



Université
de Montpellier



L'Office Français
de la Biodiversité



Fédération Départementale
des Chasseurs du Jura



L'Institut Agro
Montpellier

Rapport de stage

Diplôme de Master 2
Mention Biodiversité — Écologie — Évolution
Parcours DARWIN : Biologie Évolutive & Écologie

2022

**Effets de la prédation (naturelle par le Lynx boréal
et anthropique par la chasse) sur l'utilisation de
l'espace par les chamois et conséquences sur les
cascades trophiques**

Clarisse GOUDET

Laboratoire d'accueil : Office Français de la Biodiversité
Équipe : Recherche et appuie scientifique

Sous la direction de
Sonia SAID, Clément CALENGE, Jean-Baptiste FANJUL

Soutenu les 09 et 10 juin 2022.

Membres du jury signataires du PV d'examen :

Emmanuel
DOUZERY

Président

Vincent
RANWEZ

*Représentant L'Institut
Agro*

Emmanuelle
JOUSSELIN

*Directrice
des Études*

Thomas
LENORMAND

*Directeur
des Études*

Cyrille
VIOLE

*Directeur
des Études*

Remerciements :

Tout d'abord, je souhaite remercier Sonia Saïd, Clément Calenge et Jean-Baptiste Fanjul pour m'avoir accompagnée, conseillée et tant appris durant le stage.

Merci à l'équipe pédagogique du Master 2 Biologie Ecologie et Evolution, parcours « Darwin » de m'avoir donnée l'opportunité de réaliser ce stage.

Je souhaite également remercier toutes les personnes qui nous ont aidés pour mesurer la présence du lynx sur le site d'étude malgré toutes les difficultés rencontrées : Maëlis Kervellec, Sarah Bauduin, Christophe Duchamp, Nolwen Drouet-Hoguet et Oliver Gimenez.

Mes remerciements vont par ailleurs à toutes les personnes que j'ai pu côtoyer lors de ce stage à Birieux, qui m'ont apporté beaucoup de soutien et de gentillesse, notamment Alycia et Robin, et à tous les bénévoles qui ont participé aux sessions de captures des chevreuils et des chamois malgré le froid et la neige.

Enfin, je souhaite rendre hommage à mon père, grand amoureux de la nature, qui m'a toujours soutenu et qui aurait adoré m'aider et discuter du sujet du stage.



Résumé :

L'augmentation des herbivores et le retour des grands carnivores au cours des dernières décennies en Europe, dans les milieux très anthropisés, ont impacté les cascades trophiques des écosystèmes (Appolino *et al.* 2010; Chapron *et al.* 2014). Les prédatons anthropique et naturelle vont impacter les réseaux trophiques par des effets létaux et non létaux qui peuvent avoir de fortes conséquences sur les herbivores mais également sur la végétation (Kuijper *et al.* 2014). Cependant, du fait de la difficulté et du coût à étudier ces grands systèmes, les effets non létaux sur les cascades trophiques dans les systèmes de la faune terrestre sont peu connus (Brice, Larsen, MacNulty 2022). Afin de comprendre comment ces cascades trophiques fonctionnent nous avons étudié l'utilisation de l'habitat par les chamois (*Rupicapra rupicapra*), suivis par collier GPS, en réponse aux chasseurs et au lynx boréal (*Lynx lynx*) dans une zone du Jura (France), ainsi que les conséquences de ces réponses sur la végétation. Une analyse multivariée a permis de montrer une recherche de zones peu chassées et éloignées des routes par les chamois en plus de la recherche bien connue pour les zones pentues par cette espèce. Nous avons également essayé d'identifier les zones de présence du lynx à l'aide de données collectées par pièges photographiques, en utilisant une analyse en composantes principales et plusieurs modèles d'occupation du lynx. Enfin, pour comprendre l'impact sur la végétation, nous avons ajusté un modèle mettant en relation la sélection de l'habitat en réponse à la chasse et la consommation de la végétation par les chamois dans le cœur et la périphérie de leur domaines vitaux. Nos résultats suggèrent que les animaux évitant le plus les zones chassées consomment la végétation uniformément dans leur domaine vital, contrairement aux animaux qui modifient le moins leur sélection de l'habitat en réponse à cette perturbation, et qui vont concentrer leur consommation dans le cœur du domaine vital.

Mots clés: Cascade trophique, chasse, *Lynx lynx*, *Rupicapra rupicapra*, végétation

Abstract :

The increase in herbivores and the return of large carnivores over the last decades in Europe, in highly anthropised environments, have impacted the trophic cascades of ecosystems (Appolino *et al.* 2010; Chapron *et al.* 2014). Anthropogenic and natural predation will impact food webs through lethal and non-lethal effects that can have strong consequences on herbivores but also on vegetation (Kuijper *et al.* 2014). However, due to the difficulty and cost of studying these large systems, little is known about non lethal effects on trophic cascades in terrestrial faunal systems (Brice, Larsen, MacNulty 2022). In order to understand how these trophic cascades function we studied the habitat use of GPS collared chamois (*Rupicapra rupicapra*) in response to hunters and lynx (*Lynx lynx*) in an area of the Jura (France), and the consequences of these responses on vegetation. A multivariate analysis showed a search for areas with little hunting and far from roads by chamois in addition to the well-known search for steep areas by this species. We also tried to identify areas of lynx presence using data collected by camera traps, using principal component analysis and several models of lynx occupancy. Finally, to understand the impact on vegetation, we fitted a model relating habitat selection in response to hunting to vegetation consumption by chamois in the core and periphery of their home ranges. Our results suggest that animals that most avoid hunted areas consume vegetation uniformly across their home range, in contrast to animals that least modify their habitat selection in response to this disturbance, and which will concentrate their consumption in the core of the home range.

Key words: Trophic cascade, hunting, *Lynx lynx*, *Rupicapra rupicapra*, vegetation

Table des matières

1. INTRODUCTION.....	4
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	7
2.1. Matériels.....	7
2.1.1. Aire d'étude.....	7
2.1.2. Modèle biologique.....	7
2.1.3. Évaluer la prédation.....	8
2.1.3.1. Estimer la pression de prédation par le lynx.....	8
2.1.3.2. Estimer la pression de prédation par la chasse.....	9
2.1.4. Évaluer l'habitat disponible.....	10
2.1.5. Évaluer l'impact sur la végétation.....	11
2.2. Méthodes.....	11
2.2.1. Mesure de la pression de prédation naturelle par le lynx.....	12
2.2.1.1. Le nombre de photos comme mesure de la pression de prédation.....	12
2.2.1.2. La probabilité de présence du lynx comme mesure de pression de prédation....	12
2.2.2. La mesure de la pression de prédation anthropique par la chasse.....	14
2.2.3. Sélection de l'habitat.....	14
2.2.4. Évaluer l'impact de la sélection de l'habitat sur la consommation de la végétation....	15
2.2.5. Modélisation statistique de la sélection de l'habitat et des effets cascade.....	16
3. RÉSULTATS.....	18
3.1. Recherche d'une mesure de la pression de prédation par le lynx.....	18
3.1.1. Le nombre de photos comme mesure de la pression de prédation.....	18
3.1.2. La probabilité de présence du lynx comme mesure de pression de prédation.....	19
3.2. Sélection de l'habitat par les chamois.....	20
3.2.1. Évaluer l'impact de la sélection de l'habitat sur la consommation de la végétation....	22
4. DISCUSSION.....	24
5. CONCLUSION.....	29
6. BIBLIOGRAPHIE.....	30
7. ANNEXES.....	34

1. INTRODUCTION

Durant les quatre dernières décennies, les populations d'ongulés en Europe, mais également en France, ont connu un accroissement important (Appolino *et al.* 2010), avec une augmentation des effectifs de 250% chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*), entre 1960 et 2005 (Deinet *et al.* 2013). En effet, à l'aide de programmes de conservation et de changements dans l'utilisation des terres (exode rural, reforestation...etc.) (Chassagneux 2020; Spitzer *et al.* 2020), l'aire de répartition des ongulés a augmenté (Linnell *et al.* 2020). Cependant, cette progression pose aujourd'hui de nombreuses questions sur la gestion de leurs effets sur les communautés végétales (Spitzer *et al.* 2020). Les ongulés sauvages constituent une des principales menaces pour les forêts Européennes, causant des problèmes écologiques, économiques et politiques (Côté *et al.* 2004). En 2016, 20 millions d'euros ont été alloués afin de réparer les dégâts d'ongulés en France (Chassagneux 2020). Ces dégâts touchent les milieux de la sylviculture, de l'agriculture et des transports (Côté *et al.* 2004), créant des conflits avec l'homme (Linnell *et al.* 2020). En effet, en tant qu'ingénieurs clés des écosystèmes, les populations d'herbivores influencent la végétation. À forte densité, ils engendrent des modifications à l'échelle du paysage (Clinchy *et al.* 2016), des impacts sur la régénération et l'abondance des espèces ligneuses (Kuijper 2011; van Beeck Calkoen *et al.* 2022) et peuvent entraver les successions écologiques (Linnell *et al.* 2020). Par exemple, les chevreuils, en broutant les plantes, peuvent endommager des semis d'arbres ligneux en diminuant leurs nombres de semis capables de devenir de grands arbres (Beschta *et al.* 2018).

La chasse (naturelle ou anthropique) est un mode de gestion pour faire face à la surabondance des ongulés (Chassagneux 2020). Les grands herbivores, pendant de nombreuses décennies, faisaient face seulement à la prédation anthropique due au déclin des populations des grands carnivores (Ripple *et al.* 2014). L'homme, perçu comme un super-prédateur (Bonnot *et al.* 2020), peut chasser les ongulés sauvages dans quasiment toutes leurs répartitions géographiques, y compris certaines zones protégées (van Beeck Calkoen *et al.* 2020). Cependant, actuellement nous constatons une augmentation des populations de grands carnivores en Europe, notamment celles du loup (*Canis lupus*) et du lynx boréal (*Lynx lynx*) (Chapron *et al.* 2014). Ces grands carnivores sont des espèces clés affectant de nombreux organismes d'un point de vue démographique et/ou comportemental (Ordiz *et al.* 2020). En effet, les deux types de prédateurs - naturels et anthropiques – diffèrent par leurs comportements et leurs effets létaux et non létaux (Darimont *et al.* 2005). En conséquence, certaines espèces de proies ont dû adapter

leurs comportements aux paysages contrastés de la peur, générés par leurs prédateurs naturels mais également par les pressions anthropiques (Bonnot *et al.* 2020).

Le risque de prédation est structuré dans l'espace et le temps, et génère un « paysage de la peur » hétérogène (Laundré *et al.* 2001). Ce paysage de la peur prédit que les réponses comportementales anti-prédateurs des proies devraient être plus élevées dans les zones à haut risque à long terme, tels que les habitats favorables pour un prédateur (Laundré *et al.* 2001). Les proies vont chercher à minimiser leur exposition au risque en modifiant leur comportement, leur utilisation de l'espace et leur sélection de l'habitat (Laundré *et al.* 2001), modification qui peut avoir des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes (Brown 1999). Ces modifications vont varier en fonction de la perception du risque de chacune des proies. La peur, considérée comme équivalente à la perception consciente ou inconsciente du risque (Gaynor *et al.* 2019), permet à l'animal ou à l'organisme d'attribuer un coût d'activité au risque de blessures ou de mort (Kotler et Brown 2017).

Ces effets provoquent des cascades trophiques en modifiant l'abondance ou la diversité d'au moins deux niveaux trophiques par une interaction « prédateur-proie » (Kuijper *et al.* 2014; Ordiz *et al.* 2020). Cette interaction peut être soit descendante (“top-down”) - du prédateur vers la proie - soit montante (“bottom-up”), de la proie vers le prédateur. La prédation génère des cascades soit par médiation par la densité (effets létaux) soit par médiation comportementale (effets non létaux) (Palmer *et al.* 2021). Cette dernière médiation se développe lorsque les proies tentent de gérer le risque de prédation en adoptant des comportements anti-prédateurs (Lima et Dill 90), par exemple en changeant l'utilisation de l'habitat dans le temps et dans l'espace (Creel *et al.* 2008; Gehr *et al.* 2018). Elle peut également provoquer des impacts en cascades plus forts ou égaux que les effets létaux (Schmitz *et al.* 2004; Preisser *et al.* 2005 ; Gehr *et al.* 2017). Ainsi, le risque de prédation peut contribuer fortement à la sélection de l'habitat par les proies (Gehr *et al.* 2018), modifier les interactions plantes-herbivores et les effets “top-down” des ongulés sur la végétation (Kuijper 2011). Les grands herbivores changent leurs comportements en réponse aux prédateurs, pouvant entraîner une modification de leur régime alimentaire à différentes échelles spatiales (Beschta *et al.* 2018 ;van Beeck Calkoen *et al.* 2022) et par conséquent entraîner des effets en cascades majeurs (Palmer *et al.* 2021). Les effets non létaux sont de plus en plus étudiés sur les grands vertébrés (Say-Sallaz *et al.* 2019). Le changement d'habitat des proies en réponse à la prédation conduit à un changement de leur distribution spatiale qui pourrait éloigner et/ou minimiser leur présence dans des zones sensibles (Say-Sallaz *et al.* 2019). Par exemple, les herbivores en évitant les zones à forte pression de prédation, vont

diminuer indirectement la pression d'herbivorie sur les végétaux dans ces zones (Chassagneux 2020). Les déplacements de la faune interviennent ainsi dans les processus écologiques et biologiques (zoochorie, transmission de maladies, capacité à faire face aux changements locaux et/ou globaux...etc.) (Kays *et al.* 2017).

