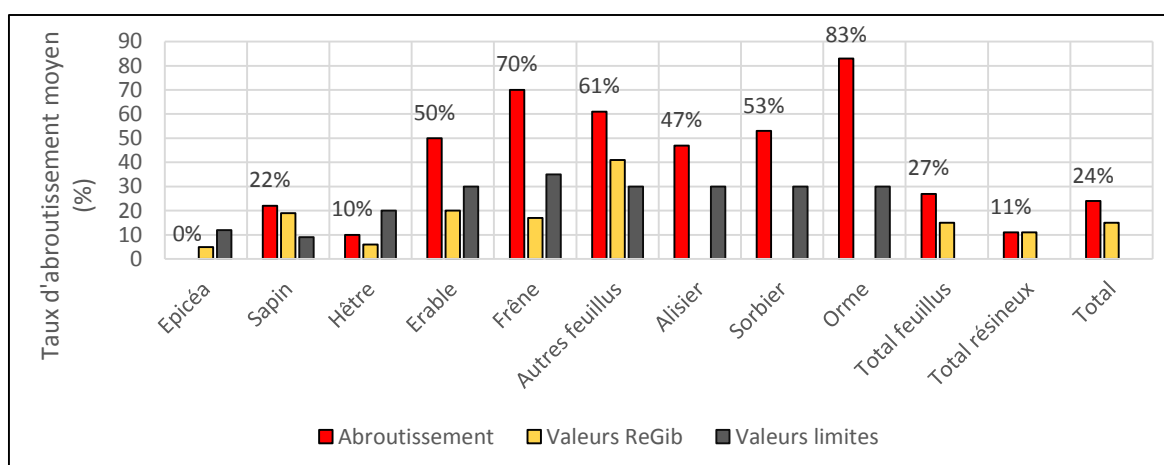


Figure 5.6 : Taux d'abrouissement moyens par essence forestière. Comparaison entre les valeurs de cette recherche (en rouge), celles de ReGib (en jaune) et les proportions limites du Tableau 5.1 (en gris).

En ce qui concerne les résineux, l'épicéa a été retrouvé intact dans l'ensemble des relevés effectués dans la région du Creux du Van, alors que le projet ReGib a tout de même répertorié 5% d'abrouissement pour cette espèce. Elle est connue pour être peu attractive, et, comme le choix de nourriture est presque toujours assez vaste au sein du recru, elle n'est pas consommée par les animaux (Heuzé, 2002). Le taux d'abrouissement moyen du sapin dans cette recherche ainsi que dans les relevés de ReGib est autour de 20%. La similarité de la fréquence d'abrouissement entre les zones ouvertes et la forêt dense avait déjà été constatée par Kupferschmid et al. (2014). Néanmoins, cette valeur est deux fois supérieure au seuil limite de 9%, ce qui est inquiétant (Tableau 5.1). D'après l'inventaire forestier suisse, elle a fortement augmenté au cours des 20 dernières années, en parallèle avec une réduction générale du nombre de tiges en Suisse. Les effets de l'abrouissement sur le sapin sont d'ailleurs plus importants et plus persistants que sur les autres essences, à cause de sa croissance lente. Son rajeunissement est devenu une problématique majeure pour la gestion forestière (Brändly, 2010; Catusse, 1996; Kupferschmid et al., 2014; Schneider, 2014).

Ensuite, au sein du rajeunissement des feuillus en trouée, le hêtre a une moyenne d'abrouissement de 10% ; sa régénération n'est donc pas menacée par les ongulés (Tableau 5.1, Figure 5.6). Ces derniers semblent moins intéressés par les bourgeons secs et piquants du hêtre et de l'épicéa que par ceux du sapin et des autres feuillus (Brändly, 2010). En ce qui concerne ces autres feuillus, c'est à dire l'érable, le frêne, le sorbier, l'alisier et l'orme, les taux d'abrouissement dépassent largement les seuils critiques indiqués dans le Tableau 5.1 et la Figure 5.6. Est-il possible d'en définir la cause ? La prochaine section s'intéressera aux facteurs potentiellement explicatifs.

Au final, toutes espèces confondues, 81% des sites échantillonnés contiennent au moins une essence avec un taux d'abrouissement supérieur au seuil admis. En ne considérant que les essences principales du peuplement (i.e. le hêtre en hêtraie typique ; le hêtre, l'épicéa et le sapin en hêtraie à sapin ; l'épicéa en pessière), on peut dire que 60% des trouées échantillonnées en hêtraie à sapin et 29% des celles en hêtraie typique présentent un problème de régénération lié à l'abrouissement, alors qu'en pessière à asplénium le gibier ne constitue pas une menace (Schneider, 2008a).

5.3.3 Facteurs affectant l'abrouissement

La distribution des taux d'abrouissement présentés dans le Tableau 4.4, ainsi que les coefficients de corrélation du Tableau 4.5 permettent d'analyser les facteurs déterminant la variation de l'abrouissement entre les sites étudiés. Aucune corrélation significative n'a pu être mise en avant, mais des tendances intéressantes ont toutefois été observées et seront discutées dans les prochains paragraphes.

a) Densité du rajeunissement forestier:

La densité du recru n'affecte pas la pression d'abrouissement générale. Néanmoins, les taux égaux ou supérieurs à 50% se trouvent dans les trouées avec une moyenne de densité plus faible que les autres (Tableau 4.5 et Annexe 48). D'ailleurs, le sorbier, le sapin et le frêne sont légèrement plus abrouis lorsque la densité diminue. Moser et al. (2006) ont découvert que la consommation des plantes par le gibier augmente effectivement dans les sites où la disponibilité en nourriture est plus faible. Mais n'y aurait-il pas aussi une dynamique inverse? Ne serait-ce pas, au contraire, l'abrouissement qui limiterait la régénération forestière et donc la densité des arbres? Il est difficile d'estimer si, les années précédentes, la pression d'abrouissement était similaire dans les trouées étudiées. Une étude approfondie et répétée sur plusieurs années est nécessaire pour répondre à ces questions. Il va sans dire que la quantité de plantes herbacées et buissonnantes appréciée par les animaux doit être intégrée dans les analyses.

b) Facteurs stationnels :

La corrélation négative observée entre l'altitude et les taux d'abrouissement, pour le sapin essentiellement, peut se comprendre par le comportement des ongulés en fonction des saisons. L'été, alors que la végétation est abondante partout, le chamois reste dans les hauts du Creux du Van pour se nourrir d'herbes et graminées de préférence ; le chevreuil s'alimente plutôt de bourgeons et de nouvelles pousses d'arbres. L'hiver, la situation change puisque la neige recouvre le sol. Les animaux sont amenés à descendre dans les forêts de plus basse altitude, où la neige est moins épaisse et la nourriture plus accessible. Ils y consomment principalement des aiguilles de résineux, vu que les branches dénudées des feuillus les attirent moins. Ces comportements ont d'ailleurs été décrits dans plusieurs recherches, comme celles de Garcia-Gonzalez and Cuartas (1996) ou Fichant (2013). La situation pour le sapin est par conséquent plus critique dans les basses altitudes, ainsi que sur les sites où l'offre de nourriture est plus faible (corrélation négative avec le recouvrement de la strate herbacée et arbustive, Tableau 4.5).

