BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE

Les grands herbivores et la forêt en Europe : histoire d'une amnésie écologique

Sébastien Albert*[1]

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, Nancy, France

*Auteur correspondant : Sébastien Albert – candidalbert@gmail.com
ORCID : 0000-0002-4070-2117

Les grands herbivores et la forêt en Europe : histoire d'une amnésie écologique

Cette revue bibliographique montre que les grands herbivores sont au cœur de la controverse concernant les références écosystémiques des forêts européennes. Avant les extinctions du Quaternaire, les grands herbivores étaient probablement les perturbateurs clés expliquant la dominance de forêts mosaïques. Si le pâturage par des grands herbivores domestiques a partiellement restauré ces fonctions dès le Néolithique, celui-ci a été progressivement encadré dès le Moyen Âge central pour soutenir la demande en bois. Depuis la séparation forêt/bétail au XIX[e] siècle, l'écologie a analysé un théâtre vidé de ses protagonistes, aboutissant jusqu'à récemment à une vision incomplète du fonctionnement des forêts tempérées.

Large herbivores and forests in Europe: the history of an ecological amnesia

This literature review highlights the central role of large herbivores in the ongoing debate over reference states for European forests. Before the Quaternary extinctions, large herbivores were probably key disturbance agents underlying the dominance of mosaic woodlands. Although grazing by large domestic herbivores partially restored these ecological functions from the Neolithic onwards, it was progressively regulated from the High Middle Ages onwards to meet growing demand for timber. Since the separation of livestock from forests in the nineteenth century, ecological research has studied a theatre stripped of its protagonists, resulting, until recently, in an incomplete understanding of temperate woodland dynamics.

Messages clés :

- Les grands herbivores sauvages étaient probablement les perturbateurs clés des forêts mosaïques européennes avant *Homo sapiens*.
- Le pâturage en forêt a constitué une analogie fonctionnelle du Néolithique jusqu'au XIX[e] siècle.
- Les faibles densités de grands herbivores ont longtemps biaisé l'étude de la dynamique des forêts tempérées.

Mots-clés : Dynamique forestière ; écologie historique ; extinction du Quaternaire ; paléoécologie ; référence écosystémique

Highlights:

- Wild large herbivores were probably key disturbance agents shaping European mosaic woodlands before the Quaternary megafaunal extinctions.
- Domestic herbivore grazing partially maintained these ecological functions from the Neolithic onwards until the nineteenth century.
- The long-term depletion of large herbivores has biased our understanding of temperate woodland dynamics.

Keywords: Forest dynamics; historical ecology; Quaternary extinction; palaeoecology; ecosystem reference conditions

Citation de l'article : Albert, S. (2026). Les grands herbivores et la forêt en Europe : histoire d'une amnésie écologique. *Revue forestière française*, 77(3), 229-245. https://doi.org/10.20870/revforfr.2026.10448

Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

Les forêts européennes sont aujourd'hui au cœur d'enjeux de restauration majeurs, notamment avec l'entrée en vigueur du Règlement (UE) 2024/1991 relatif à la restauration de la nature[1]. Dans cette perspective, la notion de « référence écosystémique » est fondamentale : elle permet de définir l'état cible d'un écosystème en s'appuyant sur ses trajectoires paléoécologiques (Robin, 2022). Pourtant, l'un des moteurs de ces trajectoires – les grands herbivores – a longtemps été occulté, traduisant une forme d'amnésie écologique (Søndergaard *et al*., 2025). Si la recherche fondamentale a démontré récemment que les grands herbivores sont des acteurs clés du fonctionnement des forêts européennes depuis au moins le Pléistocène supérieur (Pearce, Mazier *et al*., 2025), leur intégration dans le paradigme de la gestion forestière reste timide (Wang *et al*., 2025).

L'objectif de cette revue de la littérature est de synthétiser les connaissances actuelles pour proposer des pistes de réflexion applicables au contexte forestier français. Elle débute par la présentation de la controverse opposant les deux grandes hypothèses relatives aux références écosystémiques des forêts tempérées en Europe interglaciaire. Elle explore ensuite l'impact des grands herbivores sur la trajectoire de ces écosystèmes, depuis les forêts mosaïques pré-*Homo sapiens* jusqu'aux forêts pâturées par les ongulés domestiques, avant de mettre en lumière le basculement réglementaire du Moyen Âge central, marquant l'avènement d'une forêt orientée vers la production de bois. Enfin, cette revue examine la place des grands herbivores dans la régénération des forêts contemporaines, pour conclure sur les principales perspectives de recherche.

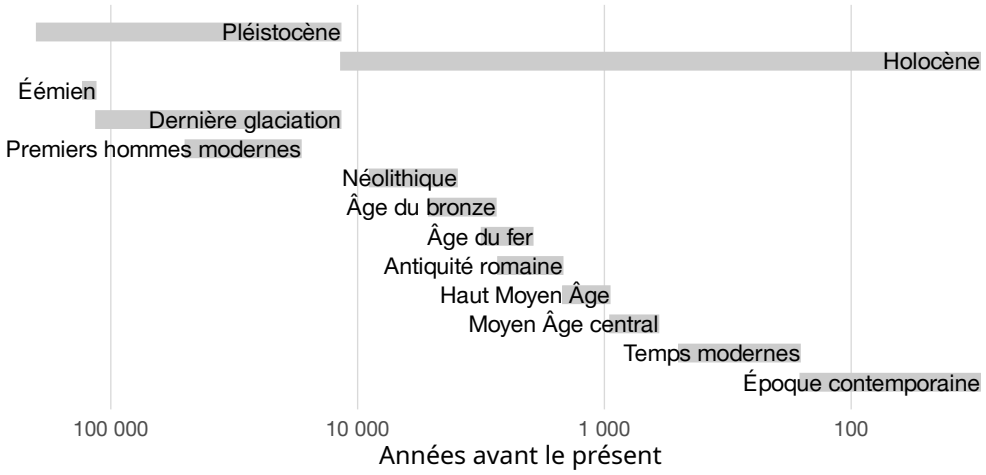
L'HYPOTHÈSE DES FORÊTS MOSAÏQUES À CONTRE-COURANT

> […] *the original vegetation in the lowlands of Europe is a park-like landscape where the succession of species of trees is determined by large herbivorous mammals*[2] […].
>
> Extrait de la conclusion finale de Vera (2000)

Jusqu'à la fin du XX[e] siècle, il était communément admis que la référence écosystémique pour les forêts[3] tempérées de basse altitude en Europe était la forêt haute à couvert continu (*high-forest* dans Birks [2005] ; « forêt haute » ci-après). Cette hypothèse s'appuie alors sur des analyses palynologiques du début de l'Holocène (figure 1) et sur le constat que la forêt haute constitue le terme de la succession écologique après l'abandon de l'agriculture et de l'élevage en milieu ouvert sans intervention humaine. Une fois une telle forêt installée, la dynamique de la régéné-

Figure 1 | Principaux jalons chronologiques de la préhistoire et de l'histoire en Europe mobilisés dans cette revue.

L'échelle de temps est logarithmique et donnée avant le présent (« AP », *i.e*. avant 1950). L'Éémien (stade isotopique marin 5e ; 130 000 – 115 000 ans AP), caractérisé par des températures proches de celles de l'Europe actuelle, offre un cadre d'étude privilégié pour analyser les écosystèmes interglaciaires précédant l'arrivée d'*Homo sapiens* en Europe (Davoli *et al*., 2024). L'Holocène est l'époque géologique en cours (11 700 ans AP – aujourd'hui). Les chevauchements chronologiques concernant le Néolithique, l'âge du bronze et l'âge du fer proviennent de la grande hétérogénéité observée au sein du continent. Par exemple, le Néolithique a débuté il y a presque 9 000 ans en Grèce, contre environ 4 000 ans en Europe du Nord.



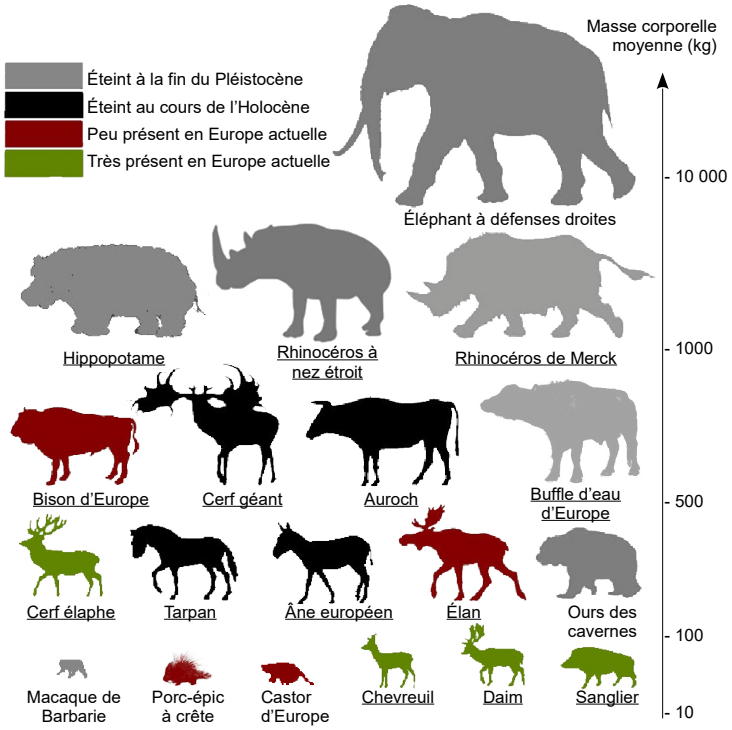
1 https://eur-lex.europa.eu/FR/legal-content/summary/nature-restoration.html

2 « la végétation de référence en Europe à basse altitude est une formation arborée ouverte, où la succession écologique est déterminée par les grands mammifères herbivores ». (Traduction : Sébastien Albert et *Revue forestière française*.)

3 Les termes employés dans ce travail s'alignent sur le lexique écologique actuel en France. Ce parti pris, privilégiant la clarté conceptuelle, peut occasionner des anachronismes par rapport aux nomenclatures historiques strictes.