Au sein des paysages anthropisés, les conditions environnementales et l'abondance des carnivores étant variables dans l'espace et le temps en réponse à l'activité humaine (Gehr *et al.* 2017), les effets "top-down" des herbivores sont susceptibles d'être différents en fonction des pressions de prédation anthropiques et/ou naturelles (Proffitt *et al.* 2009; Kuijper 2011). Le niveau de risque perçu par les proies dépend des caractéristiques de l'organisme, des prédateurs et du contexte environnemental (Annexe 1) (Creel *et al.* 2014). En ce sens, Gicquel (2020) explique que les cascades trophiques seraient davantage médiées par la présence humaine que celle du prédateur, dans des paysages anthropisés. Darimont (2015) exprime le fait que l'impact global de la prédation anthropique serait supérieur à la prédation naturelle, tant sur les effets létaux que non létaux. Cependant, ce système d'interactions trophiques entre prédateurs, ongu-lés sauvages et les communautés végétales (Côté *et al.* 2004) a été essentiellement étudié dans des parcs où la pression anthropique est minime (Kuijper *et al.* 2014). De plus, du fait de la difficulté à étudier ces grands systèmes, les cascades trophiques dans les systèmes de la faune terrestre sont peu connus (Brice *et al.* 2022). En conséquence, le changement de comportement des proies en réponse à la prédation et ses conséquences sur la végétation ne sont pas complètement compris (Ford, Goheen 2015). Comprendre les impacts sur l'utilisation de l'habitat des herbivores à l'arrivée des grands prédateurs dans les zones anthropisées est donc essentiel pour résoudre les débats et améliorer les connaissances sur les forces qui structurent les réseaux trophiques (Ripple *et al.* 2014; van Beeck Calkoen *et al.* 2022).

Afin de comprendre les dynamiques des réseaux trophiques structurées par la prédation, nous avons cherché à comprendre comment les prédateurs naturels et anthropiques impactent l'utilisation spatiale de l'habitat par les herbivores et quelles sont leurs conséquences sur les cascades trophiques ?

Nous avons testé les hypothèses suivantes : (H1) En réponse à la prédation, les herbivores vont modifier l'utilisation dans l'espace de leur habitat (Courbin *et al.* 2022). Ils vont faire un compromis entre le risque lié à la prédation et la qualité des ressources de l'habitat. Ils vont sélectionner des habitats refuges malgré une alimentation de moins bonne qualité (Schmitz *et al.* 2004). (H2) Les réponses des herbivores vont différer en fonction du type de prédation (Proffitt *et al.* 2009). La chasse va avoir un plus grand impact sur les déplacements des

herbivores que le lynx (Gicquel *et al.* 2020). (H3) La prédation, via son impact sur l'utilisation de l'habitat par les herbivores, va avoir un impact sur la végétation en augmentant la différence de consommation entre le cœur et la périphérie des domaines vitaux des individus. La consommation des espèces ligneuses et semi-ligneuses sera moindre dans le cœur pour les herbivores qui réagiront fortement à la chasse (van Beeck Calkoen *et al.* 2022).

Pour valider ou invalider les hypothèses, j'ai étudié les données du Programme Prédateurs-Proies Lynx (PPP Lynx), dans le massif jurassien (France), qui vise à comprendre les impacts de la prédation naturelle du lynx boréal (*Lynx lynx*), réintroduit en France depuis 1970, et anthropique par la chasse sur le comportement et les déplacements des herbivores tel que le chamois (*Rupicapra, rupicapra*), ainsi que sur la végétation. Dans le cadre de mon stage, j'ai étudié les déplacements des chamois suivis par collier GPS, depuis 2017, dans le département du Jura (France). Cette espèce est une des principales proies du lynx boréal et est une espèce chassée par l'homme en France (Molinari-Jobin *et al.* 2004).

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Matériels

2.1.1. Aire d'étude

L'étude a été conduite dans le département du Jura entre 2016 et 2021, sur une zone couvrant une surface de 210 km² sur 19 communes. Le site est compris entre 520 et 1150 m d'altitude avec un climat semi-continentale et montagnard marqué par des hivers froids et enneigés et en moyenne 1308 mm de précipitation annuelle et 292 mm en période hivernale. Le paysage est constitué d'une mosaïque de prairie et de futaie irrégulière (bois ou forêt provenant de semis ou plantation et destiné à produire des arbres de grande dimension). Les essences dominantes sont le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin (*Abies alba*). Le taux de boisement de la zone est de 62 % avec principalement des forêts fermées qui sont composées d'au moins 40% d'arbres de plus de 5 m (selon BD Forêt V2® IGN). Dans ces 62%, nous pouvons constater que 37.3% des forêts sont constituées seulement de feuillus, dans 14.0% des cas seulement de conifères et dans 46.6% des cas sont mixtes avec des conifères et des feuillus.

2.1.2. Modèle biologique

Le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) réside dans les parties orientales de l'Europe (Darmon 2007), notamment dans les Alpes Françaises et Suisses ainsi que dans le massif Jurassien (Duparc 2017). Le chamois est plutôt sédentaire avec un domaine vital (DV) en moyenne de 235 ha à 95% avec des différences marquées entre sexe (Darmon 2007). En été, le

chamois se situe au-dessus des limites des arbres et redescend en hiver vers les forêts où la neige est moindre (entre 800 et 2300 m d'altitude) (Schilling, Singer 1986). Son régime alimentaire est de haute qualité, dit "intermédiaire" (Darmon 2007; Redjadj 2010). Le chamois s'adapte à la disponibilité et à la qualité de la végétation mais va tendre vers une consommation de plantes pauvres en fibres et riches en protéines (rosacées, fabacées..etc.)(Duparc 2017). Le chamois va privilégier la consommation des feuilles ou des fleurs. En hiver, période de disette, le chamois devient moins sélectif et peut consommer des graminées, des rameaux de conifères (le sapin pectiné (*Abies alba*), l'épicéa commun (*Picea abies*)) et de feuillus (Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), Frêne (*Fraxinus excelsior*)) et des arbustes (Ronces (*Rubus fruticosus*))(Redjadj 2010, Chevrier 2016). La consommation des jeunes semis ou des plants forestiers par le chamois peut à terme avoir des préjudices sur la régénération des peuplements forestiers (Chevrier 2016). Cet ongulé est chassé par l'homme dans le massif Jurassien et est une des principales proies du lynx boréal (*Lynx lynx*) (Molinari-Jobin *et al.* 2004).

Pour l'étude, les chamois ont été capturés entre 2017 et 2021, par cages-pièges pendant la période estivale. Les individus adultes pesant plus de 22 kg ont été équipés d'un collier GPS (Lotek, modèles 3300S ou Litetrack 360 ou Wildcell). Au total, 23 chamois ont été munis d'un collier GPS et qui enregistrait les localisations toutes les 2 ou 4 heures selon les animaux. Les animaux ont ainsi été suivis entre 3 et 13 mois (moyenne: 12 mois et écart-type (**SD**): 3 mois).

2.1.3. Évaluer la prédation

2.1.3.1. Estimer la pression de prédation par le lynx

Les données nécessaires à l'estimation de la pression de prédation par le lynx ont été récoltées à l'aide de pièges photographiques dont l'objectif premier est d'identifier les lynx "résidents" sur le site d'étude (par reconnaissance des motifs uniques des tâches présentes sur les pelages des lynx, Gatti *et al.* 2014), et non de qualifier le "paysage de la peur". Entre le 1er octobre 2016 au 30 septembre 2017, 20 pièges photos ont été distribués dans les mailles d'une grille de 2.7x2.7 km de résolution ; puis, entre 2019 à 2022, ces pièges ont été enlevés et 18 nouveaux pièges ont été installés dans les mailles d'une nouvelle grille de 2.5x2.5 km de résolution. Ces suivis ont été réalisés entre octobre et avril, période assez représentative de la période annuelle (Duchamp *et al.* 2020). Le changement de résolution de grille entre les deux périodes était justifié par la nécessité d'homogénéiser la méthode de suivi des lynx avec celle utilisée par le KORA (Fondation Suisse travaillant sur l'écologie des carnivores et la gestion de la faune sauvage) en Suisse. La surface des zones couvertes par les grilles varie de 145.8 km² en 2017 et 112.5 km² entre 2019 et 2022. Chaque piège est placé dans une des mailles de

la grille utilisée, de manière à optimiser la détection du lynx (sélection d'un site localisé dans les milieux fermés (Gehr *et al.* 2017), préférentiellement sur les crêtes, proches des chemins de randonnées ou forestiers fréquemment utilisés par l'espèce pour ses déplacements). Le lynx est une espèce solitaire qui va chasser surtout à l'aube et au crépuscule. Son mode de chasse est dit à l'affût : il s'approche au plus près de la proie pour la capturer par surprise.

2.1.3.2. *Estimer la pression de prédation par la chasse*

Plusieurs types de chasse sont mis en place sur la zone: la chasse individuelle, la chasse collective et le panneautage. Nous ne nous sommes pas intéressés à la chasse individuelle dans cette étude étant donné le faible nombre de données récoltées en quatre ans (seulement N=168 sorties renseignées). La chasse collective, ou battue, correspond à un mode de chasse en groupe où les traqueurs rabattent, avec l'aide de chiens, le gibier chassé vers des tireurs postés. Le panneautage, mis en œuvre dans le cadre du projet afin de capturer et marquer des ongulés, est un mode de chasse similaire aux battues mais le gibier est rabattu vers des filets où ils seront capturés et mis dans des structures en bois pour les manipuler par la suite. Contrairement à la prédation naturelle, la chasse est saisonnière, elle commence le 1er juin (chasse du chevreuil mâle à l'approche uniquement), puis de mi-septembre au 28 février de l'année suivante en battue. A noter que le chamois n'est, dans le Jura, chassé qu'à l'approche et/ou à l'affût, deux types de chasse individuelle. Les chasses collectives sont donc principalement destinées à la chasse des sangliers, cerfs, chevreuils. Les chamois sont indirectement concernés par celles-ci en se retrouvant au sein des zones chassées.

Les caractéristiques des parties de chasse (collective et panneautage) ont été récoltées par la Fédération départementale des chasseurs (FDC) du Jura auprès des chasseurs, des saisons de chasse 2017 à 2020. Au total, sur 2139 parties de chasse, 2108 correspondent à des battues et 31 à des panneautages. Pour chacune des parties de chasse, ont été enregistrées les variables de sortie de chasse : date, heure de début et de fin, localisation à l'échelle du lieu-dit, ainsi que les informations sur l'effort de chasse: nombre de tireurs postés, de traqueurs et de chiens. En moyenne les battues sont composées de 9 personnes (traqueurs et tireurs postés confondus) (SD: 3.8, minimum (min): 2, maximum (max): 27) et les panneautages de 39 personnes (SD : 15.7, min: 14, max: 70). Le site d'étude est chassé par 12 Associations Communales de Chasse Agréées (ACCA), qui effectuent en moyenne 17 parties de chasse par semaine (SD: 10.6, min: 1, max: 45) sur une surface de chasse de 72.5 ha en moyenne (SD: 58.6, min: 2.3, max: 518).

2.1.4. *Évaluer l'habitat disponible*

Afin d'étudier la sélection de l'habitat des ongulés, nous avons fabriqué une carte raster multi-couche avec une résolution de 25x25m, chaque couche décrivant une caractéristique du paysage pertinente du point de vue de la sélection de l'habitat par le chamois (Annexe 2). Les données ont été récupérées sur différentes bases de données de l'IGN (BD) mises à jour en 2021. Le chamois étant un animal de moyennes montagnes, nous avons pris en considération l'altitude (BD Alti), la pente et l'exposition mesurée comme un angle par rapport à la direction nord (pentes et expositions sont calculées à partir de l'altitude). Nous avons également calculé un index de la position topographique (topological position index TPI; Guisan *et al.* 1999) de chacun des pixels de la carte, car le lynx utilise les crêtes pour se déplacer; le TPI est calculé comme la différence entre l'altitude d'un pixel et l'altitude moyenne dans un rayon de 150 mètres du pixel.

Nous avons jugé important de prendre en compte les variables relatives aux besoins vitaux des chamois (Dussault *et al.* 2005b), qui sont le type de végétation et la proximité à l'eau (déduite de la BD cartographique vectorielle de l'IGN). Pour la végétation, nous avons utilisé la BD Forêt de l'IGN et nous avons séparé les types de forêts en forêt mixtes, forêt de feuillus et forêt de conifères. Le registre parcellaire graphique de l'IGN a permis d'identifier les pixels tombant dans la prairie. Les variables de végétation sont des variables binaires où la variable vaut 1 lorsqu'elle est présente dans le pixel et 0 si elle ne l'est pas.

À ces premières couches, s'ajoutent les variables liées à la pression anthropique qui sont la proximité aux bâtiments, aux routes (bretelles et routes à une et deux chaussées) et aux chemins (chemin, sentier et route empierrée). L'impact des perturbations sur les animaux ne diminue pas de manière linéaire avec la distance (e.g., un chamois augmentant sa distance d'une route de 100m ne fera pas diminuer cette perturbation de la même manière s'il est situé au bord de la route ou à un km de celle-ci). Nous avons donc transformé la distance de façon à tenir compte de ce "*distance-décroissance*" non linéaire de la perturbation. Nous avons ainsi transformé la distance en proximité à l'aide du modèle exponentiel classique (Nekola & White, 1999) :

$$P = \exp(-b * D)$$

où P est la proximité calculée, D la distance entre le pixel et la structure d'intérêt (route, etc.) et b une constante reflétant la vitesse de décroissance de la perturbation en fonction de la distance. Nous avons choisi $b=0.01$ de sorte d'avoir une forte décroissance de la perturbation de 0 à 200m puis nulle au-delà de 400m, ce choix a été appuyé par les travaux de Courbin *et al.* 2022. Enfin, les différentes cartes mesurant l'effort de chasse ont été ajoutées séparément sur

la carte raster afin d'avoir quatre cartes rasterStack supplémentaires, correspondant chacune à une saison de chasse (cf. section 2.2.2 et Annexe 3).

