

UNIVERSITE MONTPELLIER II SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC  
ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE MONTPELLIER

Diplôme d'études approfondies (DEA)  
**BIOLOGIE DE L'EVOLUTION ET ECOLOGIE**

**1997**

**Christophe BALTZINGER**

Impact d'un grand herbivore  
sur la dynamique de régénération de *Thuja plicata* après perturbation  
sur les îles de la Reine Charlotte (Canada)

Stage principal effectué au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS)  
Montpellier

Sous la direction de Jean-Louis MARTIN

Soutenu les 01 et 02 septembre 1997 devant la commission d'examen :

M. B. DELAY, Président, Mmes I. OLIVIERI, N. PASTEUR. MM. J. BLONDEL, F. BONHOMME,  
A. CHARRIER, J. ESCARRE, J.D. LEBRETON, J. LEPART, J. MAILLET, D. Mc. KEY, S. RAMBAL,  
M. RAYMOND, T. DE MEEUS, J. ROY, L. THALER, F. WAREMBOURG.

## RESUME

Nous avons étudié l'impact d'un grand herbivore (le cerf à queue noire *Odocoileus hemionus sitchensis*) sur le patron de régénération de *Thuja plicata* en milieu perturbé sur les îles de la Reine Charlotte (Canada). Pour cela, nous avons comparé sa dynamique de régénération, en fonction de la proportion de thuya de la forêt primaire avant coupe et de la pression de chasse. Nous avons mesuré sur chaque unité d'échantillonnage, l'abondance et le stress d'abrouissement de la strate arborée pour chaque essence aux différents stades de régénération.

Nos résultats montrent: (1) que le thuya germe abondamment et indépendamment de la proportion de thuya avant coupe, (2) que le thuya régénère, bien qu'en faible proportion et que cette régénération aux stades ultérieurs de la dynamique est d'autant plus forte que le thuya était abondant avant coupe et, (3) que l'impact du cerf est densité dépendant. Il provoque un blocage de la croissance en hauteur aux stades plant et jeune arbre qui induit un déficit du thuya aux stades ultérieurs de régénération.

Alors que le thuya arrive encore à régénérer en milieu secondarisé, il ne régénère plus en forêt primaire. Notre étude suggère que l'occurrence future du thuya, en présence du cerf, dans les forêts de l'archipel, dépend (1) de l'abondance du cerf, (2) du régime de perturbations introduit par l'exploitation forestière.

.

# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>MATERIEL ET METHODES</b>	<b>3</b>
<b>A. Géographie de la région étudiée et problématique</b>	<b>3</b>
<b>B. Collecte de données et plan d'échantillonnage</b>	<b>5</b>
1. Choix des sites à échantillonner	
2. Données d'échantillonnage	
<b>C. Traitement des données</b>	<b>7</b>
<b>RESULTATS</b>	<b>9</b>
<b>A. Effet composition avant coupe</b>	<b>9</b>
1. Sur la germination du thuya	
2. Sur les stades ultérieurs de la dynamique de régénération du thuya	
<b>B. Effet accessibilité</b>	<b>12</b>
1. Les densités de thuya	
2. Les proportions de thuya	
3. Le stress lié à l'abrouissement du thuya	
<b>C. Etude comparative sur les trois essences la canopée au stade jeune arbre</b>	<b>18</b>
1. Les densités	
2. Le stress lié à l'abrouissement	
<b>DISCUSSION</b>	<b>20</b>
<b>A. Effet composition avant coupe</b>	<b>20</b>
1. Au stade germination	
2. Aux stades ultérieurs de la dynamique de régénération	
<b>B. Effet accessibilité</b>	<b>21</b>
<b>C. Impact du cerf</b>	<b>22</b>
<b>D. Modifications de la dynamique et de la composition</b>	<b>24</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>26</b>
<b>ANNEXES</b>	

## INTRODUCTION

Longtemps, la compétition fut considérée comme la pression de sélection majeure façonnant les assemblages d'espèces (Gause, Lack, Mc Arthur). La prédation et l'herbivorie ont été prises en compte plus tardivement. Cependant, ces études se réduisent souvent à des systèmes simplifiés qui ne s'intéressent qu'à deux espèces. En se plaçant au niveau de systèmes plus complexes du type réseaux trophiques, des effets indirects tels que la compétition apparente ont été mis en évidence (Miller & Travis 1996, Bonsall & Hassel 1997). La suppression, naturelle ou volontaire, temporaire ou définitive (Lindström & al. 1994, Abrams 1996), d'espèces peut entraîner des réactions en chaîne et dévoiler ainsi des réseaux d'interactions complexes. Au même titre, l'introduction d'espèces exotiques perturbe le fonctionnement naturel des écosystèmes en déplaçant les relations interspécifiques antérieures (Simberloff & Stiling 1996). Cet impact semble d'autant plus marqué que l'espèce introduite prend une place encore inoccupée. Ces modifications lorsqu'elles peuvent être documentées, sont elles aussi susceptibles de révéler des réactions en chaîne dont l'analyse devrait nous aider à comprendre les mécanismes régissant la mise en place et le maintien de la diversité au sein des écosystèmes.

Le projet développé par J.L. Martin sur l'archipel des îles de la Reine Charlotte (Colombie Britannique, Canada) se propose de tirer parti de l'introduction de deux mammifères, un grand herbivore et un prédateur des pontes pour analyser les modifications dans la composition et la dynamique de la faune et de la flore. L'introduction d'un grand ongulé, le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus sitchensis* Merriam) sur ces îles s'est faite dans un milieu qui en était dépourvu et en l'absence de prédateurs naturels capables de réguler ses populations. Les premiers résultats (Martin & al. 1994) révèlent de profondes modifications dans le recrutement, la coexistence et la diversité des espèces dans ces écosystèmes forestiers (Joron 1996, Daufresne 1996). Ils montrent entre autres l'absence de régénération de l'un des arbres dominants *Thuja plicata* dans les forêts primaires envahies par les cerfs. (Martin & al. 1994)

L'exploitation industrielle de la forêt primaire est la deuxième perturbation majeure d'origine anthropique qui ait modifié la dynamique de ces écosystèmes. Elle a entraîné, au Nord de l'archipel, en l'espace de deux décennies, l'apparition de vastes superficies de jeunes forêts secondaires.

C'est dans ce contexte, où se côtoient écosystèmes naturels et écosystèmes modifiés, que s'insère notre étude sur les relations végétation-cerf. L'objectif est de comprendre comment l'introduction de ce grand mammifère herbivore modifie la dynamique de régénération des essences forestières en milieu secondaire. On s'intéressera plus particulièrement à l'essence de la canopée la plus touchée en forêt primaire *Thuja plicata* (Pojar 1984, Daufresne 1996). La question de l'absence de régénération de cette essence dans cet archipel, suite à l'arrivée du cerf, a fait l'objet de nombreux débats professionnels et publics (Cedar Symposium, Queen Charlotte City, 1996) qui demeuraient non tranchés faute de données quantifiées. Ce mémoire tend à fournir de telles données afin d'apporter une réponse objective à ce problème.

Nos hypothèses sont les suivantes :

↳ La composition spécifique de la forêt secondaire devrait refléter la composition de la forêt avant coupe. Cette dernière s'est mise en place avant l'arrivée des cerfs et servira d'état de référence.

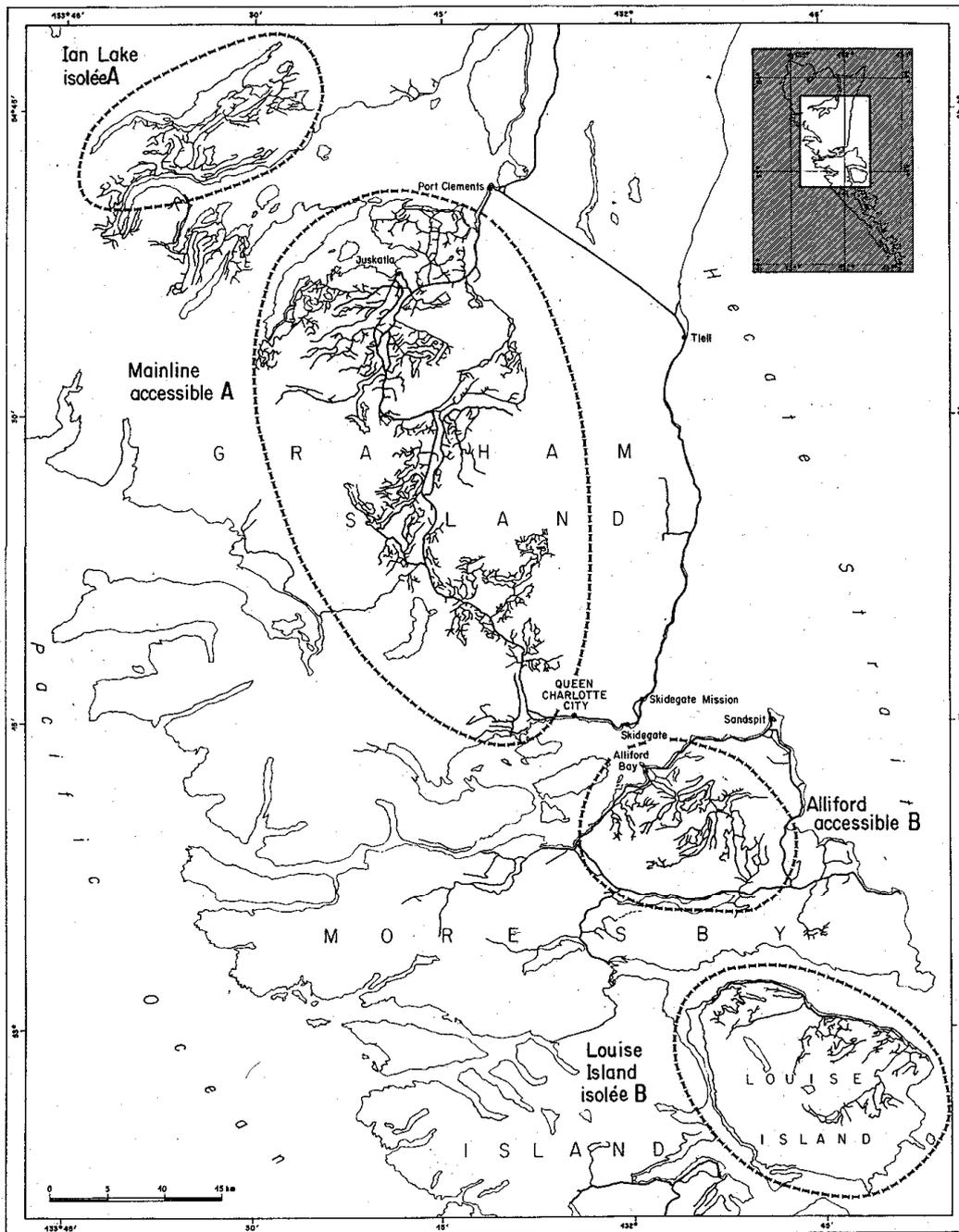
↳ Sous cette hypothèse, et d'après les observations en forêt primaire en présence de cerfs, la régénération de *Thuja plicata* devrait être déficitaire.