Figure 2 | Guilde de grands herbivores indigènes sauvages en Europe interglaciaire depuis l'Éémien

Les grands herbivores sont définis comme les Mammifères ayant, en moyenne, une masse corporelle supérieure à 10 kg et un régime alimentaire composé à plus de 90 % de plantes (à l'exception des sanglier, porc-épic et macaque considérés également comme omnivores). Les occurrences présente et passées des grands herbivores sauvages de basse altitude sont données par les couleurs : en gris, les herbivores présents durant l'Éémien, mais éteints avant l'Holocène aux échelles globale (éléphant à défenses droites, rhinocéros de Merck et à nez étroit, buffle d'eau d'Europe, ours des cavernes) ou européenne (hippopotame, macaque de Barbarie) ; en noir, les herbivores éteints à l'échelle globale au cours de l'Holocène ; en rouge foncé, les herbivores dont la répartition actuelle est restreinte à une faible fraction de leur aire paléoécologique de référence ; en vert clair, les herbivores présents actuellement dans la majeure partie de l'Europe. Les noms d'espèces soulignés appartiennent aux deux ordres d'ongulés. Les espèces sont rangées par masse corporelle moyenne croissante de gauche à droite et de bas et en haut. Figure adaptée depuis Davoli *et al.* (2024). Pour le détail des noms scientifiques et des masses corporelles, *cf.* annexe 2.



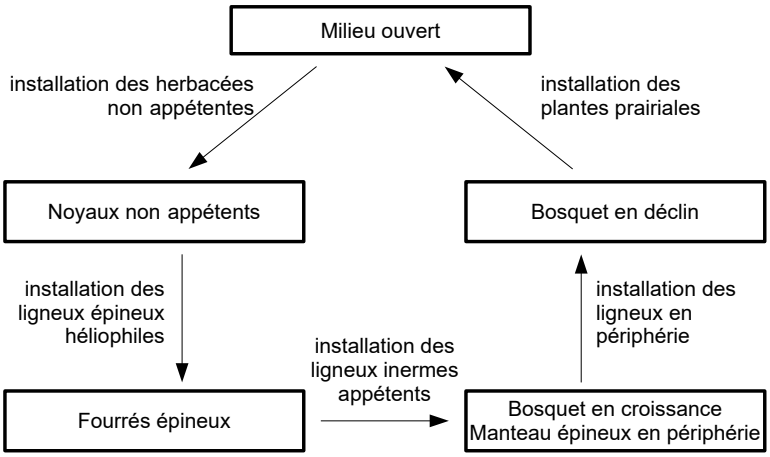
ration s'effectue essentiellement dans des trouées qui se forment généralement après une perturbation (feu, gestion forestière, vent/inondation, maladie ; *cf.* annexe 1). Les plantules et jeunes arbres y trouvent des conditions de lumière plus favorables leur permettant de croître rapidement et de cicatriser ces trouées (Samojlik & Kuijper, 2013). Selon l'hypothèse de la forêt haute, les grands herbivores (figure 2) ne sont pas des perturbateurs clés car leurs densités sont considérées comme naturellement faibles. À titre d'exemple, des densités de cervidés supérieures à 10 individus par km² (ind/km² ci-après) sont qualifiées de surabondantes (Côté *et al*., 2004). Parallèlement, l'absence de grands paisseurs[4] (*grazers*) dans ces forêts est jugée caractéristique ; les grands herbivores des forêts actuelles sont en effet principalement des brouteurs (*browsers*, ex. le chevreuil), des brouteurs mixtes (*mixed feeders*, ex. le cerf élaphe) ou des ongulés également considérés comme des omnivores (ex. le sanglier) (Vera, 2023). De plus, les plantes ou les animaux indigènes de milieux ouverts – pourtant particulièrement diversifiés en Europe (González-Varo, 2024 ; Sandom *et al*., 2014) – jouent un rôle mineur. Les promoteurs de la sylviculture mélangée à couvert continu s'appuient généralement sur cette hypothèse pour légitimer leur sylviculture (Turckheim & Bruciamacchie, 2005).

Prenant le contre-pied de l'hypothèse des forêts hautes, Vera (2000) propose qu'une mosaïque de prairies, de fourrés, d'arbres isolés et de bosquets (*temperate mosaic woodland* dans Czyżewski et Svenning, 2025 ; « forêts mosaïques » ci-après) couvrait une grande partie de l'Europe au début de l'Holocène. Vera (2000) formalise un modèle de dynamique forestière alternatif dans lequel la flore européenne – riche en espèces héliophiles et dotées de solides défenses anti-herbivorie (Bagella *et al*., 2019) – facilite la régénération des écosystèmes forestiers soumis

4 Il est question ici des « vrais » paisseurs appartenant aux Ruminants et Périssodactyles monogastriques qui peuvent se nourrir quasi intégralement de plantes herbacées grâce à leurs symbiontes, ce qui exclut notamment les Suidés (*cf.* la figure 12.3 dans Vera [2023] adaptée depuis les travaux de Hofmann).

Figure 3 | Modèle simplifié de dynamique des forêts mosaïques soumises à de fortes densités d'ongulés.

Figure adaptée depuis Vera (2000) et Olff *et al.* (1999). Les principaux stades de végétation sont associés aux rectangles, les phases d'installation des groupes fonctionnels clés aux flèches. Se référer au corps de texte pour le détail de la succession.



à de fortes densités d'ongulés paisseurs (40-190 ind/km^2) grâce au mécanisme de résistance par association. Les paisseurs étudiés par Vera sont principalement le bœuf et le cheval domestiques, considérés comme les analogues modernes de l'aurochs et du tarpan (figure 2). Selon ce modèle (figure 3), le paissage différentiel mène au développement de plantes herbacées non appétentes (*sward*) en zones prairiales, notamment les joncs, cirses, orties (Olff *et al*., 1999 ; Vera, 2000). Ces plantes non appétentes forment des noyaux où s'établissent des ligneux héliophiles épineux, généralement inermes durant leur phase juvénile, par exemple les aubépines, nerpruns, rosiers, ajoncs, genévriers. Le développement de ces espèces épineuses crée des fourrés protecteurs permettant l'installation ultérieure de ligneux appétents, tels que les érables, frênes, chênes ou sorbiers. Avec la croissance des arbres et la compétition pour la lumière, le bosquet (*grove*) se développe, entouré d'un manteau d'épineux (*mantle*) ; la forte pression d'herbivorie et de piétinement exercée par les grands herbivores empêche la régénération des ligneux tolérants à l'ombre, maintenant ainsi un sous-bois très clair ; en revanche, la régénération des ligneux appétents peut se poursuivre au sein du manteau périphérique (figure 3). Enfin, la mort des arbres du bosquet ouvre la canopée, permettant l'installation à nouveau de plantes prairiales (*Ibid*.).

Dès sa formalisation, l'hypothèse des forêts tempérées mosaïques rencontre rapidement un grand succès chez les biologistes de la conservation : les projets de ré-ensauvagement (*rewilding*) utilisant des analogues fonctionnels aux grands herbivores éteints trouvent une nouvelle légitimité au-delà du maintien d'écosystèmes souvent qualifiés de « semi-naturels » (Svenning *et al*., 2016). Les multiples tests avec succès de ce modèle de dynamique forestière créditent rapidement cette hypothèse (Bakker *et al*., 2016, 2004 ; Olff *et al*., 1999 ; Smit et Ruifrok, 2011 ; pour un point de vue différent, voir Newton *et al*., 2013). De nombreux chercheurs l'ont en revanche accueillie avec scepticisme, parce que les analyses palynologiques concernant le début de l'Holocène allaient plutôt à son encontre (Birks, 2019 ; Mitchell, 2005) et que Vera supposait à tort qu'une *wilderness* avait pu persister jusqu'au Haut Moyen Âge en Europe de l'Ouest (Szabó, 2009). Mais les analyses paléoécologiques récentes montrent désormais à quel point Vera a été visionnaire.

DES FORÊTS MOSAÏQUES PRÉ-*HOMO SAPIENS* AU PÂTURAGE EN FORÊT ANTHROPIQUE

Restoration of scene at Joint Mitnor Cave during the F-Eemian. In the forest clearing may be seen straight-tusked elephants, cave lion and giant deer. A cave hyena is seen on the overgrown edge of the shaft of the cave, looking down at the decaying body of a bison. Other débris on the accumulating cone include branches of trees, skulls of a hippopotamus and a bear, and isolated bones.[5]

Légende de la figure 13 dans Kurtén (1968)

5 « Reconstitution d'une scène à Joint Mitnor Cave [Devon, Angleterre] durant l'Éémien. Dans la clairière forestière, peuvent être vus des éléphants à défenses droites, un lion des cavernes eurasiatique et un cerf géant. Une hyène tachetée est visible sur le bord surplombant du puits d'accès à la grotte, observant le corps en décomposition d'un bison. Parmi les autres débris accumulés sur le cône d'éboulis figurent des branches d'arbres, les crânes d'un hippopotame et d'un ours, ainsi que des ossements isolés. » (Traduction Sébastien Albert et *Revue forestière française*.)

L'Europe abrite jusqu'au dernier stade interglaciaire, l'Éémien (figure 1), une guilde de grands herbivores n'ayant rien à envier au bestiaire des savanes africaines actuelles (Kurtén, 1968). Comptant au moins six ordres de Mammifères (figure 2), cette guilde est largement dominée par les deux ordres d'ongulés, Périssodactyles (Rhinocérotidés, Équidés) et Cétartiodactyles (Suines, Ruminants, Hippopotamidés), mais elle compte également l'un des Proboscidiens les plus imposants jamais documentés (l'éléphant à défenses droites), des grands Carnivores (dont l'ours des cavernes strictement phytophage), des Rongeurs (castor et porc-épic d'Europe) et un Primate Cercopithecidae (Davoli *et al*., 2024 ; Kurtén, 1968 ; Vislobokova *et al*., 2021). Ce n'est toutefois que récemment qu'il a été démontré que l'Europe était alors dominée par des forêts substantiellement ouvertes (Pearce *et al*., 2023, 2024 ; Sandom *et al*., 2014)[6], entraînant la requalification du biome des forêts tempérées en forêts tempérées mosaïques (Czyżewski & Svenning, 2025). Durant l'Éémien, les grands herbivores y atteignent des densités beaucoup plus élevées que celles observées au début de l'Holocène (Barnosky, 2008 ; Sandom *et al*., 2014) et sont probablement les perturbateurs majeurs à l'origine de la structure forestière observée (Pearce *et al*., 2023, 2024 ; Svenning *et al*., 2024). En fait, des dynamiques écologiques similaires impliquant la mégafaune herbivore comme principal déterminant de forêts mosaïques ont probablement existé tout au long du Pléistocène, mais aussi lors des époques antérieures, Pliocène et Miocène (Pearce, Mazier *et al*., 2025). Ainsi, les grands herbivores ont probablement joué un rôle sous-estimé en tant que constructeurs de niches écologiques aussi bien pour des plantes héliophiles, que pour d'autres animaux de milieux ouverts, comme chez les oiseaux (González-Varo, 2024) ou les insectes (Alexander, 2023 ; García-Teba & Verdú, 2026).