2.1.5. *Évaluer l'impact sur la végétation*

Les mesures d'impact des herbivores sur la végétation ont été récoltées à la sortie des hivers de 2017, 2018 et 2020, afin de mesurer la pression d'herbivorie hivernale sur les espèces ligneuses et semi-ligneuses, qui est la plus importante du fait de la disette alimentaire à cette période de l'année (Saïd *et al.* 2009). Pour 20 des chamois suivis, la distribution d'utilisation -- fonction bivariée donnant la densité de probabilité d'utilisation de l'espace par l'animal en fonction des coordonnées spatiales -- a été estimée à l'aide de la méthode du noyau (Worton 1989; paramètre de lissage choisi par la méthode "href") appliquée aux localisations collectées entre le 21 décembre et le 21 mars. Le DV hivernal à 95% (plus petite surface sur laquelle la probabilité de présence de l'animal est de 95%) a pu être estimé, de même que le cœur du DV (zone où la probabilité de présence est de 50%) (Richar *et al.* 2011). Nous nommons "couronne" la partie du DV située en dehors du "cœur". Pour les quelques individus non-équipés de collier GPS mais seulement d'émetteurs VHF, les domaines vitaux ont été estimés par triangulations (>15 / individus). Pour chacun de ces chamois, 15 parcelles d'1m² ont été placées aléatoirement dans le cœur du DV et 15 autres dans la couronne. Dans chaque parcelle, la présence et l'abroustissement des différentes essences forestières à différentes classes de hauteur (entre 0 et 0.5 m, entre 0.5 et 1.3m et entre 1.3 à 3m) durant l'hiver écoulé ont été notés (0: non consommée, 1: consommée) (Chevrier *et al.* 2015).

2.2. Méthodes

Compte tenu de la diversité et de la complexité des données disponibles, nous avons dans un premier temps, mis en œuvre une analyse exploratoire des données disponibles afin de mieux comprendre les structures de notre jeu de données, puis dans un second temps, mis en œuvre une approche de modélisation afin de formaliser les structures identifiées. L'analyse exploratoire est particulièrement adaptée à la complexité du sujet (différentes échelles spatiales, interactions complexes entre prédateurs, herbivores et végétation, volume conséquent de données disponibles, hypothèses manquantes concernant les variables environnementales dont la sélection par les chamois est susceptible d'être affectée par la prédation, etc.). Comme le notait Tukey (1977, p. 3) dans son ouvrage de référence sur le sujet : "*Exploratory data analysis can never be the whole story, but nothing else can serve as the foundation stone – as the first step*". Cette première partie exploratoire, que nous détaillerons dans la suite de cette section et qui s'appuie beaucoup sur l'utilisation d'analyses factorielles, permettra d'identifier les variables

environnementales les plus recherchées par le chamois, les mesures les plus pertinentes de la pression de prédation anthropique et naturelle, ainsi que les principales cascades trophiques susceptibles d'être générées par ces prédatons. La seconde partie, qui modélisera les structures identifiées, permettra de quantifier plus précisément leur importance.

2.2.1. *Mesure de la pression de prédation naturelle par le lynx*

2.2.1.1. *Le nombre de photos comme mesure de la pression de prédation*

La première approche choisie consiste à mesurer la pression de prédation dans un carré des mailles par le nombre de photos de lynx prises. Les pièges photographiques n'ayant pas été mis en fonction en 2017 et 2018, nous avons émis l'hypothèse que les carrés très fréquentés par le lynx une année, le sont également les années suivantes; sous cette hypothèse, la pression de prédation par le lynx en 2017 et 2018 peut-être interpolée sur la base des données des autres années (2016, 2019, 2020). Pour vérifier la validité de cette hypothèse, nous avons réalisé plusieurs analyses. Premièrement, nous avons effectué une analyse en composantes principales (ACP) centrée et réduite du tableau donnant le nombre moyen de photos prises par jour d'activation de chaque piège (lignes) au cours de chaque année (colonnes) afin de déterminer s'il y avait une corrélation interannuelle des carrés les plus fréquentés par le lynx. Les localisations des caméras changeant à travers les années, nous avons considéré comme identiques les caméras de 2019 et 2020, les plus proches des caméras de 2016 (moins de 500m de distance) (N=14). L'ACP centrée et réduite est une méthode factorielle qui va rechercher une variable de synthèse qui maximise la corrélation entre les colonnes du tableau. Autrement dit, cette analyse va attribuer un score à chaque carré de la grille, tel que la corrélation entre les scores des carrés et le nombre de photos prises par jour au cours des différentes années soit maximale. La première valeur propre de cette analyse reflète cette corrélation moyenne. Nous avons testé l'hypothèse d'une corrélation interannuelle à l'aide d'un test de permutation (999 permutations utilisées, cf. Manly 1991) utilisant cette première valeur propre comme critère (Nous avons permuté aléatoirement les lignes du tableau pour chaque colonne – simulant ainsi une indépendance entre les colonnes – et ré-effectué l'ACP). L'analyse a été effectuée avec le package *ade4* (Dray et Dufour, 2007).

2.2.1.2. *La probabilité de présence du lynx comme mesure de pression de prédation*

L'approche décrite dans la section précédente ne tient pas compte du processus d'observation. Selon l'emplacement des pièges photographiques, la probabilité de capture d'un lynx présent n'est pas forcément la même partout. Ainsi, certains pièges captureront plus facilement

le lynx que d'autres (plus grande probabilité de passage du lynx à cet endroit précis sachant sa présence dans le carré, etc.). Nous avons tenté d'estimer la probabilité de présence du lynx sur le site d'étude en tenant compte de la détectabilité variable à l'aide de deux modèles d'occupation (*occupancy models*, MacKenzie *et al.* 2002).

Tout d'abord, à une échelle de 2.5x2.5 km² en 2016 et 2017, nous avons modélisé l'occupation des carrés de la grille par le lynx en modélisant séparément la probabilité de présence du lynx et la probabilité de détection. Nous nous sommes appuyés sur le travail de Kervellec (2020) qui a ajusté un modèle d'occupation multi-espèces (lynx, chevreuil et chamois) dans lequel la probabilité de présence dépendait de la fréquentation humaine (estimée par les photos des pièges photographiques) et du couvert forestier, et la probabilité de détection dépendait de la localisation des pièges par rapport aux routes et de la densité de chemins. Nous avons ajusté le même modèle que Kervellec (2020) dans un cadre mono-spécifique avec le package *Nimble* pour le logiciel R (De Valpine *et al.* 2017). Nous avons comparé différentes combinaisons de variables explicatives dans ce modèle (Tableau 1) à l'aide du critère de Watanabe (WAIC) (Watanabe *et al.* 2013).

Tableau 1: Les modèles d'occupation mono-spécifique du lynx ajustés avec, pour les probabilités de détection et d'occupation, les variables prises en compte pour chaque modèle.

Modèles	Détectabilité	Occupation
M0	f (présence sur route + densité chemin)	f (couvert forestier + fréquentation humaine)
M1	f (présence sur route + densité chemin)	f (couvert forestier)
M2	f (présence sur route + densité chemin)	Constante
M3	f (présence sur route)	Constante
M4	Constante	Constante

Par ailleurs, nous avons également utilisé la prédiction de la présence du lynx dans une grille de 1km² à l'aide d'un autre modèle d'occupation du lynx utilisé par l'Office français de la biodiversité sur l'ensemble du massif jurassien (Bauduin *et al.* 2022). Ce modèle s'appuie sur les données du réseau loup-lynx de cet établissement, et modélise la probabilité de détection du lynx en fonction de variables caractéristiques des processus de détection mis en œuvre dans ce réseau (impact du réseau routier sur la survie des lynx et l'impact de la couverture végétale), et la probabilité de présence en fonction de la localisation des populations initiales de lynx entre 1994 et 2017 ainsi que leur démographie et leurs comportements. Sarah Bauduin nous a transmis les prédictions du modèle sur notre zone obtenue par ce modèle.

2.2.2. *La mesure de la pression de prédation anthropique par la chasse*

Nous avons estimé la valeur de l'effort de chasse mis en œuvre par les chasseurs pour chaque saison et dans chacun des pixels d'une carte raster de résolution 25m couvrant la zone d'étude. Nous avons mesuré cet effort au cours d'une saison de chasse en calculant le nombre moyen de chasseurs (ensemble des chasseurs postés et de traqueurs) présents par jour et par unité de surface pour chaque pixel de la carte (Annexe 2). Vajas (2019) démontre la pertinence de cette métrique d'effort de chasse. Nous n'avons pas pris en compte l'impact des chiens pour l'effort de chasse, un nombre important d'ACCA n'ont pas transmis le nombre et le type de chien (petit, grand courant ou petit chien). Les cartes ont été réalisées avec les packages raster (Hijmans *et al.* 2012) et sp (Pebesma *et al.* 2005).

2.2.3. *Sélection de l'habitat*

La sélection de l'habitat par les organismes est ordinairement étudiée en comparant la fréquence d'utilisation de catégories d'habitat à leur disponibilité (Manly *et al.* 2002). Pourtant l'habitat est essentiellement un concept multidimensionnel. L'analyse K-select (Calenge *et al.* 2005, Calenge 2007) a été développée afin de permettre l'analyse exploratoire de la sélection de l'habitat dans un espace écologique multidimensionnel. Elle s'appuie sur une conceptualisation de l'habitat similaire à celle sous-tendant la niche écologique (Hutchinson 1957) : Nous nous intéressons à la sélection de l'habitat par un animal au sein de son DV; l'ensemble des pixels de la carte raster disponibles dans le DV d'un animal définit un nuage de points "disponibles" dans l'espace multidimensionnel défini par les variables d'habitat. Les localisations GPS de l'animal définissent quant à elles un autre nuage de points dans cet espace, une "niche" pour cet animal. Le vecteur reliant le barycentre du nuage disponible au barycentre de cette "niche" est appelé vecteur de marginalité. En travaillant sur 23 animaux et sur 4 années (certains suivis plusieurs années), nous disposons donc de 43 vecteurs de marginalité dans cet espace écologique (dans cette première analyse exploratoire, nous considérons un animal suivi deux années différentes comme deux animaux différents). L'analyse K-select est une analyse factorielle qui va rechercher la direction dans cet espace sur laquelle les vecteurs de marginalités sont les mieux projetés. Il s'agit de la direction dans laquelle en moyenne la distance entre habitat utilisé et habitat disponible est la plus grande. Puis l'analyse va rechercher une deuxième direction, orthogonale à la première, maximisant cette distance, puis une troisième, etc. Cette analyse permet donc une représentation graphique de la sélection de l'habitat par un groupe d'animaux.

Nous avons défini le DV des chamois (qui définit l'habitat disponible aux animaux) par la méthode du polygone convexe minimum entourant toutes les localisations (Mohr 1947). Cette méthode est mieux adaptée à l'identification de pixels accessibles mais pas forcément utilisés par l'animal, qui vont être joints à la carte raster (Annexe 2). Nous avons réalisé 3 analyses K-select, une pour la saison de chasse et deux autres pour le printemps (du 15/04 au 30/06) et l'été (du 1/07 au 3/10) (Saïd *et al.* 2009; Annexe 5).

2.2.4. Évaluer l'impact de la sélection de l'habitat sur la consommation de la végétation

Pour comprendre l'impact des prédateurs sur la végétation, nous avons calculé l'indice de consommation (IC), calculé avec la formule :

$$IC = (nc + 1)/(np + 2)$$

Avec nc : nombre de placettes avec au moins une essence consommée et np : nombre de placettes avec au moins une essence (Chevrier *et al.* 2015). Un IC est calculé par chamois, par cœur et par couronne des domaines vitaux. Nous avons calculé un IC global, où nous avons pris en considération toutes les essences forestières, et un IC plus spécifique pour chacun des trois types d'essence suivants; le premier groupe est constitué d'essences ligneuses très consommées par les ongulés et qui intéressent fortement les forestiers (Érable sycomore, Épicéa, Sapin pectiné et Frêne (*Fraxinus excelsior*)). Le deuxième groupe est constitué de ronces, de lierre (*Hedera helix*), de noisetier (*Corylus avellana*) et de Troène (*Ligustrum vulgare*) qui sont des espèces consommées par les ongulés mais qui n'intéressent pas les forestiers. Le dernier groupe pour les espèces ligneuses très peu consommées par les chamois mais intéressantes pour les forestiers, qui ne contient que le hêtre (*Fagus sylvatica*).

Ensuite nous avons estimé les coefficients de corrélation de Spearman entre les logarithmes de ces indices de consommations d'une part et la sélection des différentes variables environnementales par les chamois d'autre part (la sélection d'une variable par un chamois est mesurée par la différence entre la moyenne de la variable mesurée aux localisations GPS de l'animal – moyenne utilisée – et la moyenne mesurée sur tous les pixels de son DV – moyenne disponible). Nous avons calculé ces corrélations pour les variables pente, chasse et proximités aux routes (dont nous verrons qu'elles sont identifiées comme importantes par l'analyse K-select), ainsi qu'avec les coordonnées des animaux sur les deux premiers axes de l'analyse K-select effectuée pendant la saison de chasse. Nous avons également calculé la corrélation entre la différence ($\log(IC \text{ cœur}) - \log(IC \text{ couronne})$) et ces variables afin d'évaluer la relation entre sélection de l'habitat et écarts de pression de consommation entre cœur et couronne du DV.