↳ Ce déficit devrait être d'autant plus marqué que les densités de cerfs sont plus élevées.

↳ Enfin, un lien de causalité entre présence du cerf et déficit de régénération devrait se traduire par une corrélation positive entre stress d'abrutissement et déficit de régénération.

Parallèlement à ce travail, réalisé en milieu secondaire, nous avons mis en place un dispositif expérimental dans des forêts primaires adjacentes aux sites de la présente étude. Ce dispositif a pour objectif de tester de manière rigoureuse que l'absence de régénération de *Thuja plicata* en forêt primaire est bien le fait du cerf. Pour cela nous avons recherché des taches de germination. Dans 10 des sites ainsi trouvés, une paire d'exclos (20 exclos au total) a été installée. Nous avons placé des quadrats pour estimer la survie de ces germinations à l'intérieur et à l'extérieur de chaque exclos. Le dispositif sera étudié durant 5 années. Il est trop tôt pour analyser ici les résultats de ce travail qui a compté pour un tiers de ma phase de terrain. Toutefois, il nous a

permis de constater : d'une part, que la germination de thuya était bien présente et localement abondante, bien que localisée dans l'espace et dans le temps, et d'autre part que les stades ultérieurs de la dynamique de régénération étaient absents dans les taches de forêt primaire.



**Figure 1.** Localisation géographique des zones étudiées. (Port Clements, Tiell, Queen Charlotte City, Skidegate, Sandspit = lieux habités).

## MATERIEL ET METHODES

### A. Géographie de la région étudiée et problématique

Les îles de la Reine Charlotte forment un archipel, orienté Nord-Sud, long de 300 km et situé à environ 80 km de la frange côtière de Colombie Britannique. Il est composé de 2 îles principales Graham au Nord et Moresby au Sud autour desquelles gravitent plus d'une centaine d'îles de taille variable. Ayant en partie échappé aux dernières glaciations, elles ont fonctionné comme un refuge glaciaire au moins pour certains de ces habitats (Heusser 1989). Elles ont façonné des écosystèmes uniques avec des assemblages d'espèces particuliers (endémisme au niveau spécifique et subs spécifique)(Foster 1989).

Ces îles connaissent un climat tempéré humide avec un maximum de précipitations sur la frange montagneuse Ouest (5000 mm) et un minimum (1100 mm) sur les côtes basses de l'Est. Trois conifères géants (jusqu'à 60 m de hauteur et plus de 2 m de diamètre) dominent la canopée de ces forêts pluviales: *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* et *Thuja plicata* ( les deux derniers sont partiellement remplacés en altitude par *Tsuga mertensiana* et *Chamaecyparis nootkatensis*)(Hopkinson 1931, Fowells 1965, Banner & al. 1989).

*Thuja plicata* occupe souvent des poches (fort taux d'autofécondation (El-Kassaby 1994), faible distance de dispersion des graines), mais il peut former des peuplements purs dans des zones à faible drainage. Cet arbre est le plus longévif des trois essences dominantes (jusqu'à 1500 ans) (Klinka 1993, Butler comm. pers.). Souvent dominant en volume, la proportion en nombre d'arbres par hectare est plus faible (données Mc Millan Bloedel (MMB)). Son bois est très recherché.

Depuis la colonisation de l'archipel par les Européens au siècle dernier, ces forêts ont subi deux grandes perturbations d'origine anthropique: l'exploitation industrielle de la forêt (**annexe 1**, photographie 1) et l'introduction d'espèces exotiques dont 11 mammifères (pour une faune qui

n'en comptait que 8) (Mc Taggart Cowan 1989). Parmi ceux-ci, le cerf à queue noire, introduit au début du siècle sur Graham, est le seul des cervidés forestiers qui, par son habilité à la nage, a désormais colonisé l'ensemble de l'archipel, à l'exception des îles les plus petites et les plus isolées.

L'exploitation forestière s'est concentrée au début dans les zones les plus rentables, c'est à dire aux abords des îles de superficie suffisante. De ce fait, les petites îles sans cerfs n'ont jamais été exploitées. La progression actuelle dans l'exploitation se fait vers l'intérieur des terres, sur les îles principales de la moitié Nord de l'archipel. Dans ces conditions, l'étude de l'impact du cerf sur la régénération de *Thuya plicata* dans des sites exploités (**annexe 1**, photographie 2) ne permet pas d'utiliser le dispositif expérimental offert par les îles avec et sans cerfs (Martin & al. 1994, Martin 1995, Joron 1996, Daufresne 1996).

On peut par contre définir deux catégories de régions dans cette partie de l'archipel. Des régions aisément accessibles aux chasseurs par des pistes qui couvrent les zones proches des communautés (Juskatla, Port Clements, Queen Charlotte City et Sandspit) (**figure 1**), et des régions qui ne sont accessibles que par voie maritime et aérienne. Sur la base d'observations personnelles et d'une enquête auprès des chasseurs, nous avons postulé que la pression de chasse sur les populations de cerf diminuait avec l'isolement et que cette différence se traduisait par des densités de cerf différentes. Il n'existe aucune donnée chiffrée pour corroborer ce postulat. L'étude réalisée par Martin et Daufresne en 1996 sur Limestone (une île non chassée de 48 ha) donne une densité de 33 cerfs aux 100 ha, mais n'est pas extrapolable aux îles du Nord sans travail de terrain.

En résumé, (1) nous avons choisi deux régions faciles d'accès (Mainline et Alliford Bay) et deux régions difficiles d'accès (Ian Lake et Louise Island) (**figure 1**), (2) nous avons approché les densités de cerfs par la pression de chasse, avec comme hypothèse des densités plus faibles à proximité des communautés (forte pression de chasse) que dans les régions inaccessibles par voie terrestre (faible pression de chasse) (**tableau 1**).

**Tableau 1.** Caractéristiques des régions étudiées: accessibilité, pression de chasse.

régions	accessibilité	pression de chasse
Mainline	accessible A	forte
Ian Lake	isolée A	faible
Alliford Bay	accessible B	forte
Louise Island	isolée B	faible

Mainline et Ian Lake forment une entité géographique sur Graham et, Alliford Bay et Louise Island une autre entité sur Moresby (**figure 1**). Graham et Moresby constituent deux pseudoréplicats.

## **B. Collecte de données et plan d'échantillonnage**

### **1. Choix des sites à échantillonner**

Pour étudier la régénération naturelle du thuya en milieu secondaire (**annexe 1**, photographie 3), nous avons retenu les sites exploités il y a 10 à 15 ans. Cette fourchette d'âge a été retenue pour trois raisons principales: (1) laisser au système le temps de réagir après la coupe rase, (2) laisser au bourgeon terminal des jeunes arbres la possibilité de se mettre hors d'atteinte du cerf, (3) pouvoir étudier les différents stades de la dynamique de régénération.

La localisation géographique de tous les sites coupés il y a 10 à 15 ans sur l'ensemble des 4 régions retenues a été réalisée à partir d'un jeu de cartes au 1/50000ème couvrant tout l'archipel et représentant par des couleurs différentes les sites coupés par classe de dix ans depuis le début du siècle (Broadhead, Buck). Cette première étape a permis de localiser les régions correspondant aux objectifs de notre étude. Elle a aussi facilité la recherche dans la base de données alphanumérique de MMB qui utilise un jeu de cartes plus précises.

Des données d'inventaire avant coupe pour des parcelles exploitées depuis 1979, sur la concession de MMB, géant de l'industrie du bois, nous ont indiqué la composition en volume et en nombre de tiges par classe de diamètre par hectare pour chaque essence des sites retenus.

Les suivis sylvicoles, effectués et archivés par la compagnie, nous ont permis de choisir les sites qui n'avaient subi encore aucun traitement (éclaircie, traitement chimique, ...). La majorité de ces sites a aussi été inventoriée environ 5 ans après la coupe. Cet inventaire n'est que partiel, il consiste uniquement en un comptage des arbres susceptibles de composer le peuplement final qui sera exploité au bout de 80 ans. Il pourra cependant être comparé à nos propres données d'échantillonnage.

Les parcelles d'échantillonnage sélectionnées ont été ventilées en 4 classes fonctions de l'abondance du thuya avant coupe (**tableau 2**). L'échantillonnage a été équilibré dans la mesure du possible entre les 4 régions. (**tableau 3**). Le choix définitif des parcelles d'échantillonnage s'est basé sur 2 critères: (1) une superficie d'environ 10 hectares, si possible, (2) un éloignement suffisant entre 2 parcelles de même composition avant coupe.

**Tableau 2.** Code des différentes catégories de peuplement avant coupe.

code	composition avant coupe en % du volume total
thuya = 0%	$V_{\text{Thuya}} = 0 \%$
thuya < 10%	$0 \% < V_{\text{Thuya}} < 10 \%$
thuya =30%	$30 \% < V_{\text{Thuya, Picea, Tsuga}} < 40 \%$
thuya > 60%	$V_{\text{Thuya}} > 60 \%$

**Tableau 3.** Plan d'échantillonnage avec le nombre de sites (le nombre de relevés) pour chaque combinaison composition avant coupe, accessibilité.

	accessible		isolée			
	A	B	A	B		
thuya = 0%	3 (29)	2 (16)	5 (45)	2 (19)	2 (12)	4 (31)
thuya < 10%	5 (47)	2 (13)	7 (60)	4 (22)	4 (35)	8 (57)
<b>thuya =30%</b>	<b>2 (17)</b>	<b>2 (20)</b>	4 (37)	<b>3 (25)</b>	<b>2 (20)</b>	4 (45)
<b>thuya &gt; 60%</b>	<b>6 (52)</b>	<b>4 (36)</b>	10 (88)	<b>5 (43)</b>	<b>5 (45)</b>	10 (88)
	16 (145)	10 (85)		14 (109)	13 (112)	53 (451)

## 2. Données d'échantillonnage

Sur chaque parcelle, un échantillonnage systématique a été réalisé à raison d'un relevé par placette standard circulaire de 50m<sup>2</sup> (3.99m de diamètre) et par hectare, ceci correspond à un maximum de 10 relevés par parcelle (tableau 3). Le cheminement dans une parcelle s'est fait à la boussole et au topofil (**annexe 2**).

### *La composition spécifique des différents stades de régénération de la strate arborée*

Pour chaque essence, nous avons effectué un comptage exhaustif du nombre d'individus pour 4 stades prédéfinis (**tableau 4**) (**annexe 1**, photographie 4).

