



HAL
open science

Observatoire des peuplements dévastés et mités après tempête (1999). 1 - Analyse des dynamiques naturelles forestières après deux décennies

Lisa Laurent, Éric Lacombe, Catherine C. Collet, Lucie Dietz, Jean-Luc Dupouey, Jean-Claude Gegout, Pierre Gonin, Vincent Boulanger

► To cite this version:

Lisa Laurent, Éric Lacombe, Catherine C. Collet, Lucie Dietz, Jean-Luc Dupouey, et al.. Observatoire des peuplements dévastés et mités après tempête (1999). 1 - Analyse des dynamiques naturelles forestières après deux décennies. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2021, 71-72, pp.3-10. hal-03955976

HAL Id: hal-03955976

<https://hal.science/hal-03955976v1>

Submitted on 25 Jan 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Observatoire des peuplements dévastés et mités après tempête (1999)

1 • Analyse des dynamiques naturelles forestières après deux décennies

L'observatoire des peuplements dévastés et mités mis en place après les ouragans de 1999 visait à caractériser les diverses dynamiques de reconstitution spontanée, et en tirer des indications pratiques pour optimiser à l'avenir la reconstitution des forêts balayées par de grandes tempêtes. Après 20 ans de suivi arrive le temps de l'analyse et des résultats, présentés en deux volets : le premier, sur l'identification des dynamiques spontanées et de leurs déterminants, donne ici les bases du second (article suivant), sur les éléments de diagnostic.

Résumé

L'observatoire des peuplements dévastés et mités a été mis en place après la tempête de 1999 pour caractériser les différentes dynamiques de reconstitution des peuplements touchés par la tempête. 20 ans de suivi ont permis de montrer que la régénération naturelle s'installe en quantité suffisante dans de nombreux sites. L'étude de la dynamique de reconstitution naturelle a permis de mettre en évidence l'importance de la taille de la trouée et de la composition du peuplement antécédent dans la modulation de la succession forestière.

Les ouragans Lothar et Martin de décembre 1999 ont touché une part importante des forêts de la France métropolitaine principalement dans le nord-est et le sud-ouest du pays. Ils ont endommagé 968 000 hectares, soit 6,9 % de la forêt française métropolitaine, en faisant des dégâts sur plus de 10 % de leur couvert pour un volume équivalent à plus de trois récoltes annuelles de bois (IFN 2003). Les réflexions sur la reconstitution des peuplements affectés par les tempêtes ont mis en évidence un manque de connaissances patent sur les trajectoires de reconstitution spontanée des peuplements et plus précisément sur les critères permettant de distinguer les surfaces susceptibles de se régénérer naturellement et celles qu'il faudrait plan-

ter pour obtenir rapidement un peuplement d'intérêt économique. Pour progresser sur ces critères, un double observatoire a été mis en place à partir de 2002 par le LERFoB (désormais UMR Silva), l'ONF et le CNPF, en forêts publiques et privées : d'une part pour les peuplements dévastés (trouées de plus de 2 ha) et d'autre part pour les peuplements mités (trouées de moins de 1 ha). Cet observatoire fait partie des plus gros observatoires mis en place au niveau national sur cette thématique, ce qui en fait un outil intéressant pour comprendre les déterminants des dynamiques naturelles de reconstitution des écosystèmes forestiers après tempête.

La succession végétale de reconstitution naturelle d'un peuplement forestier après une forte perturbation commence schématiquement par l'installation des essences pionnières, suivies des post-pionnières, puis des dryades constitutives du stade forestier final (Rameau 1999). Cependant la littérature scientifique recèle de nombreux témoignages quant aux variations par rapport à ce schéma, induites par l'intensité de la perturbation, la taille de la zone affectée, la présence de semis préexistants ou encore la composition du peuplement antérieur et des peuplements avoisinants. Grâce au suivi de la régénération spontanée sur 20 ans, selon plusieurs gradients écologiques (altitude, fertilité du sol) et avec diverses compositions de peuplement antécédent, l'observatoire a permis de distinguer plusieurs dynamiques naturelles à l'œuvre et d'identifier des variables responsables de la modulation de la succession forestière après tempête.

Nous présentons ici succinctement l'observatoire et le dispositif de suivi, puis nous exposons les résultats de l'analyse des dynamiques de régénération spontanée. Résultats qui préfigurent les possibilités de diagnostic pour optimiser les stratégies de reconstitution après tempête, objet de notre second article.

L'observatoire des peuplements dévastés et mités

Les 114 grandes trouées de 2 ha ou plus sélectionnées pour l'observatoire des peuplements dévastés (OPD) sont réparties sur l'ensemble du territoire français, mais avec une forte concentration de sites dans la région Grand-Est, région particulièrement touchée par la tempête. Les quelques sites des grandes régions écologiques (GRECO) peu représentées au sein de l'observatoire n'ont pas été retenus dans nos analyses (102 grandes trouées analysées).

Les 71 petites trouées de moins de 1 ha composant l'observatoire des peuplements mités (OPM) ne concernent que la région Lorraine (fig. 1).