Les densités de grands herbivores sauvages commencent à chuter il y a 50 000 ans et atteignent leur minimum il y a 8 000 ans (Barnosky, 2008). Cela montre que l'arrivée des premiers hommes modernes pendant la dernière période glaciaire (figure 1) altère profondément la reconstitution de la guilde d'herbivores interglaciaire[7] (Davoli *et al*., 2024 ; Svenning *et al*., 2024). Aucun des mégaherbivores (masse > 1 000 kg) présents jusqu'à l'Éémien n'a en effet été capable de recoloniser l'Europe au début de l'Holocène (figure 2) : Rhinocérotidés et Éléphantidés des latitudes tempérées s'éteignent avant la fin du Pléistocène, et la limite de distribution septentrionale de l'hippopotame est actuellement le delta du Nil alors qu'elle se situait dans le Nord de l'Allemagne il y a 130 000 ans. De même, les buffle d'eau d'Europe et ours des cavernes s'éteignent au Pléistocène, et le macaque de Barbarie n'a jamais été capable de recoloniser l'Europe, à l'instar de l'hippopotame. En revanche, divers ongulés, comme l'aurochs, le cerf géant, le bison d'Europe, l'élan, le tarpan et l'ensemble des Cétartiodactyles actuels, recolonisent l'Europe au début de l'Holocène (*Ibid.*) ; leur densité plus faible que lors de l'Éémien expliquerait partiellement la moindre présence de forêts mosaïques à cette époque (Pearce, Davison, *et al*., 2025 ; Sandom *et al*., 2014). Bien que la controverse persiste quant au rôle des grands herbivores sauvages dans la dynamique forestière au début de l'Holocène (Nielsen, 2023), ce dernier est surtout marqué par sa singularité en raison du régime de feux sans précédent au Pléistocène en Europe (Pearce, Davison, *et al*., 2025), comme ailleurs (Schiferl *et al*., 2023).

Les densités de grands herbivores remontent globalement dès le Néolithique, principalement avec l'élevage d'ongulés domestiques (Barnosky, 2008). En Europe, ce processus concerne quatre espèces majeures : le bœuf et le porc, analogues domestiqués d'espèces indigènes (aurochs et sangliers) introduits d'Asie, ainsi que le mouton et la chèvre, introduits sans équivalent sauvage local à l'époque (Yalden, 2013). Les sites néolithiques d'Europe tempérée se caractérisent par une forte présence de porcs et surtout de bœufs, contrastant avec la dominance des ovicaprins en Europe méditerranéenne (Columeau, 1991 ; Halstead, 2024). En Europe tempérée, le pâturage[8] en forêt se répand, dans la mesure où l'élevage domestique peut se dérouler intégralement en forêt durant le Néolithique (Hamilton *et al*., 2009). Toutefois, à l'âge du bronze, suite aux défrichements massifs du quatrième millénaire avant J.C., la diminution des champignons forestiers dans le régime alimentaire des cochons suggère une rupture de ce mode d'élevage permanent en forêt (*Ibid*.). Cette période marque probablement l'émergence d'un système d'élevage saisonnier, privilégiant l'engraissement automnal des porcs grâce aux fruits d'espèces ligneuses (système qui fera l'objet du droit de panage au Moyen Âge ; figure 4). Ce basculement est corroboré par la dominance croissante du porc sur le bœuf entre le Néolithique et l'âge du fer (Méniel, 1984), ainsi que par une gestion sylvicole accrue dès l'âge du bronze visant à favoriser les ligneux propices à l'engraissement (Feiss *et al*., 2024). Enfin, la diffusion généralisée des chevaux dans une large partie de l'Europe ne s'opère qu'à partir de l'âge du bronze (Bendrey, 2012 ; Columeau, 1991).

Des sources écrites relatent le pâturage en forêt à partir de l'Antiquité gréco-romaine et montrent que les ongulés domestiques sont très présents en forêt à cette époque.

6 *Cf.* la très belle figure 4 dans Pearce *et al*. (2023).

7 Pour une revue récente et approfondie des facteurs de la disparition de la mégafaune du Quaternaire, *cf.* Svenning *et al*. (2024).

8 Dans cet article, le terme n'est utilisé que pour le pâturage d'origine anthropique. De même, le terme « sylvo-pâturage » n'est employé ici que pour qualifier les systèmes forestiers où pâturent de grands herbivores domestiques, *a contrario* de la littérature internationale qui emploie souvent le terme « *wood-pasture* » pour qualifier de manière générique les forêts mosaïques pâturées.

Figure 4 | « La récolte des glands pour nourrir les porcs ».

Miniature du psautier de la Reine Marie, vers 1320-1330. British Library, (Licence Wikimedia Commons).



Dès l'époque archaïque grecque, Homère associe la « pâture » et les fruits d'espèces forestières dans le Chant X de l'Odyssée : « Ils pleuraient et Circé leur jetait à manger faînes, glands et cornouilles, la pâture ordinaire aux cochons qui se vautrent ». Divers auteurs romains furent prolifiques sur le sujet. D'après Strabon (60 ?-20 ? av. J.C), la Gaule de l'âge du fer était réputée pour produire des glands, des porcs et des moutons en quantité ; son propos au sujet de la Gaule cisalpine est éloquent : « la quantité de glands que produisent les forêts est telle qu'on trouve à y engraisser aisément ces immenses troupeaux de porcs qui presque à eux seuls nourrissent l'immense population de Rome ». De même, selon Bartnik (2023), les traités de Varron, Columelle, Pline l'Ancien et Palladius montrent que les porcs sont préférentiellement élevés dans des sylvo-pâturages[9] où ils peuvent se nourrir des fruits de nombreux ligneux : sont mentionnés au moins quatre espèces de chêne, l'olivier sauvage, le hêtre, le figuier, le pistachier térébinthe, le noisetier, l'aubépine, le caroubier, le genévrier, la vigne, le cornouiller, l'arbousier, le prunier, le jujubier, le poirier sauvage. Ces écrits sont notamment corroborés par des travaux archéologiques montrant une production standardisée de porcs au second âge du fer en Gaule (Frémondeau *et al*., 2015).

Le pâturage est l'une des principales fonctions de la forêt au Moyen Âge et aux Temps modernes, notamment dans celles issues de la *silva communis* franque où s'exercent de multiples droits coutumiers : panage, pacage, vaine pâture et haras (Ballu & Morin, 2019 ; Bathe, 2023 ; Lefebvre *et al*., 1987 ; Vera, 2000). Largement pratiqué à travers l'Europe, le panage a longtemps constitué le principal revenu pour de nombreux princes et souverains d'Europe (figure 4) (Balland *et al*., 2019 ; Beck & Guizard, 2019 ; Jørgensen & Quelch, 2014 ; Lormant, 2019 ; Yante, 2019). Le pâturage des bœufs est largement pratiqué de l'Angleterre (Bathe, 2023) aux Carpathes (Szabó, 2013) en passant par la France (les « bêtes aumailles » : Ballu et Morin, 2019). Le pâturage des moutons est souvent restreint au Moyen Âge car il altère davantage les pâtures, mais l'augmentation de la demande en laine fait graduellement croître les troupeaux (Jørgensen & Quelch, 2014 ; Vera, 2023). En revanche, le pâturage des chèvres est la plupart du temps interdit car il altère sévèrement la régénération (Ballu & Morin, 2019 ; Vera, 2023). Les forêts européennes peuvent aussi accueillir des chevaux d'élevage qui errent librement toute l'année (Ballu & Morin, 2019 ; Hooke, 2023) ; relaté dès le VI^{e} siècle, le droit de haras se maintient jusqu'au XVI^{e} siècle dans le Royaume de France (Ballu & Morin, 2019). Localement, les cerfs sont élevés, comme dans les parcs nobiliaires britanniques où ils côtoient d'autres ongulés domestiques (Jones, 2013). Ainsi, la plupart des forêts médiévales sont des sylvo-pâturages avec des modalités de gestion très variables (Braunstein, 1990 ; Rackham, 2013 ; Vera, 2000) ; ils peuvent être diversement qualifiés selon l'époque, les régions et les usages, par exemple *« lēah »* (Hooke, 2023)[10], « *silva pastilis* » (Jones, 2013)[11], « *silva fruticans* » (Vera, 2000), « *silva glandinosa* » (Szabó, 2013), « *silva glandifera* », « *silva pascua* » (Jørgensen & Quelch, 2014). Par ailleurs, certaines forêts aujourd'hui emblématiques des hautes futaies françaises, par exemple la Forêt de Tronçais (département de l'Allier), ont été gérées de façon à améliorer le pâturage : les « tronçais » ou « tronquois » sont des peuplements d'arbres émondés très espacés qui

9 Bartnik (2023) utilise en fait les termes de *pasture* (pâturage) et *grove* (bosquet).

10 *Cf.* la figure 18.3 dans Hooke (2023) qui montre combien la toponymie est marquée par la présence d'anciens sylvo-pâturages au sud et au centre de l'Angleterre.

11 *Cf.* la figure 3.1 dans Jones (2013) qui illustre la très large domination de la *silva pastilis* (sylvo-pâturages) par rapport à la *silva minuta* (taillis) en 1086 (inventaire du *Domesday*).

favorisent les fourrages d'herbes et de jeunes pousses ligneuses (Lefebvre *et al*., 1987). De même, l'emploi de feux pastoraux contribue à éclaircir les forêts (Rochel, 2015). En fait, de nombreuses forêts ressemblent davantage à des savanes dominées par des chênes qu'à des hautes futaies qui peuplent l'imaginaire collectif contemporain (Rackham, 2013 ; Vera, 2000).

Avec la forte croissance démographique humaine et le dynamisme économique associé à partir du XII[e] siècle, la forte croissance des besoins en bois à travers l'Europe occidentale entraîne souvent une véritable obsession de la pénurie chez les princes (Braunstein, 1990) ; malgré la terrible parenthèse de la grande peste, les besoins en bois et la volonté de réglementer plus sévèrement le pâturage en forêt ne font que s'affirmer jusqu'à l'époque contemporaine (Ballu et Morin, 2019 ; Keyser, 2009).