2.2.5. *Modélisation statistique de la sélection de l'habitat et des effets cascade*

Afin de formaliser les structures identifiées à l'aide des analyses exploratoires effectuées ci-dessus, nous avons complété ces premières analyses par une modélisation de la sélection de l'habitat par les chamois, en ajustant une fonction de sélection des ressources (*resource selection function* ; RSF) (Manly *et al.* 2002). Ce type de modèle permet d'estimer une fonction, la RSF, qui est proportionnelle à la probabilité de sélection des pixels dans le DV. Dans un contexte où nous ne disposons que de données comparant l'habitat utilisé à l'habitat disponible (et non l'habitat non-utilisé), il n'est pas possible d'estimer la probabilité de sélection absolue. Toutefois, nous pouvons estimer une probabilité relative (probabilité multipliée par une constante inconnue), qui permet de comparer deux pixels entre eux, ou de juger l'impact de certaines variables environnementales sur la probabilité de sélection des pixels. Nous nous sommes concentrés sur les variables qui ont montré un impact sur la sélection de l'habitat à travers les analyses exploratoires : la pente, la proximité aux routes et l'intensité de la chasse. Elles ont été centrées et réduites pour pouvoir comparer leurs effets sur la probabilité de sélection. Deux modèles ont été ajustés prédisant la probabilité de sélection en fonction de la pente et soit de la proximité aux routes, soit de l'intensité de la chasse. Les modèles pente/proximité aux routes et pente/chasse ont été comparés par critère de Watanabe (WAIC) et n'ont montré aucune différence entre eux (Annexe 3). Nous avons fait le choix de sélectionner le modèle avec les variables pente et la chasse pour la suite des analyses.

Plus formellement, l'équation 1 décrit la RSF ajustée pour un animal j donné, avec X_{ij}^1 la valeur de la pente dans un pixel i de l'animal j , X_{ij}^2 la valeur de l'intensité de la chasse dans le pixel i de l'animal j et β_{0j} , β_{1j} et β_{2j} les coefficients associés aux variables de la régression. Un pixel est dit utilisé quand la variable prend la valeur 1 et disponible avec la valeur 0, c'est-à-dire quand nous n'avons pas pu détecter d'utilisation du pixel.

$$1. w_{ij} = \exp(\beta_{0j} + \beta_{1j} X_{ij}^1 + \beta_{2j} X_{ij}^2)$$

w_{ij} correspond à la probabilité de sélection du pixel i par l'animal j .

Nous le verrons dans la section résultats, l'analyse K-select pendant la saison de chasse montrent un gradient de sélection par les animaux entre les pentes et les zones les moins chassées, ce qui apporte des éléments permettant de décrire comment la sélection de l'habitat varie d'un animal à l'autre. Nous supposons alors une relation linéaire entre $\beta_{1j}(2)$ et $\beta_{2j}(3)$, avec une force d'association traduite par δ_1 .

$$2. \beta_{1j} = \alpha_0 + \varepsilon_j \quad \varepsilon_j \sim N(0, \theta_\varepsilon)$$

$$3. \beta_{2j} = \delta_0 + \delta_1 \beta_{1j} + \zeta_j \quad \zeta_j \sim N(0, \theta_\zeta)$$

Enfin, l'intercept de la RSF est modélisé par un effet aléatoire gaussien (4):

$$4. \beta_{0j} \sim N(\gamma, \theta_\beta)$$

Toutefois, cet intercept n'est pas très important dans notre analyse dans la mesure où comme nous l'avons noté la RSF ne permet pas d'estimer une probabilité de sélection absolue, mais seulement une probabilité multipliée par une constante inconnue.

Dans un deuxième temps, nous avons étendu le modèle de sélection de l'habitat en y adjoignant une autre composante décrivant comment la force de sélection pour les zones non-chassées est reliée aux IC totaux et par groupe d'essence, dans le cœur comme dans la couronne du DV. Pour ce faire, nous avons modélisé la relation entre les log des IC et l'évitement des zones de chasse (le coefficient β_{2j} de la RSF) par une relation linéaire (5) :

$$5. \log(C_j^{pt}) = a_{pt} * \beta_{2j} + b_{pt} + e_j^{pt} \quad e_j^{pt} \sim N(0, \tau_{pt})$$

avec C_j^{pt} l'IC de type t (total, groupe 1, 2 ou 3) pour la zone p dans le DV du chamois j (1:cœur, 2: couronne). Le coefficient a_{pt} décrit la force de l'effet de la sélection pour les zones non-chassées sur l'indice de consommation pour le type t et la zone p . Notons que sous ce modèle, la différence entre les log(IC) du cœur ($p=1$) et de la couronne ($p=2$) correspond également à un modèle de régression:

$$6. \log(C_j^{1t}) - \log(C_j^{2t}) = (a_{1t} - a_{2t}) * \beta_{2j} + (b_{1t} - b_{2t}) + r_j^t$$

$$7. r_j^t \sim N\left(0, \sqrt{(\tau_{1t}^2 + \tau_{2t}^2)}\right)$$

Le calcul de la probabilité pour que $(a_{1t} - a_{2t})$ soit supérieur à zéro permet de tester le lien entre sélection de la chasse et hétérogénéité de la distribution spatiale de l'impact de la consommation dans le DV.

Les modèles ont été ajustés à l'aide des données collectées sur les chamois pour lesquels nous disposons à la fois de données GPS et de données d'IC (N=13). Nous avons ajusté ce modèle dans un contexte bayésien et défini des priors faiblement informatives pour les intercepts et coefficients des variables dans les modèles: plus précisément, nous avons défini une prior gaussienne de moyenne nulle et d'écart-type 2.5 pour ces variables centrées-réduites (conformément aux recommandations de Gelman *et al.* 2021). Pour les écart-types des distributions gaussiennes des résidus dans le modèle, nous avons défini une prior demi-Cauchy de paramètres de position et d'échelle égaux à 0 et 1 respectivement (McElreath, 2016). Nous avons ajusté ce modèle avec le package *Nimble* et avec quatre chaînes MCMC (méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov) de 100000 itérations chacune avec 10000 itérations de période de chauffe. Nous avons évalué la qualité du mélange des chaînes à l'aide du diagnostic de Gelman & Rubin

(1992), inférieur à 1.01 pour tous les paramètres. La qualité de l'ajustement a été testée à l'aide de l'approche de Gelman et Meng, (1996), en simulant pour chaque itération MCMC un jeu de données fictif d'après le modèle, et en comparant graphiquement la proportion observée de pixels utilisés pour différentes catégories de pente et d'intensité de la chasse pour chaque animal à la distribution théorique attendue. La qualité d'ajustement du modèle était excellente.

3. **RÉSULTATS**

3.1. *Recherche d'une mesure de la pression de prédation par le lynx*

3.1.1. *Le nombre de photos comme mesure de la pression de prédation*

Aucune corrélation du nombre de photographies de lynx par jour par les pièges entre années n'est mise en évidence par l'ACP et le test de permutation. En effet, l'axe 1 de l'ACP est corrélé négativement avec l'année 2016, et positivement avec l'année 2020, tandis que l'année 2019 est caractérisée par une coordonnée presque nulle sur ce premier axe (figure 1.a). Il n'y a donc pas de corrélation positive entre les nombres moyens de photos prises par un piège d'une année à l'autre. Le test de permutation montre que la première valeur propre de cette ACP tombe au milieu de la distribution attendue pour cette valeur sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire des nombres de photographies de lynx dans les mailles au cours des différentes années (p-value : 0.332, figure 1.b). Notons que des tests de corrélations du coefficient de Spearman entre paires d'années ne montrent aucune corrélation entre les années 2016-2019 ($\rho = 0.35$; p-value = 0.215), 2016-2020 ($\rho = -0.17$; p-value : 0.55) et 2019-2020 ($\rho = 0.11$; p-value: 0.215). Nous ne pouvons donc pas estimer le nombre de photos de lynx que nous aurions obtenu en 2018 si les pièges photos avaient été activés sur la base des données collectées au cours des autres années. Il semble alors difficile d'utiliser le nombre brut de photos par jour d'activation des pièges comme métrique de la pression de prédation par le lynx.

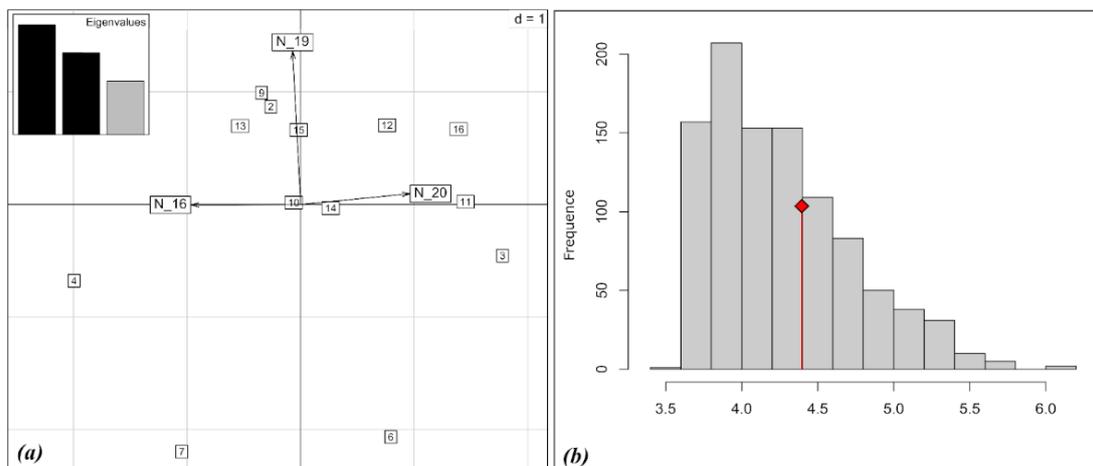


Figure 1: (a) Résultats de l'ACP du tableau donnant le nombre de photographies de lynx prises par jour par chaque piège (lignes) lors de chaque année (colonne): les flèches décrivent les

coordonnées des colonnes du tableau (années) sur les deux premiers axes de l'ACP et les numéros encadrés correspondent aux coordonnées des différents pièges sur les deux premières composantes principales. Le diagramme en bâtons en haut à gauche correspond au diagramme des valeurs propres de l'ACP. (b) Histogramme décrivant la distribution attendue pour la première valeur propre de cette ACP sous l'hypothèse d'une absence de corrélation entre les années (la valeur observée dans la distribution attendue signalée en rouge)

3.1.2. La probabilité de présence du lynx comme mesure de pression de prédation

La probabilité de présence du lynx sur le site d'étude, telle qu'évaluée par le modèle d'occupation de Bauduin 2022, est très homogène sur la zone d'étude (figure 2), et ne permet pas de mettre en avant des zones de forte et faible présence de lynx ; ce modèle prédit en effet de plus amples variations de la probabilité de présence sur l'ensemble du massif jurassien, mais prédit une probabilité d'occupation relativement constante sur notre zone d'étude. Ce modèle d'occupation ne permet donc pas de mettre en évidence une variabilité spatiale notable de l'utilisation du site d'étude par le lynx. La probabilité de présence prédite par ce modèle ne pourra donc pas être utilisée pour distinguer des chamois soumis à forte ou faible pression de prédation par le lynx.

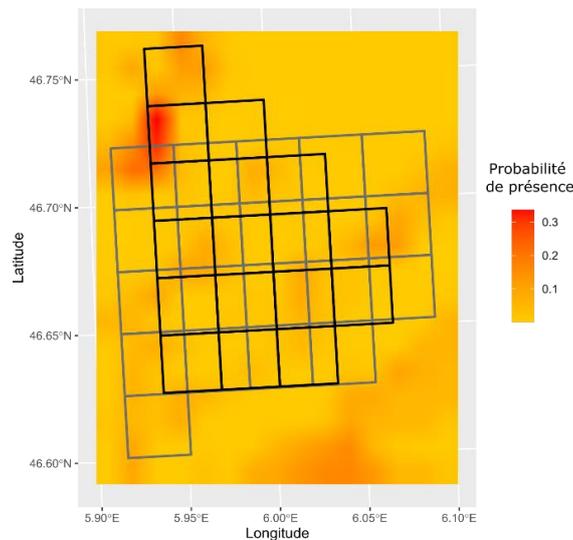


Figure 2: Représentation de la probabilité de présence du lynx prédite par le modèle d'occupation ajusté par Bauduin *et al.* 2022, en fonction des mailles de 2.7 x 2.7 km (en gris) et des mailles de 2.5 x 2.5 km (en noir). Le modèle d'occupation a été calculé sur des grilles de 1km² avec pour probabilité de détection (impact du réseau routier sur la survie des lynx et l'impact de la couverture végétale) et probabilité d'occupation (la localisation des populations initiales de lynx entre 1994 et 2017 ainsi que de la démographie et les comportements du lynx)

Nous avons alors tenté d'ajuster un autre modèle d'occupation, modifiant le modèle de Kervellec pour l'adapter au cas monospécifique du lynx (2020). Parmi les différents modèles d'occupation ajustés à partir des données de pièges photographiques, le meilleur modèle est le modèle M3 (tableau 2), qui modélise la probabilité de détection du lynx en fonction de la

présence de l'appareil photo sur une route. La probabilité de présence du lynx n'apparaît quant à elle pas clairement influencée par les variables environnementales testées: le meilleur modèle suppose ainsi une probabilité de présence de lynx constante sur la zone. Autrement dit, ce modèle ne permet pas non plus de distinguer des chamois soumis à de fortes ou faibles pressions de prédation par le lynx sur la zone.

Tableau 2: Résultats des modèles d'occupation du lynx, similaires à celui de Kervellec (2020), ajusté dans un contexte monospécifique. Pour chaque modèle, il y a la valeur WAIC, l'erreur-type du WAIC (SE(WAIC)) et l'erreur type de la différence entre le WAIC du meilleur modèle (M3) (SE(WAIC modèle – WAIC(M3))).

