




Emeline BESSE

AVRIL A AOUT 2023



Déterminisme de l'herbivorie dans le massif Jurassien en présence de prédateurs (naturels ou anthropiques) : cas du chamois

MEMOIRE STAGE DE FIN D'ETUDES MASTER 2 BEEB



Structure d'accueil : **Office Français de la Biodiversité (OFB)**

Direction de la Recherche et à l'Appui Scientifique (DRAS)

Service Espèces à Enjeux

Maitre de stage : **SAID Sonia**

Chargée de recherche Herbivorie et diversité forestière – DRAS - OFB

Co-encadrant : **FANJUL Jean-Baptiste**

Chargé d'études ECOLEMM - Fédération Départementale des Chasseurs du Jura (FDCJ)

Tuteur universitaire : **BONENFANT Christophe**

Chargé de recherche - UMR CNRS 5558 - Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE)



REMERCIEMENTS

En premier lieu, j'adresse mes remerciements à mes encadrants de stage : Sonia SAID, maître de stage et Jean-Baptiste FANJUL, co-encadrant de stage, pour leur accompagnement, leurs conseils, leurs suivis réguliers et pour la confiance qu'ils m'ont accordée. Je souhaite également remercier Christophe BONENFANT, mon tuteur universitaire, pour sa disponibilité et sa célérité ainsi que son aide et ses conseils dans les analyses de données.

Merci à toute l'équipe de la Fédération Départementale des Chasseurs du Jura pour les deux mois d'accueil sur le terrain. Mais aussi pour tous les relevés d'abrouissement de la végétation et les captures réalisés par les techniciens et les bénévoles dans le cadre du projet Etude Chasse Ongulés Lynx au sein d'un Ecosystème de Moyenne Montagne (ECOLEMM).

Et en particulier l'aide de Dimitri BERTONI et Roxane BIANCHIN, fut très précieuse dans les moments les plus délicats sur le terrain mais aussi avec la logistique.

Merci à toutes les personnes que j'ai pu côtoyer au local de l'Office Français de Biodiversité de Birieux qui m'ont apporté du soutien et de la gentillesse, et avec qui j'ai partagé d'agréables moments et pu échanger sur d'autres thématiques. Je souhaite à ce titre rendre hommage à Christophe FERRIER.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué au succès de mon stage. Ainsi que toutes celles qui m'ont aidé lors de la rédaction et de la relecture de ce rapport.


















Table des matières

ABREVIATION.....	1
LEXIQUE	2
INTRODUCTION	3
MATERIELS & METHODES	7
Site d'étude	7
Modèle biologique	8
Domaine vital	8
Mesure de la disponibilité des ressources	9
Indice de Consommation	9
Indice de visibilité	11
Sélection habitat k-select.....	12
Évaluer l'impact sur la végétation	13
RESULTATS	15
K-sélect.....	15
Association de variables	17
Déterminisme pression herbivorie.....	17
DISCUSSION	19
Effets sur l'abrouissement.....	19
Fiabilité des résultats	22
Perspectives	22
CONCLUSION.....	23
BIBLIOGRAPHIE.....	24
ANNEXES	27
RESUME	36

Table des illustrations

Figure 1 : Système Prédateurs - Proies de faune terrestre.....	3
Figure 2 : Chamois équipé d'un collier GPS. © BESSE Emeline.....	8
Figure 3 : Placettes de relevés végétal © BESSE Emeline.	10
Figure 4 : Protocole de l'indice de visibilité.	11
Figure 5 : Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des 19 chamois lors des saisons hivernales - Projection de l'axe 2 (horizontal) et l'axe 3 (vertical). .	16
Figure 6 : Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des 19 chamois lors des saisons hivernales - Projection de l'axe 1 (horizontal) et l'axe 2 (vertical). .	16
Figure 7 :Schéma conceptuel des variations de l'abrouissement.	19
Figure 8 : Méthode Kernel UD.	28
Figure 9 : Fiche de relevés de végétations.	30
Figure 10 : Test de Moran.....	34
Tableau 1 : Test de Spearman : coefficients de corrélation (rho) entre les indices de consommations (IC) des différents groupes de végétaux et les axes de la k-select (Comp1, 2 et 3), la taille des domaines vitaux hivernaux (DV), l'indice de visibilité (IV). En gras, les valeurs supérieures en valeurs absolues à 0.3 (intensité de corrélation moyenne à très forte). En vert, les valeurs fortement significatives (p-value<0.1) et en jaune, les valeurs faiblement significatives (0.1<p-value<0.15).....	17
Tableau 2 : Estimation des coefficients de pente des modèles GAM associés aux variables explicatives prédisant les indices de consommation des différents groupes de végétaux des chamois suivis. En vert, les coefficients de pente statistiquement différent de 0 (p-value<0.1) et en jaune les coefficients peu significatifs (0.1<p-value<0.2).....	18
Tableau 3 : Liste des groupes d'espèces végétales.....	31
Tableau 4 : Classement des modèles candidats par critère AIC.....	35
Carte 1 : Site d'étude.	27
Carte 2 : Positions des placettes d'abrouissement.	29
Carte 3 : Couches raster du site d'étude.	33

ABREVIATION

-  AIC = Akaike Information Criterion
-  DOP = Dilution Of Precision
-  DV = Domaine Vital
-  EAS = Echantillonnage Aléatoire Stratifié
-  ECOLEMM = Projet Etude Chasse Ongulés Lynx au sein d'un Ecosystème de Moyenne Montagne
-  Et al = et autres
-  Etc = ET Cetera
-  GAM= Generalized Additive Model
-  GPS = Global Positioning System
-  IC = Indice de Consommation
-  IV = Indice de Visibilité
-  KS = K-Select
-  MNH= Modèle Numérique de Hauteur
-  MNT = Modèle Numérique de Terrain
-  MNS = Modèle Numérique de Surface
-  PPPLynx = Programme Prédateur Proies Lynx
-  TPI = Topological Position Index

LEXIQUE

- 🐘 *Abrouissement* = Caractérisé par la consommation des bourgeons et jeunes pousses par les ongulés, il se traduit par un arrachement contrairement aux lagomorphes qui sectionnent de façon nette.
- 🐘 *Couverture structurelle* = toute caractéristique tangible de l'habitat qui nuit la capacité du prédateur et/ou de la proie à voir et/ou à se déplacer.
- 🐘 *Débourrement des végétaux* = Période d'ouverture des bourgeons, le débourrement marque la fin du repos végétatif.
- 🐘 *Disette* = Période de manque de vivres en hiver, la disette est le plus souvent liée au repos végétatif.
- 🐘 *Domaine vital* = Aire où vit ordinairement l'animal et qui suffit à répondre à ses besoins primaires (alimentation, reproduction, soins aux jeunes). Il peut être défini par une aire minimale utilisée par un animal au cours d'une période donnée et contenant un pourcentage donné de son activité globale (probabilité de présence de l'animal est de 95%). La zone d'intense activité est appelée « Cœur du DV » et correspond à une probabilité de 50%. La partie du DV située en dehors du Cœur est nommée « Couronne du DV ».
- 🐘 *Dilution of precision* = Il permet d'évaluer la fiabilité d'une localisation GPS et est calculé en fonction des satellites utilisés. La valeur idéale est de 1. Et donc de 1 à 2, la précision est excellente ; 3 à 4 bonne ; 5 à 7 acceptable et 8 ou plus : elle est pauvre.
- 🐘 *Ecorçage* = Détachement de l'écorce des arbres par les dents.
- 🐘 *Exposition nord* = Mesurée comme un angle par rapport à la direction nord.
- 🐘 *Frottis* = Les mâles ongulés frottent leurs bois ou leurs cornes contre les végétaux.
- 🐘 *Méthode du Kernel (noyau)* = Basée sur une fonction de densité de probabilité, elle permet de produire, à partir d'un échantillon de points d'observations, une surface courbe et fournit une estimation du domaine vital d'un animal. L'estimateur kernel attribue une densité de probabilité à chaque observation, selon sa position au sein de l'ensemble de l'échantillon.
- 🐘 *Topological Position Index* = est calculé comme la différence entre l'altitude d'un pixel et l'altitude moyenne dans un rayon de 150 mètres du pixel.

INTRODUCTION

L'augmentation des populations d'ongulés sauvages, des activités humaines et la réapparition de supers prédateurs (Chapron et al., 2014), durant ces dernières décennies, ont donné lieu à de nouveaux enjeux de gestion des territoires pour concilier la préservation des espèces et le développement économique. Au sein de paysages anthropisés, les conditions environnementales, l'abondance des carnivores et des herbivores sont variables dans l'espace et dans le temps. Cela entraîne de grandes modifications dans les relations faune-flore-société (Bonnot et al., 2020; Courbin et al., 2022), notamment dans les relations trophiques des écosystèmes.