Une des hypothèses de travail (chapitre 2.3) postulait que les zones rocheuses et en pente seraient plus touchées par l'abrutissement que d'autres, puisque les chamois y sont très fréquents. C'est plutôt étonnant que ce ne soit pas le cas, à l'exception du sapin et du frêne.

c) Interdiction de chasse :

On peut se demander si l'interdiction du tir de gibiers dans le district franc fédéral entraîne des dégâts d'abrutissement plus élevés qu'ailleurs. Ceci ne semble pas être le cas. En effet, ils témoignent qu'il n'y a que peu de différences de taux d'abrutissement entre l'intérieur et l'extérieur du district franc fédéral (Tableau 4.4 – Annexe 47), ce qui est surprenant. La plupart des recherches ont découvert que la pression des ongulés sauvages est supérieure dans les territoires où la chasse est prohibée, parce que les animaux sentent qu'ils y sont en sécurité durant la journée (Brändly, 2010; Du Mesnil, 2003; Sartori, 2008). On observe tout de même que les six relevés avec des proportions supérieures à 50 % se situent dans le périmètre du district franc (Figure 4.13). L'interdiction de la chasse en est-elle la cause ? Il est difficile de le savoir, d'autant que l'influence de la composition floristique, du mouvement du gibier et du hasard ne doivent pas être négligés.

d) Traitements sylvicoles :

Etant donné que le nombre de relevés et d'arbres étudiés n'est pas similaire dans chaque groupe de traitements et que la composition en essences varie fortement, les résultats présentés sont des observations. La différence entre les traitements n'est pas significative (Annexe 50). Les taux d'abrutissement moyens sont légèrement plus élevés dans les RFT, principalement pour le sapin et le hêtre. Dans les forêts dévastées par Lothar, ils atteignent même plus de 50% (Figure 4.13), ce qui risque de causer un problème de régénération forestière. Ce phénomène a été observé dans d'autres zones de chablis engendrées par des tempêtes, tel que le décrivent Quinones-Nadler et al. (2005) et Birot, Landmann, and Bonhême (2009). La grande quantité de buissons présents comme les ronces attire les chevreuils, particulièrement au printemps et en été (OFEV, 2010). Alors que le taux d'abrutissement est de 29% en RFT, il descend à 16% dans les réserves particulières (RFP). Cette dernière gestion pourrait s'avérer être une solution envisageable afin de réduire la menace du gibier. Néanmoins, il est difficile d'estimer si elle est réellement liée à la gestion.

L'analyse des autres traitements a montré que la moyenne d'abrutissement du sapin est moins forte dans les forêts jardinées (16%) que dans celles traitées par coupes progressives ou en mosaïque (26%). La même constatation avait été faite dans l'étude ReGib (Schneider, 2008a). Les valeurs restent tout de même supérieures au seuil de 9%. Le hêtre, l'érable et l'alisier sont de manière générale plus abrutis en forêt jardinée que dans les autres types de coupes (Annexe 50). Les forêts hétérogènes produites par le jardinage offrent une grande diversité de nourriture ainsi qu'une protection visuelle et climatique qui les rendent fort sensibles à la pression du gibier (OFEV, 2010).

e) Proximité des voies de communication, chemins pédestres et villages:

Une intensification de l'abrutissement vers l'intérieur des forêts a pu être mise en avant dans cette recherche, grâce aux corrélations positives entre le taux d'abrutissement et la distance à la lisière et aux villages (Tableau 4.5). Le passage des randonneurs, des vélos tout terrain, des véhicules à moteur, ainsi que le bruit et les aboiements de chiens amènent les animaux (les chevreuils, cerfs et bouquetins surtout) à se déplacer vers le centre de la forêt; ils s'y regroupent dans des zones où ils se sentent en sécurité. Leurs besoins énergétiques augmentent fortement avec le stress, ce qui accentue l'abrutissement. De plus, le regroupement provoqué par les dérangements résulte en une reproduction accrue des chamois et des chevreuils (Fichant, 2013). Cela mène à une situation paradoxale : plus l'homme met de pression sur l'habitat de ces animaux, plus la population de ceux-ci

s'agrandit. Par conséquent, il est essentiel d'améliorer la tranquillité pour permettre un bon équilibre entre le gibier et la forêt. Il serait judicieux de planifier quels travaux d'entretien des forêts sont autorisés à quelle période de l'année au sein du district franc et des zones d'importance écologique, surtout en hiver, et de limiter au maximum l'accès aux voitures, chiens et VTT (OFEV, 2010).

Toutefois, les résultats de cette recherche ne montrent pas que les dérangements par l'homme modifient significativement le comportement du gibier et les taux d'abrouissement qui en découlent. Que ce soit les routes, les chemins pédestres, la proximité à une infrastructure touristique ou à un village, l'abrouissement total n'en est pas spécialement affecté. Il est possible que les coefficients de corrélations manquent de pertinence : comme il y a un grand nombre de relevés où des essences ne sont pas représentées, l'abrouissement n'a pas pu y être estimé. Mais surtout, l'impact humain affecte le gibier sur une plus grande échelle (Fichant, 2013).

Pour conclure cette section, on a remarqué que la majorité des essences forestières des trouées sont menacées par la pression d'abrouissement et que cette dernière augmente vers l'intérieur des forêts, probablement à cause des dérangements anthropiques et de la chasse. Toutefois, comme aucun facteur étudié n'explique parfaitement les variations d'abrouissement, des mesures directes de la dynamique des populations de chevreuils, de chamois, de bouquetins et de cerfs amèneraient une meilleure compréhension. Chaque espèce animale a effectivement un comportement différent dans le temps et l'espace, ainsi que des habitudes alimentaires qui varient.

5.4 Evaluation de la composition du rajeunissement et regard vers le futur

Après les nombreuses analyses sur le recru et la problématique de l'abrouissement, voilà les questions qu'il reste à explorer et qui ne sont pas des moindres: la régénération forestière est-elle en adéquation avec le type de milieu? Les effets des changements climatiques peuvent-ils déjà s'observer? Les rajeunissements forestiers observés aboutiront-ils aux peuplements adultes attendus?