Modèles	WAIC	SE(WAIC)	SE(WAIC modèle – WAIC(M3))
M0	114.8	15.2	4.8
M1	114.5	15.5	4.7
M2	113.9	15.3	3.9
M3	111.7	14.7	0.0
M4	115.9	14.9	8.6

Malgré les différentes méthodes testées, nous n'avons pas été en mesure de calculer une métrique décrivant la variabilité spatiale de la pression de prédation par le lynx sur la zone d'étude. Nous poursuivrons donc l'étude en nous focalisant sur l'effet de la prédation anthropique.

3.2. Sélection de l'habitat par les chamois

L'analyse K-select effectuée pour étudier la sélection de l'habitat par les chamois pendant la saison de chasse montre que les vecteurs de marginalité des animaux suivis sont orientés dans deux directions principales (figure 3a). En effet, la décroissance des valeurs propres de cette analyse montre une rupture nette après le deuxième axe (74% de l'inertie de l'analyse est exprimée sur les deux premiers axes), aussi nous avons limité notre interprétation aux deux premiers axes. Le premier axe est principalement expliqué par la pente (figure 3b). Un grand nombre de chamois expriment ainsi une forte sélection pour les zones caractérisées par de fortes pentes (figure 3a). Le deuxième axe oppose des zones éloignées des routes et dans une moindre mesure des cours et points d'eau, et caractérisées par une forte pression de chasse à des zones aux caractéristiques inverses. On observe également beaucoup de chamois qui tendent à rechercher activement les zones les moins chassées, proches des routes et dans une moindre mesure des cours d'eau. L'examen des scores des vecteurs de marginalité recentrés des chamois (i.e. vecteurs de marginalités "déplacés" sur le plan de l'analyse K-select de façon à tous avoir une origine commune, figure 3c) illustre un gradient clair des stratégies de sélection de l'habitat par les animaux: très logiquement, les animaux qui sélectionnent le plus fortement les fortes pentes

sont ceux pour lesquels la sélection des zones les moins chassées (et proches de l'eau et des routes) est la moins forte et réciproquement

Le modèle de fonction de sélection des ressources ajusté confirme les éléments mis en évidence par l'analyse K-select. En effet, ce modèle montre un effet moyen très fort de la pente, significativement différent de 0, sur la probabilité de sélection d'un pixel par un chamois dans son DV (tableau 3). Il y a donc en moyenne une recherche des fortes pentes par les chamois, avec toutefois une variabilité inter-individuelle dans la force de cette sélection comme en témoigne l'estimation de l'écart-type "sigmaEpsilon" des coefficients individuels associés à la pente dans ce modèle (tableau 3). Un examen plus détaillé de ces coefficients montre que les coefficients individuels β_{1j} associés à la pente varient uniformément entre 0.2 et 1.1.

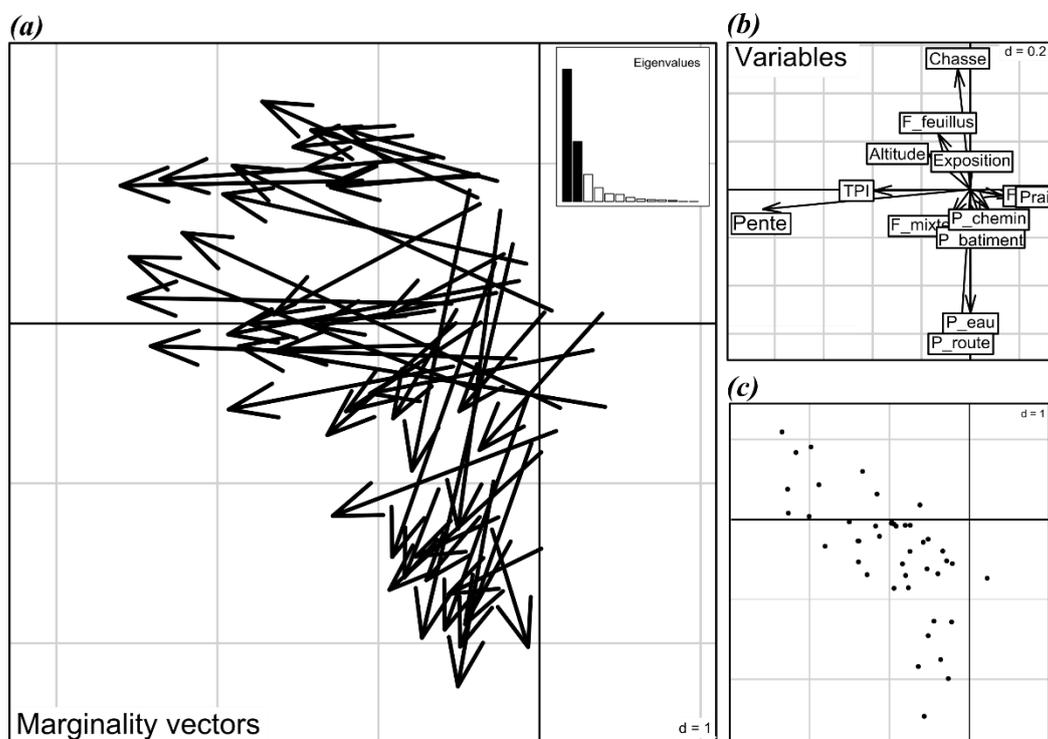


Figure 3: Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des chamois lors des saisons de chasse. (a) Représentation, sur le 1er et 2ème axe de l'analyse, des vecteurs de marginalité des animaux suivis par GPS. Chaque flèche correspond à un animal suivi ; l'origine de la flèche correspond à la projection sur ce plan du barycentre du nuage de points "disponibles" dans l'espace écologique, et l'extrémité correspond à la projection sur ce plan du barycentre de la "niche écologique" de l'animal (voir explication détaillée dans le Matériels et méthodes). La longueur de la flèche décrit la force de la sélection par l'animal sur ce plan, et son orientation, les habitats recherchés (le diagramme des valeurs propres est inséré en haut à droite de ce graphique). (b) Coordonnées des variables d'habitat sur les deux premiers axes de l'analyse K-select. (c) Coordonnées des extrémités des vecteurs de marginalité recentrés (i.e. déplacés de façon à avoir une origine commune) sur le premier plan de l'analyse.

Ce modèle confirme également une tendance générale des animaux à éviter les zones chassées (coefficient delta0, tableau 3), là aussi avec une variabilité individuelle notable dans

la force d'évitement par les chamois (écart SigmaZeta dans le tableau 3), allant d'animaux caractérisés par une indifférence à la pression de chasse (coefficients β_{2j} proche de 0) jusqu'à des animaux caractérisés par un rejet marqué des fortes pressions de chasse (coefficient moyen β_{2j} inférieur à -0.7 pour cinq animaux). Enfin, nous confirmons le lien marqué entre la force de sélectivité des zones non chassées et de la pente (coefficient delta1 fortement significativement positif, tableau 3). Les chamois qui sélectionnent le plus fortement les zones non chassées sont ceux qui vont sélectionner le moins fortement les fortes pentes.

Tableau 3: Résultats du modèle de sélection de l'habitat. Pour chaque variable, il y a le paramètre associé du modèle et la valeur ponctuelle des estimations du modèle assorties d'un intervalle de crédibilité à 90% (InC 90%)

Variabes	Paramètres	Coefficients	InC à 90%
Pente	Alpha0	0.62	[0.44 ; 0.79]
Intensité de la chasse	Delta0	-1.17	[-1.72 ; -0.63]
Lien entre la pente et la chasse	Delta1	1.23	[0.47 ; 2]
Coefficient pente β_{1j}	Sigma Epsilon	0.34	[0.22 ; 0.51]
Coefficient chasse β_{2j}	Sigma Zeta	0.39	[0.23 ; 0.62]

3.2.1. Évaluer l'impact de la sélection de l'habitat sur la consommation de la végétation

L'examen exploratoire des corrélations entre les log des indices de consommation toutes espèces confondues et l'intensité de la sélection de l'habitat pour différentes caractéristiques révèle que les chamois qui évitent le moins fortement la chasse (donc avec une coordonnée négative sur le deuxième axe de l'analyse K-select) sont aussi ceux pour lesquels la consommation de la végétation (toutes espèces confondues) dans le cœur du DV, ainsi que la différence entre les log IC de la zone cœur et de la couronne du DV, est la plus forte (forte corrélation positive entre cet IC et cette différence de log d'IC et le deuxième axe de l'analyse K-select, tableau 4). Notons que nous retrouvons le même type de corrélation lorsque nous considérons les variables qui structurent le deuxième axe de l'analyse K-select (i.e. corrélation positive entre différence de log d'IC cœur-couronne et chasse, négative avec proximité aux routes, tableau 4). Au contraire, le log de l'IC dans la couronne pour toutes les essences confondues n'est corrélé fortement ni avec la sélection de la chasse (tableau 4) ni avec la sélection de la proximité aux routes.. Autrement dit, les animaux qui évitent le plus fortement les zones chassées et qui sélectionnent le plus fortement les zones proches des routes sont ceux pour lesquels la consommation de la végétation de la couronne est la plus forte par rapport à la consommation dans le cœur. Inversement, les chamois pour lesquels on ne met pas en évidence ce rejet des zones chassées et qui recherchent les zones éloignée des routes vont avoir tendance à plus consommer dans la zone cœur (corrélacion positive) et avoir une différence de consommation entre la

couronne et le cœur plus marquée (corrélation négative). La corrélation entre d'une part de le log de l'IC cœur ou de la différence entre log(IC) du cœur moins la couronne, et avec la sélection de la pente (dont la sélection est inversement reliée à l'évitement des zones chassées) est beaucoup plus faible mais positive comme attendu.

Tableau 4: Tableau de corrélations de Spearman entre d'une part les log des indices de consommation (IC) dans le cœur (IC_coeur) et la couronne (IC_cour) du DV, les différences de ces log IC (cœur - couronne) et d'autre part l'intensité de la sélection des différentes variables environnementales par les chamois (pente, proximité aux routes (P_route) et intensité de la sélection de la chasse) et les deux premiers axes de l'analyse K-select (Composante 1 et Composante 2). Pour une variable donnée, cette intensité de la sélection est mesurée par la différence entre la moyenne des valeurs de la variable observées sur les localisations des chamois suivis (utilisé) et la moyenne des valeurs observées dans les pixels du DV du chamois (disponible). Les valeurs supérieures à 0.35 en valeur absolue sont indiquées en gras.

Variable 1	Variable 2	Total	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
IC cœur	Pente	0.15	0.13	0.23	0.09
	Chasse	0.52	0.42	-0.16	0.08
	P_route	-0.20	0.06	0.09	-0.03
	Composante 1	-0.10	-0.04	-0.18	-0.04
	Composante 2	0.40	0.16	-0.07	-0.11
IC couronne	Pente	-0.19	-0.02	0.05	0.02
	Chasse	-0.04	-0.10	-0.28	-0.16
	P_route	0.18	0.37	0.02	-0.11
	Composante 1	0.28	0.08	-0.11	-0.02
	Composante 2	-0.38	-0.40	-0.03	0.02
Différence IC cœur et IC couronne	Pente	0.20	-0.02	0.15	0.12
	Chasse	0.42	0.24	0.20	0.16
	P_route	-0.30	-0.20	-0.17	0.09
	Composante 1	-0.23	0.02	-0.12	-0.10
	Composante 2	0.59	0.38	0.14	-0.03

L'étude des corrélations entre les log des indices de consommations pour chacun des groupes d'essences et l'intensité de la sélection de la chasse révèle que les chamois qui évitent le moins les zones de chasse vont consommer davantage les espèces d'intérêt sylvicole dans le cœur de leur DV (groupe 1 corrélation positive, tableau 4). Tandis que les chamois qui évitent le plus fortement la chasse et sélectionnent les zones proches des routes vont consommer davantage ces essences dans la couronne. Nous retrouvons également la même corrélation entre les variables qui structurent le deuxième axe de l'analyse K-select pour le log de l'IC couronne pour les espèces du groupe 1 (i.e. corrélation négative entre le log de l'IC couronne et la composante 2, tableau 4). La différence de consommation entre le cœur et la couronne semble diminuer avec l'évitement croissant de la chasse et la sélection croissante des routes. Les chamois qui répondent moins fortement à la chasse vont plus consommer les essences de ce groupe dans

le cœur que dans la couronne. La consommation dans le cœur et la couronne des essences pour les groupe 2 et 3, et pour la différence entre les log des IC cœur-couronne, est peu corrélée aux différentes sélections de l'habitat des chamois (tableau 4).

Les éléments précédents, très préliminaires, s'appuient sur une simple analyse de corrélations mais sont assez informatifs. Une analyse plus fine est rendue possible par la modélisation de la relation entre consommation et sélection de l'habitat. En effet, le modèle mettant en relation la sélection des ressources et les log des IC confirme l'existence d'une légère relation négative entre la sélectivité de la chasse et la différence des IC (cœur-couronne) pour l'IC global et pour le groupe d'essences d'intérêt pour les sylviculteurs (type 1, tableau 5). La relation est faible puisque la probabilité pour que le coefficient associé à la sélection des zones chassées dans le modèle de la différence des log(IC) entre cœur et couronne soit supérieur à 0 (i.e. qu'un évitement moins fort des zones chassées soit associé à une utilisation plus intensive de la zone cœur du DV par rapport à la couronne) est respectivement de 89% et 82% l'IC global et le groupe 1 (probabilités calculées en calculant la proportion des itérations MCMC pour lesquelles la différence des coefficients ($a_{1t} - a_{2t}$) est supérieure à 0). Les chamois qui recherchent les zones les moins chassées, ont plutôt tendance à consommer moins dans le cœur et davantage dans la couronne que les chamois n'évitant pas les zones chassées (tableau 5). Le modèle ne met pas en évidence de relation entre la consommation des essences des groupes 2 et 3 et l'évitement des zones de chasse.