Les densités pour chaque essence ont été calculées pour chaque relevé (surface fixe de 50 m<sup>2</sup>) en utilisant le nombre de tiges d'un stade de régénération donné.

La proportion de thuya p par relevé a été calculée pour chaque variable de végétation.

$$p = (\text{nombre de tiges de thuya})/(\text{nombre de tiges toutes essences confondues})$$

**Tableau 4.** Définition des différents stades de régénération de la strate arborée (j.arbre = jeune arbre).

stade	class	hauteur h	diamètre d	caractéristique
germinatio		h < 10		tige non ligneuse
plant		10 < h < 50		
j.arbre		h > 50	d < 2.5	
arbre	(5)		2.5 < d < 7.5	
	...		...	
	(20)		17.5 < d < 22.5	
	(25+)		d > 22.5	

### *La composition spécifique de la strate arbustive*

Pour chaque espèce de buisson, on estimait le recouvrement (défini comme le % de la surface de la placette couvert par la projection verticale au sol) au moyen d'une carte de recouvrement ainsi que la hauteur moyenne répartie en 5 classes (**tableau 5**)

**Tableau 5.** Définition des classes de stress lié à l'abrouissement.

<b>classe</b>	<b>% de stress</b>	<b>taux moyen de</b>
nul	$s = 0$	0%
faible	$0 < s < 20$	10%
moye	$20 < s < 60$	40%
fort	$s > 60$	80%

### *Le stress lié à l'abrouissement des végétaux ligneux*

Pour les 2 strates et pour chaque stade de régénération, nous estimions le taux de stress dû aux abrouissements, c'est à dire pour une espèce ligneuse, le rapport (en %) de la quantité de végétation stressée de manière évidente par les abrouissements (tiges coupées, présence de rejets, individus ou branches nanifiés, ...) (**annexe 1**, photographie 5) sur la quantité totale de matière présentée par l'espèce en question. Ce taux de stress est donc une mesure globale du stress dû aux abrouissements subis par la plante au cours de sa croissance (voir Daufresne 1996). Nous avons défini 4 classes fonction du % de stress (**tableau 6**).

**Tableau 6.** Classes de hauteur de la strate arbustive.

<b>classe</b>	<b>hauteur h</b>
1	$0 < h < 25$
2	$25 < h < 50$
3	$50 < h < 100$
4	$100 < h <$
5	$h > 150$

### *Autres caractéristiques*

Nous avons estimé la pente (3 classes : faible, moyenne, forte) et le recouvrement (définition ci-dessus) de la strate arborée. Nous avons aussi évalué le taux de recouvrement de sol nu, de mousse et des débris de bois abandonnés après exploitation, ainsi que la hauteur de la couche de débris ligneux.

Dans ce mémoire consacré à la régénération du thuya en milieu secondaire, je me limiterai à l'analyse de la strate arborée (densité, proportion et taux d'abrouissement des 3 essences dominantes).

## C. Traitement des données

Toutes nos données seront analysées dans le cadre du modèle linéaire. Nous avons utilisé le logiciel GLIM (Payne 1985, Aitkin et al. 1989) afin de tester les effets des différents facteurs sur la composition de la végétation. Chaque relevé est déclaré individuellement avec l'ensemble des facteurs le caractérisant (accessibilité, composition avant coupe). Le relevé est l'élément statistique.

Pour étudier l'impact du cerf sur la dynamique de régénération du thuya, nous analysons densité et proportion de thuya par stade de régénération et par relevé. Nous n'utilisons que les relevés où, pour un stade donnée, au moins une essence est présente. Le stress d'abrouissement sera traité sur l'ensemble des relevés pour chaque stade de régénération où l'on retrouve l'espèce étudiée.

Les proportions de thuya sont analysées avec une erreur binômiale. On déclare le nombre de tiges de thuya et le nombre total de tiges toutes essences confondues par relevé, ceci pour chaque variable de végétation. Le lien complémentaire (transformation) le plus couramment utilisé avec une erreur binômiale est le lien logit défini par:

$$\text{logit (p)} = \ln (p/(1-p))$$

Les densités de thuya, c'est à dire le nombre de tiges de thuya compté par variable de végétation et par relevé (de superficie constante), sont analysées avec une erreur poisson (Crawley 1993). Le lien complémentaire le plus souvent utilisé avec une erreur poisson est le lien log.

Le taux moyen de stress lié à l'abrutissement est une variable quantitative qui sera analysée avec une erreur normale (Lebreton, comm.pers.) (**tableau 6**). La significativité sera établie par un test F.

La différence de déviance (calculée par GLIM) de deux modèles emboîtés suit alors une loi du chi-deux à ddl degrés de liberté, où ddl est la différence de degrés de liberté entre les deux modèles linéaires calculés avec l'erreur binômiale (et poisson). Nous pouvons ainsi tester la significativité de chaque facteur (et de chaque interaction) sur les variables de végétation selon une méthode descendante où l'on élimine progressivement les facteurs non significatifs. Cette méthode est très robuste (Aitkin et al. 1989), car elle part du modèle le plus complet, donc supposément le plus proche des données, par opposition à une méthode ascendante où les facteurs seraient ajoutés pas à pas à partir du modèle nul et nécessairement faux.

Ce type d'analyse suppose que la déviance résiduelle du modèle complet soit environ égale à son nombre de degrés de liberté (espérance du chi-deux). Lorsque la déviance résiduelle est plus importante (surdispersion), des corrections sont proposées (Crawley 1993).

Des comparaisons entre niveaux de facteurs sont possibles avec un test de Student. La valeur des probabilités est asymptotiquement exacte dans le cas d'une erreur binômiale mais le test reste valide.

## RESULTATS

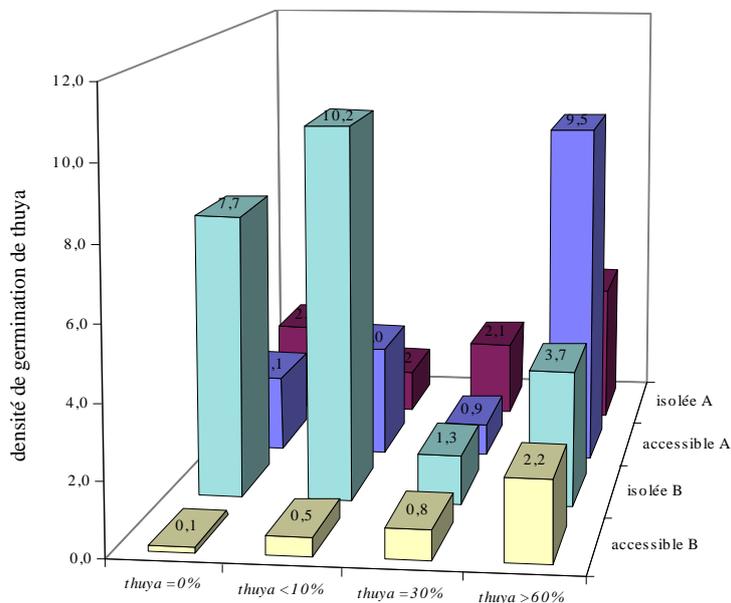
La dynamique de régénération sera analysée sur les densités et sur les proportions de thuya. Les densités nous donnent une valeur brute de l'effort de régénération alors que les proportions nous donnent la participation du thuya à la régénération du site. Ces données couplées permettent de mieux décrire la dynamique du peuplement.

### A. Effet composition avant coupe

L'occurrence ou non de germination ne dépend que de facteurs du milieu, à l'opposé la présence des stades ultérieurs de régénération du thuya peut être *a priori* influencée par la présence du cerf. C'est pourquoi je traiterai de la germination en premier lieu, indépendamment des autres stades de régénération.

#### 1. Sur la germination du thuya

##### *Les densités au stade germination*



**Figure 2.** Densité de germination de thuya (nombre de germinations par placette) en fonction de l'accessibilité (pression de chasse) et de la composition avant coupe.

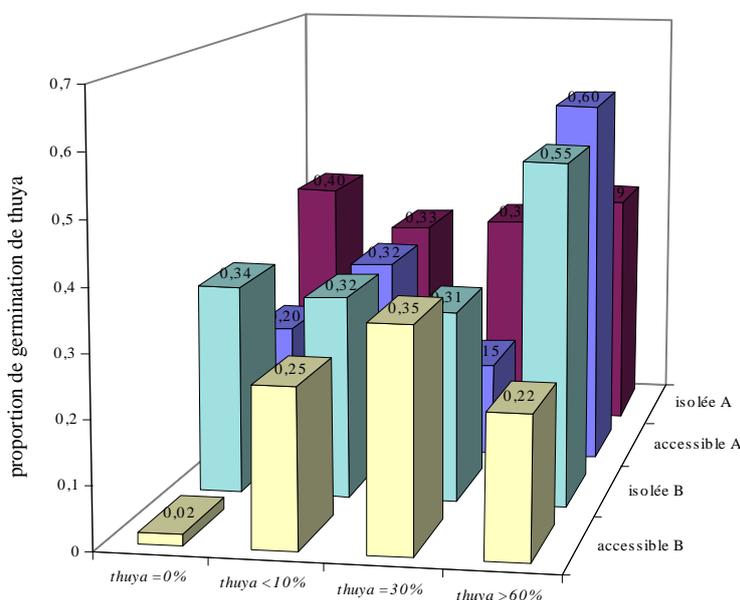
La densité observée est très variable d'une classe à l'autre et l'amplitude de variation est forte. Aucun effet n'est significatif (tableau 7), le **patron de germination ne réagit ni à l'accessibilité, ni à la composition avant coupe**. Seule la région *accessible B* a un profil de régénération en accord avec la composition de ces sites avant coupe (régénération plus forte quand la composante en thuya augmente) mais les taux y sont faibles en valeur absolue.

**Tableau 7.** Résultats synthétiques du modèle linéaire  $ac*typ$  sur les densités et les proportions de thuya au stade germination ( $ac$  = accessibilité et  $typ$  = composition avant coupe).

modèle testé	densité		proportion		ddl
	déviance	$\chi^2$ -déviance expliquée-	déviance	$\chi^2$ -déviance expliquée-	
$m=ac+typ+ac.typ$	19.51	-22%-	74.66	-23%-	15
ac.typ	8.70	ns	22.49	**	9
typ	5.04	ns	35.86	***	3
ac	5.77	ns	16.32	***	3
<b>modèle retenu</b>	<b>aucun</b>		<b>ac+typ+ac.typ</b>		

ns non significatif, \*\*\* significatif à  $p < 0.001$

### Les proportions au stade germination



**Figure 3.** Proportion de germination de thuya (nombre de germinations par placette) en fonction de l'accessibilité (pression de chasse) et de la composition avant coupe.

Les proportions de thuya sont relativement élevés. Ceci est dû en partie au fait que souvent le thuya était le seul à germer. Une seule germination entraîne automatiquement un taux de 100% pour ce relevé.