LA BASCULE RÉGLEMENTAIRE À PARTIR DU MOYEN ÂGE CENTRAL : VERS LA FORÊT POUR LE BOIS

> […] feront lesdits acheteurs les hayes de pau, perches, espines et autres bois autour de ladite monstrée [coupe] en manière que les bestes n'y puissent passer […] sans fere dommage audit reject.
>
> Extrait d'acte de vente de 1498 tiré d'Épaud (2019)

La gestion des ressources forestières dans l'économie agraire romaine reposait sur un équilibre entre le droit de propriété et la nécessité d'accéder aux ressources fourragères (Scott, 1932). Au III[e] siècle, l'accès aux forêts s'inscrivait ainsi dans le régime des servitudes rurales, où des droits d'usage pouvaient être établis collectivement sur un même domaine. Le Livre 8 du *Digeste*[12] précise ce cadre, notamment par la distinction entre le droit de passage du bétail (*actus*) et le droit de pâturage (*pascuum*), établissant que l'accès physique à un domaine ne valait pas droit d'exploitation de la ressource végétale. Un tel encadrement visait la viabilité des exploitations enclavées tout en limitant les nuisances pour les propriétaires des fonds servants (*Ibid.*). S'il n'existe aucune réglementation spécifique évoquant d'éventuelles difficultés de régénération liées au pâturage des ongulés domestiques, la présence de taillis dès l'époque romaine est pourtant attestée (Haneca *et al*., 2005). De fait, Varron et Pline l'Ancien font référence aux destructions causées par les chèvres sur de jeunes ligneux au sein de l'*ager*, dès le I[er] siècle avant J.C. à Rome (Lloyd, 1912). Varron répertorie par exemple des techniques de plantation d'épineux pour protéger les cultures des troupeaux. Ces techniques pourraient s'inspirer de la dynamique des forêts mosaïques où le pâturage est largement pratiqué.

Avec l'émergence des législations germaniques au début du Haut Moyen Âge, telles que les lois saliques et burgondiennes, on observe une transition d'un régime romain fondé sur les servitudes de voisinage vers des réglementations communautaires, s'appliquant plus spécifiquement au sein de la *silva communis*. Ces réglementations concernent notamment (1) le paissage des porcs et des autres ongulés domestiques, (2) la coupe de feuillage (rameaux avec feuilles et fruits), (3) la collecte de miel (pâturage d'abeilles) et (4) la protection des arbres, en particulier ceux portant des fruits nourrissant le bétail et les hommes (*arbores fructiferae*) comme les chênes, hêtres, pommiers sauvages, poiriers sauvages, merisiers et cormiers ; de sévères punitions sont prévues en cas d'infractions (Ballu & Morin, 2019 ; Vera, 2000, 2023)[13]. D'autres espèces comme l'alisier blanc, le néflier, le châtaignier, le noyer, le noisetier et la bourdaine sont également protégées selon les régions (Lefebvre *et al*., 1987 ; Vera, 2023). D'après Vera (2023, 2000), les coutumes encadrent peu les modalités de régénération au Haut Moyen Âge, car les arbres sont capables de régénérer spontanément dans les sylvo-pâturages.

Les plus anciennes réglementations de la coupe du bois de feu dans la *silva communis* concernent le noisetier, le houx et surtout les épineux parmi lesquelles les aubépines et épine noire[14] sont très recherchées (Vera, 2023). De même, la charte aux Normands de 1315 réglemente les neuf morts-bois collectables qui comptent principalement des épineux (Ballu & Morin, 2019). Ainsi, ces réglementations visent particulièrement des espèces du manteau épineux qui jouent un rôle clé dans le modèle de dynamique des forêts mosaïques (figure 3). Dans divers règlements, la régénération des jeunes arbres doit non seulement être épargnée lors des coupes de bois de feu, mais elle ne doit pas être forcément conservée en cas de forte densité, ce qui suggère que la régénération peut être abondante dans le manteau épineux (Vera, 2023). Les éclaircies encouragées permettent ainsi aux chênes d'étaler leurs couronnes à faible hauteur et de profiter pleinement de la lumière pour fructifier abondamment ; un gardien de troupeau armé d'un bâton pouvait aisément faire tomber les glands mûrs au sol (*Ibid.*) (figure 4).

La forte croissance des besoins en bois à travers l'Europe occidentale à partir de la fin du XII[e] siècle entraîne le

12 Le *Digeste* (ou *Pandèctes*) est l'une des parties majeures du *Corpus juris civilis*, codification du droit romain entreprise à la demande de Justinien I[er]. Il consiste en une vaste compilation de fragments d'écrits de jurisconsultes romains classiques, destinée à servir de source officielle du droit pour l'Empire byzantin (source : https://fr.wikipedia.org/wiki/Digeste).
13 Pour une revue bibliographique copieuse concernant les premières règlementations médiévales, *cf.* Vera (2023, 2000).
14 Les prunelles étaient aussi largement consommées par les usagers des communs (Beck & Guizard, 2019).

Figure 5 | « Environs de Fontainebleau : forêt et bétail ».

Tableau de Auguste-François Bonheur (1824-1884). MET Museum, New York (Licence CC0 1.0 Universal Public Domain Dedication).



développement de taillis réglementés constitués de peuplements denses régénérés végétativement, avec rotation du cycle d'abattage (Épaud, 2019 ; Keyser, 2009 ; Vera, 2023). Ces taillis permettent de produire rapidement du bois de feu et du bois d'œuvre standardisé, notamment pour les proto-industries (Balouzat-Loubet, 2019) et les charpentes gothiques (Épaud, 2019 ; Rackham, 2023). Dès lors, la règlementation se renforce pour limiter le pâturage en forêt (Bathe, 2023 ; Lefebvre *et al*., 1987). En France par exemple, l'administration forestière centralisatrice cherche à unir les législations coutumières, notamment pour stopper la prolifération des droits d'usage et garantir la protection des taillis ; avec les ordonnances post-XIII^{e} siècle, elle confie à ses sergents de multiples actions liées au pâturage en forêt, notamment pour contrôler l'admission des animaux dans la bonne application du droit coutumier, désigner les cantons défensables[15], surveiller les travaux de création/entretien des fossés contre le bétail, désigner les parcs à bestiaux, instruire les plaintes en divagation de bétail (Ballu & Morin, 2019 ; Lefebvre *et al*., 1987). La *mise en défens* des taillis interdit le pâturage après coupe entre 3 à 9 ans selon les régions (Ballu & Morin, 2019 ; Bathe, 2023 ; Vera, 2000, 2023). Elle nécessite donc la délimitation des taillis *via* la réalisation de fossés, et/ou de levées de terre qu'on plante généralement avec des épineux, et/ou de murs maçonnés (Jones, 2023). Les ongulés domestiques doivent avoir regagné les parcs à bestiaux ou les fermes à la fin du jour et suivre strictement des chemins dédiés, avec des amendes prévues en cas d'infraction (*Ibid*.). Par ailleurs, le développement du cantonnement permet à de nombreux seigneurs d'annuler les droits d'usage sur une grande partie de leurs forêts en échange d'une petite portion donnée aux villageois, donnant ainsi naissance aux bois communaux (Braunstein, 1990). Pour autant, le pâturage en forêt reste largement pratiqué, bien que plus sévèrement encadré, en particulier dans les taillis ; les surfaces de ces derniers progressent considérablement au Moyen Âge central au détriment de parcelles forestières où se maintiennent des droits de pâturage moins contraints (voir par exemple les figure 2.5 dans Rackham [2013] et figure 5.4 dans Szabó [2013]).

Après la parenthèse du Moyen Âge tardif, la poussée démographique humaine reprend à la Renaissance. De la Grande-Bretagne au Saint-Empire, l'augmentation de la demande en bois induite entraîne une rationalisation de la sylviculture, avec une généralisation des coupes réglées

15 Coupe pouvant accueillir le bétail et être momentanément *mise en défens* (Lefebvre *et al*., 1987).

et le développement des taillis sous futaie[16] (Bathe, 2023 ; Braunstein, 1990). Les dispositions coutumières médiévales étant désormais considérées comme insuffisantes, le premier code pénal forestier de 1519 souhaite réprimer sévèrement les délits de pâturage en France (Yante, 2019). Au cours des siècles suivants, divers observateurs jugent néanmoins ces réglementations inopérantes. C'est notamment le cas de Clausse de Fleury qui, en 1610, affirme que « la cause principale de la ruine des forêts reste la surabondance des bestiaux qu'on y accueille » (Lefebvre *et al*., 1987) ; un constat similaire est dressé par E. Seymour en Angleterre à la fin du XVI^{e} siècle (Bathe, 2023). La pression de pâturage augmente indéniablement aux Temps modernes en Europe (Morales-Molino *et al*., 2019), les densités d'ongulés domestiques en forêt, dont les chiffres sont difficilement vérifiables, excèdent fréquemment 250 kg/ha et atteignent parfois plus de 500 kg/ha[17] (Rochel, 2015 ; Vera, 2023). Or, le pâturage sert souvent de seul bouc-émissaire de la dégradation des forêts, alors que celle-ci est en réalité due à de multiples facteurs. Par exemple le furetage, logique d'exploitation commerciale de profit à court terme, se généralise malgré sa condamnation par de multiples ordonnances en France (Épaud, 2019) ; de même, la demande en bois croît fortement : bois de feu illustré par l'essor du flottage (Balland, 2023), charbon de bois pour alimenter les forges et proto-industries, et bois d'œuvre pour la marine (Perron, 2021). Au milieu du XVII^{e} siècle, cette crise forestière se traduit notamment par des pénuries en bois d'œuvre pour les marines des empires coloniaux français ou britannique, ce qui stimule des réformes (Lefebvre *et al*., 1987 ; Perron, 2021). En France, les célèbres ordonnances de Colbert de 1661 et 1669 ne parviennent pas vraiment à y remédier (*Ibid*.). Soumises à de multiples pressions, les forêts européennes atteignent leur emprise minimale à la fin des Temps modernes (Kaplan *et al*., 2009). En cohérence avec les Lumières, qui dévalorisent les usages collectifs (Vivier, 2019), les politiques publiques à travers l'Europe tendent à abolir les droits ancestraux des villageois sur les communs avec en premier lieu les droits de panage et de pâturage (ex. les *Inclosure Acts* en Grande-Bretagne ou le régime forestier de 1827 en France). Ce nouveau monde rural stimule l'exode de villageois paupérisés vers les villes industrielles en plein développement et réserve désormais la forêt à quelques usages, production de bois et chasse notamment (Perron, 2021). Bien que le pâturage perdure localement encore quelques décennies à des intensités variables (figure 5) (Mathey, 1900 ; Rochel, 2015), l'exclusion des ongulés domestiques met ainsi un terme aux analogies fonctionnelles qui s'étaient établies en forêt depuis le Néolithique.

LES GRANDS HERBIVORES ET LA « RÉGÉNÉRATION NATURELLE » DES FORÊTS CONTEMPORAINES

> Il en est du pâturage en forêt comme ces institutions qui ont joué pendant longtemps un rôle important dans les sociétés, mais qui ont dû disparaitre devant les conquêtes de l'esprit moderne.
>
> Extrait de Mathey (1900).