Nous avons fait le choix de ne faire aucune intervention sylvicole dans ces trouées pour pouvoir observer les dynamiques naturelles même si les forestiers font rarement de la libre évolution (fig. 2) une stratégie de reconstitution. Le suivi de la régénération en l'absence de travaux sylvicoles permet d'acquérir une meilleure connaissance de la dynamique de reconstitution spontanée et donc de faire des choix de reconstitution plus pertinents.

Les protocoles de suivi (cf. encadré) étant analogues, les deux observatoires ont été assemblés afin d'étendre le gradient de tailles de trouées et donc mieux appréhender cette variable. Trois campagnes de mesures ont été réalisées : en 2002, 2005 et 2018 pour les grandes trouées et en 2005, 2009 et 2018 pour les petites trouées. Les trouées

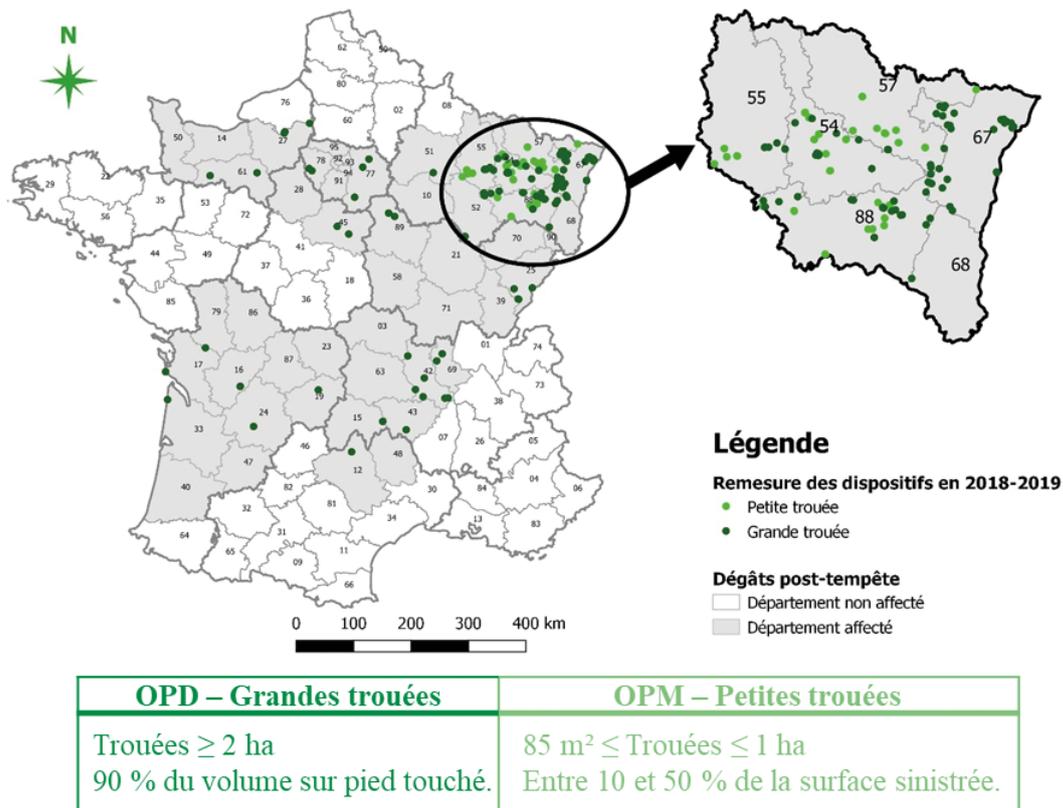
Protocole de suivi

Des mesures sont effectuées pour caractériser les conditions environnementales et suivre la dynamique de colonisation de la communauté végétale, et plus particulièrement la dynamique de la régénération ligneuse arborée. Les mesures se font à plusieurs échelles spatiales emboîtées : la trouée (surface variable), la placette (disque de rayon 10 m), le plateau (disque de rayon 2 m). Le dispositif de suivi comporte 4 placettes de 3 plateaux pour une grande trouée et une placette avec plusieurs plateaux pour une petite (en moyenne 6 plateaux). L'ensemble constitue un réseau de plusieurs centaines de placettes permanentes. Les principales données