Le modèle linéaire accessibilité\*composition avant coupe est très significatif ( $\chi^2(15) = 74.66$ ,  $p < 0.001$ ) (**tableau 7**). Comme pour les densités, on ne retrouve pas de tendance particulière en fonction de la composition avant coupe. Les régions *accessible A* et *isolée B* ont des taux de germination plus forts pour *thuya > 60%*. *Accessible B* a la plus faible valeur (2%) pour *thuya = 0%*. Aucune tendance générale *accessible-isolée* ne ressort.

## 2. Sur les stades ultérieurs de la dynamique de régénération du thuya

Le facteur **composition avant coupe** est le plus significatif pour les stades *plant* et *j.arbre* lorsque l'on teste le modèle linéaire complet (**tableau 8**), il ressort à  $p < 0.001$  pour *plant*, *j.arbre* et *arbre (5)*.

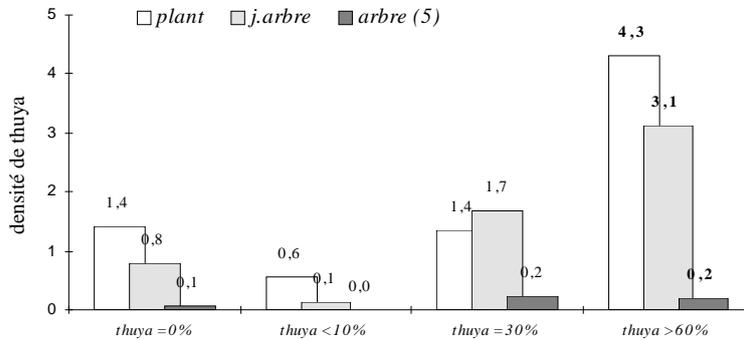
**Tableau 8.** Résultats synthétiques du modèle linéaire ac\*typ sur les densités de thuya (ac = accessibilité et typ = composition avant coupe).

stade	plant	j.arbre	arbre (5)	ddl
modèle testé	déviante $\chi^2$ -déviante expliquée-			
m=ac+typ+ac.typ	70.65 -30%-	84.14 -38%-	103.65 -31%-	15
ac.typ	15.07 ns	15.71 ns	27.9 ***	9
typ	51.5 ***	46.3 ***	35.3 ***	3
ac	4.05 ns	22.13 ***	40.4 ***	3
modèle retenu	typ	ac+typ	ac+typ+ac.typ	

ns non significatif, \*\*\* significatif à  $p < 0.001$

Contrairement à ce qui a été observé pour la germination, les profils de distribution au sein des classes de thuya (composition avant coupe), sont similaires pour les quatre zones d'échantillonnage pour chacun des autres stades de régénération. De ce fait et pour simplifier la lecture des résultats, nous avons regroupé les données des quatre régions échantillonnées.

*Les densités de thuya aux stades plant, jeune arbre, arbre (5)*



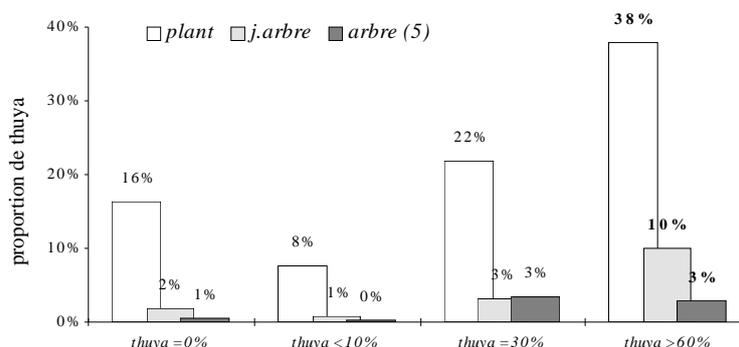
**Figure 4.** Effet composition avant coupe sur les densités de thuya (nombre de tiges par placette) aux stades *plant*, *j.arbre*, *arbre (5)* toutes régions confondues.

Toutes régions confondues, les plus fortes densités de régénération des stades *plant*, *j.arbre* et *arbre (5)* se retrouvent toujours pour *thuya > 60%*, et les plus faibles pour *thuya < 10%* (significativement inférieure, à  $p < 0.05$  aux trois autres classes). La catégorie *thuya = 0%* régénère plus que ne pourrait le laisser penser la composition de ces sites avant coupe.

L'interaction (accessibilité.composition avant coupe) est significative, la catégorie *thuya = 30%* régénère plus en zone *accessible B* que dans les autres zones, la densité toutes régions confondues pour *thuya = 30%* est donc biaisée vers le haut.

**Au delà du stade germination, les sites à thuya dominant avant coupe sont ceux qui régénèrent le plus.**

Les proportions de thuya aux stades *plant*, *jeune arbre*, *arbre* (5)



**Figure 5.** Effet composition avant coupe sur les densités de thuya (nombre de tiges par placette) aux stades *plant*, *j.arbre*, *arbre* (5) toutes régions confondues.

L'effet composition avant coupe est significatif à  $p < 0.001$  pour les différents stades de régénération considérés ici (**tableau 9**). L'analyse réalisée sur les proportions donnent le même patron que pour les densités. **Les proportions observées sont d'autant plus fortes que le thuya était dominant avant coupe** avec cependant une valeur relativement élevée pour *thuya = 0%* au stade *plant*. Alors que les différences de densité entre *plant* et *j.arbre* étaient faibles (ex. 4.3 vs. 3.1 pour *thuya > 60%*), les différences en proportion pour ces mêmes stades sont nettement plus accentuées (ex. 38% vs. 10% pour *thuya > 60%*).

**Tableau 9.** Résultats synthétiques du modèle linéaire  $ac \cdot typ$  sur les proportions de thuya. ( $ac$  = accessibilité et  $typ$  = composition avant coupe).

stade	plant	j.arbre	arbre (5)	ddl
<b>modèle testé</b>	<b>déviance <math>\chi^2</math> - déviance expliquée-</b>			
m=ac+typ+ac.typ	140.02 <small>-31%</small>	99.01 <small>-37%</small>	104.09 <small>-29%</small>	15
ac.typ	30.93 ***	14.45 ns	30.1 ***	9
typ	104.6 ***	64.7 ***	39.65 ***	3
ac	4.46 ns	19.88 ***	34.4 ***	3
<b>modèle retenu</b>	<b>typ+ac.typ</b>	<b>ac+typ</b>	<b>ac+typ+ac.typ</b>	

ns non significatif, \*\* significatif à  $p < 0.01$  et \*\*\* à  $p < 0.001$

L'effet d'interaction (accessibilité.composition avant coupe), comme pour les densités, est significatif pour *plant* et *arbre* (5), il fait ressortir la région *accessible B* qui a une plus forte proportion de régénération que les autres régions pour *thuya* = 30%. La moyenne toutes régions confondues n'est donc pas très représentative pour cette classe de composition.

## B. Effet accessibilité

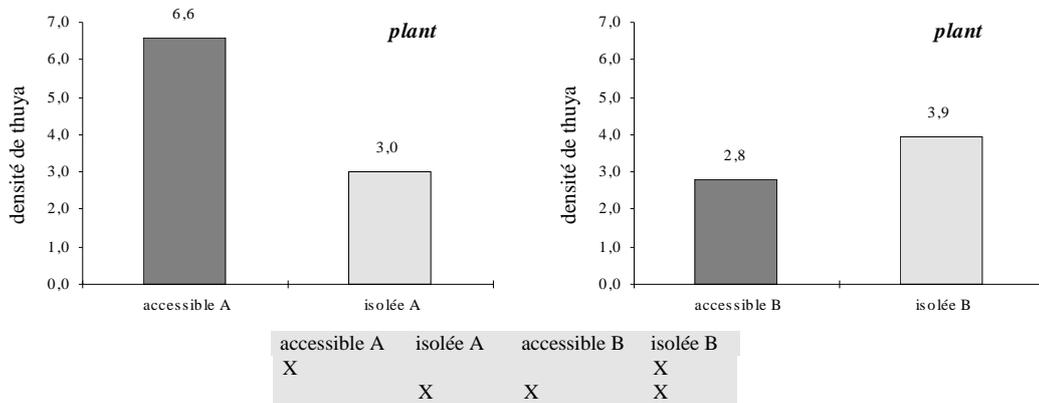
C'est l'effet qui nous intéresse le plus dans cette étude. Le niveau d'accessibilité des zones étudiées mime la pression de chasse exercée sur les populations de cerf (forte densité supposée de cerfs en zone isolée et inversement). Nous avons donc testé l'effet **accessibilité** sur les densités et les proportions de *thuya* pour les différents stades de végétation.

L'analyse précédente a montré : (1) bien que les sites à faible composante en *thuya* avant coupe régénéraient un peu, que les sites avec une proportion élevée de *thuya* régénéraient mieux, (2) que parmi ces derniers (*thuya* = 30% et *thuya* > 60%), les sites *thuya* = 30% régénéraient systématiquement et significativement plus pour une région (*accessible B*) aux stades *plant*, *j.arbre* et *arbre* (5). L'effet **accessibilité** testé sur *thuya* = 30% et *thuya* > 60% est toujours significatif avec plus de régénération en zone accessible qu'en zone isolée pour *j. arbre* et *arbre* (5). Le patron observé pour *thuya* = 30% n'est significatif que sur Moresby (zone B) mais la tendance est conservée pour Graham (zone A). Pour ces deux catégories les patrons observés sont similaires pour les trois stades étudiés.

Par la suite, les résultats de l'analyse ne seront présentées que pour les sites *thuya* > 60%, qui (1) régénèrent le mieux (en densité et en proportion), (2) ont bénéficié de l'effort d'échantillonnage le plus important (20 sites) et le plus équilibré (**tableau 3**).

## 1. Les densités de thuya

### Au stade *plant*



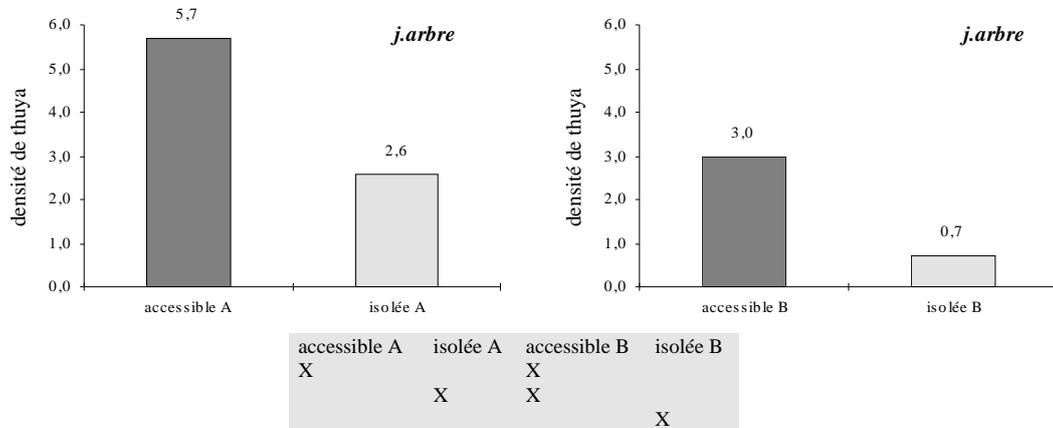
**Figure 6.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur la densité de thuya (nombre de tiges par placette) pour le stade *plant* sur Graham (A) et sur Moresby (B). Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet **accessibilité** est significatif au stade *plant* à  $p < 0.05$  ( $\chi^2(3) = 9.68$ ) (**tableau 10**). Sur Graham (A), on retrouve **2 fois plus de plants** pour la zone accessible. Par contre, aucune différenciation accessible-isolée ne ressort pour Moresby (B), malgré une tendance opposée à celle observée pour Graham.