Pour y répondre, seront pris en considération la densité du recru (Tableau 4.1), les proportions de chaque essence, ainsi que les taux d'abrouissement (Tableau 4.4). La composition du rajeunissement sera comparée à celle de la canopée (Tableau 4.6), puis aux « exigences idéales en fonction du type de station » fixées par le projet NaiS (Tableau 5.2). Ces exigences « décrivent l'état de forêts capables d'offrir une très bonne protection contre les dangers naturels et qui peuvent être conservées durablement avec un minimum d'intervention » (Frehner et al., 2005). En agissant de manière à ce que les forêts restent proches de leur état naturel, ainsi qu'en privilégiant la diversité de structures et d'essences forestières, les peuplements devraient être stables, multifonctionnels et résilients face aux changements climatiques. À l'aide des différents résultats et de la littérature, nous évaluerons dans ce chapitre si les futurs peuplements seront aptes à remplir leurs fonctions économiques et de protection, et quels seraient les traitements forestiers les plus adéquats pour les y guider (par association forestière).

À cause de la compétition, des facteurs édaphiques, des aléas climatiques et de l'abrouissement, la composition du recru risque encore de se modifier avant d'atteindre la strate arborescente. Par conséquent, à l'aide des données relevées, on ne peut que présager la future composition des forêts, et non la prévoir.

5.4.1 Comparaison entre trouée et forêt environnante

Grâce à la réalisation des doubles relevés phytosociologiques, dans la trouée et dans la forêt qui l'entoure, il a pu être noté que la richesse spécifique végétale totale est en moyenne deux fois plus élevée dans les ouvertures de la canopée que dans la forêt dense. En ce qui concerne les essences forestières, 89% des sites échantillonnés montrent un nombre d'espèces en trouée égal ou supérieur à celui dans la strate herbacée de la forêt environnante, et ceci malgré une surface de relevé bien plus petite (Annexe 54). En moyenne, une à deux essences de plus y sont présentes. Cette augmentation du nombre d'espèces après l'arrivée de lumière au sol a été montrée par plusieurs études dont celles de N. Brokaw and Busing (2000) et Poulson and Platt (1989). Les éclaircies forestières jouent donc un rôle primordial dans la diversification des écosystèmes forestiers.

Il s'avère qu'un décalage général du rajeunissement forestier par rapport à la canopée s'observe au niveau des essences résineuses et des héliophiles, tel que présenté dans le Tableau 4.6. En ce qui concerne les résineux, le sapin est sous-représenté dans les éclaircies forestières. Compte tenu de la forte pression d'abroustissement qu'il subit, sa régénération est en péril, ainsi que l'avait déjà souligné le projet ReGib (Schneider, 2008a). Pour ce qui est des espèces héliophiles et plus précisément de l'érable sycomore, du frêne, du sorbier et de l'alisier, elles sont plus fréquentes dans les ouvertures de la canopée que dans la strate arborescente à proximité. C'est un constat positif ; la future forêt détient un haut potentiel de diversité. De plus, comme l'expliquent Frehner et al. (2005) : « La présence d'arbres semenciers du plus grand nombre d'essences possible (sans oublier notamment les essences aimant la chaleur), adaptées actuellement à la station, augmente les chances d'adaptation de la forêt aux nouvelles conditions créées par les changements climatiques ». L'abroustissement de ces essence étant supérieur aux limites fixées par Eiberle and Nigg (1987), leur compétitivité en est toutefois réduite. Le risque qu'elles ne parviennent pas à atteindre la strate arborescente est élevé.

Pour finir, la composition générale des futurs peuplements sera vraisemblablement enrichie en essences feuillues, s'il n'y a pas de changements majeurs au fil du temps, avec une grande part de hêtres et peu de résineux. Nous verrons maintenant si cette tendance est commune aux trois associations forestières.

5.4.2 Hêtraie à sapin

Il est défini, en hêtraie à sapin, que la proportion idéale du hêtre est de 40-60%, celle du sapin de 30-50%, celle de l'épicéa de 0-20% et finalement celle de l'ensemble frêne - érable de 10-30%. Le rajeunissement observé dans cette recherche est globalement en adéquation avec les exigences, à l'exception de celui des résineux (Tableau 5.2). Les résineux représentent 20% du nombre de tiges total, ce qui est nettement inférieure aux 58% observés dans la strate supérieure des forêts jurassiennes (République et canton du Jura, 2006). Quelques explications sont présentées dans le paragraphe suivant.

Tableau 5.2 : Moyennes des proportions des essences dans le rajeunissement en trouée, comparées aux « exigences idéales en fonction du type de stations » du projet NaïS (Frehner, Wasser, & Schwitter, 2005). En bleu sont mises en avant les valeurs les plus différentes.

	Hêtraie à sapin		Hêtraie typique à cardamine		Pessière à asplénium	
	Exigences	Proportions relevées	Exigences	Proportions relevées	Exigences	Proportions relevées
Epicéa	0-20 %	7%	/	6%	40-60 %	51%
Sapin	30-50 %	13%	10-20 %	3%	40-60 %	12%
Hêtre	40-60 %	57%	60-80 %	44%	Semenciers	5%
Erable + frêne + sorbier	10-30 %	16%	Semenciers	43%	10-20 %	28%
Total de feuillus	/	80%	80-90%	91%	10-25 %	37%

Le sapin avec une moyenne de 13% est nettement en dessous de l'exigence idéale de 30% dans les forêts de protection (Tableau 5.2) ; il est même absent dans 30% des relevés. Comme l'abroustissement de cet arbre dépasse en plus le seuil de 9% dans plus de la moitié des relevés, cette essence risque d'être peu présente dans la future strate arborescente. Le recul du sapin en hêtraie à sapin a été souligné dans les derniers Inventaires fédéraux cantonaux (Brändly, 2010) et ReGib (Schneider, 2008a). Comme la part de feuillus augmente en parallèle, les hêtraies à sapin semblent tendre à devenir des hêtraies pures. Les changements climatiques, en plus de l'abroustissement, en sont probablement la cause. L'augmentation de température dans le Jura engendre déjà une montée en altitude des espèces végétales et une plus grande compétitivité du hêtre et de l'érable (Lenoir et al., 2010; OFOR, 2013). Bolliger, Kienast, and Zimmermann (2000) ont estimé que l'optimum écologique du hêtre en Suisse devrait passer de 800 m d'altitude à 1000-1200 m au cours du siècle et que les forêts dominées par le hêtre se répandraient entre 1000 et 2000m. L'épicéa et le sapin vont également monter en altitude. A l'étage montagnard, les feuillus deviennent alors plus concurrentiels que les résineux.