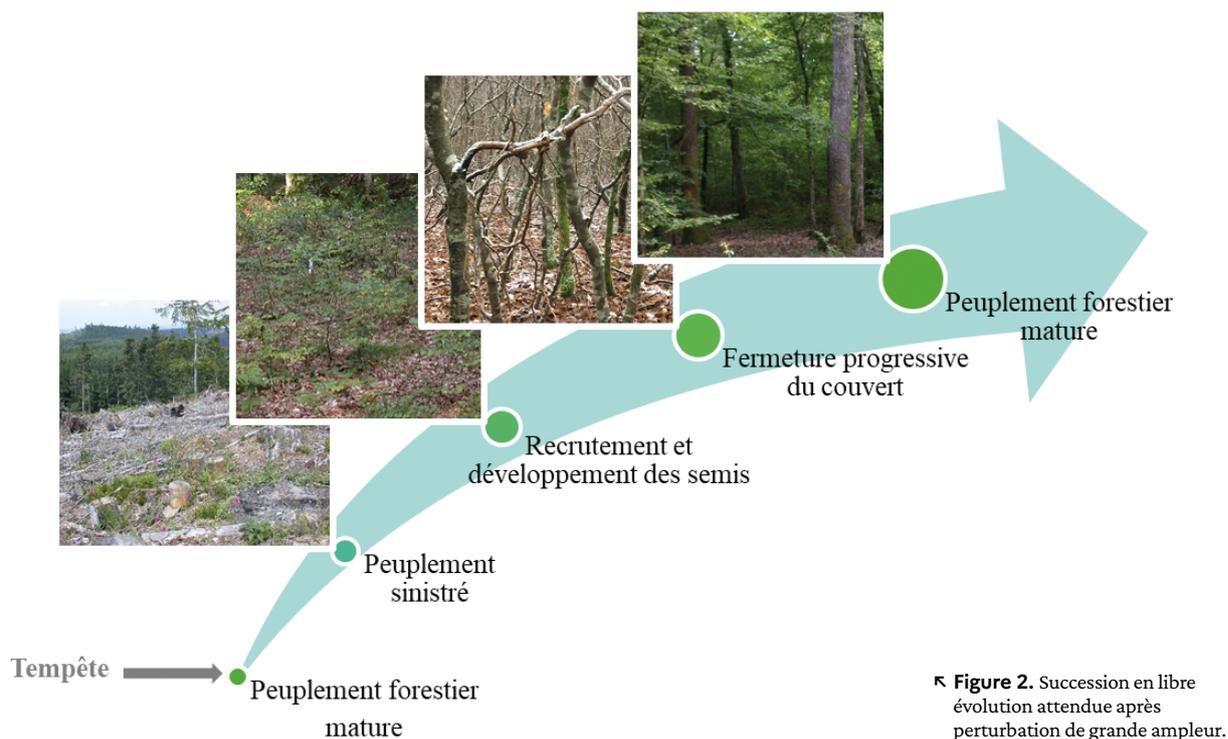
utilisées dans le cadre de cette étude sont résumées dans le tableau ci-dessous. Les densités utilisées dans le cadre de ce travail sont calculées à l'échelle de la trouée.

Le schéma expérimental, les protocoles et l'échantillonnage ont été décrits plus en détail dans de précédentes publications (Quinones-Nadler, Lacombe, et Gégout 2005, Lacombe et Van Couwenbergh 2010). Le protocole complet de la campagne de mesure 2018-2019 est disponible sur la page web du projet (www6.nancy.inrae.fr/silva/Equipes-de-recherche/ForeSTree/Projets-Recherche/Post-tempete-2017-2020).

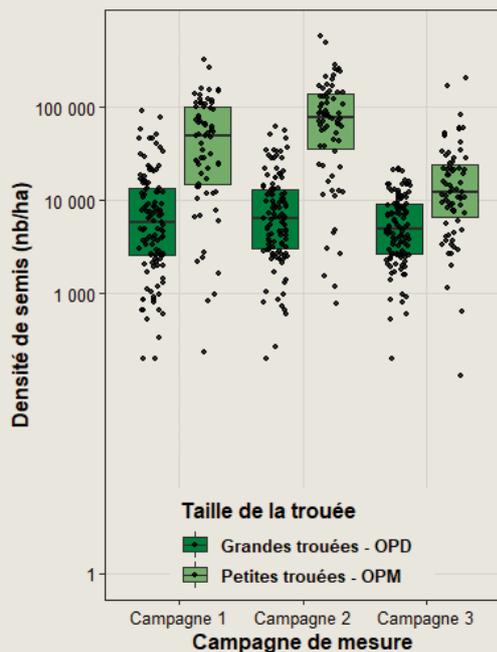
Variable écologique	Mesure correspondante
Densité et composition de la régénération ligneuse	Deux premières campagnes de mesure (2002 et 2005 sur OPD, 2005 et 2009 sur OPM) : densité par essence (toutes essences arborées) et par classe de hauteur, traces d'abroustissement. Pour les petites trouées, les semis de moins de 10 cm de hauteur ou de moins d'un an ne sont pas comptabilisés. Échelle de mesure : plateau. 2018 : densité par essence (toutes essences arborées), traces d'abroustissement, diamètre à hauteur de poitrine (DHP) si la hauteur de la tige ≥ 1.3 m. Évaluation de la qualité sylvicole des tiges de la régénération dominante (DHP ≥ 5 cm) : courbure basale, rectitude, fourchaison, état sanitaire... Échelle de mesure : – plateau pour les tiges de DHP < 5 cm. – plateau et placette à rayon variable pour les tiges de DHP ≥ 5 cm (10 tiges de franc-pied minimum – rayon maximum de 10 m).
Couverture de la végétation par strate	Projection verticale (%) sur le sol de l'ensemble des organes aériens (espèces arborées ou non) par strate de hauteur (trois strates : 0-0,5 m ; 0,5-2 m ; ≥ 2 m).
Conditions environnementales	À l'installation : description pédologique par horizon, analyse chimique de la composition du sol, description des caractéristiques écologiques locales (pente, altitude, exposition...). Et aussi : détermination du type de peuplement antécédent, inventaire des arbres résiduels et caractérisation du type d'exploitation. Échelle de mesure : trouée.