La notion de « régénération naturelle » s'est développée en France dès la Révolution avec l'abbé Tessier (1787), qui la définit comme une méthode favorisant le repeuplement par les semences, s'opposant ainsi à la plantation. Elle a conservé un sens quasi inchangé depuis. Elle se cristallise progressivement en une doctrine de gestion visant l'exclusion des herbivores, comme l'illustre Mathey (1900) : celui-ci considère non seulement que le pâturage en forêt est économiquement peu rentable face aux systèmes spécialisés, mais surtout que la fin du pâturage est cruciale pour restaurer la régénération. En prônant cette rupture, Mathey s'inscrit dans la lignée de l'École nationale forestière[18] et de sa devise : « Imiter la nature et hâter son œuvre ». L'éviction volontaire des ongulés domestiques à travers l'Europe a instauré une période prolongée de faibles densités de grands herbivores, qui atteignent leur minimum au début du XX^{e} siècle (Carpio *et al*., 2021). Ce vide biotique, produit par les politiques forestières, a alors servi de norme de référence, conduisant la recherche sur la régénération à se focaliser prioritairement sur les facteurs abiotiques et la compétition pour la lumière (Søndergaard *et al*., 2025). Toutefois, la fin du XX^{e} siècle marque en forêt le retour des ongulés, désormais sauvages, de taille relativement modeste et plutôt brouteurs (figure 2). L'accroissement de ces populations exerce une pression sévère sur la régénération des essences d'objectifs, au point que ces populations sont qualifiées de « surabondantes » (Carpio *et al*., 2021), de « sans précédent » (Côté *et al*., 2004), voire de « biologiquement insupportables par le milieu » (SFFC, 2016). Toutefois, bien que l'augmentation de la densité des ongulés de taille modeste puisse conduire à des assemblages dégradés et une fonctionnalité réduite (Atkinson et al., 2024), la biomasse cumulée des grands herbivores demeure, en moyenne, faible comparativement à la productivité primaire des forêts européennes (Fløjgaard *et al*., 2022). Ce paradoxe interroge la notion même de *naturel* : comme le souligne Vera (2000), les contraintes qui s'opposent à un processus considéré comme « naturel » – ici la régénération – sont qualifiées d'indésirables dès lors qu'elles deviennent incompatibles avec un cahier des charges de

16 "*Coppice-with-standards*" encouragé par le "*Statute of the Preservation of Woods*" de 1544 en Grande-Bretagne (Bathe, 2023).
17 Au début du XVIII^{e} siècle, la forêt d'Orléans (environ 35 000 ha) était potentiellement soumise au parcours de 17 000 bovins, 2 500 chevaux et 32 000 moutons (Plinguet, cité par Rochel, 2015).
18 Depuis sa fondation en 1824 à Nancy, cette institution a porté divers noms avant d'intégrer AgroParisTech en 2007.

gestion[19]. La notion de « régénération spontanée » devrait donc être préférée à celle de « régénération naturelle », cette dernière demeurant principalement employée dans les sciences forestières, alors que d'autres disciplines, bien qu'elles étudient les mêmes problématiques d'interactions entre ongulés et régénération, privilégient la première (annexe 3).

La sylviculture contemporaine s'est développée en privilégiant quelques essences objectifs au détriment de nombreux ligneux qui avaient pu jouer un rôle clé jusque-là. Aujourd'hui, on peine à imaginer que les forêts médiévales regorgeaient de petits arbres à fruits charnus comme le pommier, le poirier ou le néflier sauvages qui étaient auparavant protégés et nourrissaient les ongulés et les hommes. Sans intérêt pour la filière bois, ces ligneux relativement héliophiles sont devenus rares à basse altitude du fait de la gestion forestière, même si d'autres pressions sont à l'œuvre (Schnitzler *et al*., 2014 ; Wagner & Wagner, 2025). Les trois espèces ligneuses citées sont aussi épineuses et adaptées à de fortes pressions de broutage (Churski *et al*., 2024), tout comme des dizaines d'espèces arbustives très peu considérées par les sciences forestières contemporaines, notamment parmi les Rosacées, Fabacées, Rhamnacées, Cupressacées, Éléagnacées et Berbéridacées. Si le rôle facilitateur des épineux sur la régénération est pourtant connu des forestiers du XIX^{e} siècle comme Mathey[20] ou Guinier[21], peu de travaux ont été menés sur ce sujet en Europe, notamment concernant le rôle des genévriers (Hegland *et al*., 2021) ou celui des ronces (Dumas, 2022 ; Laurent, 2016). Avec ce déficit de recherche, il n'est dès lors pas surprenant que la protection des peuplements se résume principalement à des protections individuelles mécaniques, à l'emploi de répulsifs ou de clôtures (SFFC, 2016), y compris dans des contextes où leur impact négatif est documenté (McInturff *et al*., 2020).

Le développement d'approches facilitatrices en foresterie est d'autant plus nécessaire que persiste la conception, chez de nombreux gestionnaires, selon laquelle le contrôle *top-down* exercé par les grands prédateurs limiterait systématiquement les densités de grands herbivores à des niveaux bas. En effet, l'efficacité de ce contrôle diminue en moyenne avec la taille des herbivores : les herbivores de plus d'une tonne sont ainsi largement immunisés contre la prédation à l'âge adulte et sont essentiellement régulés par la ressource (contrôle *bottom-up*) (Svenning *et al*., 2016). De même, la dangerosité des grands herbivores organisés en grands groupes sociaux limite l'efficacité du contrôle *top-down* (*cf.* Beschta *et al*., [2020] pour le cas des bisons à Yellowstone). En Europe orientale où les assemblages faunistiques sont parmi les plus complets à l'échelle européenne, le contrôle *top-down* exercé par les loups et les lynx sur les ongulés sauvages n'empêche pas ces derniers d'atteindre des densités qui seraient jugées excessives par de nombreux gestionnaires forestiers, avec 14,4 ind/km² à Bialowieza (Samojlik & Kuijper, 2013)[22] ou 10,4 ind/km² à Roztocze (Borowski *et al*., 2021). Dans ces conditions, Churski *et al*. (2022, 2024) documentent un filtre sévère des espèces ligneuses capables de régénérer en masse, ce qui est difficilement compatible avec des essences objectifs de haute valeur économique.

PRINCIPALES PERSPECTIVES DE RECHERCHE

L'hypothèse des forêts mosaïques a considérablement gagné en plausibilité cette dernière décennie, ce qui légitime la conservation des sylvo-pâturages non seulement comme des paysages culturels (Plieninger *et al*., 2015), mais aussi comme les héritiers d'une longue histoire évolutive longtemps méconnue (Søndergaard *et al*., 2025). Toutefois, ce constat ne doit pas conduire à nier l'existence des forêts hautes, dont la présence est notamment attestée dans diverses régions montagneuses et continentales durant l'Éémien (Pearce *et al*., 2023). L'enjeu pour la paléoécologie réside désormais dans l'identification des conditions favorisant l'un ou l'autre de ces états, tout en démêlant le rôle des perturbations abiotiques (incendies, tempêtes, inondations), biotiques (grands herbivores, maladies) et anthropiques (préhumains y compris) (Birks, 2019 ; Gaudzinski-Windheuser *et al*., 2023 ; Pearce *et al*., 2024 ; Svenning *et al*., 2024). Le rôle des petits herbivores – qui sont susceptibles d'avoir un impact substantiel sur la végétation actuelle (Bakker *et al*., 2004) – demeure un angle mort de la paléoécologie. Pour l'écologie historique, cibler des zones d'études plus restreintes permettrait d'affiner notre compréhension de la dynamique forestière au cours du temps, ce qui implique une nécessaire clarification des changements sémantiques dans les sources écrites depuis l'Antiquité (Szabó, 2009).

Dans l'étude des écosystèmes actuels, la fragmentation des approches – opposant la biologie de la conservation appliquée aux paisseurs domestiques en sylvo-pâturages et les sciences forestières dédiées aux ongulés sauvages en forêts de production – nécessite un décloisonnement

19 En France, *cf.* « équilibre sylvo-cynégétique » au sens du dernier alinéa de l'article L. 425-4 du Code de l'environnement .
20 Dans Mathey (1900), « Les genévriers et les buis ont presque toujours pour berceau et pour abri, dans le jeune âge, un brin ou une cépée d'épine noire ; mais celle-ci disparaît à son tour quand elle a rempli son rôle de protection […] » ; « En conservant quelques chênes robustes, préalablement garnis d'un manchon d'épines, au milieu des herbages […] ».
21 Dans Guinier (1897), « L'épine est le berceau du chêne ».
22 Détail des densités spécifiques en 2008 : cerf élaphe 6 ind/km² ; sanglier 5,4 ind/km² ; chevreuil 2,4 ind/km² ; bison d'Europe 0,5 ind/km² ; élan 0,08 ind/km².

disciplinaire pour une meilleure compréhension de ces systèmes (Öllerer *et al*., 2019). Pour la restauration écologique, l'enjeu consiste à définir des actions pertinentes de ré-ensauvagement des forêts gérées, capables de restaurer les processus naturels tout en prenant en compte les contraintes et forçages anthropiques (Wang *et al*., 2025). Pour les sciences forestières, les inventaires forestiers permettraient de tester à large échelle le rôle de la facilitation en s'appuyant sur les traits de défense des plantes et les séries temporelles de populations d'ongulés sauvages. Enfin, l'intégration de ces traits de défense dans une perspective plus large en écologie des communautés végétales permettra de mieux comprendre l'héritage de la mégafaune herbivore disparue en Europe (Søndergaard *et al*., 2025), comme montré de manière spectaculaire en Amérique du Sud (Dantas & Pausas, 2022) ou en Afrique (Charles-Dominique *et al*., 2016 ; Hempson *et al*., 2015). ■

Remerciements

Je remercie David Gasparotto pour son aide concernant l'obtention de références bibliographiques. Je remercie également Xavier Rochel pour son aimable relecture et les deux évaluateurs anonymes dont les commentaires ont contribué à améliorer significativement ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

Alexander, K. N. A. (2023). Tree abundance, density and age structure : The key factors that determine species richness in saproxylic invertebrates. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests: Ecology, history and management* (1re éd., p. 145-162). Pelagic Publishing. https://doi.org/10.53061/YTZU1517

Atkinson, J., Gallagher, R., Czyżewski, S., Kerr, M., Trepel, J., Buitenwerf, R., & Svenning, J. (2024). Integrating functional traits into trophic rewilding science. *Journal of Ecology*, 1365-2745.14307. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14307

Bagella, S., Filigheddu, R., Benesperi, R., Giordani, P., Minuto, L., Viciani, D., Caria, M. C., Pisanu, S., & Casazza, G. (2019). Thorn, spine and prickle patterns in the Italian flora. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, *153*(1), 118-133. https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1474961

Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W. M., Sandom, C. J., Asner, G. P., & Svenning, J.-C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(4), Art. 4. https://doi.org/10.1073/pnas.1502545112

Bakker, E. S., Olff, H., Vandenberghe, C., De Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J. M., & Vera, F. W. M. (2004). Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, *41*(3), 571-582. https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00908.x

Balland, V. (2023). Les paysages forestiers de l'approvisionnement parisien : Les conséquences environnementales du flottage dans le Haut-Morvan montagnard (XIVe-XVIIIe siècle). In N. Jacob-Rousseau, F. Jarrige, & D. Langoureau (Éds.), *Le flottage du bois en Europe. Techniques, sociétés et environnements* Dijon : EUD. (pp. 235-255).