Le sapin est un atout dans les forêts ; il joue un grand rôle de protection grâce à sa capacité d'enracinement profond. Il amène une bonne régulation du régime hydrique, ainsi que la prévention contre les glissements de terrain et chutes de pierres (Etat de Fribourg, 2011; République et canton du Jura, 2006).

En hêtraie à sapin, la gestion forestière doit viser la bonne régénération du sapin, ainsi que celle des feuillus nobles qui amènent de la diversité, tout en limitant l'abroustissement. Le jardinage pratiqué avec des surfaces de coupes variables semble être une solution plutôt adéquate. Le sapin est favorisé dans les plus petites trouées alors que l'érable et l'alisier se régénèrent quand l'ensoleillement est plus fort. De plus, les dégâts d'abroustissement sur le sapin y sont en moyenne plus faibles que dans les autres traitements. L'augmentation de la chasse ou la réintroduction de prédateurs seraient à envisager pour que l'équilibre entre forêt et gibier puisse être rétabli. Deux alternatives moins drastiques peuvent être proposées. Il y a la possibilité d'aménagement de clairières et de prairies dans les zones forestières les plus affectées; celles-ci détiennent une végétation riche qui attirera le gibier. Ensuite, pour réduire l'abroustissement en hiver, il est favorable de laisser des branches de sapin au sol après les travaux d'entretien : comme elles dépassent de la couche de neige, les animaux s'en nourrissent à la place des jeunes arbres recouverts (OFEV, 2010). La RFT Lothar a montré une grande diversité d'arbres, mais aussi un rajeunissement éparse et de fortes pressions d'abroustissement, sans compter le risque de maladies élevé dans les zones de chablis. Il est par conséquent important de renforcer les forêts de protection afin d'empêcher les ravages des aléas climatiques.

5.4.3 Hêtraie typique à cardamine

Les exigences du projet NaiS quant à la proportion de feuillus sont de 80-90 % avec 60-80% de hêtres. La proportion de sapin doit être de 10 à 20% (Frehner et al., 2005). Par conséquent, le recru observé en trouée ne correspond pas totalement; le hêtre et le sapin y sont moins répandus qu'attendu. Ce dernier est même absent de la moitié des sites étudiés. Toutefois, comme le hêtre est très compétitif et se développe aisément à l'ombre, il parviendra à prendre le dessus sur les autres arbres par la suite. Au final, le rajeunissement de la hêtraie typique à cardamine tend vers une forêt mixte de feuillus. D'après la « clé simplifiée des stations du Jura bernois » sur la hêtraie typique, le degré de lumière détermine en effet la composition en essences, et favorise les feuillus autres que le hêtre (Burnand et al., 1998). Les résineux, en contrepartie, y sont en moyenne quatre fois moins fréquents que dans la canopée environnante (Tableau 4.6). Serait-ce lié à l'augmentation des températures et des variations d'humidité, ou simplement aux conditions écologiques particulières qui se mettent en place après l'ouverture de la canopée ? Les deux sont possibles et non exclusives.

D'après les observations en trouée, les futurs peuplements risquent de ne pas être similaires à la forêt actuelle. Mais cette tendance n'est pas négative pour autant. Cela dépend de ce qui est attendu des peuplements de hêtres sur le long terme. Il est certain que la diversité des espèces forestières apporte une plus grande stabilité et résistance des forêts face aux changements climatiques. Si l'on désire promouvoir les essences feuillues en général, les grandes ouvertures sont adéquates. Toutefois, il semble intéressant de pratiquer préférentiellement la coupe de jardinage en hêtraie typique, puisque les trop grandes éclaircies ont tendance à assécher le sol. Cet assèchement réduit la densité du recru, principalement celui du hêtre et de l'érable. Ce dernier est par ailleurs à avantager en forêt de protection car il freine bien les chutes de pierres. Quant au frêne, à cause de l'expansion du flétrissement du frêne qui fait des ravages, il est conseillé par le Direction générale de l'Environnement du canton de Vaud (2015) de ne pas promouvoir sa régénération.

Afin de satisfaire les exigences écologiques d'un maximum d'essences possibles, la variation entre le jardinage pied par pied et le jardinage par plus grands groupes est une bonne alternative, ainsi que le proposent Frehner et al. (2005) et Burnand et al. (1998). Il serait très intéressant de mettre une partie du territoire de la hêtraie typique sous réserve totale (RFT) ou même sous réserve forestière particulière (RFP). C'est la deuxième association forestière la plus répandue dans le canton et pourtant, d'après le plan d'aménagement forestier (République et Canton de Neuchâtel, 2003), elle n'a à aucun endroit été laissée sans intervention. Ce serait une nouvelle expérience qui permettrait d'étudier le régime de perturbation dans des forêts de basse altitude.

5.4.4 Pessière à asplénium

Le peuplement idéal selon le projet NaiS (Frehner et al., 2005) devrait contenir 40-60 % d'épicéas, 40-60% de sapins, 10-20% de sorbiers et d'érables et quelques hêtres comme semenciers. Par conséquent, le sapin est la seule essence à ne pas atteindre le seuil minimal (Tableau 5.2). La proportion de feuillus est plus élevée que ces normes, et également plus élevée que les 10% de recouvrement dans la canopée recensés par l'inventaire forestier du Jura entre 2003 et 2005 (République et canton du Jura, 2006). Ce sont peut-être les changements climatiques qui en sont la cause, comme vu précédemment, ou simplement l'influence de l'altitude. En effet, les pessières de la région du Creux du Van se situent à l'étage montagnard supérieur, alors que les autres recherches incluent les forêts de l'étage haut-montagnard, jusqu'à 1600 m d'altitude (Frehner et al., 2005). Quoi qu'il en soit, étant donné que l'épicéa est censé être l'espèce dominante, les rajeunissements forestiers devraient aboutir aux peuplements envisagés. Les pessières n'ont, dans l'ensemble, pas de problème de régénération dans la région du Creux du Van.

Même s'il a été constaté que la densité et la diversité du recru sont plus hautes sous coupe progressive, cette solution n'est pas durable. Les trop grandes coupes ont tendance à détruire la mousse et l'humus au sol, ce qui menace le rajeunissement et affecte le rôle protecteur des pessières (Richard, 1964). D'après les observations, l'extension des RFP serait un bon compromis entre la gestion extensive et les coupes trop intensives. Une intervention minimale, de type jardinage, devrait suffire. En ce qui concerne les RFT, la comparaison avec les autres traitements n'a pas été pertinente en raison des différences d'élévation et de stations écologiques. Les résultats ont tout de même mis en évidence que dans les stations avec le plus d'éboulis, la régénération n'est pas suffisante pour obtenir un peuplement stable qui puisse protéger des chutes de pierres. Le phénomène n'est pas aberrant pour autant, puisque ces zones se situent à la limite de falaises abruptes où le sol est très peu développé. Les forêts en dessous seront à même de supporter la fonction de protection à leur place. Plus de temps et de recherches sont nécessaires pour estimer si la RFT peut apporter autant de diversité en essences forestières que les autres traitements.