Les populations de prédateurs peuvent avoir des effets létaux (prédation causant la mort de l'individu) et non létaux (prédation modifiant le comportement des proies) sur les populations de proies. Ces effets provoquent des cascades trophiques. Ces cascades modifient la diversité d'au moins deux niveaux trophiques par des interactions proies-prédateurs. Ces interactions peuvent être soit descendantes du prédateur vers la proie ("top-down"), soit ascendantes de la proie vers le prédateur ("bottom-up") (Kuijper et al., 2013).

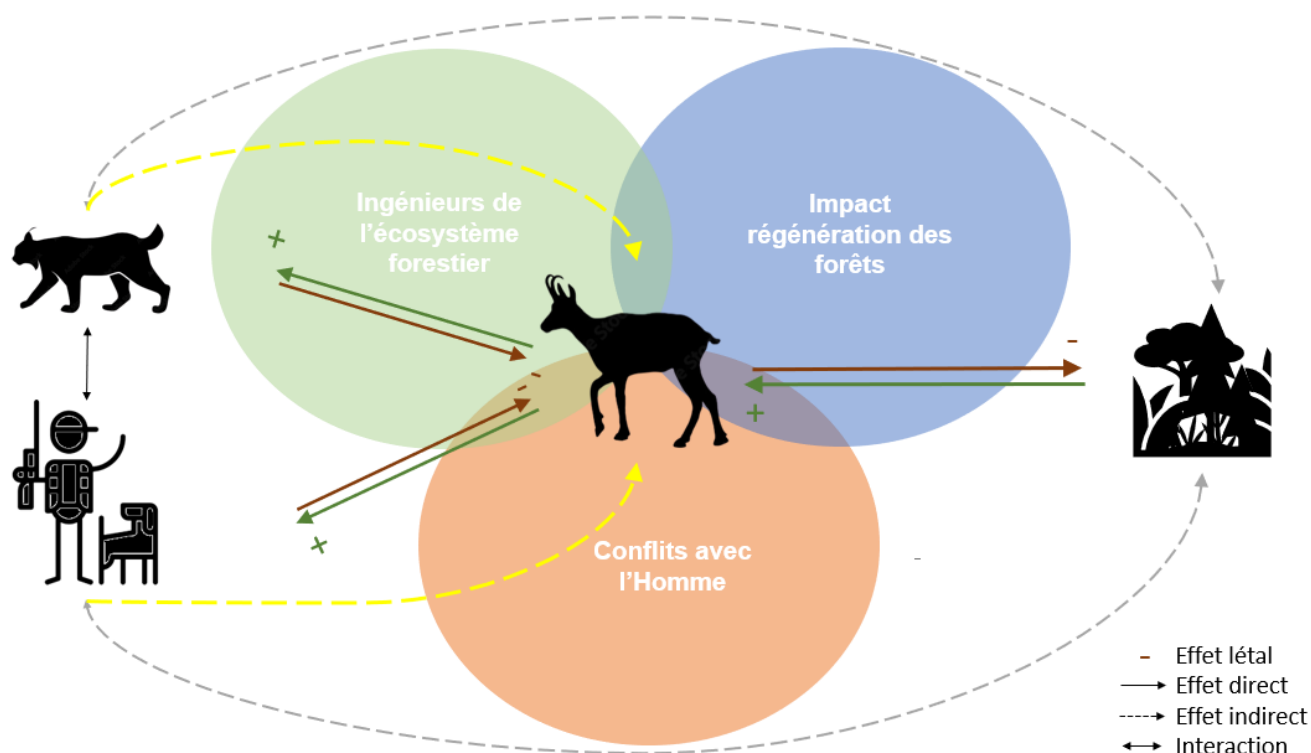


Figure 1 : Système Prédateurs - Proies de faune terrestre

NB : les couleurs du schéma sont à titre visuel.

Le risque de prédation est aussi structuré dans l'espace et le temps et génère un paysage de la peur. Le niveau de risque perçu par les proies dépend des caractéristiques de l'organisme, des prédateurs et du contexte environnemental (habitat). Mais ce paysage permet de prédire que les réponses comportementales anti-prédateurs devraient être plus fortes dans des zones de perception à haut risque et la seule présence du prédateur impose donc des coûts aux proies. Par conséquent, chaque proie va chercher à minimiser son exposition au risque en adaptant son comportement (par exemple : augmenter la vigilance), son utilisation de l'espace spatialement (éviter les lieux risqués) et/ou temporellement (éviter le prédateur). C'est donc un compromis entre le risque de prédation perçu par l'animal et son besoin nécessaire à la survie (acquisition des ressources) et à la reproduction (Palmer et al., 2022).

Par exemple, les travaux menés dans le parc national de Yellowstone (Etats-Unis) ont montré que la réintroduction du loup a indirectement favorisé la régénération forestière (réduction de la pression herbivore) en réduisant le nombre de Wapitis (effet létal) et en favorisant des réponses anti-prédations comme des déplacements plus fréquents pour éviter le risque de prédation (effet non-létal). Ces effets indirects en cascade ont modifié l'ensemble de l'écosystème, augmentant ainsi la biodiversité en fournissant de la nourriture et un abri à une variété croissante de plantes et d'animaux (Ripple & Beschta, 2004). Ainsi l'écologie de la peur a pu montrer que les effets en cascade des ajustements comportementaux anti-prédateurs sur les populations de proies pouvaient être aussi importants que les effets létaux et impacter tout le fonctionnement des écosystèmes (la végétation, les herbivores et les carnivores).

Récemment, bien qu'il y ait eu un intérêt croissant pour l'étude des effets non-létaux, il subsiste une difficulté et un coût à étudier ces grands systèmes prédateurs-proies. Ces effets lient les composantes coûts énergétiques, le stress, la reproduction, la survie, la démographie et les réponses comportementales. Cela a engendré un biais dans les études en faveur du modèle biologique du loup, des aires protégées, des écosystèmes nord-américains et africains. Tout ceci a montré que peu de chose sont connues aujourd'hui pour pouvoir extrapoler à n'importe quel système de faune terrestre (Say-Sallaz et al., 2019). Ce qui dans notre cas d'étude correspond à un système de faune terrestre dans un milieu anthropisé de moyenne montagne avec une

technique de chasse à l'affut. D'où la nécessité de mieux comprendre les relations prédateurs-proies et le rôle de l'habitat. De plus, il a été identifié que la capacité d'un animal à éviter un prédateur dépend de sa capacité à détecter les prédateurs, à se dissimuler et/ou à chercher refuge (Blanchard et al., 2016; Palmer et al., 2022). La couverture structurelle qui influence simultanément tous ces facteurs a été systématiquement considérée comme une variable explicative des ajustements anti-prédateurs. Mais la façon dont elle façonne la perception du risque prête à des interprétations diverses. Sa nature est ambiguë : à la fois obstructive (empêche la proie de voir ou d'échapper au prédateur) et protective (empêche le prédateur de voir ou d'attaquer la proie) (Blanchard et al., 2016).

Par conséquent, les proies sont susceptibles de sélectionner plus intensément les habitats offrant une forte disponibilité en zone refuge au détriment d'habitats avec une forte disponibilité en ressources alimentaires mais où le risque est moins important. Et donc localement, occasionnerait des variations de densité d'herbivores, elles-mêmes modifieraient l'impact/la pression sur la végétation.

Parallèlement, l'herbivorie est un processus clef des écosystèmes forestiers. En consommant les plantes, les herbivores modulent la croissance, la survie et à plus long terme la reproduction de la végétation. Les ongulés sont qualifiés d'ingénieurs de l'écosystème forestier et de consommateurs primaires. L'impact de ces espèces sur la structure et la composition de cet écosystème dépend des caractéristiques de leur régime alimentaire (Hofmann, 1989). Ainsi plus le cortège d'ongulés est diversifié, plus le nombre d'espèces végétales consommées est varié (Redjadj et al., 2014).

Dans les forêts exploitées, les interventions sylvicoles sont des déterminants de la structure et la composition des peuplements (et donc de la qualité et de la quantité de ressources disponibles) en favorisant notamment les essences forestières à vocations économiques. L'abroustissement sur ses essences mais aussi l'écorçage et le frottis peuvent donc ponctuellement susciter des enjeux liés à l'exploitation forestière. Car à forte densité, la consommation des semis ou la détérioration des plantes peuvent à terme avoir des préjudices sur la régénération de ces peuplements (Chevrier et al., 2016; Duparc, 2016; Redjadj et al., 2014).

Comprendre comment la consommation de la flore se structure dans l'espace et dans le temps est donc essentielle pour orienter les stratégies de gestion afin de se rapprocher d'un équilibre entre la production sylvicole (économique), les activités récréatives (social) et la préservation des processus écologiques (écologique) dans un écosystème (Chevrier et al., 2016).

C'est dans ce cadre que les gestionnaires forestiers, mais également les scientifiques cherchent à connaître si les réponses comportementales (effets non-létaux) des herbivores à la pression de prédation ont un effet sur la pression d'herbivorie et par effet cascade sur les essences d'intérêt sylvicole.