Balland, V., Chevassu., V., & Jouffroy-Bapicot, I. (2019). Des faînes, des glands et des chataîgnes : L'exploitation de la forêt morvandelle. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 331-347). Les Belles Lettres.

Ballu, J.-M., & Morin, G.-A. (2019). *Histoire des forêts françaises : De la Gaule chevelue à nos jours*. CNPF-IDF.

Balouzat-Loubet, C. (2019). Brûler pour produire. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 190-200). Les Belles Lettres.

Barnosky, A. D. (2008). Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(1), 11543-11548.

Bartnik, A. (2023). Feeding pigs in ancient Rome. *Zeszyty Wiejskie*, *29*, 139-153. https://doi.org/10.18778/1506-6541.29.07

Bathe, G. (2023). Ancient rights in ancient forests. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (p. 72-90). Pelagic publishing.

Beck, C., & Guizard, F. (2019). La forêt ressources. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 107-120). Les Belles Lettres.

Bendrey, R. (2012). From wild horses to domestic horses : A European perspective. *World Archaeology*, *44*(1), 135-157. https://doi.org/10.1080/00438243.2012.647571

Beschta, R. L., Ripple, W. J., Kauffman, J. B., & Painter, L. E. (2020). Bison limit ecosystem recovery in northern Yellowstone. *Food Webs*, *23*, e00142. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00142

Birks, H. J. B. (2005). Mind the gap : How open were European primeval forests? *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(4), Art. 4. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.001

Birks, H. J. B. (2019). Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology & Diversity*, *12*(3-4), Art. 3-4. https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831

Borowski, Z., Gil, W., Bartoń, K., Zajączkowski, G., Łukaszewicz, J., Tittenbrun, A., & Radliński, B. (2021). Density-related effect of red deer browsing on palatable and unpalatable tree species and forest regeneration dynamics. *Forest Ecology and Management*, *496*, 119442. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119442

Braunstein, P. (1990). Forêts d'Europe au Moyen-Âge. *Les Cahiers du Centre de recherches historiques*, (6). https://doi.org/10.4000/ccrh.2859

Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2021). Wild ungulate overabundance in Europe : Contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, *51*(1), 95-108. https://doi.org/10.1111/mam.12221

Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., Bezeng, B. S., Daru, B. H., Kabongo, R. M., Maurin, O., Muasya, A. M., van der Bank, M., & Bond, W. J. (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(38). https://doi.org/10.1073/pnas.1607493113

Churski, M., Charles-Dominique, T., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., & Cromsigt, J. P. G. M. (2022). Herbivore-induced branching increases sapling survival in temperate forest canopy gaps. *Journal of Ecology*, *110*(6), 1390-1402. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13880

Churski, M., Kuijper, D. P. J., Semmelmayer, K., Bond, W. J., Cromsigt, J. P. G. M., Wang, Y., & Charles-Dominique, T. (2024). Tree growth-forms reveal dominant browsers shaping the vegetation. *Functional Ecology*, *38*(9), 2027-2040. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14623

Columeau, P. (1991). *L'animal pour l'homme. 1 : Le monde rural*. CNRS - Univeristé de Provence - UA 284.

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

Czyżewski, S., & Svenning, J.-C. (2025). Temperate forest plants are associated with heterogeneous semi-open canopy conditions shaped by large herbivores. *Nature Plants*, *11*(5), 985-1000. https://doi.org/10.1038/s41477-025-01981-3

Dantas, V. L., & Pausas, J. G. (2022). The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes. *Nature Communications*, *13*(1), Art. 1. https://doi.org/10.1038/s41467-021-27749-9

Davoli, M., Monsarrat, S., Pedersen, R. Ø., Scussolini, P., Karger, D. N., Normand, S., & Svenning, J. (2024). Megafauna diversity and functional declines in Europe from the Last Interglacial to the present. *Global Ecology and Biogeography*, *33*(1), 34-47. https://doi.org/10.1111/geb.13778

Dumas, N. (2022). *La végétation concurrente de la régénération forestière : Évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France* [Doctoral dissertation].

Épaud, F. (2019). Les forêts et le bois d'œuvre dans le Bassin parisien. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 142-153). Les Belles Lettres.

Feiss, T., Robin, V., Aran, D., Levillain, J., Paul, T., & Dupouey, J.-L. (2024). Are western European oak forests man-made constructs? The pedoanthracological perspective. *Forest Ecology and Management*, *552*, 121588. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121588

Fløjgaard, C., Pedersen, P. B. M., Sandom, C. J., Svenning, J., & Ejrnæs, R. (2022). Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, *59*(1), 18-24. https://doi.org/10.1111/1365-2664.14047

Frémondeau, D., Horard-Herbin, M.-P., Buchsenschutz, O., Ughetto-Monfrin, J., & Balasse, M. (2015). Standardized pork production at the Celtic village of Levroux Les Arènes (France, 2nd c. BC) : Evidence from kill-off patterns and birth seasonality inferred from enamel δ 18 O analysis. *Journal of Archaeological Science: Reports*, *2*, 215-226. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2015.02.006

García-Teba, J. P., & Verdú, J. R. (2026). Grazing, landscape structure and management over climate change : Key predictors of Dung beetle diversity in mediterranean rangelands. *Biodiversity and Conservation*, *35*(1), 15. https://doi.org/10.1007/s10531-025-03215-6

Gaudzinski-Windheuser, S., Kindler, L., MacDonald, K., & Roebroeks, W. (2023). Hunting and processing of straight-tusked elephants 125.000 years ago : Implications for Neanderthal behavior. *Science Advances*, *9*(5), eadd8186. https://doi.org/10.1126/sciadv.add8186

González-Varo, J. P. (2024). Avian seed dispersal out of the forests : A view through the lens of Pleistocene landscapes. *Journal of Ecology*, *00*, 1-8. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14457

Guinier, E. (1897). Couvert, ombrage, abri. *Revue des Eaux et Forêts*, *36*, 193-230.

Halstead, P. (2024). Zooarchaeological evidence for livestock management in (earlier) Neolithic Europe : Outstanding questions and some limitations of current approaches. *Quaternary International*, *683-684*, 42-50. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2023.09.013

Hamilton, J., Hedges, R. E. M., & Robinson, M. (2009). Rooting for pigfruit : Pig feeding in Neolithic and Iron Age Britain compared. *Antiquity*, *83*(322), 998-1011. https://doi.org/10.1017/S0003598X00099300

Haneca, K., Van acker, J., & Beeckman, H. (2005). Growth trends reveal the forest structure during Roman and Medieval times in Western Europe : A comparison between archaeological and actual oak ring series (*Quercus robur* and *Quercus petraea*). *Annals of Forest Science*, *62*(8), 797-805. https://doi.org/10.1051/forest:2005085

Hegland, S. J., Rydgren, K., Lilleeng, M. S., Moe, S. R., & Gillespie, M. A. K. (2021). Junipers enable heavily browsed rowan saplings to escape ungulates in boreal forest. *Forest Ecology and Management*, *500*, 119651. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119651

Hempson, G. P., Archibald, S., & Bond, W. J. (2015). A continent-wide assessment of the form and intensity of large mammal herbivory in Africa. *Science*, *350*(6264), 1056-1061. https://doi.org/10.1126/science.aac7978

Hooke, D. (2023). Woods and trees in England's Anglo-Saxon countryside. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (p. 368-387). Pelagic Publishing. https://doi.org/10.53061/HAIP6548

Jones, M. (2013). Woods, trees and animals. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 24-34). Routledge.

Jones, M. (2023). Walls, woodbanks and woodwards : The protection of coppice woods from trespassers, thieves and grazing animals. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham

(Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (p. 400-413). Pelagic publishing.

Jørgensen, D., & Quelch, P. (2014). The origins and history of medieval wood-pastures. In T. Hartel & T. Plieninger (Éds.), *European wood-pastures in transition : A social-ecological approach* (p. 55-69). Routledge.

Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, *28*(27-28), 3016-3034. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028

Keyser, R. (2009). The transformation of traditional woodland management : Commercial sylviculture in medieval Champagne. *French Historical Studies*, *32*(3), 353-384. https://doi.org/10.1215/00161071-2009-002

Kurtén, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson.

Laurent, L. (2016). *Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières : Vers une prise en compte des interactions écologiques multiples* [Doctoral dissertation]. Université d'Orléans.

Lefebvre, R., Bourgenot, L., Grand-Mesnil, M.-N., & Badré, L. (1987). *Les eaux et forêts du 12e au 20e siècle*. Paris, Editions du CNRS.

Lloyd, S.-B. (1912). *Varro on farming*. G. Bell and sons, LTD.

Lormant, F. (2019). Gestion et conservation : Des forêts lorraines aux ordonnances royales. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 215-223). Les Belles Lettres.

Mathey, A. (1900). *Le pâturage en forêt*. Imprimerie et lithographie de P. Jacquin.

McInturff, A., Xu, W., Wilkinson, C. E., Dejid, N., & Brashares, J. S. (2020). Fence ecology : Frameworks for understanding the ecological effects of fences. *BioScience*, *70*, 971-985. https://doi.org/10.1093/biosci/biaa103

Méniel, P. (1984). Contribution à l'histoire de l'élevage en Picardie. Du néolithique à la fin de l'Âge du Fer. *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, *3*(1), 1-56. https://doi.org/10.3406/pica.1984.3126

Mitchell, F. J. G. (2005). How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, *93*(1), Art. 1. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00964.x

Morales-Molino, C., Tinner, W., Perea, R., Carrión, J. S., Colombaroli, D., Valbuena-Carabaña, M., Zafra, E., & Gil, L. (2019). Unprecedented herbivory threatens rear-edge populations of *Betula* in southwestern Eurasia. *Ecology*, *100*(11), e02833. https://doi.org/10.1002/ecy.2833

Newton, A. C., Cantarello, E., Lovegrove, A., Appiah, D., & Perrela, L. (2013). The influence of grazing animals on tree regeneration and woodland dynamics in the New Forest, England. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 163-179). Routledge.

Nielsen, A. B. (2023). Using pollen data and models to assess landscape structure and the role of grazers in pre-agricultural Denmark. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (p. 311-319). Pelagic publishing.