6. Conclusion et perspectives

Cette recherche a permis de discuter de la variation de densité et de diversité du rajeunissement forestier en trouée, ainsi que de la problématique de l'abroustissement dans la région du Creux du Van. Voici une synthèse des résultats les plus pertinents qui répondent aux quatre questions de recherche :

- La densité du recru varie entre 3 et 264 arbres sur 10 m², avec une moyenne totale de 45 arbres. Elle est de 44 arbres en hêtraie à sapin, 54 en hêtraie typique à cardamine et 38 en pessière à asplénium (Tableau 4.1 – Figure 4.1).
- Le type de milieu forestier, lui-même lié à l'altitude et à la température, joue le plus grand rôle sur la variation de composition du rajeunissement forestier (Tableau 4.2 – Figure 4.1).
- La pente et la proportion de roches entraînent une baisse de diversité et de densité du recru, alors que l'augmentation de lumière permet la croissance d'essences héliophiles (Tableau 4.3).
- Les différences de rajeunissement entre les traitements sylvicoles, par milieu forestier, ne sont pas significatives. La relation entre taille de trouée et densité n'a pas été démontrée.
- Le jardinage amène une aussi haute diversité et densité du recru que les autres types de coupes de manière générale. Les densités sont plus faibles en réserves totales.
- En moyenne, 24% des arbres sont abroustis au sein des trouées de la région du Creux du Van, ce qui est élevé. 81% d'entre elles sont composées d'au moins une essence forestière avec un taux d'abroustissement dépassant le seuil admis (selon les normes d'Eiberle and Nigg (1987) – Tableau 5.1). L'orme, le frêne, le sorbier des oiseaux, l'érable et le sapin sont les plus affectés.
- Aucune des variables étudiées n'a permis d'expliquer pertinemment la distribution des pressions d'abroustissement. L'interdiction de la chasse dans le district franc, le milieu forestier, la surface de la trouée, la densité du recru et de la végétation, le traitement sylvicole et les distances aux voies de communications ne jouent pas un rôle significatif (Tableau 4.5).
- Finalement, les rajeunissements forestiers sont composés d'une plus grande proportion d'arbres feuillus qu'attendu (Tableau 4.6). Les résineux et surtout le sapin sont en déclin. L'aptitude des futurs peuplements à remplir les fonctions désirées et leur résilience face aux changements climatiques n'ont pas pu être déterminées à l'aide des données récoltées, mais elles ont tout de même été abordées dans la discussion.

Un des objectifs principaux de cette recherche était de déterminer si les peuplements forestiers laissés à leur dynamique naturelle, donc en réserves forestières totales (RFT), détenaient une diversité en essences forestières aussi élevée que les forêts sous traitements sylvicoles réguliers. Réduire les interventions et les coûts liés à l'entretien et l'exploitation sylvicole, tout en ayant des forêts à haut potentiel de naturalité, de diversité et de stabilité semble en effet être une solution idéale. Cependant, cette étude suggère que la situation est bien plus complexe. La diversité observée n'est pas plus élevée en RFT qu'ailleurs, même au contraire, et la pression d'abroustissement y est aussi problématique que dans le reste de la région du Creux du Van. Toutefois, la situation géographique des RFT ne permettait pas la comparaison avec les autres traitements sylvicoles ; les trouées relevées se situaient dans des éboulis et aux altitudes les plus hautes.

La valeur écologique des écosystèmes est communément mesurée sur la base de la biodiversité présente, que ce soit par le biais de la richesse spécifique, d'habitats rares ou d'espèces menacées d'extinction. Il est vrai que la biodiversité peut s'estimer relativement aisément ; c'est d'ailleurs un bon indicateur de la composition des milieux forestiers et de leur résilience face aux changements climatiques (Brang et al., 2008; OFOR, 2013). Cependant, cette évaluation amène une vision incomplète et parfois erronée de la réalité, qui ne prend pas en considération les qualités

fonctionnelles, structurelles et paysagères des écosystèmes, ni leur dynamique spontanée et autonome. Le concept de naturalité prend alors toute son importance (Vallauri, 2007).

Pour définir la meilleure gestion sylvicole à pratiquer à l'avenir, il est nécessaire de savoir ce qui est attendu des peuplements forestiers, donc de choisir entre la diversité et la naturalité, parce que la combinaison des deux est difficilement atteignable. Les traitements à effectuer vont dépendre directement de ce choix. Quoi qu'il en soit, il est important d'agrandir les zones de réserves totales où la naturalité prime : elles ont une valeur culturelle et pédagogique inestimable. La dynamique de régénération naturelle est une source d'inspiration essentielle si l'on désire s'orienter vers une sylviculture proche de la nature. Dans la région du Creux du Van, il serait très intéressant d'étendre les RFT vers les plus basses élévations, en hêtraie typique par exemple, car elles n'y sont pas encore représentées. Sinon, les réserves particulières semblent être une bonne alternative à la gestion extensive. Elles prennent en considération les particularités de chaque milieu afin de les valoriser et promouvoir la biodiversité.

Dans l'ensemble, les objectifs de ce travail de master étaient trop vastes pour être atteints en une seule année. Certaines données n'ont pas été analysées, telles que les données de végétation des relevés phytosociologiques ou les taux d'abroutissement par classe de hauteur du recru, alors que d'autres manquaient. Il s'avère que la densité du rajeunissement ne suffisait pas pour évaluer la résilience des futurs peuplements face aux changements climatiques et leur qualité multifonctionnelle. En effet, ni la structure horizontale et verticale, ni la diversité finale de la canopée ne pouvaient en être déduites. De plus, les normes et les bases de référence sur la régénération forestière en trouée sont limitées; la nécessité d'apporter des soins aux jeunes peuplements dans un but de diversification n'a pas pu être évaluée.

Les prochaines recherches qui seront réalisées dans ce domaine devraient se concentrer soit sur les trouées et les arbres plus âgés, ce qui permettrait d'éliminer le facteur de compétition et d'avoir une meilleure vision de la composition des futurs peuplements, soit sur les arbres inférieurs à 50 cm, pour que leur présence ne précède pas l'ouverture de la canopée. Ensuite, il serait intéressant de réitérer cette étude dans d'autres milieux forestiers, en prenant en considération un plus grand panel de tailles de trouées. Un monitoring de la régénération sur une dizaine d'années et même dans plusieurs régions suisses serait idéal pour estimer plus précisément l'impact des facteurs biotiques, stationnels, anthropiques et d'abroutissement. En ce qui concerne les pressions d'abroutissement sur les jeunes arbres, un suivi régulier devrait être mis en place pour une meilleure compréhension de leur répartition dans la réserve et des dégâts engendrés sur le long terme.