↑ **Figure 1.** Localisation des sites de l'observatoire des peuplements dévastés et mités installés après la tempête de 1999. L'observatoire résulte de la fusion de deux réseaux de suivi : l'Observatoire des Peuplements Dévastés (OPD) et l'Observatoire des Peuplements Mités en Lorraine (OPM).



↖ **Figure 2.** Succession en libre évolution attendue après perturbation de grande ampleur.



↑ **Figure 3.** Évolution de la densité de la régénération au cours du temps en fonction de la taille de la trouée. L'échelle des ordonnées est logarithmique. Années de mesure pour les grandes trouées : 2002 (campagne 1), 2005 (campagne 2) et 2018 (campagne 3) et années de mesure pour les petites trouées : 2005 (campagne 1), 2009 (campagne 2) et 2018 (campagne 3).

suivies présentent plusieurs compositions de peuplement antécédent et sont réparties sur deux gradients écologiques : richesse chimique du sol et altitude.

Les dynamiques identifiées dans le cadre de ce travail sont dépendantes de l'échantillonnage effectué qui n'est certainement pas exhaustif ni complètement représentatif des situations pouvant résulter d'une tempête. En particulier, la sélection des grandes trouées a été basée sur l'absence de régénération signalée par les gestionnaires forestiers : les situations ayant connu une régénération très rapide sont peut-être sous représentées dans l'OPD.

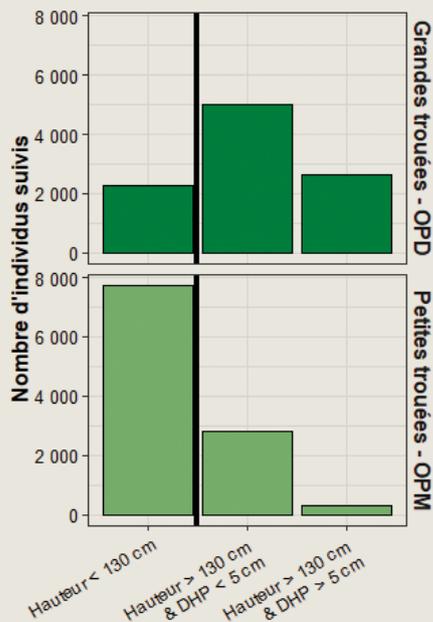
Densité de la régénération post-tempête

Pour évaluer la réussite des régénérations naturelles après tempête, nous avons comparé les densités observées (toutes essences arborées d'intérêt sylvicole et d'accompagnement, hors rejets) aux densités couramment utilisées en plantation : souvent inférieures à 2 000 plants/ha. Lors de la première campagne de mesure, c'est-à-dire trois ans après tempête pour les grandes trouées, six ans pour les petites, la densité des semis est satisfaisante dans la majorité des sites : en moyenne 11 984 semis/ha pour les grandes trouées et 66 217 semis/ha pour les petites trouées (fig. 3). Néanmoins, 25 % des grandes trouées et 6 % des petites trouées ont une densité inférieure à 2 500 semis/ha (seuil fixé arbitrairement pour juger du niveau suffisant ou non de la densité de semis).

La densité de la régénération est toujours beaucoup plus faible dans les grandes trouées que dans les petites trouées, quelle que soit la durée écoulée depuis la tempête (fig. 3). Cette différence peut venir au moins en partie de la distance aux semenciers.

Cependant la densité diminue de manière significative avec le temps dans les petites trouées, ce qui peut s'expliquer par une forte compétition au sein de la régénération (densités de semis très élevées) et par la fermeture rapide de la canopée à la suite du développement des houppiers des arbres de bordure ou du sous-étage dans les anciens taillis sous futaie (TSF).

Enfin, 20 ans après la tempête, on observe une différence de distribution des classes de hauteur et de diamètre des tiges en fonction de la taille de la trouée (fig. 4). Dans les grandes trouées, la densité moyenne des tiges de plus de 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) est de 1724 tiges/ha (36 % de l'ensemble des tiges de la régénération) alors qu'elle est seulement de 543 tiges/ha pour les petites trouées (7 % de l'ensemble des tiges de la régénération). Il est très probable que la forte compétition pour les ressources (eau et lumière particulièrement) observée dans les petites trouées soit au moins en partie responsable de cette différence de croissance. En outre, il est également possible que la plus forte luminosité favorise le développement des semis des grandes trouées par rapport à ceux des petites trouées dont le peuplement environnant restreint l'éclaircissement.



↑ **Figure 4.** Distribution des individus mesurés 20 ans après le passage de la tempête en classes de hauteur / diamètre en fonction de la taille de la trouée. (DHP : diamètre à hauteur de poitrine, i.e : diamètre mesuré à 1,30 m de hauteur).