**Tableau 10.** Synthèse des résultats du modèle linéaire effet accessibilité sur les densités de thuya par variable de végétation. Les résultats en gras sont significatifs.

ddl = 3	déviante $\chi^2$ -déviante expliquée-			
variable	germinatio	plant	j.arbre	arbre (5)
effet	6.84	9.68 -	22.66 -	20.04 -
<b>p</b>	<b>ns</b>	<b>&lt; 0.05</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>&lt; 0.001</b>

*Au stade jeune arbre*

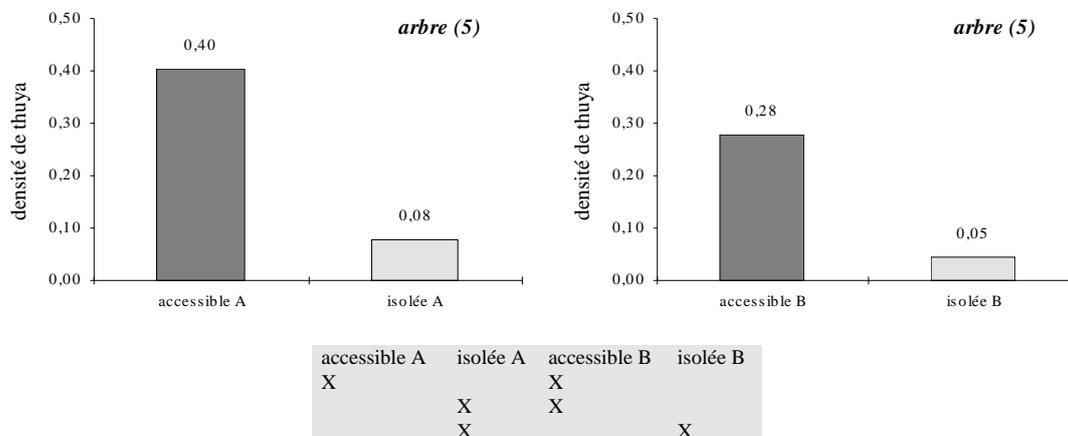


**Figure 7.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur la densité de thuya (nombre de tiges par placette) pour le stade *j.arbre* sur Graham (A) et sur Moresby (B). Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet accessibilité explique **18.4%** de la variabilité observée, il est significatif à  $p < 0.001$  ( $\chi^2(3) = 22.66$ ) (**tableau 10**). **La différenciation accessible-isolée est plus marquée** que ce soit sur Graham (A) ou sur Moresby (B). Ce qui donne au maximum une densité de **1150 *j.arbres* /ha pour accessible A contre environ 150/ha pour isolée B.**

Si l'on regroupe (à titre indicatif) *accessible A* et *accessible B* d'une part et *isolée A* et *isolée B* d'autre part, les densités de thuya sont environ **3 fois plus fortes en zone accessible, c'est à dire 920 *j.arbres* /ha contre 330/ha en zone isolée.**

*Au stade arbre (5)*



**Figure 8.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur la densité de thuya (nombre de tiges par placette) pour le stade *arbre (5)* sur Graham (A) et sur Moresby (B). Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet accessibilité ( $\chi^2(3) = 20.04$ ) ressort à  $p < 0.001$  (**tableau 10**) avec un net avantage pour *accessible A et B (56 arbres (5)/ ha au moins)* contre *isolée A et B (avec 16 arbre (5)/ha au plus)*.

On note également **une forte diminution de densité du stade *plant* au stade *arbre (5)* (d'un coefficient 15 pour *accessible A* contre un coefficient 80 pour *isolée B*)**. Si l'on regroupe (à titre indicatif) *accessible A* et *accessible B* d'une part et *isolée A* et *isolée B* d'autre part, les densités de thuya sont en moyenne **6 fois plus fortes en zone accessible, c'est à dire 70 arbres (5)/ha contre 12/ha en zone isolée**.

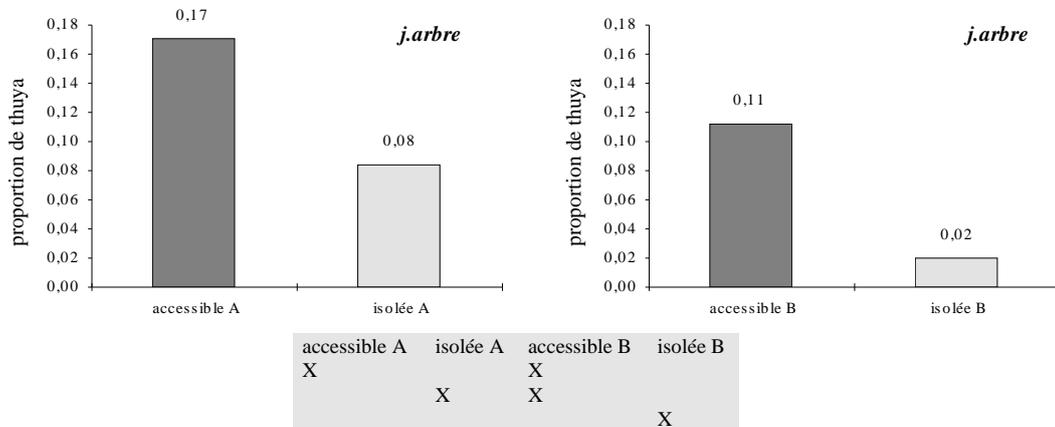
**Enfin, pour les *j.arbres* et les *arbres (5)*, les densités de thuya sont globalement plus faibles sur Moresby (B) que sur Graham (A) au sein de chaque classe.**

## 2. Les proportions de thuya

### *Au stade plant*

L'effet accessibilité n'est pas significatif au stade *plant*, les proportions de thuya sont homogènes d'une région à l'autre

### *Au stade jeune arbre*



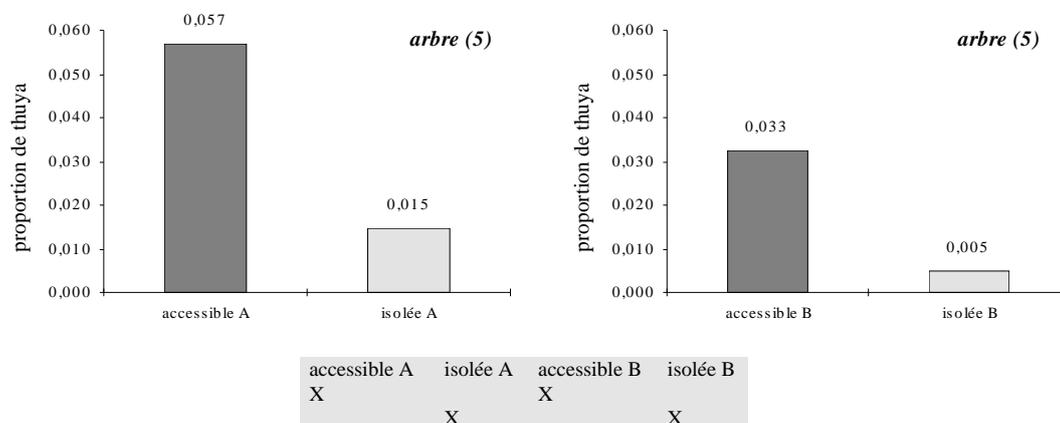
**Figure 9.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur la proportion de thuya (nombre de tiges de thuya sur le nombre de tiges toutes essences confondues par placette) pour le stade *j.arbre* sur Graham (A) et sur Moresby (B). Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet accessibilité sur les proportions de *j.arbre* est significatif à  $p < 0.001$  ( $\chi^2(3) = 20.82$ ) (tableau 11), on retrouve le même patron que pour les densités. Les proportions de thuya sont plus faibles sur Moresby (B) (17% au plus en zone accessible) que sur Graham (A) (11% au maximum).

Le regroupement des zones accessibles et des zones isolées donne **3 fois plus de thuya en zone accessible, c'est à dire 15% contre 5% en zone isolée pour le stade *j.arbre*.**

Ces valeurs sont faibles pour des sites dont la forêt primaire avant coupe était dominée par le thuya.

*Au stade arbre (5)*



**Figure 10.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur la proportion de thuya (nombre de tiges de thuya sur le nombre de tiges toutes essences confondues par placette) pour le stade *arbre (5)* sur Graham (A) et sur Moresby (B). Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet accessibilité est significatif à  $p < 0.001$  ( $\chi^2(3) = 18.49$ ) (**tableau 11**), la différenciation est complète entre zones isolées et zones accessibles (effet regroupement (*accessible A et B* contre *isolée A et B* significatif à  $p < 0.001$ , ( $\chi^2(1) = 11.14$ ) (**tableau 12**) avec **4.6 fois plus de thuya en zone accessible (4.6%) contre 1% en zone isolée pour le stade arbre (5)**).

A ce stade, la croissance en hauteur n'est plus touchée par le cerf et donc, les arbres que l'on retrouve ont une forte probabilité de composer le peuplement final (au bout de 80 ans: temps de rotation des coupes).