Olff, H., Vera, F. W. M., Bokdam, J., Bakker, E. S., Gleichman, J. M., de Maeyer, K., & Smit, R. (1999). Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*, *1*(2), 127-137. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00236.x

Öllerer, K., Varga, A., Kirby, K., Demeter, L., Biró, M., Bölöni, J., & Molnár, Z. (2019). Beyond the obvious impact of domestic livestock grazing on temperate forest vegetation – A global review. *Biological Conservation*, *237*, 209-219. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.007

Pearce, E. A., Davison, C. W., Mazier, F., Normand, S., Fyfe, R., Serge, M., Scussolini, P., & Svenning, J. (2025). Drivers of vegetation structure differ between proposed natural reference conditions for temperate europe. *Global Ecology and Biogeography*, *34*(3), e70020. https://doi.org/10.1111/geb.70020

Pearce, E. A., Mazier, F., Davison, C. W., Baines, O., Czyżewski, S., Fyfe, R., Bińka, K., Boreham, S., de Beaulieu, J.-L., Gao, C., Granoszewski, W., Hrynowiecka, A., Malkiewicz, M., Mighall, T., Noryśkiewicz, B., Pidek, I. A., Strahl, J., Winter, H., & Svenning, J.-C. (2025). Beyond the closed-forest paradigm : Cross-scale vegetation structure in temperate Europe before the late-Quaternary megafauna extinctions. *Earth History and Biodiversity*, 100022. https://doi.org/10.1016/j.hisbio.2025.100022

Pearce, E. A., Mazier, F., Fyfe, R., Davison, C. W., Normand, S., Serge, M., Scussolini, P., & Svenning, J. (2024). Higher abundance of disturbance-favoured trees and shrubs in European temperate woodlands prior to the late-Quaternary extinction of megafauna. *Journal of Ecology*, 1365-2745.14422. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14422

Pearce, E. A., Mazier, F., Normand, S., Fyfe, R., Andrieu, V., Bakels, C., Balwierz, Z., Bińka, K., Boreham, S., Borisova, O. K., Brostrom, A., de Beaulieu, J.-L., Gao, C., González-Sampériz, P., Granoszewski, W., Hrynowiecka, A., Kołaczek, P., Kuneš, P., Magri, D., … Svenning, J.-C. (2023). Substantial light woodland and open vegetation characterized the temperate forest biome before *Homo sapiens*. *Science Advances*, *9*(45), eadi9135. https://doi.org/10.1126/sciadv.adi9135

Perron, D. (2021). *La forêt française : Une histoire politique*. Éditions de l'Aube.

Plieninger, T., Hartel, T., Martín-López, B., Beaufoy, G., Bergmeier, E., Kirby, K., Montero, M. J., Moreno, G., Oteros-Rozas, E., & Van Uytvanck, J. (2015). Wood-pastures of Europe : Geographic coverage, social–ecological values, conservation management, and policy implications. *Biological Conservation*, *190*, 70-79. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.014

Rackham, O. (2013). Woodland and wood-pasture. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 11-22). Routledge.

Rackham, O. (2023). Archaeology of trees, woodland and wood-pasture. In A. H. Çolak, S. Kirca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (p. 31-71). Pelagic Publishing. https://doi.org/10.53061/QRSC1119

Robin, V. (2022). Les trajectoires paléoécologiques comme cadre d'identification des références écosystémiques. *Revue forestière française*, *73*(2-3), 211-225. https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5469

Rochel, X. (2015). La fin des vides en forêt : Essais de cartographie historique. *Revue Forestière Française*, *67*(6), 539-556. https://doi.org/10.4267/2042/60722

Samojlik, T., & Kuijper, D. (2013). Grazed wood-pasture versus browsed high forest. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 143-162).

Sandom, C. J., Ejrnæs, R., Hansen, M. D. D., & Svenning, J.-C. (2014). High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(11), 4162-4167. https://doi.org/10.1073/pnas.1311014111

Schiferl, J., Kingston, M., Åkesson, C. M., Valencia, B. G., Rozas-Davila, A., McGee, D., Woods, A., Chen, C. Y., Hatfield, R. G., Rodbell, D. T., Abbott, M. B., & Bush, M. B. (2023). A neotropical perspective on the uniqueness of the Holocene among interglacials. *Nature Communications*, *14*(1), 7404. https://doi.org/10.1038/s41467-023-43231-0

Schnitzler, A., Arnold, C., Cornille, A., Bachmann, O., & Schnitzler, C. (2014). Wild European Apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) Population Dynamics : Insight from Genetics and Ecology in the Rhine Valley. Priorities for a Future Conservation Programme. *PLoS ONE*, *9*(5), e96596. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096596

Scott, S. P. (1932). *The Civil Law: III*.

SFFC (Éd.). (2016). *Vade-mecum du forestier* (14e éd). Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est.

Smit, C., & Ruifrok, J. L. (2011). From protégé to nurse plant : Establishment of thorny shrubs in grazed temperate woodlands: Establishment of thorny nurse shrubs. *Journal of Vegetation Science*, *22*(3), 377-386. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01264.x

Søndergaard, S. A., Fløjgaard, C., Ejrnæs, R., & Svenning, J.-C. (2025). Shifting baselines and the forgotten giants : Integrating megafauna into plant community ecology. *Oikos*, e11134. https://doi.org/10.1111/oik.11134

Strabon. (60?-20? av. J.-C). *Géographie de Strabon. Traduction nouvelle par Amédée Tardieu: IV*.

Svenning, J.-C., Lemoine, R. T., Bergman, J., Buitenwerf, R., Le Roux, E., Lundgren, E., Mungi, N., & Pedersen, R. Ø. (2024). The late-Quaternary megafauna extinctions : Patterns, causes, ecological consequences, and implications for ecosystem management in the Anthropocene. *Cambridge Prisms: Extinction*, 1-68. https://doi.org/10.1017/ext.2024.4

Svenning, J.-C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W., & Vera, F. W. M. (2016). Science for a wilder Anthropocene : Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(4), 898-906. https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112

Szabó, P. (2009). Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages : Can there be a connection? *Forest Ecology and Management*, *257*(12), 2327-2330. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.035

Szabó, P. (2013). Rethinking pannage—Historical interactions between oak and swine. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 51-61). Routledge.

Tessier, A.-H. (1787). *Encyclopédie méthodique. Agriculture. T. 7, Dictionnaire de la culture des arbres et de l'aménagement des forêts*. https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k566421

Turckheim, B. de, & Bruciamacchie, M. (2005). *La futaie irrégulière : Théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature*. Édisud.

Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*. CABI Pub.

Vera, F. W. M. (2023). The wood-pasture : For food, wood and biodiversity. In A. H. Çolak, S. Kırca, & I. D. Rotherham (Éds.), *Ancient woods, trees and forests : Ecology, history and management* (1re éd., p. 235-272). Turkish Academy of Science. https://doi.org/10.53478/TUBA.2020.048

Vislobokova, I. A., Lopatin, A. V., Tarasenko, K. K., & Ziegler, R. (2021). An unexpected record of an extinct water buffalo *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927) in the Last Glacial in Europe and its implication for dispersal pattern of this species. *Quaternary International*, *574*, 127-136. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.12.020

Vivier, N. (2019). La gestion en commun, au gré des idéologies. *Paysans & société*, *N° 378*(6), 44-50. https://doi.org/10.3917/pes.378.0044

Wagner, I., & Wagner, S. (2025). Identity of *Pyrus pyraster* (L.) Burgsdorf, 1787 and implications for conservation and silviculture. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *98*(4), 564-577. https://doi.org/10.1093/forestry/cpae059

Wang, L., Wei, F., Tagesson, T., Fang, Z., & Svenning, J.-C. (2025). Transforming forest management through rewilding : Enhancing biodiversity, resilience, and biosphere sustainability under global change. *One Earth*, *8*(3), 15. https://doi.org/10.1016/j.oneear.2025.101195

Yalden, D. (2013). The post-glacial history of grazing animals in Europe. In I. D. Rotherham (Éd.), *Trees, Forested Landscapes and Grazing Animals* (p. 62-69). Routledge.

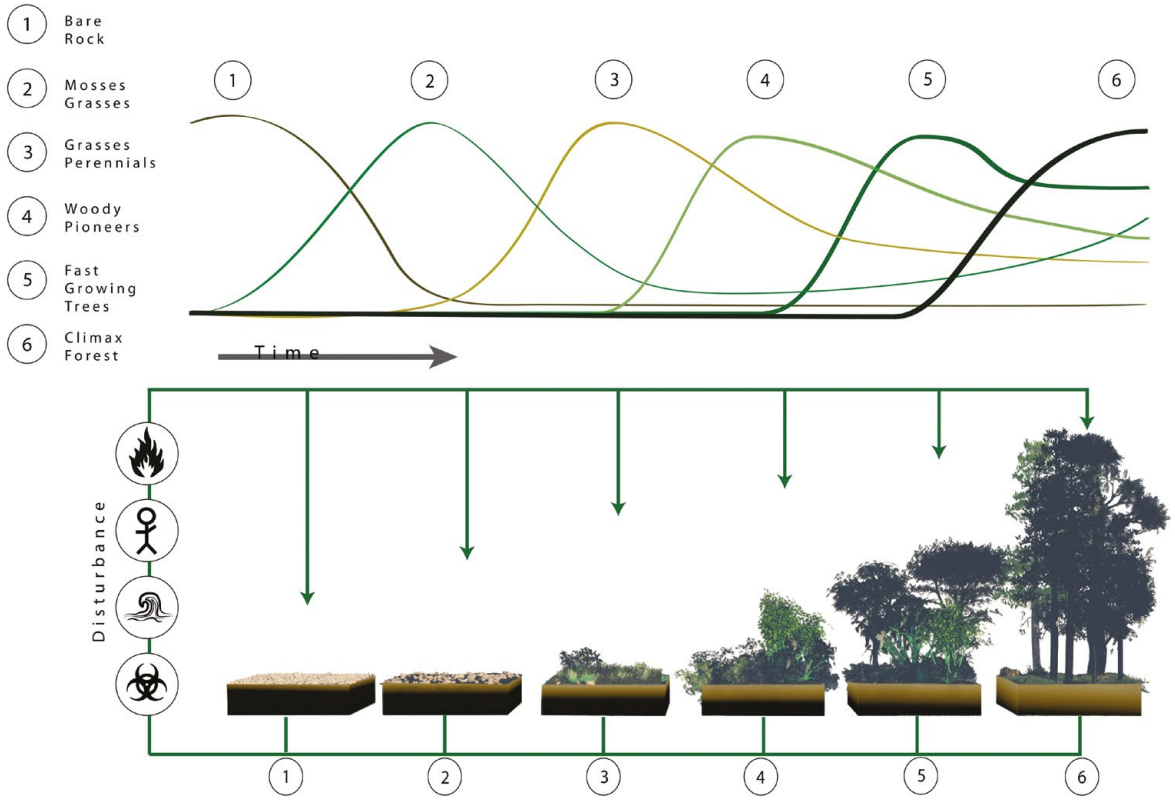
Yante, J.-M. (2019). Des chartes de franchises aux ordonnances forestières : Droits et obligations des communautés. In S. Bépoix & H. Richard (Éds.), *La forêt au Moyen Âge* (p. 207-214). Les Belles Lettres.