Composition de la régénération post-tempête

20 ans après la tempête, l'essence principale de la régénération dominante, c'est-à-dire l'essence la plus représentée en nombre parmi les tiges de plus de 5 cm de DHP, n'est pas systématiquement celle du peuplement antécédent (fig. 5). Dans plus de 70 % des sites à peuplement antécédent de hêtre (*Fagus sylvatica*), le hêtre est l'essence principale de la régénération dominante. Mais à l'opposé, dans anciennes chênaies, le chêne (*Quercus petraea* et *Q. robur*) n'est jamais l'essence principale de la régénération. Dans la majorité des anciennes sapinières, l'essence principale de la régénération dominante n'est pas le sapin pectiné (*Abies alba*). Au demeurant, les sites à antécédent résineux ont souvent des régénérations feuillues ou mixtes à l'exception des trouées à antécédent de douglas (trois trouées, principalement régénérées en douglas, *Pseudotsuga menziesii*). Ce changement d'essence principale peut s'expliquer par des « préexistants » installés en sous-bois et qui ont survécu au sinistre ou par une disponibilité en graines non représentative du peuplement antécédent (arbres relictuels ayant survécu à la tempête, peuplements environnants...).

Il faut cependant souligner que la composition de la régénération varie au cours du temps au sein des trouées post-tempêtes : la proportion d'essences observée aux premiers stades ne se retrouve pas forcément au bout de 20 ans dans la régénération dominante. Pour quantifier ce

phénomène, nous avons étudié l'évolution temporelle de la proportion des 11 essences les plus représentées dans l'observatoire. Dans les grandes trouées, parmi ces 11 essences, quatre ont une proportion significativement plus faible dans la régénération dominante (tiges de DHP ≥ 5 cm) 20 ans après tempête que dans la régénération observée après trois ou six ans seulement : le sapin pectiné, l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le frêne commun (*Fraxinus excelsior*) et le chêne (fig. 6). Dans les petites trouées, cette diminution significative ne concerne que le chêne. Plusieurs processus peuvent expliquer cette dynamique temporelle : (1) la compétition avec d'autres essences très compétitives, telles le hêtre et le charme (*Carpinus betulus*) ; (2) la mortalité due à la chalarose (*Chalara fraxinea*) dans le cas du frêne ; (3) l'abroustissement différencié des essences par les ongulés sauvages, dont il a été démontré qu'il peut causer des substitutions d'essences au cours du temps (Bernard et al. 2018). Les sapins et les chênes, pour lesquels les grands ongulés ont beaucoup d'appétence, seraient plus consommés et plus impactés que d'autres essences moins appréciées telles l'épicéa commun (*Picea abies*) ou le hêtre. La quantification en 2005 de l'abroustissement des semis de moins de 1,5 m de hauteur dans les grandes trouées conforte cette hypothèse, avec une intensité d'abroustissement qui dépend de l'essence : le sapin pectiné (40 % des semis), l'érable sycomore (42 % des semis), le frêne (37 % des semis) et le chêne (51 % des semis) sont fortement consommés contrairement à l'épicéa (10 % des semis), au pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) (18 % des semis) et au hêtre (16 %