Des premiers résultats (*GOUDET, 2022 ; VIALIS, 2019*) sur le massif jurassien suggèrent que les chamois recherchent des zones moins chassées en plus des zones pentues bien connue pour cette espèce. Ils n'ont toutefois pas abordé la notion de ressources (refuge et alimentaire) dans la sélection et dans l'abrouissement des essences forestières.

En effet, la végétation et la topographie peuvent fournir un refuge contre la prédation et le dérangement (Mysterud & Østbye, 1999). Des études ont déjà mis en évidence une relation entre la disponibilité en refuge et la taille du domaine, toute fois la corrélation peut être aussi bien négative (Saïd & Servanty, 2005) que positive (Anderson et al., 2005). La relation entre la ressource en refuges et la taille du domaine vitale est donc ambiguë par l'interaction entre la disponibilité en refuge et alimentaire.

L'objectif de mon stage est d'étudier les déterminismes de la pression d'herbivorie dans le massif Jurassien en présence de prédateurs (principalement anthropiques), pour cela, je me baserai sur le chamois comme modèle d'herbivore.

Les hypothèses testées sont :

- 🐘 H1 : La pression herbivorie dépend de la ressource et varie avec le type d'habitat (type de forêt ; pente). L'indice de consommation sera plus important dans les zones offrant une plus grande source d'alimentation en espèces ligneuses l'hiver.

- 🐾 H2 : La visibilité du milieu impacte l'abrouissement de la végétation. L'indice de consommation est plus fort dans les zones à visibilité élevée si les chamois utilisent la couverture structurelle pour voir le prédateur. Et inversement, il est plus fort dans les zones à faible visibilité s'ils l'utilisent pour se cacher du prédateur.
- 🐾 H3 : Les chamois vont modifier l'utilisation de leur habitat en réponse au risque de prédation. La pression d'herbivorie (IC) est plus importante pour les individus ayant un plus petit domaine vital (DV).

Pour y répondre ont été utilisées les données du programme ECOLEMM. Programme qui vise à comprendre les impacts anthropiques par la chasse et de la prédation naturelle du lynx boréal (*Lynx lynx*), sur le comportement et les déplacements des herbivores tel que le chamois (*Rupicapra rupicapra*), ainsi que sur la végétation forestière.

MATERIELS & METHODES

Site d'étude

Le site d'étude est situé dans le département du Jura (39). C'est une zone couvrant une surface de 210 km² répartie sur 19 communes (Annexe 1). Le paysage est constitué de massifs très vallonnés variant entre 520 m et 1150 m d'altitude, de mosaïques de milieux prairiaux (destinées au pâturage et à la fauche) et de milieux forestiers (sylviculture). Le taux de boisement de la zone d'étude est de 62 %. Le paysage forestier est constitué principalement de forêts fermées de types mixtes (46.6 %), feuillus (37.3%), et conifères (14%). Le climat est montagnard humide typé continental, c'est-à-dire caractérisé par des hivers froids et enneigés.

La zone accueille quatre espèces d'ongulés sauvages : le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), plutôt abondant par rapport au cerf (*Cervus elaphus*) et au sanglier (*Sus scrofa*). Elle est soumise à la pression de chasse anthropique (Homme) et à la pression de chasse naturelle par le lynx (*Lynx lynx*), espèce établie et par le loup (*Canis lupus*), espèce de passage (Site ECOLEMM).

Modèle biologique

Le chamois des Alpes, *Rupicapra rupicapra rupicapra*, est une espèce de mammifères appartenant à la famille des Bovidés, à la sous-famille des Caprinés et au clade des Ongulés.

C'est un herbivore strict. Il consomme en grande partie les herbacées et les



Figure 2 : Chamois équipé d'un collier GPS.
© BESSE Emeline

légumineuses mais également les plantes ligneuses et semi-ligneuses. D'après la classification de HOFMANN (1989), il appartient aux ruminants de type intermédiaire. Son régime alimentaire est donc mixte et s'adapte à la disponibilité et à la qualité de la végétation. En d'autres termes, le chamois devient moins sélectif en hiver (période de disette). Les pelouses n'étant

plus ou peu accessible, il se rabat sur les ligneux (Redjadj, 2010; Redjadj et al., 2014). Il ne boit presque jamais d'eau car il l'ingurgite par les plantes consommées. Comme tous les ruminants, il a besoin de manger du sel aussi bien pour pallier les carences minérales que pour atténuer les troubles dus aux changements rapides de régime alimentaire entre l'hiver et le printemps.

Rupicapra rupicapra rupicapra est une espèce grégaire plutôt sédentaire. Il a une préférence pour les milieux plus ouverts (pâturages) et à forte pente avec des zones rocheuses (zones refuges) (Darmon, 2007).

Domaine vital

Les chamois sont capturés soit par cage-piège pendant la période estivale, soit par panneautage pendant la période hivernale. Seuls les individus adultes de plus de 22kg sont équipés d'un collier GPS (Lotek, modèles 3300S ou Litetrack 360 ou Wildcell).

Pour cette analyse, 19 chamois ont été capturés et équipés de colliers GPS entre 2017 et 2021. Leurs colliers GPS enregistraient les localisations toutes les 2 heures sur environ 13 mois.

Les domaines vitaux (DV) ont été déterminés par la méthode Kernel. La méthode consiste à connecter les points de localisations pour dessiner un polygone et en

calculer la surface (Annexe 2). Les deux risques majeurs sont de surestimer la taille des DV et d'englober une portion non négligeable d'habitats non réellement utilisés. C'est pour cela que cette méthode n'utilise que 95% des localisations (par défaut). Elle est basée sur une distribution d'utilisation (UD), c'est-à-dire une fonction bivariable donnant la densité de probabilité de se trouver dans l'espace en fonction des coordonnées géographiques (Worton, 1989).

Pour que les tailles des DV soient comparables, il est préférable de standardiser le nombre de localisations par individus (+/- 10%) et le paramètre de lissage (fixé h) (Pellerin, 2005). Pour les 19 individus répertoriés, les données GPS du 21 décembre de l'année au 21 mars de l'année ont été nettoyées : toutes les localisations aberrantes, les localisations avant la pose et après le retrait du collier ainsi que celles avec un DOP au-dessus de 5 ont été enlevées (Adrados et al., 2002). Puis un tirage aléatoire sans remise de 230 points a été fait (valeur basée sur l'individu ayant le moins de points GPS). A partir de ce jeu de données, l'estimation des DV hivernaux (package « adehabitatHR » ; fonction « kernelUD ») a été faite avec un paramètre de lissage « h = 135 » en se basant sur la moyenne des paramètres de lissage de référence « ad hoc ».

Mesure de la disponibilité des ressources

Deux variables principales ont été calculées afin d'évaluer les ressources alimentaires et les ressources de protection : l'indice de consommation et l'indice de visibilité. D'autres variables caractérisant l'habitat, telles que la pente, la proximité de la route, le type de forêt, etc ont pu être récupérées grâce à une carte raster multicouche. Les méthodes utilisées sont décrites ci-après.

Indice de Consommation

L'indice de consommation (IC) traduit les variations de la pression herbivore sur un massif forestier donné. C'est-à-dire évalue la consommation des végétaux ligneux et semi-ligneux présents, à partir d'un réseau de placettes d'inventaire. C'est un taux de consommation global de la flore lignifiée d'un massif ou un taux de consommation par espèce lignifiée (Morellet et al., 2001).

Sur chaque placette de 1m² l'opérateur note (i) la présence des essences forestières à différentes classes de hauteur [0-0,5 m], [0,5-1,3m] et [1,3-3m] ayant au moins une



Figure 3 : Placettes de relevés végétal © BESSE Emeline.

partie vivante et consommable dans le volume et (ii) pour chaque espèce présente, la présence d'au moins une marque d'abrouissement (0 = non consommée et 1 = consommée). Les relevés d'abrouissement doivent s'effectuer en fin d'hiver avant le débourrement de la végétation pour

voir les marques d'abrouissement subies par la plante durant l'ensemble de la saison. Les relevés ne nécessitent pas de compétence spécifique, sauf la reconnaissance des espèces ligneuses du massif et de la marque d'une consommation par un animal (Fiche ICE OFB, 2015).

Les relevés ont été effectués en mars et avril entre 2018 et 2022. Le réseau de placette est défini sur une grille avec un point tous les 70 mètres en milieu forestier, stratifié par les domaines vitaux des individus suivis par GPS. L'échantillonnage est aléatoire stratifié (EAS) : 15 placettes tirées au sein du cœur des DV et 15 placettes tirées au sein de la couronne des DV (en moyenne 30 placettes/individus). Ces observations sont reportées sur une fiche de relevés et ensuite saisies dans une base de données (Annexe 3 et 4).

Les espèces végétales ligneuses des IC ont été répartis en 5 groupes (Annexe 5) :

- 🐾 Tot : toutes les espèces végétales.
- 🐾 C⁺S⁺ : espèces fortement consommées par les ongulés et de fort intérêt sylvicole pour le forestier.
- 🐾 C⁺S⁻ : espèces fortement consommées par les ongulés et de faible intérêt sylvicole pour le forestier.
- 🐾 C⁻S⁺ : espèces faiblement consommées par les ongulés et de fort intérêt sylvicole pour le forestier.
- 🐾 C⁻S⁻ : espèces faiblement consommées par les ongulés et de faible intérêt sylvicole pour le forestier.