**Tableau 11.** Synthèse des résultats du modèle linéaire effet **accessibilité** sur les proportions de thuya par variable de végétation. Les résultats **en gras** sont significatifs.

variable	ddl = 3			
	déviante $\chi^2$ -déviante expliquée-			
effet accessibilité	germination	plant	j.arbre	arbre (5)
	<b>11.8 -9.1 %-</b>	1.97	<b>20.82 -18.0%-</b>	<b>18.49 -10.8 %-</b>
p	<b>&lt; 0.01</b>	ns	<b>&lt; 0.001</b>	<b>&lt; 0.001</b>

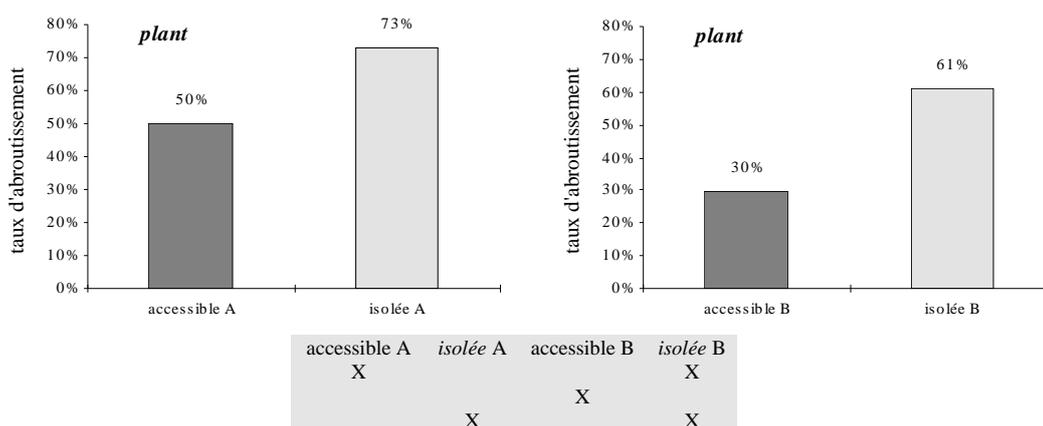
**Tableau 12.** Synthèse des résultats du modèle linéaire effet **accessibilité** (regroupement des régions) sur les proportions de thuya au stade *arbre* (5).

ddl = 1	déviance $\chi^2$ - <b>déviance expliquée-</b>
variable	<i>arbre</i> (5)
effet	<b>11.14 -8.2%-</b>
p	<b>&lt; 0.001</b>

### 3. Le stress lié à l'abrouissement du thuya

L'effet **accessibilité** n'est pas significatif aux stades *germination* et *arbre* (5).

Au stade *plant*



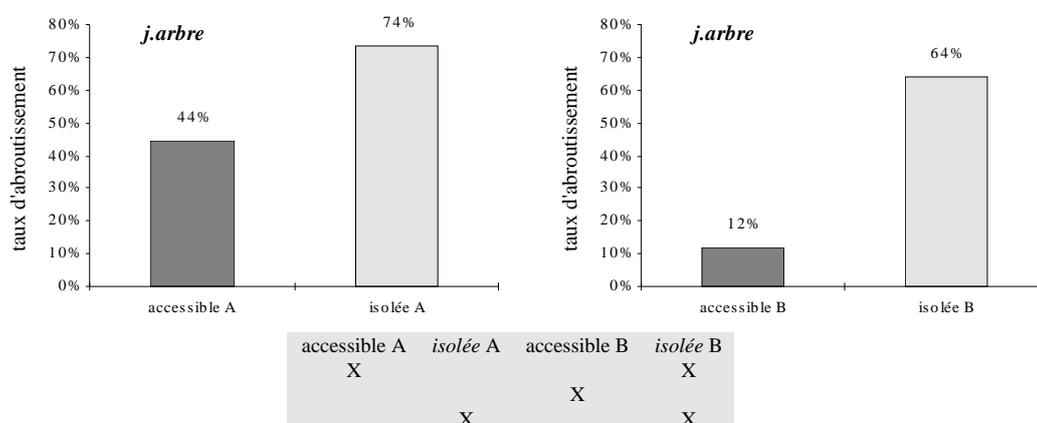
**Figure 11.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur le taux d'abrouissement du thuya pour le stade *plant*. Comparaison de moyennes (test t,  $p < 0.05$ ), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet **accessibilité** est très significatif ( $F(3, 118) = 7.58$ ,  $p < 0.001$ ) (**tableau 13**). Les différences de stress par le cerf sur Graham (A) et Moresby (B) sont significatives entre zone *isolée* et zone *accessible*. **Le stress d'abrouissement est le plus fort (73% et 61%) pour les zones isolées et le plus faible en zones accessibles (50% et 30%).**

**Tableau 13.** Résultats du modèle linéaire **accessibilité** sur les taux de stress du thuya aux stades *plant* et *j.arbre* (SCE = Somme des Carrés des Ecarts).

stade	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>
SCE (accessibilité)	249.5	422.66
SCE (résiduelle)	1294.8	1151
test F	F(3,118) = 7.58	F(3, 91) = 11.14
significativité	p < 0.001	p < 0.001

### Au stade *jeune arbre*



**Figure 12.** Effet accessibilité (pression de chasse) sur le taux d'abrouissement du thuya pour le stade *j.arbre*. Comparaison de moyennes (test t, p < 0.05), les groupes homogènes se lisent sur une même ligne.

L'effet **accessibilité** est significatif ( $F(3, 91) = 11.14$ ,  $p < 0.001$ ) (**tableau 13**). On retrouve le même patron que pour les *plants*. *Accessible B* se distingue par le taux d'abrouissement le plus faible 12%. **Les deux régions isolées montrent les taux les plus forts (64% et 74%) et les deux régions accessibles montrent les taux les plus faibles (12% et 44%).**

A titre indicatif, si l'on pool les zones accessibles d'un côté et les zones *isolées* de l'autre: les taux d'abrouissement sont de 1.5 à 2 fois plus forts en zone accessible (70%).

**Le taux d'abrouissement du thuya par le cerf est systématiquement et significativement plus fort en zone *isolée* qu'en zone accessible pour *plant* et *j.arbre*, que ce soit sur Graham (A) ou sur Moresby (B). Les valeurs sont plus élevées sur Graham.**

## 🦋 C. Etude comparative sur les trois essences de la canopée au stade jeune arbre

L'analyse a été réalisée aux stades *plant* et *jeune arbre* pour *Thuja plicata*, *Picea sitchensis* et *Tsuga heterophylla* (**tableau 14**, **tableau 15**), les résultats obtenus sont similaires, je présente ici les résultats au stade *jeune arbre*. Sur la base de l'absence observée d'abroustissement au stade *arbre* (5) pour le thuya, l'analyse n'a pas été réalisée pour ce stade.

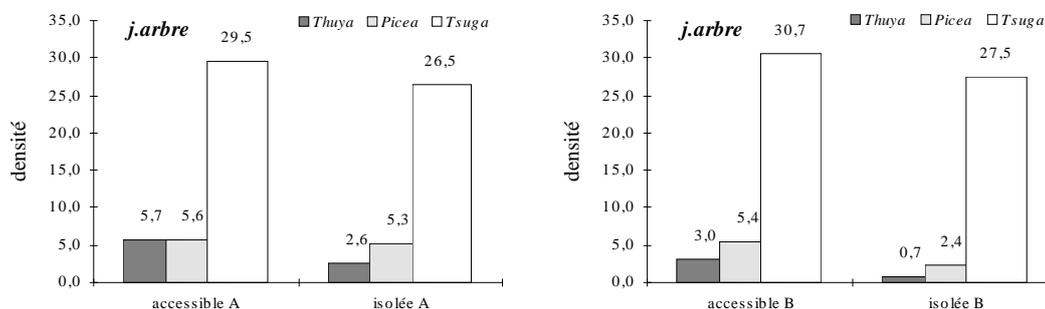
**Tableau 14.** Résultats du modèle linéaire **accessibilité** sur les densités aux stades *plant* et *j.arbre* pour *Thuja*, *Picea*, *Tsuga*

ddl = 3 essence stade	déviante $\chi^2$ -déviante expliquée-					
	<i>Thuja</i>		<i>Picea</i>		<i>Tsuga</i>	
	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>
effet <b>accessibilité</b>	9.68 -8.2%-	20.8 -15.3%-	4.42	9.06 -10.5%-	5.81	0.65
significativité	p < 0.05	p < 0.001	ns	p < 0.05	ns	ns

**Tableau 15.** Résultats du modèle linéaire **accessibilité** sur les taux de stress pour *Thuja*, *Picea*, *Tsuga* aux stades *plant* et *j.arbre* (SCE = Somme des Carrés des Ecarts).

essence stade	<i>Thuja</i>		<i>Picea</i>		<i>Tsuga</i>	
	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>	<i>plant</i>	<i>j.arbre</i>
SCE ( <b>accessibilité</b> )	249.5	422.66	10.62	113.78	12.58	0.308
SCE ( <b>résiduelle</b> )	1294.8	1151	34.83	551.48	409.2	31.624
test F	F(3, 118) = 7.58	F(3, 91) = 11.14	F(3, 53) = 5.39	F(3, 123) = 8.46	F(3, 132) = 1.35	F(3, 169) = 0.55
significativité	p < 0.001	p < 0.001	p < 0.01	p < 0.001	ns	ns

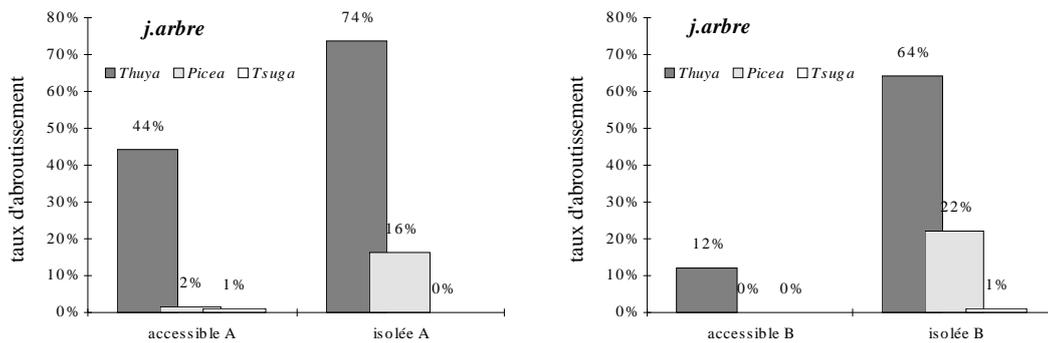
### 1. Les densités



**Figure 13.** Effet accessibilité sur les densités (nombre de tiges par essence et par placette) au stade *j.arbre* des trois essences de la canopée.

Les densités de *Tsuga* sont homogènes entre zones accessibles et isolées (effet accessibilité non significatif). L'effet est significatif pour *Picea* avec une différence marquée sur Moresby(B) entre zone accessible (densité = 5.4) et zone isolée (densité = 2.4). Le patron de *Thuya* a été commenté plus tôt. (tableau 14).

## 2. Le stress lié à l'abrouissement



**Figure 14.** Effet accessibilité sur les taux d'abrouissement au stade *j.arbre* des trois essences de la canopée.

L'effet accessibilité est significatif pour le *Thuya* avec des taux d'abrouissement plus élevés en zone isolée, ce patron se retrouve chez *Picea* ( $F(3,123) = 8.46, p < 0.001$ ) (tableau 15) avec des taux d'abrouissement beaucoup moins forts mais une différence marquée entre isolée et accessible (17% vs. 1%, le regroupement *isolée A-isolée B* contre *accessible A-accessible B* est significatif à  $p < 0.001$  ( $F(3,53) = 8.92$ )).