Tableau 5: Estimation des coefficients du modèle associés à la sélectivité des zones chassées dans les modèles prédisant les indices de consommation de la flore dans le cœur et la couronne du DV des animaux suivis, ainsi que la différence entre les IC (cœur - couronne), pour les trois groupes d'essence forestière (Groupe 1: essences très consommées par les chamois et d'intérêt sylvicole, Groupe 2: essences très consommées mais sans intérêt sylvicole et Groupe 3: essences peu consommées mais d'intérêts sylvicoles) ainsi que pour l'IC calculé sur la totalité des essences. À chaque estimation est associée un intervalle de confiance à 90%.

Essence	Cœur (a_{1t})	Couronne (a_{2t})	Différence ($a_{1t} - a_{2t}$)
Total	0.29 [-0.14 ; 0.72]	-0.24 [-0.79 ; 0.32]	0.52 [-0.17 ; 1.24]
Groupe 1	0.33 [-0.13 ; 0.78]	-0.1 [-0.72 ; 0.52]	0.43 [-0.35 ; 1.22]
Groupe 2	0.21 [-0.1 ; 0.54]	-0.04 [-0.38 ; 0.31]	0.25 [-0.22 ; 0.72]
Groupe 3	0.05 [-0.45 ; 0.55]	-0.04 [-0.48 ; 0.4]	0.09-0.56 ; 0.73]

4. **DISCUSSION:**

Notre étude avait pour objectif de comprendre les impacts non létaux de la prédation naturelle et anthropique sur l'utilisation de l'habitat des chamois et les répercussions sur la végétation. Nous avons initialement émis l'hypothèse que l'utilisation de l'habitat des chamois varie en réponse à la présence des prédateurs anthropiques et naturels (hypothèse 1).

Malheureusement, il n'a pas été possible d'étudier la réaction des animaux à la présence du lynx du fait d'une absence de mesures pertinentes de la pression de prédation par le lynx. De ce fait, nous n'avons pas pu valider ou invalider l'hypothèse 2, pour laquelle nous avons supposé que les prédatons naturelle et anthropique ne provoquaient pas les mêmes effets.

En revanche, nos résultats ne sont pas incompatibles avec cette hypothèse 1, nous observons un effet de la prédation anthropique sur la sélection de l'habitat par les chamois, ainsi qu'un impact indirect sur la consommation de la végétation (hypothèse 3). Il y a une sélection nette des fortes pentes par le chamois, ainsi qu'une recherche des zones à la fois non-chassées et proches des routes et dans une moindre mesure des points d'eau. Il apparaît clairement que plus un individu sélectionne les fortes pentes, moins l'évitement des zones de chasse/recherche des routes et de l'eau sera marqué. De plus, il semble y avoir une légère relation entre l'évitement des zones chassées et la distribution de la consommation de la végétation dans le DV: moins cet évitement est marqué, et plus la consommation est forte dans le cœur par rapport à la couronne du DV, en particulier pour les espèces d'intérêt sylvicole, ce qui confirme l'hypothèse 3.

L'étude montre une sélection des pentes par les chamois avec une variabilité entre les individus plus ou moins forte. Cette sélection des milieux pentus est très renseignée pour les chamois, du fait de leur morphologie particulière adaptée aux milieux de montagne, aux terrains pentus et rocheux (Corlatti *et al.* 2011; Duparc 2017). Cependant l'utilisation des pentes pourrait être également une stratégie d'évitement de la chasse puisque plusieurs auteurs ont pu montrer que les chamois ont souvent tendance à éviter les routes et les zones de chasse (Leblond *et al.* 2013; Kati *et al.* 2020), là où la pression anthropique est forte, en migrant vers des zones peu accessibles aux hommes (Trepel *et al.* 2013). Néanmoins, au vu de la sélection des pentes que nous retrouvons en période printanière et estivale sur notre zone (cf. analyses annexes effectuées pour ces saisons, Annexe 5), le chamois utilise les pentes tout au long de l'année. L'utilisation des pentes peut soit résulter d'une sélection annuelle des pentes, peu importe la pression anthropique perçue, soit être une stratégie d'évitement des hommes en général et pas particulièrement de la chasse.

La sélection des habitats à proximité des routes et éloignés des zones de chasse observée sur notre zone est un phénomène moins connu. Cependant, il est important de souligner la difficulté que nous avons eu à déterminer laquelle de ces deux variables apparaît la plus explicative de l'analyse K-select en période de chasse. Les analyses K-select au printemps et en été montrent une sélection des routes pour les mêmes chamois que ceux pour l'analyse K-select en période de chasse (Annexe 5). D'autant plus que lorsque nous remplaçons, dans le modèle RSF,

la variable chasse par la proximité aux routes, le pouvoir prédictif du modèle n'est pas modifié, comme le montrent les critères de Watanabe (Annexe 4). Il est donc difficile d'être affirmatif concernant l'impact de la chasse, étant donnée la très forte corrélation entre zones non-chassées et proches des routes, et étant donné les résultats obtenus lors des autres saisons concernant la proximité aux routes. Néanmoins, l'influence de la chasse sur l'utilisation de l'habitat a été démontrée pour de nombreuses espèces de grand gibier (chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Gehr *et al.* 2018), cerf (*Cervus elaphus*) et sanglier (*Sus scrofa*) (Chassagneux 2020), chamois (Courbin *et al.* 2022)). En effet, les humains peuvent affecter les interactions entre les espèces à des niveaux trophiques inférieurs et conduisent les processus écosystémiques (Gehr *et al.* 2018).

L'utilisation des habitats à proximité des routes est possiblement en lien avec la chasse et pourrait permettre de l'éviter étant donné que la chasse n'est pas autorisée à proximité des routes pour des raisons de sécurité. Toutefois, le réseau routier est aussi connu pour impacter négativement en tuant de nombreux animaux. Cependant, à proximité des routes, il a également été constaté une augmentation de la densité d'ongulés mais également l'expansion de la végétation en bordure (plantes à fruits et végétation herbacée) (Müllerová *et al.* 2011). Les routes affectent les composantes biotiques et abiotiques du paysage en modifiant le niveau de ressources disponibles et augmentant la disponibilité aux nutriments (Müllerová *et al.* 2011). Dans notre étude, les individus montrant ce type de sélection de l'habitat sont répartis aléatoirement sur tout le site d'étude (i.e., il ne s'agit pas d'un groupe d'animaux utilisant une sous-zone précise), et recherchent tous des zones proches de routes plus ou moins empruntées mais qui sont situées à proximité de barres rocheuses favorables aux chamois (Chirichella *et al.* 2013). Nous pouvons supposer que les chamois qui choisissent ces zones proches des routes vont considérer que les bénéfices liés à la proximité aux routes (éviter la chasse, proximité aux pentes et disponibilité des ressources) sont plus importants que les coûts associés (collisions routières).

Jusqu'à présent, nous n'avons discuté que de l'effet de la pression anthropique, cependant, bien que nos analyses sur la répartition du lynx n'aient pas abouti, il est indéniable qu'il est présent sur le site d'étude (Gatti *et al.* 2014, Duchamp *et al.* 2020), d'autant plus que leur domaines vitaux se chevauchent. Le lynx va exercer une pression de prédation sur les proies toute l'année (Say-Sallaz *et al.* 2019), variable entre les saisons (Gehr *et al.* 2017), au contraire de la chasse anthropique qui provoque un effet négatif limité à la période de chasse (Courbin *et al.* 2014). La chasse semble jouer sur la sélection de l'habitat mais en considérant la présence du lynx, il est possible que cette sélection des zones proches des routes ne soit pas expliquée seulement par la chasse (Ripple *et al.* 2014; van Beeck Calkoen *et al.* 2022).

Cette sélectivité de zones possiblement en relation avec la chasse pourrait avoir un effet sur la consommation de la végétation, ainsi que le suggère la légère relation négative entre l'évitement de la chasse et la consommation dans le cœur pour toutes les essences présentes et pour les essences préférées des chamois et d'intérêt sylvicole. Les individus qui sélectionnent des environnements avec présence de chasse vont consommer davantage ces espèces dans le cœur de leur DV, alors que les chamois évitant la chasse vont avoir tendance à les consommer de manière plus importante dans la couronne. Cependant, nous avons vu précédemment que les individus qui sélectionnent la proximité aux routes, sont situés dans des barres rocheuses, or ces environnements peuvent être caractérisés par peu de ressources (Chirichella *et al.* 2013). Nous pouvons supposer que leur utilisation constitue une zone refuge et que les chamois vont devoir plus consommer dans la couronne de leur DV – hors de ces barres rocheuses – pour avoir accès aux ressources suffisantes. Une augmentation de la consommation dans le cœur ou dans la couronne entraînerait des conséquences négatives sur les espèces en question dans ces zones en impactant la croissance des arbres et engendrerait des effets négatifs indirects en cascade sur les insectes et oiseaux (Chollet 2012).

Ces résultats sont en accord avec la littérature scientifique qui a tendance à trouver qu'en réponse à la chasse, les animaux vont consommer de manière moins importante la végétation (Chollet 2012; van Beeck Calkoen *et al.* 2022)). Cependant, nos résultats restent préliminaires, du fait que nous n'avons pas pu considérer davantage la dimension spatiale de l'activité des animaux dans notre étude par manque de temps. En effet, les interactions entre la sélection de l'habitat (distribution des activités dans un espace écologique défini par les variables d'habitats) et la consommation peuvent aussi être médiées par l'utilisation de l'espace (modification interne du DV avec un cœur plus ou moins important qui peut influencer l'indice de consommation). Par exemple, nous pouvons s'attendre à ce qu'un animal chassé soit caractérisé par des "saillies" hors de son DV habituel (son DV hors saison de chasse), ce qui conduirait à une couronne plus vaste du DV de la saison de chasse assez peu utilisée pour l'alimentation, ce qui pourrait aussi expliquer les patrons observés.

La compréhension du rôle écologique de l'homme et du lynx sur les interactions trophiques inférieures dans les écosystèmes terrestres anthropisés est importante (Gehr *et al.* 2018; van Beeck Calkoen *et al.* 2022). Le retour des grands carnivores dans des paysages dominés par l'homme va impacter les herbivores déjà soumis à la pression anthropique et donc potentiellement jouer indirectement sur la végétation (Chapron *et al.* 2014). Néanmoins, les cascades trophiques dans les systèmes de la faune terrestre sont peu connues (Brice *et al.* 2022). Pourtant,

les gestionnaires de la faune et de la flore ont de plus en plus besoin de s'appuyer sur des indicateurs pour évaluer les relations des herbivores et leurs habitats (Saïd, Servanty 2005). Comprendre les impacts de l'arrivée des grands prédateurs dans les zones anthropisées est donc essentiel pour résoudre les débats et comprendre les forces qui structurent les réseaux trophiques (Ripple *et al.* 2014)). Malheureusement, après avoir suivi plusieurs pistes, le manque de données et la difficulté de mettre en évidence des zones à faible et forte densité du lynx sur le site d'étude n'a pas permis d'étudier les interactions prédateurs-proies-végétation. Kervellec (2020) n'a pas pu mettre en évidence de variations spatiales avec les données de 2016 et 2017 sur la zone d'étude.

La superposition des domaines vitaux des chamois suivis par collier GPS et la cartographie des zones occupées ou pas par le lynx aurait pu permettre d'étudier l'impact du lynx sur les chamois (Duchamp *et al.* 2020). Néanmoins, les pièges mis en place semblent trop peu nombreux et leur mise en place comporte de nombreux biais d'échantillonnages (caméras positionnées seulement dans les zones propices aux lynx, capacité de chaque installateur de sélectionner la zone adaptée). D'autant plus que, la probabilité des programmes de surveillance à détecter les individus varie grandement en fonction de l'effort investi (Chapron *et al.* 2014). Dans la mesure où l'objectif est d'identifier les zones d'occupation du lynx, il faudrait répartir les pièges dans des zones où le lynx est fortement susceptible de passer mais également les zones peu utilisées par le lynx (proximité des bâtiments, milieux ouverts (Kays *et al.* 2017)), afin de créer des modèles d'occupation avec une meilleure résolution. Cependant, ce dispositif demande une quantité importante de ressources matérielles (pièges photos) et humaines (installation, entretien des dispositifs et analyse des photos) qui ne sont pas évidentes à déployer. Néanmoins, malgré le déploiement de nouveaux pièges, il est possible que la probabilité d'occupation du lynx soit homogène sur le site d'étude, auquel cas même une très forte intensité de pièges photographique ne permettra pas de distinguer des zones fortement ou faiblement prédatées par le lynx.

A l'origine, le projet PPP Lynx prévoyait de réaliser une estimation de la pression de prédation par le lynx via la capture et l'équipement de collier GPS des individus "résidents". Les dérogations administratives n'ayant pu être obtenues, le suivi de ce prédateur a été réalisé par piégeage photographique. Pourtant, l'installation de collier GPS est courant sur les grands herbivores et carnivores (Say-Sallaz *et al.* 2019) et offre des possibilités accrues pour étudier l'utilisation de l'espace par les grands carnivores (Prugh *et al.* 2019). En effet, elle permet d'obtenir des localisations précises à des fréquences très rapprochées, et donc de cartographier les

déplacements des animaux dans le temps et dans l'espace. L'installation de colliers GPS permettrait d'obtenir une quantité importante de données permettant de répondre aux questions d'utilisation de l'habitat, de prédation, et d'un ensemble d'enjeux de conservation de l'espèce en France, comme cela a été réalisé en Suisse avec le lynx (Bonnot *et al.* 2020).