Annexe 1 | Représentation classique de la succession écologique des écosystèmes terrestres en Europe tempérée

Succession écologique des écosystèmes terrestres en six stades : 1/ Sol nu ; 2/ Mousses et graminées ; 3/ Graminées et vivaces ; 4/ Ligneux pionniers ; 5/ Arbres à croissance rapide ; 6/ Forêt haute à couvert continu.

La succession est présentée en six stades depuis le sol nu jusqu'à l'état de forêt haute à couvert continu. Les perturbations (*disturbance*) susceptibles d'avoir avec un impact significatif sur cette trajectoire sont, de haut en bas, les incendies, la gestion humaine, les tempêtes/inondations et les maladies ; les grands herbivores ne sont pas mentionnés ici.

Source : LucasMartinFrey – Own work, CC BY 3.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=13274746



Annexe 2 | Tableau des masses corporelles des grands herbivores présentés en figure 2

Les masses corporelles des adultes sont toutes extraites de Davoli *et al*. (2024), à l'exception de celle du Buffle d'eau d'Europe estimée proche – d'après Kurtén (1968) – de celle de *Bubalus arnee* issue d'Aryal *et al*. (2011). Pour trois genres comptant plusieurs espèces durant l'Éémien, les valeurs retenues sont celles de l'espèce la plus courante dans le registre fossile, avec le nom vernaculaire en accord.

Espèce	Nom vernaculaire	Masse (kg)	Remarque
Palaeoloxodon antiquus	Éléphant à défenses droites	13 000	
Stephanorhinus kirchbergensis	Rhinocéros de Merck	3 630,9	
Stephanorhinus hemitoechus	Rhinocéros à nez étroit	2 943,2	
Hippopotamus amphibius	Hippopotame	1 417,5	
Bubalus murrensis	Buffle d'eau d'Europe	1 000	Apparenté à *B. arnee*
Bos primigenius	Aurochs	900	
Megaloceros giganteus	Cerf géant	699,8	
Bison spp	Bison d'Europe	500	3 spp dans le genre
Ursus spelaeus	Ours des cavernes	390,4	
Alces alces	Élan	357	
Equus hemionus hydruntinus	Âne européen	227,1	
Equus ferus	Tarpan	200	
Cervus spp	Cerf élaphe	131,2	2 spp dans le genre
Sus scrofa	Sanglier	101,1	
Dama dama	Daim	56,2	
Capreolus capreolus	Chevreuil	22,5	
Castor fiber	Castor d'Europe	19	
Hystrix spp	Porc-épic à crête	12,4	3 spp dans le genre
Macaca sylvanus	Macaque de Barbarie	12,2	Introduit à Gibraltar

Références

Aryal, A., Shrestha, T. K., Ram, A., Frey, W., Groves, C., Hemmer, H., Dhakal, M., Koirala, R. K., Heinen, J., & Raubenheimer, D. (2011). Call to conserve the wild water buffalo (*Bubalus arnee*) in Nepal. *International Journal of Conservation Science*, *2*(4), 261-268.

Davoli, M., Monsarrat, S., Pedersen, R. Ø., Scussolini, P., Karger, D. N., Normand, S., & Svenning, J. (2024). Megafauna diversity and functional declines in Europe from the Last Interglacial to the present. *Global Ecology and Biogeography*, *33*(1), 34-47. https://doi.org/10.1111/geb.13778

Kurtén, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson.

Annexe 3 l Emploi de la notion de « régénération naturelle » dans les disciplines étudiant le rôle des grands herbivores dans la régénération des forêts

Les deux requêtes réalisées dans le *Web of Science* (WoS) sont composées d'un tronc commun (*query* ci-dessous) relatif à l'étude de la forêt et des grands herbivores, *i.e. (forest* OR wood*) AND (ungulat* OR graz* OR brows* OR herbiv*)*, et :

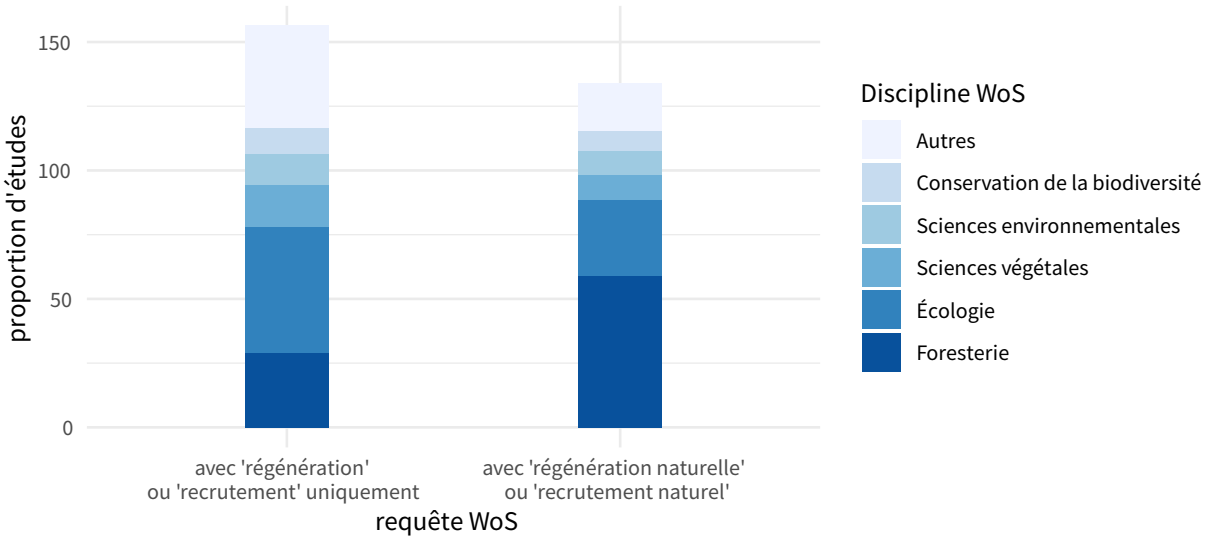
• la première contient « régénération » ou « recrutement » et exclut « régénération naturelle » et « recrutement naturel », *i.e. query AND («regenerat*» OR «recruit*») NOT «natur* regenerat*» NOT «natur* recruit*»* ;

• la seconde contient « régénération naturelle » ou « recrutement naturel », *i.e. query AND («natur* regenerat*» OR «natur* recruit*»)*.

La figure ci-après montre que les articles utilisant la notion de « régénération naturelle » sont d'abord publiés dans des revues de foresterie (59 %), tandis que les articles étudiant la régénération ou le recrutement sans mentionner l'adjectif « naturel » sont d'abord publiés dans des revues d'écologie (49,1 %).

Figure présentant les proportions relatives parmi les disciplines de WoS pour les deux requêtes.

Les proportions sont calculées sur un total de 4 294 et 646 études pour les première et seconde requêtes réalisées le 25/02/2025. Le cumul des proportions dépasse les 100 % car de nombreux articles se voient attribués plusieurs disciplines. Les disciplines de WoS ont été limitées aux cinq plus importantes pour clarifier la figure.







ARBRES ET ARBUSTES DES FORÊTS TEMPÉRÉES

Reconnaissance et écologie

2 tomes

François Lebourgeois

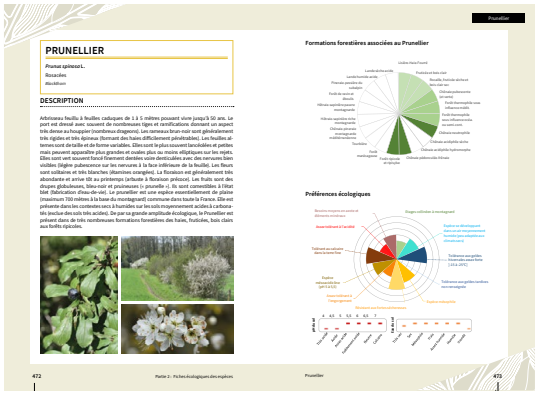
2025
236 + 566 pages
ISBN 978-2-493139-07-8

45 € TTC les deux tomes

L'ouvrage

Cet ouvrage est destiné au grand public, aux gestionnaires, écologues, étudiants, enseignants ou chercheurs désirant parfaire leurs connaissances en reconnaissance et en écologie des principales espèces arborées et arbustives forestières des contextes tempérés. Dans le tome 1, la partie 1 présente différentes clés de reconnaissance des espèces. La première décrit les écorces de 59 espèces, la deuxième les bourgeons de 80 espèces feuillues et la troisième les feuilles de 215 espèces (135 feuillus et 80 résineux). Au total, 236 espèces sont décrites. La partie 2 donne les principes fondamentaux pour décrire les différentes composantes environnementales dans lesquelles les espèces poussent (climat, relief, sol, flore).

Dans le tome 2, la partie 1 présente les quatre « grands » contextes de sols et leurs contraintes (sols à nappe permanente, sols à nappe temporaire, sols issus de roches carbonatées et sols acides) et synthétise le comportement des espèces forestières majeures dans ces contextes. La partie 2 regroupe un total de 126 fiches « espèces » ou groupe d'espèces rappelant leurs critères de reconnaissance et résumant leurs exigences écologiques vis-à-vis du climat et du sol et les formations forestières principales dans lesquelles elles se trouvent.



L'auteur

Docteur en écologie et professeur de l'enseignement supérieur agricole à AgroParisTech campus de Nancy, il enseigne l'écologie forestière et plus particulièrement la dendrologie et l'écologie des espèces aux étudiants suivant la formation des ingénieurs forestiers et en gestion des milieux naturels. Concernant la recherche, il consacre ses travaux à l'étude des effets du climat et des changements climatiques sur la croissance des arbres et sur la phénologie foliaire. Il aborde également la problématique de l'adaptation de la gestion forestière pour réduire les contraintes environnementales sur la croissance des peuplements forestiers.

Ouvrages édités et diffusés par : **AgroParisTech - Service éditions**
14 rue Girardet - CS 14216 - F-54042 NANCY Cedex

Renseignements et commandes auprès de Laurence Genevois-Corgiolu
Tél. : 03 83 39 68 23. Mél. : laurence.genevois@agroparistech.fr