Par contre *Tsuga* n'est quasiment pas abrouiti (stress < 1% quelle que soit la région), l'effet accessibilité n'est pas significatif pour les deux stades de régénération étudiés *plant* (stress < 4%) et *j.arbre*.

**En zone isolée, le *Thuya* est le plus touché (stress > 63 %) des trois essences, ensuite vient *Picea* (=17%). *Tsuga* n'est pas broûté par le cerf, et ses densités ne varient pas d'une région à l'autre.**

## DISCUSSION

### A. Effet composition avant coupe

#### 1. Au stade germination

Nos résultats sur la germination montrent la particularité de ce stade dans la dynamique de régénération du thuya. Alors que l'on s'attend à une germination proportionnelle à la composition initiale (on ne retrouve ce patron que pour la région *accessible B*), les zones *a priori* les moins favorables (thuya minoritaire) présentent autant de germination que les zones à thuya majoritaire avant coupe.

La germination est un stade fugace de la dynamique de régénération, soumis à de fortes variations interannuelles (production de graines tous les 4 ans en forêt primaire (Klinka 1993, Daniels 1994), forte mortalité juvénile. Le thuya a la production de graines la plus importante des essences de la canopée (Fowells 1965), ainsi que les taux de mortalité les plus forts (en particulier les germinations sur les troncs d'arbre en décomposition).

A l'échelle du paysage, la mosaïque forêt primaire-milieu secondarisé peut également influencer sur le patron de germination du thuya et ceci même sur des sites où le thuya était absent auparavant. L'ouverture du milieu permettrait une dissémination des diaspores à plus longue distance qu'en forêt primaire, ceci même pour une essence à faible pouvoir disséminateur, elle libère également le facteur lumière qui ferait d'autant plus réagir la banque de graines

La mise en place d'un protocole expérimental sur la germination du thuya en forêt primaire (exclos) nous a permis de constater à quel point il était difficile de trouver des zones denses de germination même dans des sites dominés par le thuya. Ce stade de régénération, paradoxalement peu commun en forêt primaire, semble très localisé dans le temps et dans l'espace. Cependant,

nous n'avons jamais trouvé sur les sites coupés il y a 15 ans de densité de germination aussi abondante que celles trouvées localement en forêt primaire.

## **2. Aux stades ultérieurs de la dynamique de régénération**

Nos résultats montrent que les profils de régénération après coupe suivent globalement le profil de composition avant coupe, et ce, malgré l'absence d'un tel patron au stade germination. L'abondance des stades *plant*, *jeune arbre*, *arbre (5)* est d'autant plus forte que le thuya était abondant avant coupe.

Les valeurs moyennes obtenues toutes régions confondues sur les densités et les proportions de thuya **suggèrent cependant un recrutement final faible même dans les parcelles où le thuya composait le peuplement avant coupe à plus de 60%, peuplement qui, rappelons le, s'était mis en place avant l'arrivée du cerf.**

**La faiblesse du recrutement global après coupe est confirmé par** les données d'inventaire partiel de MMB. Les proportions de thuya environ 5 ans après la coupe sont aussi très faibles dans tous les sites (12.5% de thuya au maximum).

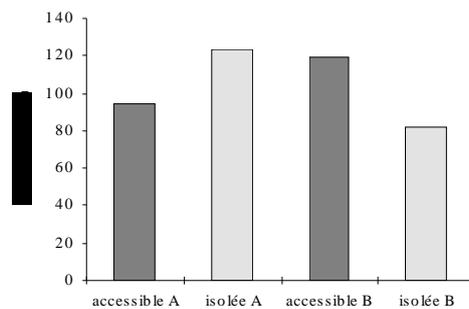
Enfin, le pic relatif de régénération dans des zones où le thuya était absent avant coupe est un résultat *a priori* contre intuitif qui reste difficile à expliquer.

## **B. Effet accessibilité (pression de chasse)**

L'étude menée porte sur deux entités géographiques: Graham au Nord où le cerf a été initialement introduit et Moresby au Sud que le cerf a colonisé plus tardivement. Les résultats obtenus sont similaires pour ces deux zones. Aux stades *jeune arbre* et *arbre(5)* les zones accessibles ont toujours des densités supérieures (d'un facteur 6 en moyenne) aux zones isolées et ce patron se retrouve pour les proportions de thuya.

Une légère tendance à de plus fortes proportions de thuya en zone accessible se dégage également des données d'inventaire partiel de MMB.

Avant de conclure à un rôle de la pression de chasse, il faut cependant s'assurer que ce patron n'existait pas avant coupe. Des données sur les densités de thuya en forêt primaire échantillonnée peu avant la coupe (**figure 15**) nous procurent cette information. Ce sont des densités moyennes sur l'ensemble des sites échantillonnés pour chaque catégorie en regroupant toutes les classes de diamètre (de 17.5 cm à plus de 2 m), elles n'ont qu'une valeur indicative d'autant plus que l'on compare des densités en forêt primaire mature, résultat du recutement étalé sur plusieurs siècles, à des densités aux premiers stades en milieu secondaire, résultat de 15 à 20 ans de recrutement. On ne retrouve pas dans ce jeu de données systématiquement plus de thuya en zone accessible qu'en zone isolée. Cela suggère que nos observations ne sont pas le reflet de différences initiales dans les densités.



**Figure 15.** Densité/ha de thuya en forêt primaire avant coupe (toutes classes de diamètre confondues)

Nos résultats montrent également que les densités de thuya après coupe sur Graham (zone A) sont systématiquement plus fortes que sur Moresby (zone B) lorsque l'on compare les zones accessibles ou les zones isolées. Les densités avant coupe de la forêt primaire ne révèlent pas ce patron particulier (**figure 15**). L'interprétation de ce résultat reste problématique.

## C. L'impact du cerf

Nos résultats sur les stress liés à l'abrutissement révèlent dans les deux régions étudiées (Graham, Moresby) des taux d'abrutissement significativement plus forts en zone isolée qu'en zone accessible aux stades *plant* et *jeune arbre*. Les zones les moins denses en thuya sont également les plus touchées par le cerf. La germination n'est quasiment pas touchée. Les taux d'abrutissement les plus forts (de l'ordre de 75%) confirment l'étude menée par Daufresne en 1996 sur la dynamique de la végétation en forêt primaire sur des îles avec cerfs. Le cerf stresse la végétation jusqu'à 1m 50, c'est à dire les *plants* et la majorité des *jeunes arbres*. C'est sur Moresby (zone B) que les différences de stress entre zone accessible et zone isolée sont les plus fortes (d'un facteur 2 au stade *plant* à un facteur 5 au stade *jeune arbre*), et c'est également sur Moresby que les différences de densité de thuya sont les plus marquées lorsque l'on passe du stade *jeune arbre* au stade *arbre*(5).

On peut ainsi supposer que c'est au stade *plant* que l'impact du cerf sur le thuya commence à se faire sentir. et que les conséquences deviennent clairement visibles aux stades ultérieurs. Le cerf bloquerait la croissance en hauteur au stade *plant* et *jeune arbre* par le stress régulier exercé sur les bourgeons terminaux. Les stades ultérieurs (*jeune arbre* et *arbre* (5) seraient composés essentiellement d'individus échappés de la dent du cerf du fait d'une croissance en hauteur accrue par compétition pour l'espace et la lumière entre les trois essences principales. Certains de ces individus auraient pu profiter d'une protection physique à petite échelle dans des taches très denses de régénération, ou montreraient une appétence moindre pour le cerf.

L'analyse comparative réalisée pour deux stades de végétation des deux autres essences dominantes *Tsuga heterophylla* et *Picea sitchensis* montre que *Tsuga heterophylla* a des densités homogènes sur l'ensemble des régions et ne subit aucun stress du cerf (< 1%). *Picea sitchensis* a toujours des densités plus fortes en zone accessible qu'en isolée mais la différence n'est significative que pour Moresby), et ces taux de stress sont significativement supérieurs (18%) en zone isolée qu'en zone accessible (1%). Ces taux de stress sont toutefois toujours inférieurs à ceux observés sur le thuya.

Ces résultats renforcent les conclusions sur le thuya et sont en accord avec les travaux de Martin & al. en 1994 et de Daufresne en 1996. Le thuya est l'essence la plus touchée par le cerf, viennent ensuite dans l'ordre *Picea* et *Tsuga*.

Cet ordre est cohérent avec les niveaux d'appétence définis par Pojar & al. en 1980. L'appétence particulière du thuya pour le cerf serait liée à la forte teneur, en éléments minéraux (K+,...) (Graham & al. 1988) de ses aiguilles, comparativement aux autres essences.

Dans les zones secondaires où le thuya est le plus touché par le cerf ( densité *d'arbres* (5) et de *jeunes arbres* les plus faibles), on a vu d'ailleurs que l'épicéa était également touché (18% de stress), on peut alors supposer que l'épicéa deviendrait une ressource alimentaire alternative, du fait d'une ressource thuya fortement entamée.

Au delà de la prédation directe sur les jeunes thuya, le cerf peut aussi diminuer la présence du thuya en forêt secondaire en modifiant la compétition interspécifique entre les trois essences d'arbre. En stoppant la croissance du thuya, il peut libérer des ressources pour les deux autres espèces et favoriser leur développement. Les comparaisons des densités et des proportions de thuya entre les stades *plant* et *arbre* (5) vont dans ce sens (une faible diminution en densité, et un rapport de proportions très élevé).

## D. Modifications de la dynamique et de la composition

Le système que nous étudions comprend différents acteurs (thuya, cerf, prédation de chasse, forêt secondaire, forêt primaire).

Après coupe (macroperturbation même si l'on ne considère que le facteur superficie) le thuya germe régulièrement et sur de vastes superficies mais est bloqué aux premiers stades de la dynamique. Seul un nombre réduit d'individus échappe à la dent du cerf. A titre indicatif, et dans le meilleur des cas (zone accessible sur Graham dans un site où le thuya était dominant avant la coupe), on trouve 80 arbres/ha de diamètre compris entre 2,5 et 7,5 cm (*arbre* (5)). Etant donné

que ces arbres de hauteur supérieure à 1,5 m sont hors d'atteinte de la dent du cerf (bourgeon terminal), on peut estimer qu'ils sont susceptibles de figurer dans le peuplement final.

Dans un exclos de 6 250 m<sup>2</sup> mis en place par Western Forest Products sur Moresby en zone isolée, Bennett (1996) trouve, au bout de 9 ans, des densités de régénération naturelle de thuya de 750 thuyas de 1,5 m ou plus par ha en l'absence de cerf contre 0 thuya/ha (toutes tailles confondues à l'exception des plants de moins de 50 cm (500/ha)) dans la zone témoin accessible aux cerfs. À titre de comparaison la valeur moyenne que nous obtenons pour nos parcelles, soumises aux cerfs, en zone isolée est de 15 thuya/ha pour arbre (5).