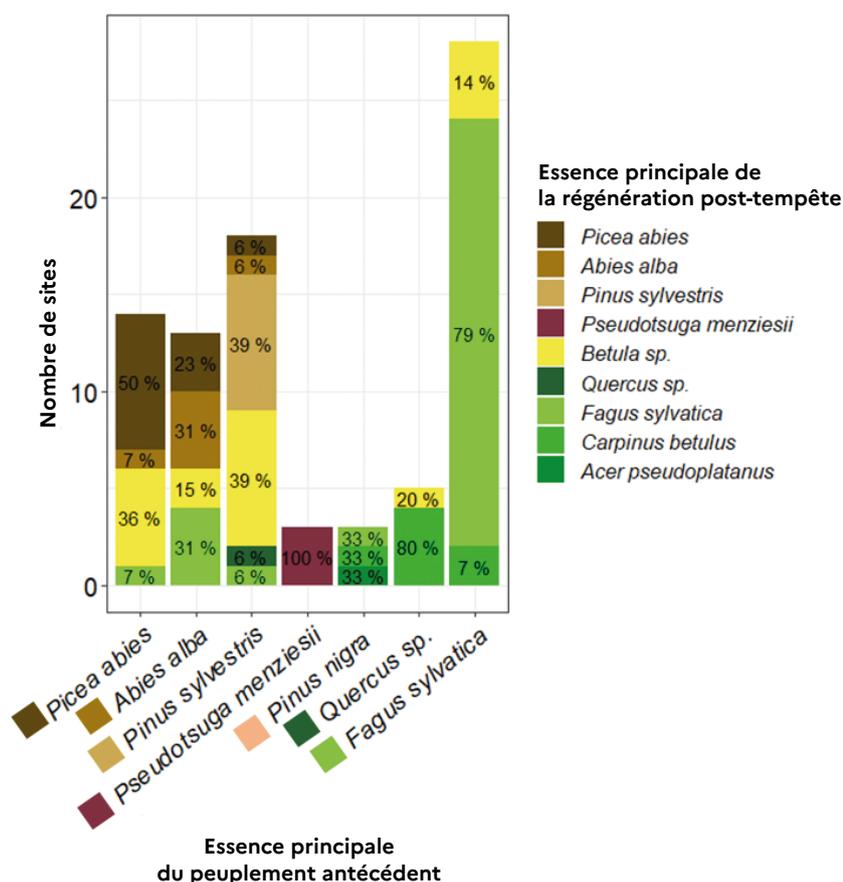


Figure 5. Essence principale (= la plus représentée en nombre de tiges) de la régénération post-tempête en fonction de l'essence principale du peuplement antécédent. Sont considérées ici les essences de production au sens large, incluant les essences sujettes à controverse comme le bouleau verruqueux ou pubescent, le charme et les tilleuls. Les sites à peuplement antécédent mélangé ne sont pas représentés.

des semis). Par ailleurs, l'évolution des proportions en 2018 ne dépend pas que du taux de mortalité mais aussi de la vitesse de croissance ce qui peut expliquer en partie les patrons observés pour les tiges de DHP ≥ 5 cm lors de la dernière campagne de mesure.

Présence non systématique des essences pionnières

De nombreuses essences pionnières ont été relevées dans la régénération lors des différentes campagnes de mesure au sein de l'observatoire : l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), le bouleau verruqueux ou pubescent (*Betula pendula* et *B. pubescens*), le pommier (*Malus sylvestris*), les saules (*Salix spp.*), le robinier faux acacia (*Robinia pseudoacacia*) et le tremble (*Populus tremula*).

Pourtant, 20 ans après tempête, 25 % des grandes trouées et surtout 66 % des petites trouées n'ont pas d'essences pionnières dans leur régénération dominante (tiges de DHP ≥ 5 cm) (fig. 7). Ce résultat confirme l'importance de l'effet de la taille de la trouée sur l'expression d'un stade pionnier. La faible présence d'essences pionnières dans les

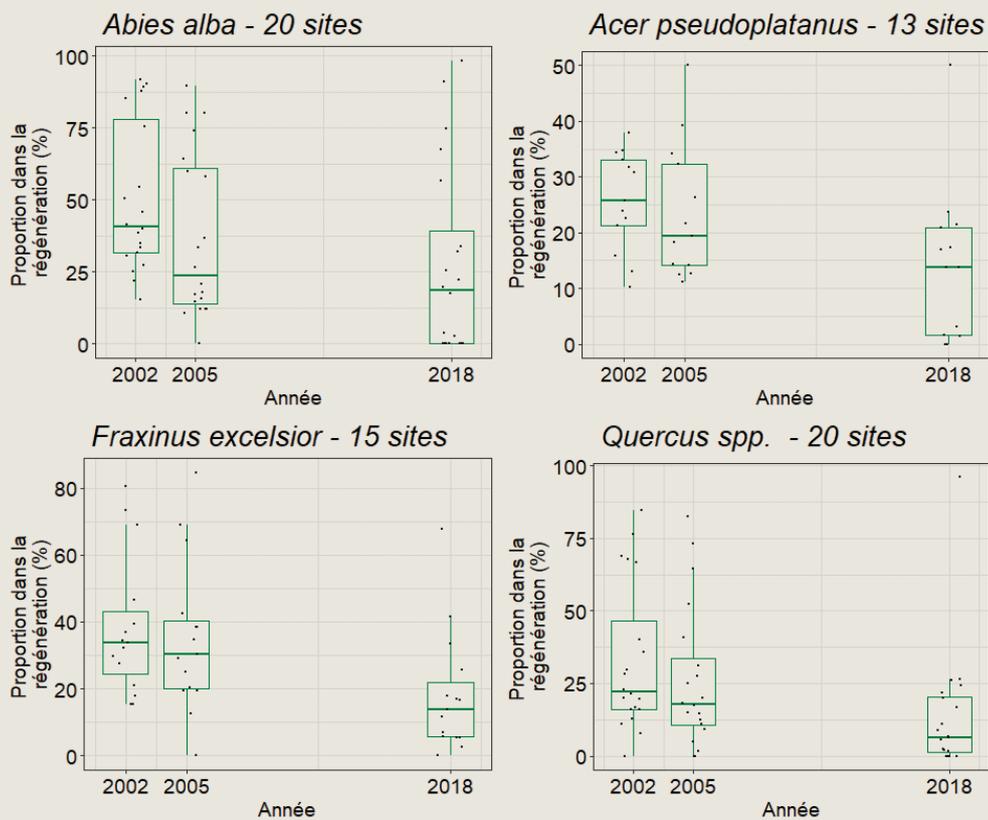
petites trouées peut venir de leur difficulté à se développer dans des conditions qui leur deviennent vite défavorables (faible luminosité, forte présence en semenciers d'essences non-pionnières à proximité...).