Pour finir, même s'il n'a pas été possible de répondre complètement à certaines questions de recherche, ce travail de master a permis de mieux comprendre la dynamique des forêts dans la région du Creux du Van, d'apporter des données sur le rajeunissement et l'abroutissement, d'aiguiller les prochaines recherches, et peut-être même de conseiller la gestion forestière pour le futur.



« Si la forêt est le poumon de la terre, chaque trouée est un souffle de vie. »

Par Camélia et Sami Zaïbi

7. Remerciements

Je tiens à remercier sincèrement les personnes suivantes :

Jean-Laurent Pfund, chef du Service des Forêts, de la Faune et de la Nature (SFFN), pour m'avoir confié cette recherche et transmis les informations nécessaires à sa réalisation.

Edward Mitchell, du laboratoire Biologie du Sol à l'université de Neuchâtel, qui est mon directeur de projet et m'a soutenue et conseillée tout au long de l'année. Il m'a été d'une aide indispensable pour la bonne formulation des questions de recherche et l'élaboration des méthodes pour y répondre.

Isabelle Koenig, doctorante au laboratoire de Biologie du Sol, pour son soutien lors de mon premier jour de terrain et surtout pour les statistiques. Elle m'a enseigné les secrets du langage R, tout en me guidant dans les multiples analyses (et analyses multivariées !) à effectuer.

Matthieu Mulot, aussi au laboratoire de Biologie du Sol, qui a révolutionné ma vie grâce à ses scripts R pour l'élaboration de cartes extraordinaires.

Marie Guillot-Ehret, ingénieure forestière aménagiste au SFFN, pour les données cartographiques qu'elle m'a fournies, son aide avec l'utilisation d'ArcGis et ses connaissances sur la gestion forestière dans la région du Creux du Van.

Gilbert Hirschy pour son appui sur les méthodes d'échantillonnage et l'estimation de l'abroutissement.

Chantal Monnier du Système d'Information du Territoire Neuchâtelois (SITN), pour les données cartographiques délivrées.

Pascal Junod, Nicolas Joss, Ennio Grisa et Jan Boni, ingénieurs forestiers, pour la documentation sur les coupes forestières pratiquées dans la région du Creux du Van.

Les propriétaires et employés de l'auberge de Noiraigue, pour leur accueil chaleureux dans le Val de Travers. Sans oublier Coco qui m'a hébergée pendant près de deux semaines.

Les forêts du Creux du Van pour leur hospitalité, leur beauté et leur tranquillité.

Le banc et la table du 3ème étage du bâtiment de Géopolis à l'université de Lausanne, pour m'avoir supportée pendant les 8 mois de travail intense sur mon ordinateur.

La cafétéria de Géopolis, pour m'avoir approvisionnée en café. Ce fut essentiel.

Et pour finir, je n'aurais pu réaliser ce travail sans l'aide majeure de ma famille qui m'a encouragée continuellement au long de cette année et a même corrigé les erreurs de français dans la version finale du mémoire. Mes amies de cours et les fous rires partagés furent la motivation finale pour rendre mes journées palpitantes.

8. Bibliographie

- Abe, S., Masaki, T., & Nakashizuka, T. (1995). Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 120(1), 21-32.
- Angst, C., Bürgi, A., Duelli, P., Egli, S., Heiniger, U., Hindenlang, K., & Lässig, R. (2004). *Waldentwicklung nach Windwurf in tieferen Lagen der Schweiz 2000–2003*. Birmensdorf, Suisse.
- Barden, L. S. (1989). Repeatability in Forest Gap Research: Studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, 70(3), 558-559. Retrieved from: <http://dx.doi.org/10.2307/1940204>.
- Biro, Y., Landmann, G., & Bonhême, I. (2009). *La forêt face aux tempêtes*. France: Editions Quae.
- Bolliger, J., Kienast, F., & Zimmermann, N. E. (2000). Risks of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland—a modeling study. *Regional Environmental Change*, 1(3-4), 99-111.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*: Springer Science & Business Media.
- Bouteloup, R. (2010). *Méthodologie pour l'étude diachronique de la végétation forestière. Application au Cephalantho-Fagenion de l'Arc jurassien (Suisse)*. (Travail de Master), Université de Neuchâtel, Suisse.
- Brändly, U.-B. r. (2010). *Inventaire forestier national suisse. Résultats du troisième inventaire 2004–2006*. Berne: Office fédéral de l'environnement, OFEV.
- Brang, P. (2005). Räumliche Verteilung der Naturverjüngung auf grossen Lothar-Sturmflächen | Spatial distribution of natural regeneration on large windthrow areas created by the hurricane Lothar in 1999 (reviewed paper). *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 156(12), 467-476.
- Brang, P., Bugmann, H., Bürgi, A., Mühlethaler, U., Rigling, A., & Schwitter, R. (2008). Klimawandel als waldbauliche Herausforderung | Climate change as a challenge for silviculture. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 159(10), 362-373. Retrieved from: <http://szf-jfs.org/doi/abs/10.3188/szf.2008.0362>.
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*. Wien-New York: Springer.
- Brokaw, N., & Busing, R. T. (2000). Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(5), 183-188.
- Brokaw, N. V. L. (1982). The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14(2), 158-160.
- Burnand, J., Burger, T., Stocker, R., Kaufmann, G., Danner, E., & Lüscher, P. (1998). *Clé de détermination des stations forestières du Canton du Jura et du Jura bernois* (Vol. 2). Solothurn/Lenzburg.
- Buttler, A. (2008). *Ecologie numérique*. Lausanne: EPFL, Ecological Systems Laboratory.
- Canton de Vaud. (2015). *Synthèse des connaissances actuelles concernant le flétrissement du frêne*.
- Catusse, M. (1996). *La grande faune de montagne*: Dubray.
- Chaire de Sylviculture. (2007). *Les essences forestières d'Europe centrale. Description botanique et écologie des essences forestières valables principalement pour la Suisse*. Zurich.
- Conedera, M., Baumgartner, F., & Anzini, M. (2012). Erfassung von Neophyten: Das Beispiel des Götterbaumes. *Bündnerwald*, 65(3), 41-45.
- Croci-Maspoli, M., Scerrer, S., Schlegel, T., & Zubler, E. (2014). Scénarios climatiques Suisse – un aperçu régional. Retrieved from: http://www.meteoschweiz.admin.ch/web/de/forschung/publikationen/alle_publikationen/Klimaszenarien_Schweiz_2013.Par.0003.DownloadFile.tmp/fb243scenariosclimatiques.pdf
- Degen, T., Devillez, F., & Jacquemart, A.-L. (2005). Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France. *Annals of Forest Science*, 62, 429-440.
- Delaloye, R., & Reynard, E. (2001). Les éboulis gelés du Creux du Van (Chaîne du Jura, Suisse). *EP*, 8, 118-129.
- Delarze, R., & Gonseth, Y. (2008). *Guide des milieux naturels de Suisse*. Bussigny: Rossolis.
- Delpech, R. (2006). La phytosociologie. Retrieved from: http://www.tela-botanica.org/page:Phyto_Delpech_Methode.
- Du Mesnil, C. L. (2003). *Chasse et forêt: l'équilibre forêt-gibier*: Le Gerfaut.
- Duc, P. (1991). Untersuchung zur Dynamik des Nachwuchses im Plenterwal. *Schweizerischer Forstverein*, 142(4), 299-319.
- Duchauffour, P. (1953). Régénération de l'épicéa et pédologie. *Revue Forestière Française*.
- Duelli, P. (2007). Certains l'aiment chaud. Insectes en augmentation. *Hotspot*, 16.
- Dupérat, M., & Polese, J.-M. (2008). *Encyclopédie visuelle des arbres & arbustes*: Editions Artemis.
- Eggenberg, S., & Möhl, A. (2008). *Flora vegetativa*. Berne: Rossolis.
- Eiberle, K., & Nigg, H. (1987). Grundlagen zur Beurteilung des Wildverbisses im Gebirgswald. *Schweizerischer Forstverein*, 138(9), 747-785.