Le résultat de Bennett, limité à un seul site il est vrai, suggère néanmoins que les densités de thuya que nous trouvons pour les *arbres* (5) (15 en moyenne en zone peu chassée, 80 au mieux en zone plus chassée) sont très inférieures aux valeurs qui seraient observées en l'absence de cerf.

Les densités moyennes en thuya observées en forêt primaire, toutes classes d'arbres confondues (diamètres entre 17,5 et plus de 2m) sont de l'ordre de 105 arbres/ha (**figure 15**). Il est très difficile d'extrapoler les densités observées 10 à 15 ans après perturbation pour estimer les densités qui en résulteraient dans des forêts âgées d'au moins un ou deux siècles. Nos résultats suggèrent toutefois que ces forêts se caractériseraient par un déficit en thuya marqué par rapport à la composition des forêts observée sur les mêmes sites avant l'arrivée des cerfs, du moins pour les sites où le thuya était bien représenté avant coupe.

Une pression de prédation plus forte sur les populations de cerfs par la chasse minimise toutefois de manière significative l'impact du cerf sur la régénération du thuya observé environ 10 ans après coupe. En effet, la seule référence chiffrée disponible de 750/*arbres* (5) par hectare observée en l'absence de cerfs (exclos, Bennett 1996) suggère que le déficit de thuya en présence de cerfs passe de 50 fois moins **en moyenne** en zone peu chassée (750/15), à 20 fois moins (750/80) dans le **meilleur** des cas en zone plus chassée.

En forêt primaire le cerf semble empêcher le thuya de régénérer que ce soit en zone peu chassée ou en zone plus chassée (dispositif de germination, travail de Daufresne (1996)). La dynamique

naturelle de ces forêts fonctionne le plus souvent par microperturbation (chablis, ...). La régénération s'installe ponctuellement, et, étant données les densités de cerf, la tache de régénération serait inévitablement détectée et donc annihilée. C'est à cette hypothèse que notre dispositif expérimental en forêt primaire dans des zones de forte germination de thuya se propose de répondre.

Au vu de la quasi inexistence de régénération de thuya en forêt primaire (ce résultat devra cependant être confirmé et affiné) on peut se demander si, dans l'état actuel des choses, la présence à long terme du thuya ne dépend pas du retour régulier de perturbations sur de grandes superficies pour favoriser la germination en grandes taches. Le maintien du thuya dépendra aussi d'une augmentation de la prédation du cerf par la chasse pour favoriser la survie des jeunes plants.

## BIBLIOGRAPHIE

- Abrams P.A. 1996. Evolution and the consequences of species introductions and deletions. *Ecology* 77: 1321-1328.
- Aitkin M., Anderson D., Francis B. & Hinde J. 1989. *Statistical modelling in GLIM*. Oxford Science Publications.
- Banner A. & Pojar J. 1989. Vegetation and soils of the Queen Charlotte Islands: recent impacts of development. In *The outer shores*. G.G.E. Scudder & N. Gessler. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C. : 261-279.
- Bennett J. 1996. The effect of deer browsing on shrub, herbaceous plant growth and cedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands. Western Forest Products. Unpubl. Report.
- Bonsall & Hassel. 1997. Apparent competition structures ecological assemblage. *Nature*.
- McTaggart Cowan I. 1989. Birds and mammals on the Queen Charlotte Islands. In *The outer shores*. G.G.E. Scudder & N. Gessler. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C. : 175-186.
- Crawley M.J. 1993. *Glim for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications.
- Daniels L.D. 1994. Structure and regeneration of *Thuja plicata* old-growth stands near Vancouver British Columbia. M.Sc. Thesis, Faculty of Forestry, University of British Columbia. 98 pp.
- Daufresne T. 1996. Modification de la dynamique et de la diversité de la végétation par un grand herbivore. Impact de l'introduction du cerf à queue noire dans la forêt primaire des îles Haida Gwaii (Colombie Britannique, Canada). Mémoire de l'ENSAT.
- El-Kassaby Y.A., Russel L.J. and Ritland K. 1994. Mixed mating in an experimental population of western red cedar, *Thuja plicata*. *Journal of heredity*. 227-231.
- Foster J.B. 1989. Conservation in the Queen Charlotte Islands. In *The outer shores*. G.G.E. Scudder & N. Gessler. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C. :281-301.
- Fowells H.A. 1965. Silvics of forest trees of the United States. U.S.Dept.Agric., Wash., DC, Agric. Handb. 271: 762p.
- Graham R.T. & Ferguson D.E. 1988. Regeneration and early growth of western red-cedar in the northern rocky mountains. Western red cedar does it have a future? Smith, N.J. (Ed.). Conference Proceedings, University of British Columbia, Faculty of Forestry.
- Hanley T.A. 1984. Relationships between Sitka-black tailed deer and their habitat. General Technical Report, PNW-168. Forest Service. United States Department of Agriculture.
- Heusser C.J. 1989. North Pacific coastal refugia -The Queen Charlotte Islands in perspective. In *The outer shores*. G.G.E. Scudder & N. Gessler. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C. : 91-106.

- Hopkinson A.D. 1931. A visit to the Queen Charlotte Islands. *Empire Forestry Journal* 10: 20-36.
- Joron M. 1996. La prédation au nid: importance des acteurs et du milieu. Prédateurs indigènes et mammifères introduits dans les îles de la Reine Charlotte (Canada). Mémoire de DEA "Biologie de l'évolution et écologie".
- Klinka K. & Feller M.C. 1993. Regeneration of western red cedar in the Very Wet Maritime Coastal Western Hemlock subzone. Contract report to B.C Ministry of Forests; Vancouver Forest Region, Burnaby, B.C.
- Lindström E.R. and & al. 1994. Disease reveals the predator : sarcoptic mange, red kox predation, and prey populations. *Ecology* 75: 1042-1049.
- Martin J.L., Brown J., Widmer-Carson L., Harfenist A., Heise K. and & Mercier S. 1994. The impact of introduced mammals on the vegetation and land birds of old growth forests in Haïda Gwaii (Queen Charlotte Islands): preliminary results. Rep.Sci. Activities in 1993, LBCS, April 1994.
- Martin J.L. 1995. The impacts of red squirrel and black-tailed deer on forest birds and vegetation in Laskeek Bay : a progress report. LBCS. Laskeek Bay research 5: pp.66-71.
- Martin J.L. and & Daufresne T. 1996. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haïda Gwaii. Proc. Cedar Symposium, 28-30 May 1996 (sous presse).
- Miller T.E. and Travis J. 1996. The evolutionnary role of indirect effects in communities. *Ecology* 1996: 5.
- Palsamino S. and & Fox L.R. 1997. Effects of mammal and insect herbivory on population dynamics of a native Californian thistle, *Cirsium occidentale*. *Oecologia* 413-421.
- Payne C.D. 1985. The GLIM system. Release 3.77. Manual. Ox ford and Royal Statistical Society, London.
- Pojar J., Lewis T., Roemer H. & Wildford J.D. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Unpubl. Report, Brti. Col. Min. For. Smithers, B.C. 63 p.
- Simberloff D. and Stiling P. 1996. How risky is biological control ? *Ecology* 77: 1965-1974.
- Westoby M. 1984. The self thinning rule. *Advances in Ecological Research*. 167-225.



*Photographie 1 : La coupe de la forêt : une perturbation sur de grandes superficies.*



*Photographie 3 : La régénération naturelle après perturbation.*



*Photographie 2 : La secondarisation du milieu après perturbation.*



*Photographie 4 : Un plant de thuya stressé.*



*Photographie 5 : Un plant de thuya stressé (cime broutée, présence de deux tiges).*

**Annexe 1 : planche photographique.**

Province of British Columbia Ministry of Forests  
**PRE-STAND TENDING SURVEY**  
 Use this form in the field to record individual plot data for Stand Tending treatment prescriptions. Summarize on form FS 770.

REGID: 506 DISTRICT: etc  
 UNIT: Wood AREA: 2 ha  
 REPORT NO.: \_\_\_\_\_ DATE: \_\_\_\_\_  
 SURVEY TYPE: \_\_\_\_\_ OPENING NO.: \_\_\_\_\_ SURVEY NO.: \_\_\_\_\_ EXAMINER: \_\_\_\_\_  
 LOCATION: \_\_\_\_\_ T.S.A. \_\_\_\_\_ T.S.B. \_\_\_\_\_  
 POINT OF COMMENCEMENT \_\_\_\_\_ LINE \_\_\_\_\_ PLOT SIZE \_\_\_\_\_

PLOT N.O.	NON-CROP TREE LAYER TALLY					SAMPLE TREES					COMPETITOR SPECIES TALLY		
	SPP	DIAMETER (Class or Average and Range)				SPP	DBH	HEIGHT	AGE	% LIVE CROWN	SPP	% COVER	HEIGHT (m)
②	H	10	15	20	None	H	10	10	10	H	10	10	
	S					C				C			

BRUSH (circle): 1-N 2-L 3-M 4-H SLASH (circle): 1-N 2-L 3-M 4-H CROWN CLOSURE: \_\_\_\_\_ % SLOPE: \_\_\_\_\_

COMMENTS (prescriptions, snags, watercourses, wildlife, stand damage, etc.)  
Moisten li ground  
H

FS 748 SIL 8806

PLOT N.O.	NON-CROP TREE LAYER TALLY					SAMPLE TREES					COMPETITOR SPECIES TALLY		
	SPP	DIAMETER (Class or Average and Range)				SPP	DBH	HEIGHT	AGE	% LIVE CROWN	SPP	% COVER	HEIGHT (m)
	S	25	35	45	55	N	35	25	25	N	100%		
	HB	5				L				L			
	FA	2				M				M			
	LT	2				N				N			

BRUSH (circle): 1-N 2-L 3-M 4-H SLASH (circle): 1-N 2-L 3-M 4-H CROWN CLOSURE: \_\_\_\_\_ % SLOPE: \_\_\_\_\_

COMMENTS (prescriptions, snags, watercourses, wildlife, stand damage, etc.)  
ground bark seal 100%  
moss  
wood debris dep.

FILE ORIGINAL ON DISTRICT OPENING FILE  
 FS 748 SIL 8806

Annexe 2. fiche de relevé de terrain (recto & verso)

Annexe 2. fiche de relevé de terrain (recto & verso)

Ce projet a pu être réalisé grâce à l'aide :

↳ des Ministères des Forêts et de l'Environnement de Colombie Britannique;

↳ des compagnies forestières Mac Millan Bloedel, TimberWest et Western Forest Products;

↳ et de la Laskeek Bay Conservation Society.

Il a été financé par:

↳ le PICS (Programme International de Coopération Scientifique) 489 du CNRS et du Ministère des Affaires Etrangères,

↳ et le South Moresby Forest Replacement Account (Queen Charlotte Forest District, Ministère des Forêts, Colombie Britannique).