Le suivi des grandes trouées a permis d'illustrer la forte variabilité des dynamiques de reconstitution spontanée après perturbation de grande ampleur : un quart des sites ne présente pas d'essence pionnière dans la régénération 20 ans après tempête, 10 % des sites ont une régénération constituée à plus de 80 % par des essences pionnières (fig. 7).

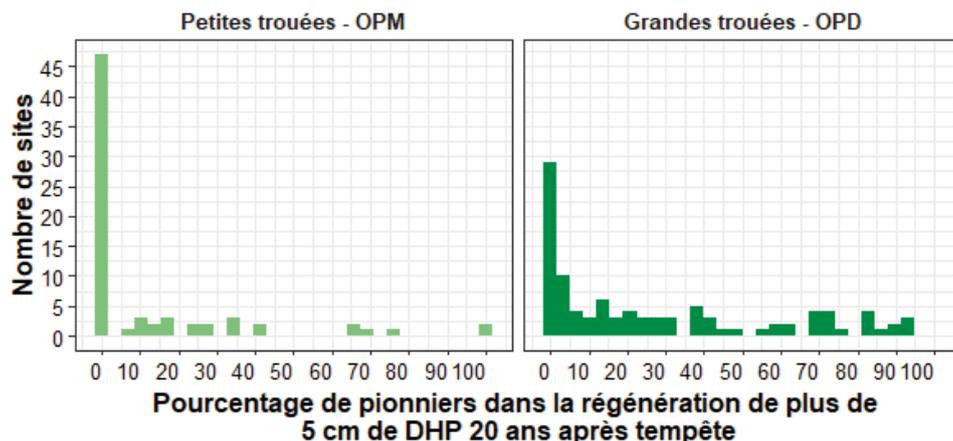
Ainsi, si les essences pionnières se sont effectivement développées sur de nombreux sites de l'observatoire, le passage par une végétation pionnière n'est pas systématique, et constitue bien un stade transitoire de durée variable.

Retard de renouvellement des anciens peuplements résineux

Le suivi de la régénération des grandes trouées trois ans après tempête avait mis en évidence le fait que les épicéas introduits sur le plateau lorrain et sur plateaux cal-



➤ **Figure 6.** Évolution de la proportion de quatre essences dans la régénération des grandes trouées. Tous les semis de plus d'un an sont concernés en 2002 et 2005, mais en 2018 seules sont prises en compte les tiges de DHP ≥ 5 cm. Les sites retenus dans cette analyse pour chaque essence sont ceux pour lesquels l'essence représente au moins 15% de la régénération post-tempête lors d'au moins une campagne de mesure.



← **Figure 7.** Proportion (en %) de tiges d'essences pionnières dans la régénération dominante (DHP > 5cm) observée 20 ans après tempête. Essences pionnières = aulne glutineux, bouleau verruqueux ou pubescent, pommier, saules, robinier faux-acacia, tremble.



← Régénération d'un peuplement dévasté avec forte présence de tiges d'essences pionnières (tremble et bouleau) 20 ans après la tempête de 1999. (a. forêt domaniale de Dammartin, Moncerf, 77 et b. forêt domaniale de Lyons la forêt, 76).

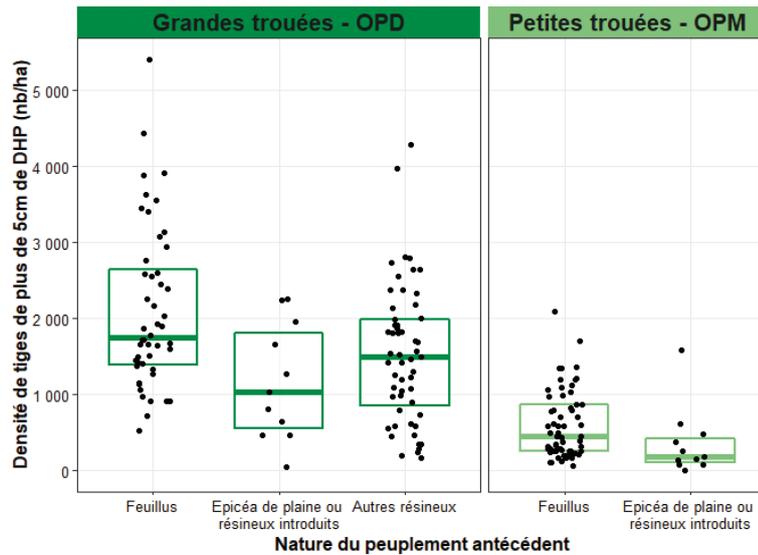
caires en Lorraine laissent place à des régénérations souvent peu denses (Quinones-Nadler, Lacombe, et Gégout 2005). Il apparaît aussi que, six ans après tempête, les petites trouées à peuplement antécédent résineux présentent une densité de semis quatre fois plus faible que les petites trouées à antécédent feuillu. Au bout de 20 ans, ce déficit de régénération est toujours observé dans les trouées, petites et grandes, formées dans les anciens peuplements résineux : les épicéas de plaine (< 500 m d'altitude) et les résineux introduits (douglas et pin noir *Pinus nigra*), mais également les autres résineux (résineux de plaine hors épicéas, résineux de montagne) (figure 8). Le retard de régénération va de pair avec un retard global de colonisation par la végétation dans les grandes trouées : trois ans après tempête, le couvert de la strate de végétation 0-0.5 m est de 54 % pour les grandes trouées à antécédent résineux contre 68 % pour les grandes trouées à antécédent feuillu. Ce délai peut être imputable à un couvert initialement très fermé des peuplements résineux empêchant le développement d'une végétation de sous-bois et d'une régénération « préexistante ». Par ailleurs, 43 % des grandes trouées à antécédent résineux sont situées en zone de montagne (>500m), secteurs où les déséquilibres silvo-cynégétiques sont les plus marqués, contribuant probablement au retard de régénération constaté.