Les valeurs d'IC sont comprises entre 0 et 1 :

$$IC = \frac{nc+1}{np+2}$$

↗ Nombre de placettes avec présence d'au moins une espèce lignifiée consommée
 ↘ Nombre de placettes avec présence d'au moins une espèce lignifiée

Indice de visibilité

Dans cette étude, l'observateur se trouve au centre de la placette (IC). En raison de contraintes de temps (déplacements longs entre les placettes) et de contraintes topographiques (terrains accidentés), je n'ai considéré que les obstacles qui se trouvaient à 25 mètres de distance du centre de la placette. A chaque point d'inventaire, une estimation de la visibilité horizontale a été notée, via un quadrant aux quatre points cardinaux. Elle correspond à la proportion de cellules visibles d'un quadrant d'1m² (divisé en 16 cellules) à une distance de 25m et à une hauteur de vue de 1,4m. La visibilité est donc nulle quand aucune cellule n'est visible et elle est maximale quand les 16 cellules sont visibles.

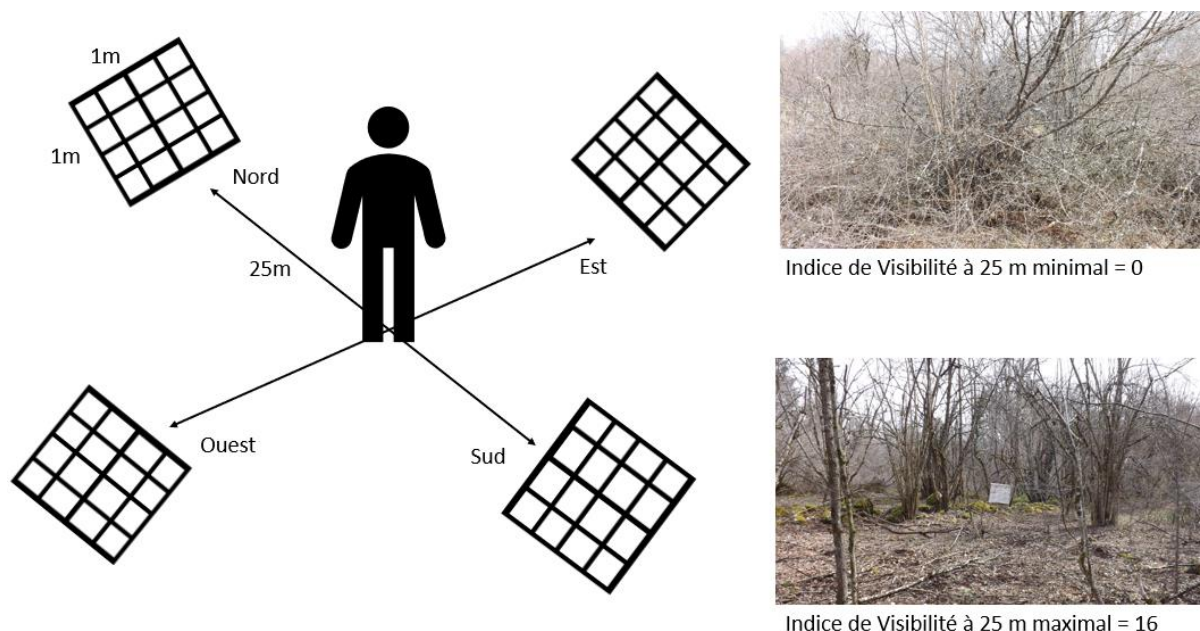


Figure 4 : Protocole de l'indice de visibilité.

L'indice de visibilité (IV) est défini comme une moyenne de ce qui perçu aux quatre points cardinaux : les quatre valeurs enregistrées dans une valeur unique. Ainsi, pour chaque placette où un IC a été réalisé, j'ai réalisé un IV sur la période d'avril-mai 2023.

Les placettes présentant des coupes d'arbres, des chutes d'obstacles (rochers, arbres, etc) ont été retirées du calcul pour réduire les biais dans les calculs car l'IV n'était pas le même qu'au moment du relevé de l'IC. Pour les autres placettes, nous avons admis que la dynamique forestière n'est pas assez rapide pour susciter une véritable différence de visibilité entre l'année de mesure de l'IC et de l'IV.

Cette variable nous fournit une estimation de la disponibilité des ressources de protection.

NB : protocole adapté du chevreuil en plaine pour du chamois en un milieu de montagne (Saïd et al., 2009).

Sélection habitat k-select

Pour faire le lien avec la pression de prédation anthropique, cette analyse a repris les résultats de la k-select faite par GOUDET (2022). Elle a été adaptée pour n'avoir que la saison hivernale (période de chasse et de disette) pour les 19 individus.

La k-select (KS) est une analyse multivariée pour déterminer la sélection de l'habitat par les animaux à l'aide de données de radiotracking. En effectuant une analyse en composantes principales non centrées, elle renvoie une combinaison linéaire des variables d'habitat pour laquelle la sélection est maximisée, celles qui contribuent le plus (package « adehabitatHR » ; la fonction « kselect »). Les avantages de l'analyse sont l'absence d'hypothèses sous-jacentes trop strictes et la possibilité d'inclure un grand nombre de variables ainsi qu'une variabilité individuelle.

Pour résumer, une carte raster multicouche de résolution 25*25m a été construite (Annexe 6). Chaque couche ayant une caractéristique paysagères pertinente du point de vue d'un chamois dans sa sélection de l'habitat :

- 🐐 Caractéristiques abiotiques : altitude, pente, exposition nord et TPI
- 🐐 Caractéristiques habitats : 3 types de forêts (feuillus, conifères et mixtes), prairies et proximité au point d'eau
- 🐐 Caractéristiques liées à la pression anthropique : proximité aux chemins, aux routes et aux bâtiments
- 🐐 Caractéristiques liées à la perception au risque de prédation : effort de chasse

La k-select renvoie pour chaque chamois, un vecteur de sélection (ou vecteur de marginalité) défini comme la différence entre le vecteur du disponible moyen (nuage de points définit sur l'ensemble des pixels de la carte raster) et le vecteur de l'utilisé moyen (nuage de points définit par les localisations GPS). Il représente la meilleure projection, autrement dit, la direction moyenne dans laquelle la distance entre habitat utilisé (extrémité du vecteur) et habitat disponible (origine du vecteur) est la plus grande. Sa taille est proportionnelle à l'intensité de la sélection et sa direction indique la sélection des variables d'habitat. La KS renvoie aussi, un score de vecteur, défini comme les coordonnées des extrémités des vecteurs de marginalité recentrées sur le plan de la k-select de façon à avoir une origine commune (Calenge et al., 2005).

Les scores seront extraits pour chaque individu par rapport aux trois premiers axes. Et ils seront repris et intégrés en tant que variables dans les modèles : « Composante 1, 2 et 3 » réciproquement axe 1, 2 et 3.

Évaluer l'impact sur la végétation

L'impact de la pression d'herbivorie des essences forestières est étudié à l'échelle des individus et sur la saison hivernale (période de disette alimentaire).

Dans un premier temps, a été utilisé un test d'association non paramétrique : Test de Spearman (package « stats » ; fonction « cor.test »). Ce test robuste est assez informatif et permet de quantifier l'intensité de la relation (valeur absolue de 1 : corrélation très forte, les points sont parfaitement alignés), de caractériser la forme de la liaison (positive/négative ; monotone) et de tester si la liaison est statistiquement significative (différente de 0). Il montre s'il existe ou non des corrélations entre les différentes variables.

Le coefficient de corrélation de Spearman varie entre -1 et 1 avec :

- 🐘 0 = une relation nulle entre les deux variables
- 🐘 Valeur négative = corrélation négative, lorsqu'une variable augmente, l'autre diminue
- 🐘 Valeur positive = corrélation positive, les deux variables varient dans le même sens.

Dans un second temps, une analyse plus fine est rendue possible par la modélisation de la relation entre les différentes variables. Pour tester les prédictions sur les sources de variation de la pression d'herbivorie, les données ont été ajustées par modèle additif généralisé, GAM (package « mgcv » ; fonction « gam »). La variable à expliquer étant l'indice de consommation « IC » et les variables explicatives : l'indice de visibilité « IV », les scores des vecteurs de marginalité des trois premiers axes de la k-select (comp1, 2 et 3), la taille des domaines vitaux hivernaux en ha « DV », le sexe (F et M) et les années (2018, 2019, 2021 et 2022). J'ai intégré l'autocorrélation spatiale, testée via l'indice de Moran (Annexe 6).