- Engesser, R., Queloz, V., Meier, F., Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). Das Triebsterben der Esche in der Schweiz. *Wald Holz*, 90(6), 24-27.
- Etat de Fribourg. (2011). *Rapport explicatif "Silva Protect". Forêts protectrices contre les dangers naturels*. Givisiez.
- Fichant, R. (2013). *Quel avenir pour le cerf, le chevreuil et le sanglier?* : Editions Quae.
- Forum Biodiversité Suisse. (2007). Hotspot. Biodiversité et changement climatique. Biodiversité : dialogue entre recherche et pratique. *Forum Biodiversité Suisse*.
- Frehner, M., Wasser, B., & Schwitter, R. (2005). *NaiS: Gestion durable des forêts de protection*. Berne: OFEFP.
- Garcia-Gonzalez, R., & Cuartas, P. (1996). Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 88(1), 15-23.
- Gaulton, R., & Malthus, T. J. (2010). LiDAR mapping of canopy gaps in continuous cover forests: A comparison of canopy height model and point cloud based techniques. *Int. J. Remote. Sens.*, 31(5), 1193-1211.
- Gill, R. M. A. (2006). The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. *Large herbivore ecology: ecosystem dynamics and conservation* (pp. 170–202). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gnaegi, P., & Despland, S. (2012). *Rapport d'information concernant l'avenir de la région du Ceux du Van*. Neuchâtel, Suisse: Conseil d'Etat.
- Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*: Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Gournay, A. (2012). *Analyses statistiques multivariées. Notes de cours*. Retrieved from Neuchâtel:
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.
- Heuzé, P. (2002). *Impact à moyen terme des grands herbivores sauvages sur le renouvellement de la hêtre-sapinière des Hautes Vosges*. Université de Metz, France.
- ICOP. (2004). *ICOP. Objet N°6508.1 : Le Creux du Van et Gorges de l'Areuse*. Chaux-de-Fond: Service des forêts. Office de la conservation de la nature.
- Interreg IIIA. (2008). *Suivi de la colonisation naturelle du cerf sur le Massif Jurassien. Projet franco-suisse*.
- Kahle, D., & Wickham, H. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R Journal*, 5(1), 144-161. Retrieved from <http://journal.r-project.org/archive/2013-1/kahle-wickham.pdf>
- Kenderes, K., Mihók, B., & Standovár, T. (2008). Thirty years of gap dynamics in a central european beech forest reserve. *Forestry*, 81(1), 111-123. Retrieved from: <http://forestry.oxfordjournals.org/content/81/1/111.abstract>
- Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). The teleomorph of *Chalara fraxinea*, the causal agent of ash dieback. *Forest Pathology*, 39(5), 304-308.
- Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Churski, M., Adam, B., Jędrzejewska, B., & Jędrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1528-1535.
- Kupferschmid, A. D., Wasem, U., & Bugmann, H. (2014). Comment le sapin blanc réagit-il dans différentes conditions de station? *La Forêt*, 67(5), 16-19.
- Landolt, E., & Bäumler, B. (2010). *Flora indicativa. Ecological indicator values and biological attributes of the Flora of Switzerland and the Alps*. Berne: Haupt Ed.
- Lauber, K., & Wagner, G. (2012). *Flora helvetica* (4ème ed.). Berne: Haupt Ed.
- Le Guen, M. (2002). La boîte à moustaches pour sensibiliser à la statistique. *Bulletin de méthodologie sociologique*, 73(1), 43-64.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Dupouey, J. L., Bert, D., & Svenning, J. C. (2010). Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 949-964.
- Löf, M., & Welander, N. T. (2004). Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Annals of Forest Science*, 61(8), 781-788. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2004075>
- Madsen, P., & Larsen, J. B. (1997). Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*, 97(2), 95-105.
- Marcon, E., & Morneau, F. (2013). *Mesures de la biodiversité*: Unité Mixte de Recherche. Ecologie des Forêts de Guyane.
- McCarthy, J. (2001). Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental reviews*, 9(1), 1-59.