Notre étude laisse entrevoir plusieurs perspectives mais les analyses nécessitent d'être complétées avec des données et des analyses complémentaires. Une première perspective serait d'augmenter la taille du jeu de données, en équipant plus de chamois de GPS, sur plusieurs sites d'études, et en réalisant des relevés d'abrouissement sur tous les domaines vitaux des animaux, afin de confirmer ou infirmer nos résultats préliminaires. L'ajout également de variables de visibilité tel que la couverture végétale pourrait permettre de comprendre davantage les réponses des herbivores.

Une deuxième perspective pourrait être de compléter notre analyse en étudiant les comportements des chamois à l'échelle de la journée avec les données d'activités des chamois, recueillies par collier GPS qui renseignent sur le comportement des animaux toutes les 5 minutes en informant sur l'axe de la tête de l'animal sur un plan X-Y, à quel point sa tête est baissée, la date et l'heure. Un croisement de ces données d'activités avec les données des pièges photographiques et des données chasses pourrait permettre d'identifier un impact du lynx et du chasseurs sur les schémas d'activités des chamois.

Une dernière perspective, dans le but d'étudier l'impact du lynx, serait soit d'équiper les lynx de collier GPS pour pouvoir étudier leur comportement et leur impact sur les cascades trophiques. Soit d'augmenter le nombre de pièges photographiques dans des mailles de petite taille afin d'augmenter l'effort d'échantillonnage et permettre d'estimer la probabilité d'occupation du lynx en fonction de variables environnementales présentes au sein des domaines vitaux des ongulés.

5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'utilisation de l'habitat par les chamois pourrait dépendre de leur réponse à la chasse anthropique avec des animaux qui vont sélectionner les zones à fort ou faible effort de chasse. Cette modification dans l'utilisation de l'habitat semble provoquer des effets en cascades en altérant la consommation par les chamois dans le cœur et dans la couronne des domaines vitaux, notamment pour les essences forestières qui intéressent fortement les forestiers. Les impacts non létaux du lynx sur l'utilisation de l'habitat des chamois et leur consommation restent encore

à déterminer. L'amélioration des méthodes employées ou l'utilisation de données GPS pourraient permettre d'évaluer l'impact de cette espèce sur les cascades trophiques.

6. BIBLIOGRAPHIE:

- Apollonio**, Marco, Andersen, Reidar et Putman, Rory, 2010. *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge, UK ; New York : Cambridge University Press.
- Bauduin** Sarah, 13 co-auteurs , 2022. *Eurasian lynx populations in Western Europe: What prospects for the next 50 years?* [en ligne]. preprint. 2022. Ecology.
- Beschta**, Robert L., Painter, Luke E. et Ripple, William J., 2018. Trophic cascades at multiple spatial scales shape recovery of young aspen in Yellowstone. *Forest Ecology and Management*.
- Bonnot**, Nadège et 12 co-auteurs Mark, 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. VANDER WAL, Eric (éd.), *Journal of Animal Ecology*.
- Brice**, Elaine M., Larsen, Eric J. et Macnulty, Daniel R., 2022. Sampling bias exaggerates a textbook example of a trophic cascade. *Ecology Letters*.
- Brown**, Joel, 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk.
- Calenge**, Clément, 2007. Exploring Habitat Selection by Wildlife with adehabitat. *Journal of Statistical Software* [en ligne].
- Calenge**, Clément, Dufour, A.B. et Maillard, D., 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling*.
- Chapron**, Guillaume, et 75 co-auteurs 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*.
- Chassagneux**, Agathe, 2020. *Vers une intégration du comportement spatial dans la gestion de la faune sauvage par la chasse : l'exemple du cerf et du sanglier* [en ligne].
- Chevrier**, ONCFS-Thierry, 2015. Fiche N°13 : Indice de Consommation (IC).2015.
- Chevrier**, T, 2016. Quel est l'impact d'une communauté d'ongulés sur les essences forestières ?
- Chirichella**, R., Ciuti S. , Grignolio S., Rocca M. et Apollonio M., 2013. The role of geological substrate for horn growth in ungulates: a case study on Alpine chamois. *Evolutionary Ecology*.
- Chollet**, Simon, 2012. *De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf: Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii*
- Clinchy**, Michael, Zanette, Liana Y., Roberts, Devin, Suraci, Justin P., Buesching, Christina D., Newman, Chris et Macdonald, David W., 2016. Fear of the human "super predator" far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. *Behavioral Ecology*.
- Corlatti**, Luca, Lorenzini, Rita et Lovari, Sandro, 2011. The conservation of the chamois *Rupicapra* spp.: Biology and conservation of the chamois. *Mammal Review*. avril 2011.
- Côté**, Steeve D., Rooney, Thomas P., Tremblay, Jean-Pierre, Dussault, Christian et Waller, Donald M., 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Courbin**, N., Fortin, D., Dussault, C. Et Courtois, R., 2014. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecological Monographs*.
- Courbin**, Nicolas, Garel, Mathieu, Marchand, Pascal, Duparc, Antoine, Debeffe, Lucie, Börger, Luca Et Loison, Anne, 2022. *Interacting lethal and nonlethal human activities shape complex risk tolerance behaviors in a mountain herbivore* [en ligne]. 2022.
- *Article qui étudie les effets létaux et non létaux des activités anthropiques (dont la chasse) sur le chamois*
- Creel**, S., Schuette, P. et Christianson, D., 2014. Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology*.

- Creel**, Scott, Winnie, John A., Christianson, David et Liley, Stewart, 2008. Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. *Animal Behaviour*.
- Darimont**, Chris T., Fox, Caroline H., Bryan, Heather M. et Reimchen, Thomas E., 2015. The unique ecology of human predators. *Science*.
- Darmon**, Gaëlle, 2007. *Influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés sauvages*. PhD Thesis.
- Deinet**, Stefanie, Ieronymidou, Cristina, Mcrae, Louise, Burfield, Ian J., Foppen, Ruud P., Colleen, Ben et Böhm, Monika, 2013. Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species. Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. *London, UK: ZSL*. 2013.
- De Valpine**, Perry, Turek, Daniel, Paciorek, Christopher J., Anderson-Bergman, Clifford, Lang, Duncan Temple et Bodik, Rastislav, 2017. Programming with models: writing statistical algorithms for general model structures with NIMBLE. *Journal of Computational and Graphical Statistics*.
- Dray**, Stéphane et Dufour, Anne-Béatrice, 2007. The **ade4** Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*
- Duchamp**, Christophe, Gimenez, Olivier, Deharte, Anne, Bollet, Yoann et Fanjul, Jean-Baptiste, 2020. Estimation de densités des lynx sur les sites pilotes de l'Ain et du Jura par méthodes de capture-recapture photographiques spatialisées.
- Duparc**, Antoine, 2017. *Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines: impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne*.
- Dussault**, Christian, Courtois, Réhaume, Ouellet, Jean-Pierre et Girard, Irène, 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*.
- Ford**, Adam T. et Goheen, Jacob R., 2015. Trophic Cascades by Large Carnivores: A Case for Strong Inference and Mechanism. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Frid**, Alejandro et Dill, Lawrence, 2002. Human-caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk. *Conservation Ecology*
- Gatti**, Sylvan, Blanc, Laetitia, Gimenez, Olivier et Marboutin, Eric, 2014. Estimation des densités de lynx dans le massif du Jura.
- Gaynor**, Kaitlyn M., Brown, Joel S., Middleton, Arthur D., Power, Mary E. et Brashares, Justin S., 2019. Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Gehr**, Benedikt, Hofer, Elizabeth J., Muff, Stefanie, Ryser, Andreas, Vimercati, Eric, Vogt, Kristina et Keller, Lukas F., 2017. A landscape of coexistence for a large predator in a human dominated landscape. *Oikos*.
- *Article qui étudie la sélection de l'habitat du lynx en fonction de nombreux paramètres notamment la présence d'ongulés, dans un environnement très anthropisé.*
- Gehr**, Benedikt, Hofer, Elizabeth J., Pewsner, Mirjam, Ryser, Andreas, Vimercati, Eric, Vogt, Kristina et Keller, Lukas F., 2018. Hunting-mediated predator facilitation and superadditive mortality in a European ungulate. *Ecology and Evolution*.
- Gelman**, Andrew, Hill, Jennifer et Vehtari, Aki, 2021. *Regression and other stories*. Cambridge University Press.
- Gelman**, A. et Meng, X. (1996). Model checking and model improvement. In Gilks, W. et Richardson, S., editors, Markov chain Monte Carlo in practice, chapter 11, pages 189–201. Chapman & Hall/CRC.
- Gicquel**, Morgane, Sand, Håkan, Månsson, Johan, Wallgren, Märtha et Wikenros, Camilla, 2020. Does recolonization of wolves affect moose browsing damage on young Scots pine? *Forest Ecology and Management*.
- Guisan**, Antoine, Weiss, Stuart B et Weiss, Andrew D, 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution.

- Hijmans**, Robert J. et Van Etten, Jacob, 2012. raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12.
- Hutchinson**, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium. Quantitative Biology
- Kati**, Vassiliki, Kassara, Christina, Vassilakis, Dimitrios et Papaioannou, Haritakis, 2020. Balkan Chamois (*Rupicapra rupicapra balcanica*) Avoids Roads, Settlements, and Hunting Grounds: An Ecological Overview from Timfi Mountain, Greece. *Diversity*.
- Kays**, Roland et 9 co-auteurs 2017. Does hunting or hiking affect wildlife communities in protected areas? *Journal of Applied Ecology*. 2017.
- Kervellec**, L, 2020. *Quantifier les interactions prédateur-proies grâce au piégeage photographique et à la modélisation d'occupation multi-espèce*.
- Kotler**, Burt P. et Brown, Joel S., 2017. Fear and loathing on the landscape: What can foraging theory tell us about vigilance and fear? *Animal Sentience* [en ligne]. 1 janvier 2017.
- Kuijper**, D. P. J., 2011. Lack of natural control mechanisms increases wildlife–forestry conflict in managed temperate European forest systems. *European Journal of Forest Research*.
- Kuijper**, D. P. J., De Kleine, C., Churski, M., Van Hooft, P., Bubnicki, J. et Jędrzejewska, B., 2014. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*.
- Laundré**, John W., Hernández, Lucina et Altendorf, Kelly B., 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the « landscape of fear » in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*.
- *Article qui introduit et explique la notion de paysage de la peur avec l'exemple du loup et de deux herbivores*
- Leblond**, M., Dussault, C. et Ouellet, J. –P., 2013. Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity. HAYSSSEN, Virginia (éd.), *Journal of Zoology*.
- Linnell**, John D. C. et 10 co-auteurs 2020. The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*.
- Mackenzie**, Nichols, Lachman, Droege et Royle, 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology - Wiley Online Library*.
- Malhi**, Yadvinder, et 11 co-auteurs 2022. The role of large wild animals in climate change mitigation and adaptation. *Current Biology*. février 2022.
- Manly**, B. F. J., 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in biology* (p. xiii, 281p). Chapman and Hall.
- Manly**, Bryan F J, Mcdonald, Lyman L, Thomas, Dana L, Mcdonald, Trent L et Erickson, Wallace P, 2002. Resource Selection By Animals.
- McElreath**, R. (2016). *Statistical rethinking: A Bayesian course with examples in R and Stan*. Leipzig, Germany: Chapman & Hall, CRC Press
- Mohr**, Carl O., 1947. Table of Equivalent Populations of North American Small Mammals. *The American Midland Naturalist*.
- Molinari-Jobin**, A., Molinari, P., Loison, A., Gaillard, J.-M. Et Breitenmoser, U., 2004. Life cycle period and activity of prey influence their susceptibility to predators. *Ecography*. juin
- Müllerová**, Jana, Vítková, Michaela et Vitek, Ondřej, 2011. The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: Effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. *Science of The Total Environment*.
- Nekola**, Jeffrey C. et White, Peter S., 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*.
- Ordiz**, Andrés, et 9 co-auteurs, 2020. Individual Variation in Predatory Behavior, Scavenging and Seasonal Prey Availability as Potential Drivers of Coexistence between Wolves and Bears. *Diversity*.