Les modèles candidats (Annexe 7) ont été classés à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) et un ΔAIC a été déterminé. Le meilleur modèle est celui ayant le plus petit score AIC. Lorsque 2 modèles candidats avaient des scores AIC proches ($\Delta AIC < 2$), ils ont été considérés comme équivalents. Par le principe de parcimonie, le modèle retenu a été celui ayant le plus petit nombre de paramètres (Burnham & Anderson, 2002).

La vérification du modèle a été faite par visualisation des résidus (package « mgcv » ; fonction « gam.ckeck ») graphiquement et statistiquement (package « stats » ; fonction « shapiro.test »). La significativité du modèle est vérifiée par des informations qualité d'ajustement du modèle type R^2 et déviance expliquée.

La valeur de p-value correspond à la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle si elle est vraie. Plus cette valeur est petite, plus la probabilité de commettre une erreur en rejetant l'hypothèse est faible. Une valeur limite de 5% est souvent utilisée ($p < 0.05$). Or nous avons décidé d'élever le risque alpha à 10%. Cela est justifié par le fait que le calcul de la valeur p est influencé par la taille de l'échantillon, l'ampleur de l'effet et le type de test. Notre taille d'échantillon est petite : bien qu'il y ait 4 années de données avec un peu plus de 500 placettes de relevés, l'information est ramenée à l'échelle du domaine vital, soit 19 individus (faible puissance statistique). Et l'idée est d'identifier l'implication de variable proxy dans petit jeu de données dans un système complexe afin de capturer les tendances plus qu'affirmer l'effet d'un paramètre.

Toute les analyses ont été faite avec R version 4.3.0/ R studio 2023.03.1.

RESULTATS

K-sélect

Les valeurs propres montrent une rupture nette après le 3 axes : 84.53% de l'inertie de cette analyse est exprimée sur ces trois premiers axes (respectivement 47.499 ; 24.509 ; 12.523). Le 1er axe (composante 1) est expliqué à 70 % par la pente, à 18 % par le TPI et le reste par les autres variables. Le 2e axe (composante 2) est exprimé à 32 % par la proximité aux routes, à 28% par la chasse et à 25% par la proximité aux points d'eau. Et le 3e axe (composante 3) est quant à lui décrit à 36% par les forêts mixtes, à 28% par les forêts feuillus et à 12% par l'exposition.

Marginality vectors de la figure 5 et 6 montre que les vecteurs de marginalité s'orientent d'une part en direction de l'axe 1 (figure 6), synonyme d'une forte sélection des zones caractérisées par de fortes pente. Et d'autre part certains vecteurs s'orientent fortement en direction de la route et sont donc fortement en opposition avec la variable chasse (axe 2). Il y a aussi différentes orientations par rapport à l'axe 3 (figure 5) : tantôt en direction des forêts mixtes, tantôt à son opposé. De plus, la longueur des vecteurs semblent différentes (force de sélection), synonyme d'une variabilité inter-individuelle. Les extrémités des vecteurs de marginalité recentrés (Scores vectors figure 5 et 6) illustrent des stratégies de sélection d'habitat différentes selon l'individus. Les animaux qui sélectionnent très fortement les pentes semblent moins sélectionner les zones faiblement chassées et réciproquement (figure 6).

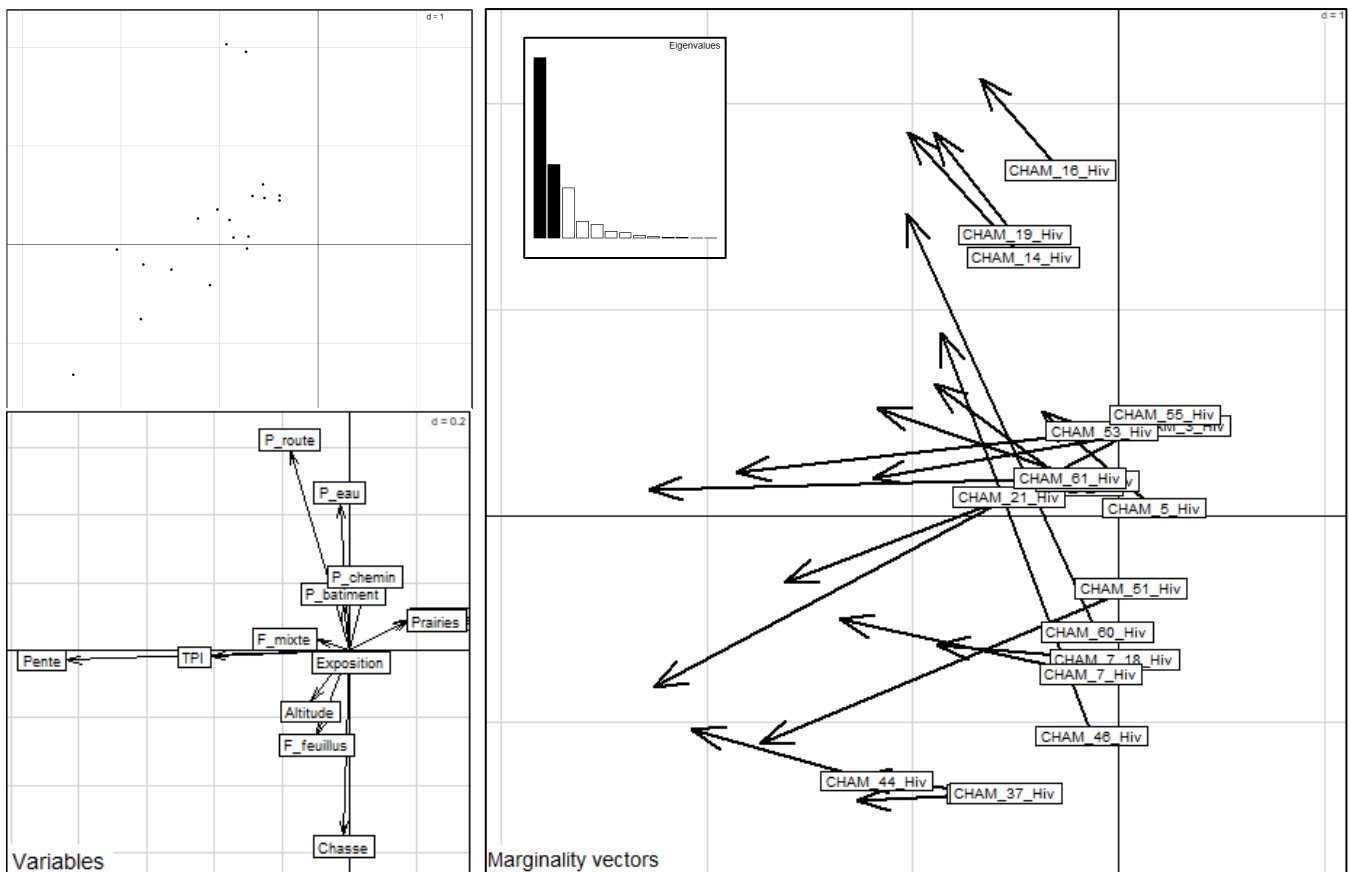


Figure 6 : Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des 19 chamois lors des saisons hivernales - Projection de l'axe 1 (horizontal) et l'axe 2 (vertical).