- McIlroy, D. (2014). Mapproj: Map Projections. R package version 1.2-2. Retrieved from: <http://CRAN.R-project.org/package=mapproj>.
- Meddour, R. (2011). *La méthode phytosociologique sigmatiste ou Braun-Blanqueto-Tüxenienne*. Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou, Algérie.
- Meier, F., Engesser, R., Forster, B., Odermatt, O., & Angst, A. (2011). *Protection des forêts—Vue d'ensemble 2010*. Birmensdorf: WSL.
- Moser, B., Schütz, M., & Hindenlang, K. E. (2006). Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: the role of food availability and species quality. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 248-255.
- Mulhauser, B., & Junod, P. (2006). Sylviculture et revitalisation des habitats des Tétraoïdés dans le canton de Neuchâtel (Suisse). *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 157(7), 263-270.
- NCRAN. (2015). ITC analysis of aerial images. Synergy with Lidar. Retrieved from: <https://cfs.nrcan.gc.ca/projects/113/4>
- Nobis, M. P., Jaeger, J. A. G., & Zimmermann, N. E. (2009). Neophyte species richness at the landscape scale under urban sprawl and climate warming. *Diversity and Distributions*, 15(6), 928-939.
- OFEV. (2010). Forêt et gibier – Notions de base pratiques. Bases scientifiques et méthodologiques de la gestion intégrée du chevreuil, du chamois, du cerf élaphe et de leur habitat. *Connaissance de l'environnement n° 1013*, 232.
- OFOR. (2013). *Forêt et changement climatique. Un document de base sylvicole du service forestier du canton de Berne pour conseiller les propriétaires de forêts*. Office des Forêts du Canton de Berne Retrieved from: http://www.vol.be.ch/vol/fr/index/wald/wald/berner_wald/wald_klimawandel.assetref/content/dam/documents/VOL/KAWA/fr/Berner_Wald/waldbau-klimawandel_merkblatt-allgemein_fr.pdf.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., & Wagner, H. (2015). Vegan: Community Ecology Package, version 2.2-0.
- ONF, & INRA. (2007). Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques. *Hors série. Rendez-vous techniques*, 3.
- Otto, H. J., & Kempf, M. (1998). *Écologie forestière*: Institut pour le développement forestier.
- Piney, I. (2010). *Comparaison de protocoles de caractérisation des trouées de la canopée sur des séries temporelles de photos aériennes : application à la caractérisation du régime de perturbation*. Université de Metz, Montpellier, CEMAGREF.
- Ponge, J.-F., André, J., Bernier, N., & Gallet, C. (1994). La régénération naturelle: connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Mâcot (Savoie). *Revue Forestière Française*, 46(1), 25-45.
- Poulson, T. L., & Platt, W. J. (1989). Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70, 553-555.
- Quinones-Nadler, C., Lacombe, E., & Gegout, J.-C. (2005). La régénération naturelle dans les peuplements dévastés par la tempête de 1999 dans le quart nord-est de la France. *Revue Forestière Française*, 57(3), 289-310.
- R Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from: <http://www.R-project.org/>
- Ranganathan, Y., & Borges, R. M. (2011). To transform or not to transform: that is the dilemma in the statistical analysis of plant volatiles. *Plant signaling & behavior*, 6(1), 113-116.
- République et Canton de Neuchâtel. (2001). Chapitre 5: Principes sylviculturaux. *Plan d'aménagement forestier* (pp. 27). La Chaux-de-Fonds: Services des Forêts.
- République et Canton de Neuchâtel. (2003). Chapitre 7: Concept des réserves forestières. *Plan d'aménagement forestier*. Neuchâtel: Service des forêts.
- République et canton du Jura. (2006). *La forêt jurassienne en chiffres. Résultats et interprétation de l'inventaire forestier cantonal 2003 - 2005*. St-Ursanne.
- Richard, J.-L. (Cartographe). (1964). Carte phytosociologique des forêts du canton de Neuchâtel. Description sommaire des associations et de leur écologie
- Runkle, J. R. (1981). Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62(4), 1041-1051.
- Runkle, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63(5), 1533-1546.
- Runkle, J. R. (1985). Disturbance regimes in temperate forests *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. San Diego: Academic Press Inc.
- Saïd, S., Servanty, S., Pellerin, M., Guillon, N., & Van Laere, G. (2005). L'hétérogénéité spatiale: quel effet sur le choix d'habitats des chevreuils? *Faune sauvage*, 269.

- Sartori, R. (2008). *Rilevamento dei danni causati dagli ungulati selvatici alla rinnovazione boschiva. Rapporto riasuntivo del 3° monitoraggio 2002-2006*.
- Schneider. (2008a). *Projet ReGib 3 : Étude de la régénération et des dégâts causés par le gibier*. Neuchâtel: Service de la Faune, des Forêts et de la Nature (SFFN).
- Schneider. (2008b). *Projet ReGib 3 : Directives d'inventaire. Procédures générales*. Neuchâtel: Service de la Faune, des Forêts et de la Nature (SFFN).
- Schneider. (2014). *ReGib, Etude de la régénération et des dégâts causés par le gibier*. Neuchâtel: Service de la Faune, des Forêts et de la Nature (SFFN).
- Schütz, J.-P. (1990). *Silviculture 1: principes d'éducation des forêts*. Lausanne: Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.
- Schütz, J. P. (1997). *Silviculture 2: la gestion des forêts irrégulières et mélangées*: Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Sénécal, J.-F. (2011). *Dynamique spatio-temporelle des trouées en forêt feuillue tempérée par télédétection Lidar*. Université du Québec à Montréal, Montréal.
- Service des Forêts. (2003). Concept de réserves forestières. *Plan d'aménagement forestier*. Neuchâtel.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27, 379-423, 623-656.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* (pp. 688).
- SITN. (2010). Relevés altimétriques 3D 2010 du canton de Neuchâtel. Retrieved from: <http://sitn.ne.ch/theme/forets>
- Theurillat, J.-P., & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic change*, 50(1-2), 77-109.
- Vallauri, D. (2007). *Biodiversité, naturalité, humanité: application à l'évaluation des forêts et de la qualité de la gestion*. Marseille: WWF-France.
- Vepakomma, U., St-Onge, B., & Kneeshaw, D. (2008). Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2326-2340.
- Vittoz, P. (2014a). *Méthodes d'étude de la végétation*. Lausanne: Université de Lausanne. Département d'écologie et évolution.
- Vittoz, P. (2014b). *Phytosociologie*. Lausanne: Université de Lausanne. Département d'écologie et évolution.
- Vittoz, P., Cherix, D., Gonseth, Y., Lubini, V., Maggini, R., Zbinden, N., & Zumbach, S. (2011). *Les changements climatiques*.
- Walters, M. B., & Reich, P. B. (2000). Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 81(7), 1887-1901.
- Watt, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35, 1-22.
- Watt, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, 1-22.
- Whitmore, T. C. (1989). Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology*, 70(3), 536-538. Retrieved from: <http://www.jstor.org/stable/1940195>
- Wildi, O., Kienast, F., & Zimmermann, N. (2000). Évolutions possibles des aires de répartition des principales essences forestières en fonction des scénarios de changement climatique. *Revue Forestière Française*.
- Yamamoto, S.-I. (1992). The gap theory in forest dynamics. *The botanical magazine= Shokubutsu-gaku-zasshi*, 105(2), 375-383.
- Yamamoto, S.-I. (2000). Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5(4), 223-229.
- Zingg, A. (2012). Pourquoi jardiner une forêt? *La Forêt*, 9, 12.