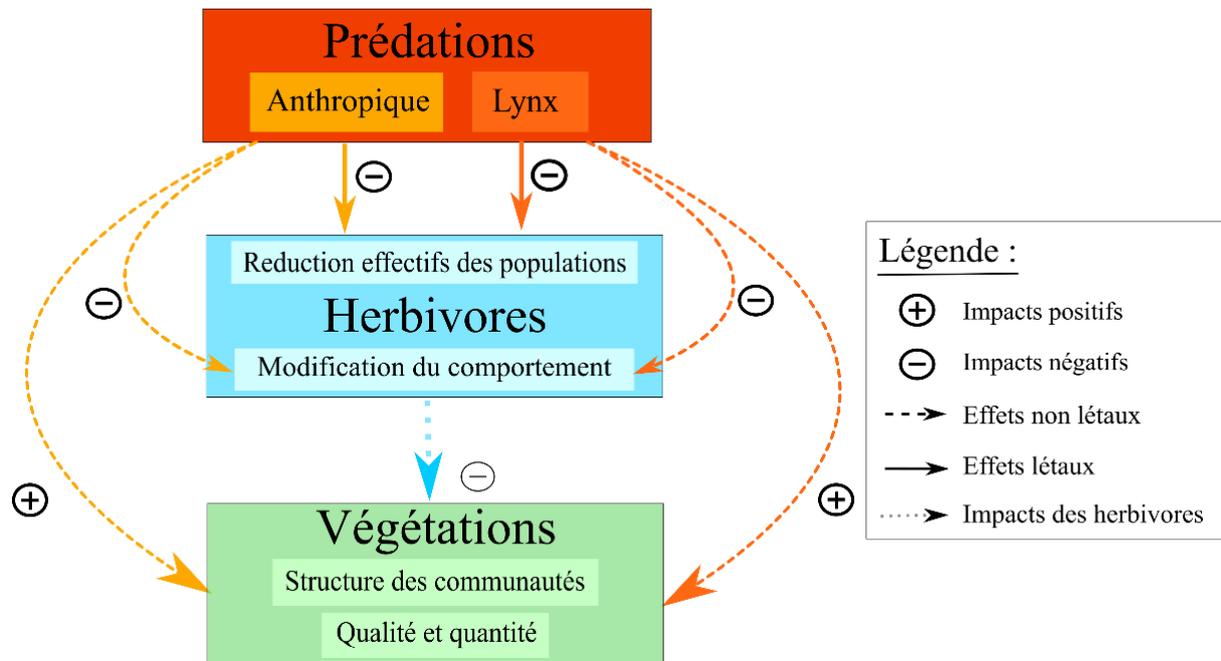
- Palmer**, Meredith S., Portales-Reyes, C., Potter, C., Mech, L. David et Isbell, Forest, 2021. Behaviorally-mediated trophic cascade attenuated by prey use of risky places at safe times. *Oecologia*.
- Pebesma**, Edzer et Bivand, Roger S, 2005. Classes and Methods for Spatial Data: the sp Package.
- Preisser**, Evan L., Bolnick, Daniel I. Et Benard, Michael F., 2005. Scared to Death? The Effects of Intimidation and Consumption in Predator–Prey Interactions. *Ecology*.
- Proffitt**, Kelly M., Grigg, Jamin L., Hamlin, Kenneth L. et Garrott, Robert A., 2009. Contrasting Effects of Wolves and Human Hunters on Elk Behavioral Responses to Predation Risk. *Journal of Wildlife Management*.
- Prugh**, Laura R., et 9 co-auteurs 2019. Designing studies of predation risk for improved inference in carnivore-ungulate systems. *Biological Conservation*.
- Redjadj**, Claire, 2010. *Étude inter-et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne* [en ligne]. These de doctorat. Grenoble.
- Richard**, Emmanuelle, Saïd, Sonia, Hamann, Jean-Luc et Gaillard, Jean-Michel, 2011. Toward an Identification of Resources Influencing Habitat Use in a Multi-Specific Context.
- Ripple**, William J., et 14 co-auteurs 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*.
- Saïd**, Sonia, Gaillard, Jean-Michel, Widmer, Olivier, Débias, François, Bourgoïn, Gilles, Delorme, Daniel et Roux, Céline, 2009. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos*.
- Saïd**, Sonia et Servanty, Sabrina, 2005. The Influence of Landscape Structure on Female Roe Deer Home-range Size. *Landscape Ecology*.
- Say-Sallaz**, Elise, Chamailé-Jammes, Simon, Fritz, Hervé et Valeix, Marion, 2019. Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation*.
- *Synthèse bibliographique sur les effets non létaux des prédateurs sur les mammifères terrestres, qui a permis d'apporter de nombreuses connaissances sur le sujet.*
- Schilling**, D. et Singer, D., 1986. *Schilling, D. Singer et H. Diller. — Guide des Mammifères d'Europe. Adaptation française de Michel Cuisin. Delachaux et Niestlé*. Persée : Université de Lyon, CNRS & ENS de Lyon.
- Spitzer**, Robert, Felton, Annika, Landman, Marietjie, Singh, Navinder J., Widemo, Fredrik et Cromsigt, Joris, 2020. Fifty years of European ungulate dietary studies: a synthesis. *Oikos*.
- Trepet**, S. A. Et Eskina, T. G., 2013. The influence of environmental factors on the dynamics of the size and spatial structure of the chamois (*Rupicapra rupicapra caucasica*) population on the Caucasian Reserve. *Biology Bulletin*.
- Tuckey**, 1977. *Exploring Data Tables, Trends, and Shapes* [en ligne].
- Vajas**, Pablo, Calenge, Clément, Richard, Emmanuelle, Fattebert, Julien, Rousset, Cyril, Saïd, Sonia et Baubet, Eric, 2019. Many, large and early: Hunting pressure on wild boar relates to simple metrics of hunting effort. *Science of The Total Environment*.
- Van Beeck Calkoen**, Suzanne T. S., Deis, Michele H., Oeser, Julian, Kuijper, Dries P. J. et Heurich, Marco, 2022. Humans rather than Eurasian lynx (*Lynx lynx*) shape ungulate browsing patterns in a temperate forest. *Ecosphere*.
- *Article qui étudie l'impact des herbivores sur la végétation en présence de lynx et dans un milieu très anthropisé.*
- Van Beeck Calkoen**, Suzanne T. S., et 28 co-auteurs, 2020. Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*.

Watanabe, Sumio, 2013. A widely applicable Bayesian information criterion. *Journal of Machine Learning Research*.

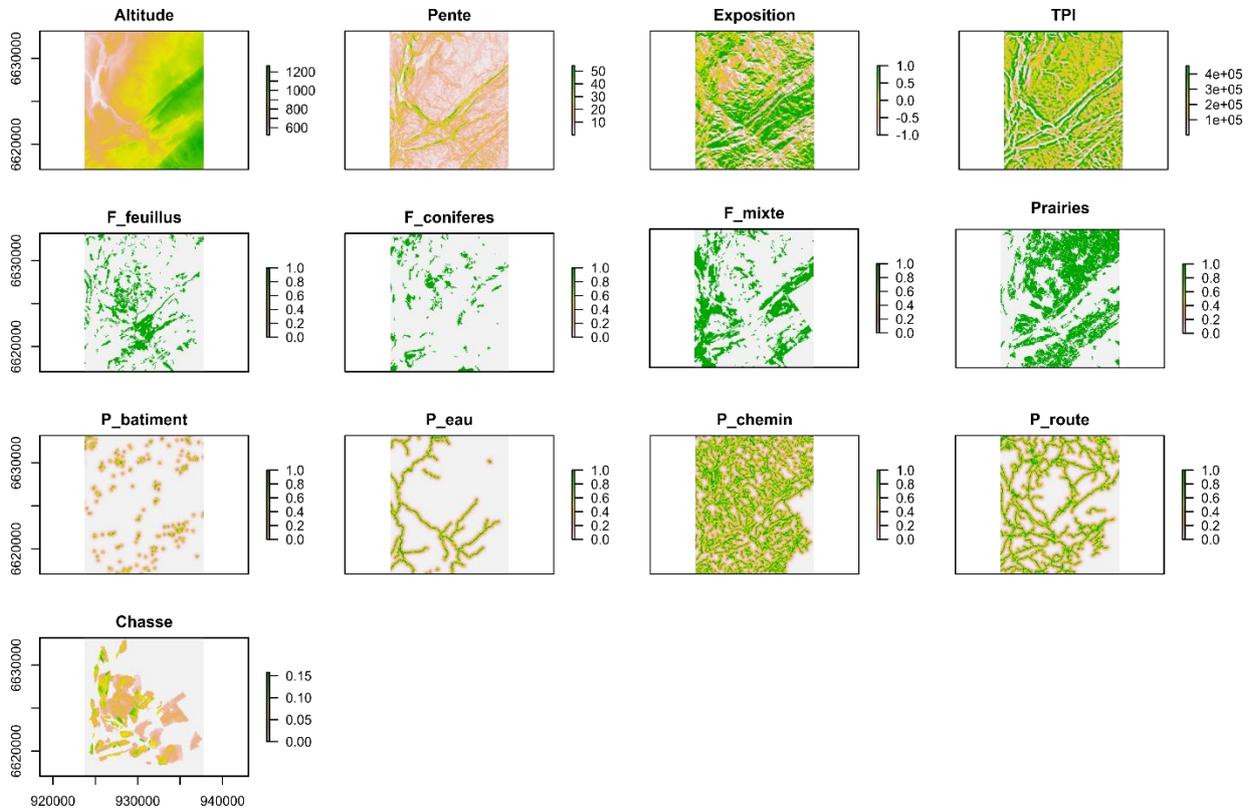
Worton, B. J., 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*.

7. ANNEXES

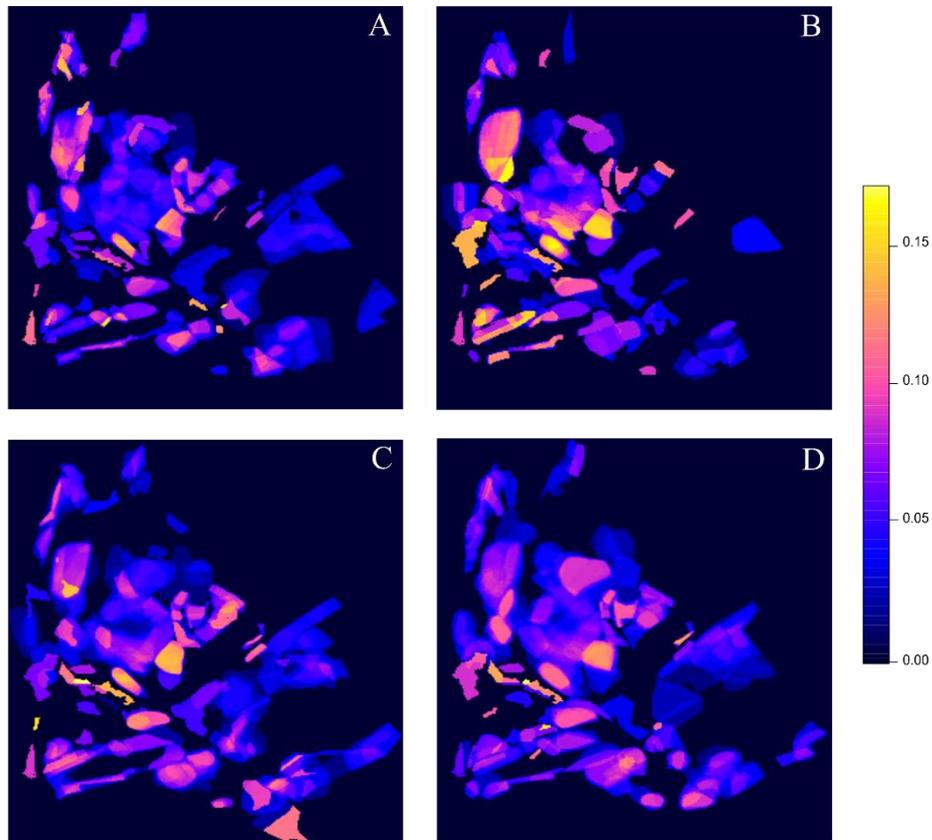
Annexe 1 : Schéma des effets top-down du lynx et de la chasse anthropique sur les herbivores et les conséquences en cascade trophique sur la végétation



Annexe 2 : Carte raster du site d'étude dans le département du Jura avec les 12 variables qui décrivent les caractéristiques du paysages, composé (de gauche à droite) des couches : de l'altitude, de la pente, de l'exposition, du TPI, des forêts de feuillus, de conifères et mixtes, des prairies, de la proximité aux bâtiments, à l'eau, aux chemins et aux routes. La couche "Chasse" correspond à la saison de chasse de 2017.



Annexe 3 : Représentation des cartes de l'effort de chasse en fonction du nombre de chasseurs par unité de surface, par jour et par pixel. A: Pression de chasse pour la saison de chasse 2017, B: saison 2018, C: saison 2019 et D: saison 2020



Annexe 4 : Comparaison des modèles de fonction de sélection des ressources (RSF) avec les variables pentes et chasse ou pentes et proximité aux routes. WAIC: critère de Watanabe, pWAIC correspond au nombre effectif de paramètre et dWAIC est la différence entre les scores WAIC des autres modèles avec le meilleur modèle (modèle pentes et chasse).

Modèles	WAIC	pWAIC	dWAIC
Pentes + Chasse	8597.9	33.8	0.00
Pentes + proximité aux routes	8601.3	35.1	3.4

Les deux modèles sont sensiblement les mêmes mais le meilleur modèle est celui qui prend en compte les pentes et la chasse, car il y a le WAIC et le nombre effectif de paramètres les plus faibles.

Annexe 5 : Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des chamois lors des saisons du printemps (a) et de l'été (b). Pour chaque encadré (a.1) et (b.2) : Représentation, sur le 1er et 2ème axe de l'analyse, des vecteurs de marginalité des animaux suivis par GPS. Chaque flèche correspond à un animal suivi ; l'origine de la flèche correspond à la projection sur ce plan du barycentre du nuage de points "disponibles" dans l'espace écologique, et l'extrémité correspond à la projection sur ce plan du barycentre de la "niche écologique" de l'animal (voir explication détaillée dans le Matériel et méthodes). La longueur de la flèche décrit la force de la sélection par l'animal sur ce plan, et son orientation, les habitats recherchés (le diagramme des valeurs propres est inséré en haut à gauche de ce graphique). Pour chaque encadré (a.2) et (b.2): Coordonnées des variables d'habitat sur les deux premiers axes de l'analyse K-select. (a.3) et (b.3) Coordonnées des extrémités des vecteurs de marginalité recentrés (i.e. déplacés de façon à avoir une origine commune) sur le premier plan de l'analyse.



Les chamois sélectionnent les pentes plus ou moins fortement selon les individus. Nous pouvons également constater différentes utilisations de l'habitat avec une sélection de la proximité aux routes et à l'eau mais contre-sélection des crêtes (TPI) et inversement (Annexe 4).