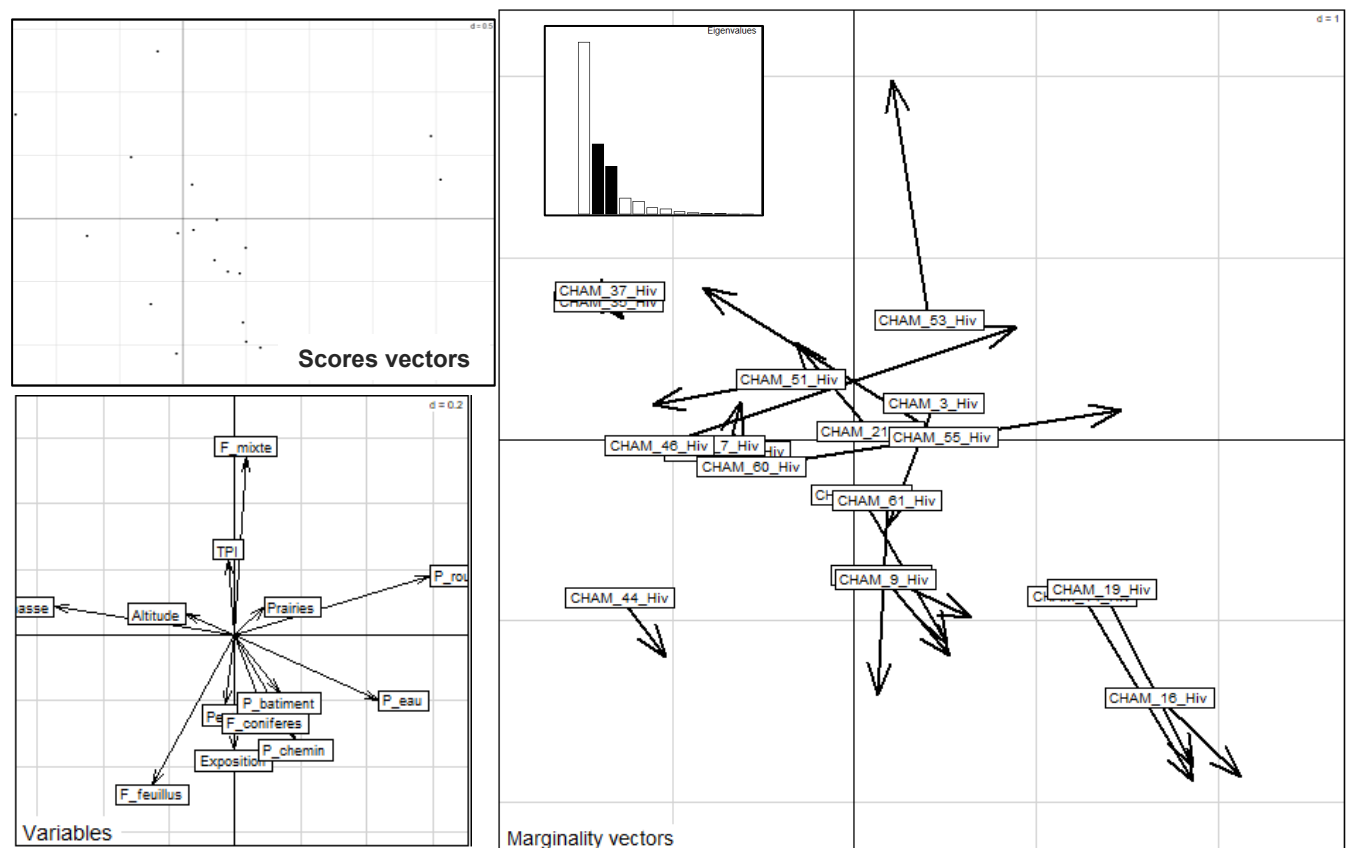


Figure 5 : Résultats de l'analyse K-select réalisée sur les localisations des 19 chamois lors des saisons hivernales - Projection de l'axe 2 (horizontal) et l'axe 3 (vertical).

Association de variables

Le tableau 1 montre les corrélations entre l'Indice de consommation (IC) et les autres variables : indice de visibilité (IV), l'axe 1 de KS-gradient de pente (Comp 1), l'axe 2 de KS-gradient de sélection de la chasse opposé à la proximité aux routes (Comp2), l'axe 3 de KS-sélection de forêts feuillus opposée aux forêts mixtes (Comp3) et la taille des domaines vitaux hivernaux (DV).

Tableau 1 : Test de Spearman : coefficients de corrélation (ρ) entre les indices de consommations (IC) des différents groupes de végétaux et les axes de la k-select (Comp1, 2 et 3), la taille des domaines vitaux hivernaux (DV), l'indice de visibilité (IV). En gras, les valeurs supérieures en valeurs absolues à 0.3 (intensité de corrélation moyenne à très forte). En vert, les valeurs fortement significatives ($p\text{-value} < 0.1$) et en jaune, les valeurs faiblement significatives ($0.1 < p\text{-value} < 0.15$).

variable Y	variable X	Tot	C+S+	C+S-	C-S+	C-S-
IC	Comp1	-0.005267781	-0.288977	0.647937	0.2151487	0.1427129
	Comp2	-0.2063214	-0.3399212	0.2669009	-0.04781083	0.07358632
	Comp3	0.3871819	0.4655252	-0.02194909	0.1770772	0.4125294
	DV	-0.3555752	0.0834432	-0.409131	-0.3444151	0.361242
	IV	-0.3292363	-0.2933687	-0.4354699	-0.3824866	0.4437478

La consommation globale (Tot) est corrélée positivement avec Comp3 ($\rho=0.39$) mais négativement avec DV et IV ($\rho = -0.35$ et -0.33). La pression d'herbivorie globale semble plus importante dans les forêts mixtes, dans les domaines vitaux plus petits et quand la visibilité est faible.

Pour les espèces plutôt appétente pour le chamois : la pression d'herbivorie du groupe C+S+ est aussi plus importante dans les forêts mixtes ($\rho=0.47$) mais moins importante dans les zones de faible chasse, près des routes ($\rho = -0.34$). Pour le groupe C+S-, elle semble avoir les mêmes corrélations que pour le groupe Tot mais elle a aussi une corrélation positive avec la Comp1. C'est-à-dire, il y a une consommation plus forte dans les faibles pentes.

Pour les espèces peu appétente pour le chamois : il ressort une corrélation pour les variables DV et IV pour le groupe C-S+ ($\rho = -0.35$ et -0.38) ; Comp3 et IV pour le groupe C-S- ($\rho = 0.41$ et 0.44).

Déterminisme pression herbivorie

La modélisation via les modèles montre quelles variables semblent le mieux expliquer la variation de l'IC. Le tableau 2 résume les coefficients de pentes estimés pour chaque

variable dans chacun des modèles GAM. Les meilleurs modèles GAM de la variation des IC des différents groupes de végétaux sont des modèles avec 1 à 3 variables explicatives. Tous les coefficients dont la p-value est inférieure au seuil de 10% sont significativement différent de zéro (Hypothèse nulle). La pente de la droite est non nulle. Pour les autres (p-value >0.10), l'hypothèse nulle ne peut pas être rejetée. Cependant, bien que les tests statistiques ne soient pas tous significatifs au seuil de 10 %, les modèles sélectionnés expliquent tous plus de 50% de la déviance de l'abrutissement.

Tableau 2 : Estimation des coefficients de pente des modèles GAM associés aux variables explicatives prédisant les indices de consommation des différents groupes de végétaux des chamois suivis. En vert, les coefficients de pente statistiquement différent de 0 (p-value<0.1) et en jaune les coefficients peu significatifs (0.1<p-value<0.2)

IC	R-sq adj	Déviance expliquée	k	Variable explicative	Coefficient	P-value
Tot	0.409	54%	6.000024	Comp3	0.5750	0.00665
				IV	-0.1340	0.17436
C ⁺ S ⁺	0,652	74,80%	8.537919	IV	-0.4185	0.00144
	0.677	78.3%	9.464678	Comp2	-0.2671	0.16140
C ⁺ S ⁻	0,781	86,70%	7.000008	IV	-0.3764	0.00329
				Comp1	0.77665	0.0011
				Comp3	0.36647	0.0408
C ⁻ S ⁺	0,683	83,70%	10.783073	IV	-0.08430	0.3002
				Comp1	1.309477	0.0221
				Comp3	-0.004504	0.9893
C ⁻ S ⁻	0.322	53%	6.000011	IV	0.113388	0.5086
				Comp1	1.17306	0.116
				IV	0.07718	0.627

Les coefficients de pentes linéaires sont positifs entre IC et Comp3 pour le groupe Tot et C⁺S⁻ (coef = 0.58 et coef = 0.37). L'abrutissement est plus fort dans les forêts mixtes. Ils sont négatifs entre IC et IV pour les groupes Tot et C⁺S⁺ (respectivement -0.13, -0.42). L'abrutissement générale et spécifique des végétaux appétant sont plus fort dans les milieux à faible visibilité. Et pour finir, les coefficients sont positifs entre IC et Comp1 pour les groupes C⁺S⁻ et C⁻S⁺ (0.78 et 1.31). L'abrutissement est plus fort dans de faibles pentes pour ces groupes.

DISCUSSION

L'étude a pour objectif de déterminer les paramètres qui influencent la consommation des espèces ligneuses forestières par les chamois. Les résultats obtenus permettent de valider les hypothèses 1 et 2, à savoir que la consommation des espèces ligneuses dépend de la ressource alimentaire et en refuges. Et ne valide pas les prédictions de l'influence direct de la sélection de zones plus ou moins chassées par l'Homme (H3).