Principaux intérêts et apports de l'observatoire

Le suivi sur 20 ans de la dynamique naturelle de reconstitution après tempête a permis de montrer que la régénération naturelle s'installe en quantité suffisante dans la plupart des sites de l'observatoire. Notre étude a également mis en évidence l'importance de la taille de la trouée et de la composition du peuplement antécédent dans la dynamique de succession.

▲ Généralisation potentielle

Actuellement, la forêt française fait face à des perturbations de grande ampleur qui ont des similitudes avec la tempête de 1999 dans leur emprise géographique et donc des similitudes d'enjeu tant pour la ressource en bois que pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Il est possible de généraliser, au moins partiellement, les dynamiques de reconstitution post-crise identifiées dans l'observatoire des peuplements dévastés et mités (colonisation potentielle des essences pionnières, régression progressive d'essences d'intérêt sylvicole fort, substitution d'essence principale, difficultés de régénération des peuplements à antécédents résineux), à condition de moduler en fonction des caractéristiques de la perturbation, des caractéristiques des forêts touchées, des dynamiques propres à



↑ **Figure 8.** Densité de tiges de plus de 5 cm de DHP 20 ans après tempête en fonction de la nature du peuplement antécédent et de la taille de la trouée.



↑ Exemple de régénération peu dense 20 ans après tempête, dans des sites à peuplement antécédent de pin noir (a) et pin sylvestre (b) a. forêt communale d'Attigneville, (88) ; b. forêt domaniale de Rambervillers La Chipotte (88).

chaque région biogéographique, des conditions climatiques qui ont précédé et suivi ces perturbations (intensité de fructification, gel, pluviosité...) et des conditions biotiques spécifiques (abondance de gibier notamment).

Proposition d'itinéraires sylvicoles

Il existe peu de travaux qui se risquent à interpréter les dynamiques de reconstitution forestière post-tempête jusqu'à en dériver des itinéraires sylvicoles. L'étude et la caractérisation précise des dynamiques naturelles de reconstitution identifiées au sein de l'observatoire permettent de poser les bases d'un diagnostic quantitatif et qualitatif de l'état de la régénération acquise spontanément. Plus avant, il s'agira de proposer des critères d'appréciation afin d'optimiser les stratégies sylvicoles ; en d'autres termes, n'intervenir en travaux sylvicoles que lorsque cela s'avère nécessaire. Le second article propose une démarche en ce sens.

Lisa Laurent¹, Éric Lacombe¹, Catherine Collet¹,
Lucie Dietz¹, Jean-Luc Dupouey¹,
Jean-Claude Gégout¹, Pierre Gonin²,
Vincent Boulanger³

1. AgroParisTech, INRAE, Université de Lorraine – UMR Silva, Nancy
2. CNPF-IDF, Auzeville-Tolosane (site CRPF Occitanie)
3. ONF, pôle RDI Fontainebleau – Compiègne

RÉFÉRENCES

- IFN, 2003. Les tempêtes de décembre 1999 Bilan national et enseignements. L'IF, n°2. 8 p.
- Lacombe E., Mengin, A., Van Couwenberghe R., 2009. Observation de la dynamique naturelle de reconstitution après tempête : organisation et premiers résultats. In : Birot, Y., Landmann, G., Bonhême I. La forêt face aux tempêtes. Paris : ed. QUAE. pp. 363-371.
- Lacombe E., Van Couwenberghe R., 2010. Observatoire des dynamiques naturelles de végétation après tempête : premiers constats et conséquences sylvicoles. Rendez-vous techniques de l'ONF, n° 29-30, pp. 8- 16
- Quinones-Nadler C., Lacombe E., Gégout 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, vol. LVII(3), pp. 289-310
- Rameau J-C., 1999. Accrus, successions végétales et modèles de dynamique linéaire forestière. Ingénieries EAT, n° spécial Boisement naturel des terres agricoles en déprise, pp. 33- 48
- Bernard M., Boulanger V., Dupouey J-L, Laurent L., Montpied P., Morin X., Picard J-F., Said S., 2018. L'abrutissement par les cervidés favorise-t-il la régénération de l'épicéa au détriment de celle du sapin ? Lettre d'information du réseau « Ongulés sauvages » n° 22, pp.16-17