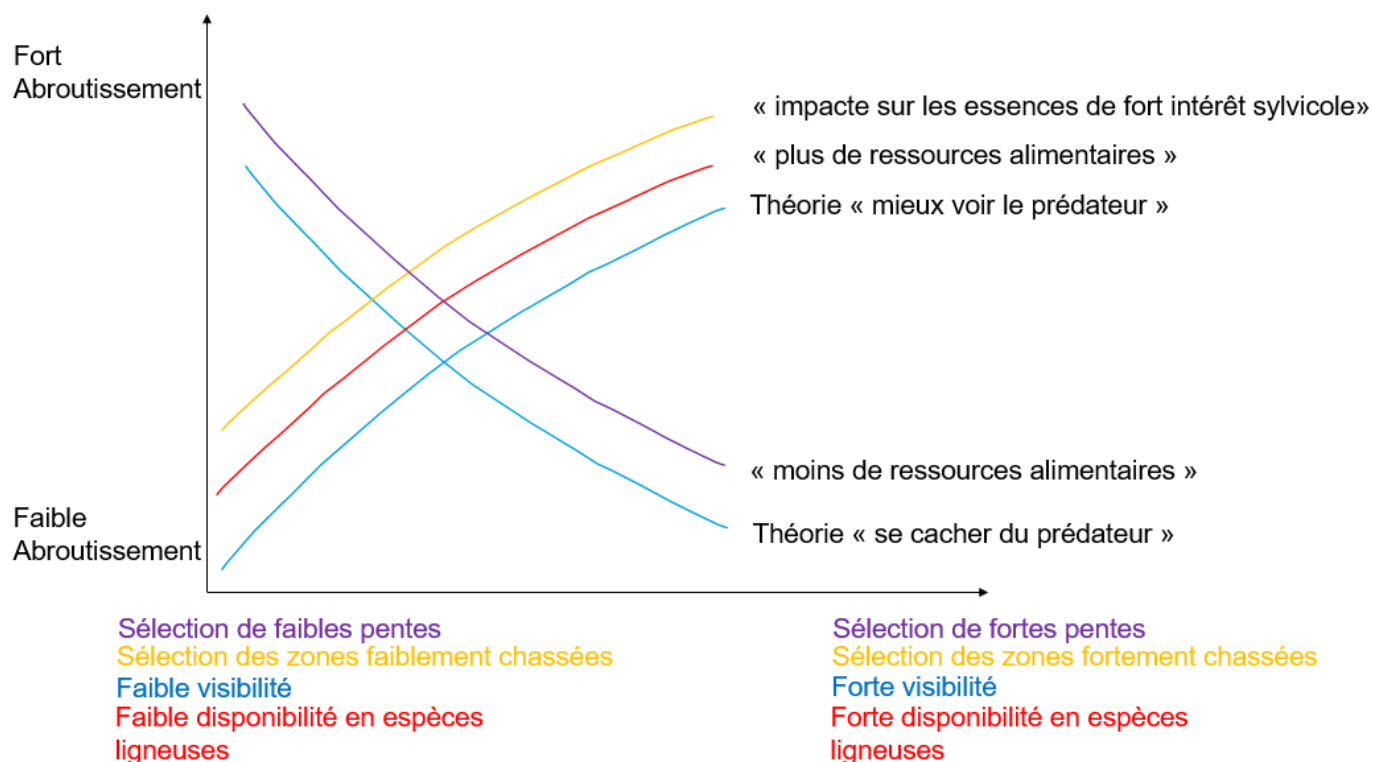


Figure 7 :Schéma conceptuel des variations de l'abroustissement.

Effets sur l'abroustissement

En période hivernale (disette et de chasse anthropique), un fort abroustissement général des espèces ligneuses forestières au sein du domaine vital d'un chamois jurassien semble être la résultante de l'effet additif de la sélection d'un habitat de type forêt mixte (H1) et d'une faible visibilité à 25 mètres perçu par l'animal (H2).

Des études confirment que la disponibilité alimentaire est un facteur déterminant de l'abroustissement (Boulanger, 2010; Rietsch & Saïd, 2022). Cela concorde avec les observations sur le terrain : les forêts mixtes offrent un plus grand choix de ressource alimentaire. Parallèlement, dans l'étude préliminaire de VIALIS (2019) a mis en évidence un lien entre la taille du domaine vital et la richesse spécifique sur ce massif.

C'est-à-dire, plus la ressource alimentaire est diversifiée localement, moins l'herbivore a besoin de rechercher de la nourriture et donc de réajuster son domaine vital. De ce fait, la pression sur la flore est concentrée sur une zone plus restreinte et augmente mécaniquement l'indice de consommation. Le test de Spearman (tableau 1) nous confirme une corrélation négative monotone entre l'indice de consommation global sur le domaine vital (IC Tot) et la taille du domaine vital (DV). Mais la variable DV ne ressort pas dans les modèles (tableau 2).

De plus, nos résultats semblent soutenir la théorie de « je me cache » (H2). Les chamois recherchent un couvert plus obstructif pour se nourrir (tableau 1 et 2). (Dupke et al., 2017) était parvenu à la même conclusion : dans les zones fréquemment visitées par l'homme, les ongulés présenteraient un comportement de dissimulation. Lors de la saison hivernale, la topographie du massif du Jura offre une disponibilité de zones de refuges (faible visibilité). Les observations de terrains montrent que le champ de visibilité est impacté par la couverture structurelle : le couvert végétal qui est plus dense dans les forêts mixtes que dans les forêts feuillues (principalement des arbres caducs) et par la topographie type vallonnement, falaises et l'enrochement caractéristique du massif jurassien. Donc bien que certaines zones présentent des risques élevés de prédation anthropique, les chamois semblent utiliser le couvert comme protection pour se nourrir.

Des adaptations comportementales du chamois ont déjà été démontrées : résultantes du compromis entre alimentation et risque de prédation mais aussi entre alimentation et dérangement (promeneur, sportif, exploitant agricole ou forestier) (Bonnot et al., 2020; Courbin et al., 2022; Pays et al., 2021). C'est-à-dire que le risque perçu par l'animal est pris en compte dans le choix des sites d'alimentations, allant jusqu'à sélectionner des lieux moins favorables en termes de ressources alimentaires, mais beaucoup plus sûrs pour la survie vis-à-vis des prédateurs (Duparc, 2016). Or le paysage de la peur prédit qu'outre l'évitement spatial, les animaux peuvent aussi modifier leur rythme d'activités pour éviter les prédateurs temporellement et aller se nourrir sur les sites de ressources aux périodes où le risque est plus faible (Palmer et al., 2022). Nos modèles n'ont pas mis en évidence de lien direct entre nos indices de consommations et la sélection de zones plus ou moins chassées : la composante 2, proxy de l'intensité des zones chassées opposée à la proximité aux routes, ne semble

pas ressortir en premier lieu (tableau 2). Mais le test de Spearman (tableau 1) semble montrer l'existence d'un lien (corrélation négative) entre IC des espèces appétentes avec un fort intérêt sylvicole (C^+S^+) et (Comp2). C'est-à-dire les chamois se trouvant dans des zones à plus forte chasse consomment d'avantage des espèces appétentes que les chamois sélectionnant des zones proches des routes. Cette tendance avait déjà été mise en évidence par Goudet (2022).

Nos résultats peuvent s'expliquer par le fait que nous regardons la consommation à l'échelle du domaine vital. Par conséquence, l'évitement spatial est généralisé à une grande échelle et l'évitement temporel n'est pas pris en compte. Le paysage de la peur pourrait avoir moins d'importance à l'échelle étudiée de la sélection d'habitat. Ils peuvent aussi s'expliquer par la difficulté à quantifier le risque « chasse » de façon pertinente dans le temps et l'espace. En effet, il est difficile de déterminer laquelle de ces deux variables apparaît la plus explicative de l'analyse K-select. Les résultats de KS montre qu'il y a une variabilité intra-individuelle forte dans la sélection des différentes caractéristiques de l'habitat (figure 5 et 6). Est-ce les chamois qui sélectionnent les zones à proximité des routes le font pour éviter la chasse ? ou est-ce pour d'autres raisons (alimentaires, accès à des zones rocheuses, etc) et comme la chasse est interdite à proximité, de ce fait, il évite les zones fortement chassées. Il est également possible que la chasse anthropique ait moins d'effets qu'un autre type de dérangements.

Pour finir, la pente qui explique le mieux le premier axe de KS est ressorti dans l'évaluation des variations de la consommation par groupe d'espèce (C^+S^- et C^-S^+). Les chamois consomment plus dans les zones à plus faible pente (tableau 2). Il n'est pas étonnant que cette variable ressorte car la topographie du milieu peut être un facteur limitant dans le développement de certaines plantes. De plus, les fortes pentes avec zones rocheuses sont considérées comme habitat refuge (Courbin et al., 2022; Darmon, 2007). Le genre *Rupicapra* y est très à l'aise du fait de leur morphologie adaptée aux milieux escarpés (Darmon, 2007).

Fiabilité des résultats

Il sera important de réaliser les mêmes analyses dans quelques années avec un échantillonnage plus important afin de vérifier si c'est un bruitage (phénomène aléatoire) ou un manque de puissance.

Perspectives

Notre étude laisse entrevoir plusieurs perspectives pour confirmer ou infirmer les tendances observées :

- 🐘 Augmenter la taille de l'échantillon = équiper plus chamois de collier GPS
- 🐘 Améliorer la cartographie de l'habitat disponible = affiner les différentes variables grâce aux modèles MNT, MNS et MNH obtenus par la technologie cartographie 3D lidar HD (programme nationale en cours) et ainsi ajouter la visibilité dans les analyses
- 🐘 Améliorer la cartographie du risque = compléter l'effort de chasse avec d'autres perturbations comme la sylviculture, la prédation naturelle (lynx) et les activités de pleine nature

De surplus, la forte pression par les ongulés modifie la composition des espèces végétales, ralentit la croissance et le rajeunissement de la forêt et donc l'effet protecteur de la forêt en montagne. Or le chamois n'est pas le seul ongulé présent. Les chevreuils le sont aussi. Cette espèce consomme principalement des espèces ligneuses ou semi-ligneuse (Hofmann, 1989) et est donc en compétition par exploitation pendant la saison hivernale avec le chamois, période pour laquelle la disette alimentaire est la plus importante et quand a lieu le renouvellement forestier (Saïd et al., 2009). Bien que l'étude d'une seule espèce soit déjà complexe, à terme, l'intégration du chevreuil affinera la compréhension de l'ingénierie forestière (prévu par le PPP lynx via la collecte des données de ECOLEMM).

Malgré un nombre limité de données et la difficulté de mettre en évidence des zones de fortes et de faible chasse, le but de mon stage à l'échelle du domaine vital était de caractériser les variables importantes durant la saison hivernale (conditions rudes).

La sélection de l'habitat d'un animal repose donc sur un choix multicritère et multi-échelle. Une prochaine étape serait de travailler à l'échelle des trajectoires journalières pour quantifier spatialement et temporellement le dérangement des chamois par les activités anthropiques et la prédation naturelle. Les données activités (pas de temps de 5 min) via les colliers permettrait de d'étudier la réponse immédiate en réponse aux dérangements. Certains colliers permettent même de caractériser l'activité (déplacements : court ou marche, vigilance, consommation) via les informations sur les mouvements de la tête sur un plan X-Y (calibration par espèce au préalable).

CONCLUSION

Pour conclure, les résultats obtenus au cours de mon stage ne représentent que la partie émergée de l'iceberg. L'impact des prédateurs reste particulièrement intéressant puisque les grands herbivores sont entre-autres à l'origine de pertes financières importantes et représentent un point de cristallisation des relations souvent difficiles entre chasseurs et forestiers. L'ensemble du jeu de données sur le chamois (spatial), la végétation (abrouissement), l'habitat (multicouche) et la chasse (carte effort) ouvre la voie à une multitude d'autres investigations pour mieux comprendre le système prédateur-proie-végétation.

La modification de l'utilisation de l'habitat montre déjà des effets en cascade sur la consommation des espèces végétales par le chamois. Les paramètres tels que les ressources alimentaires et les ressources de protection expliquent déjà une partie de la variabilité de la pression d'herbivorie exercée dans le Jura. La modification de la sélection d'habitat en réponse à la chasse semble altérer par effet cascade la consommation des espèces appétentes pour le chamois qui intéressent fortement le forestier. L'objectif d'améliorer les connaissances sur le déterminisme de l'herbivorie dans le massif jurassien, bien qu'incomplet, est rempli.

BIBLIOGRAPHIE

Lectures scientifiques

- Adrados, C., Girard, I., Gendner, J.-P., & Janeau, G. (2002). Global Positioning System (GPS) location accuracy improvement due to Selective Availability removal. *Comptes Rendus Biologies*, 325(2), 165–170. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(02\)01414-2](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(02)01414-2)
- Anderson, D., Forester, J., Turner, M., Frair, J., Merrill, E., Fortin, D., Mao, J., & Boyce, M. (2005). Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology*, 20, 257–271. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0062-8>
- Babad, G. (1997). *Étude des relations entre un peuplement animal et la végétation: Impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la réserve nationale de faune sauvage et de chasse des Bauges (Savoie)* [These de doctorat, Chambéry]. <https://www.theses.fr/1997CHAMS017>
- Blanchard, P., Lauzeral, C., Chamaillé-Jammes, S., Yoccoz, N. G., & Pontier, D. (2016). Analyzing the proximity to cover in a landscape of fear: A new approach applied to fine-scale habitat use by rabbits facing feral cat predation on Kerguelen archipelago. *PeerJ*, 4, e1769. <https://doi.org/10.7717/peerj.1769>
- Bonnot, N. C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groeve, J. E., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Sönnichsen, L., & Hewison, A. J. M. (2020). Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 132–145. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13161>
- Boulanger, V. (2010). *Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales: Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt* (p. 315) [Phdthesis, Doctorat spécialité Biologie végétale et forestière de l'École doctorale RP2E, Université de Nancy]. <https://hal.inrae.fr/tel-02593862>
- Burnham, K., & Anderson, D. (2002). Model Selection and Multimodel Inference. *A Practical Information-Theoretic Approach*. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5_5
- Calenge, C., Dufour, A. B., & Maillard, D. (2005). K-select analysis: A new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling*, 186(2), 143–153. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.12.005>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346(6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Chevrier, T., Redjadj, C., Maillard, D., Loison, A., Klein, F., & Said, S. (2016). Quel est l'impact d'une communauté d'ongulés sur les essences forestières ? Alimentation comparée des cerfs, chevreuils, chamois et mouflons dans le massif des Bauges. *Faune Sauvage*, 312, 32–38.
- Courbin, N., Garel, M., Marchand, P., Duparc, A., Debeffe, L., Börger, L., & Loison, A. (2022). Interacting lethal and nonlethal human activities shape complex risk tolerance behaviors in a mountain herbivore. *Ecological Applications*, 32(7). <https://doi.org/10.1002/eap.2640>

- Darmon, G. (2007). *Influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés sauvages: Cas du chamois et du mouflon dans le massif des Bauges* [These de doctorat, Lyon 1]. <https://www.theses.fr/2007LYO10134>
- Duparc, A. (2016, December 5). *Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines: Impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Dynamiques-spatio-temporelles-des-ressources-et-des-Duparc/839fdfdb62ebb2f8ce3775cda8a31dce997bc824>
- Dupke, C., Bonenfant, C., Reineking, B., Hable, R., Zeppenfeld, T., Ewald, M., & Heurich, M. (2017). Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography*, 40(8), 1014–1027. <https://doi.org/10.1111/ecog.02152>
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443–457. <https://doi.org/10.1007/BF00378733>
- Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., & Jędrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe: Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36(12), 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.-M., Ballon, P., & Boscardin, Y. (2001). The Browsing Index: New Tool Uses Browsing Pressure to Monitor Deer Populations. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 29(4), 1243–1252.
- Mysterud, A., & Østbye, E. (1999). Cover as a Habitat Element for Temperate Ungulates: Effects on Habitat Selection and Demography. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 27(2), 385–394.
- Palmer, M. S., Gaynor, K. M., Becker, J. A., Abraham, J. O., Mumma, M. A., & Pringle, R. M. (2022). Dynamic landscapes of fear: Understanding spatiotemporal risk. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(10), 911–925. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.007>
- Pays, O., Blanchard, P., Chamaillé-Jammes, S., Valeix, M., Loveridge, A. J., Macdonald, D. W., Périquet, S., Meer, E., Duncan, P., Mtare, G., & Fritz, H. (2021). Disentangling the roles of bottom-up and top-down drivers in the trade-off between food acquisition and safety in prey with multiple predators. *Functional Ecology*, 35(2), 435–449. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13710>
- Pellerin, M. (2005). *Utilisation et sélection de l'habitat chez le chevreuil à différentes échelles spatio-temporelles* [These de doctorat, Poitiers]. <https://www.theses.fr/2005POIT2301>
- Redjadj, C. (2010). *Etude inter-et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Etude-inter-et-intra-sp%C3%A9cifique-des-variations-de-Redjadj/aba95f93d47a442d5b1729552f3f77ea52004db0>
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., & Saïd, S. (2014). Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE*, 9(2), e84756. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084756>
- Rietsch, A., & Saïd, S. (2022). Influence de la disponibilité alimentaire et du climat sur l'abrutissement: Utilisation de la méthode d'Aldous dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage de La Petite Pierre. *Revue forestière française*, 73(5), Article 5. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7108>

- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems? *BioScience*, 54(8), 755–766. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0755:WATEOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0755:WATEOF]2.0.CO;2)
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoïn, G., Delorme, D., & Roux, C. (2009). What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos*, 118(9), 1299–1306. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17346.x>
- Said, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K., Martin, C., & Laere, G. (2005). Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, 267, 301–308. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007454>
- Say-Sallaz, E., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., & Valeix, M. (2019). Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation*, 235, 36–52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.044>
- Suivi des populations d'ongulés et de leurs habitats—Indicateurs de changement écologique (ICE)*. (2015, May 20). Le portail technique de l'OFB. <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-fiches-techniques/suivi-populations-dongules-leurs-habitats-indicateurs-changement-ecologique>
- Worton, B. J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70(1), 164–168. <https://doi.org/10.2307/1938423>

Lectures grises

GOUDET Clarisse *Mémoire (2022).pdf*. (n.d.).

VIALIS Cyprien *Mémoire (2019).pdf*. (n.d.).

Webographie

Chamois—*ECOLEMM*. (n.d.). <https://www.ecolemm.fr>. Retrieved June 26, 2023, from <https://www.ecolemm.fr>

R packages

Bivand, R. (2022) R Packages for Analyzing Spatial Data: A Comparative Case Study with Areal DataGeographical Analysis, 54(3), 488-518 URL <https://doi.org/10.1111/gean.12319>

Calenge C, Fortmann-Roe cfS (2023). *_adehabitatHR: Home Range Estimation_*. Rpackage version 0.4.21, <<https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHR>>.

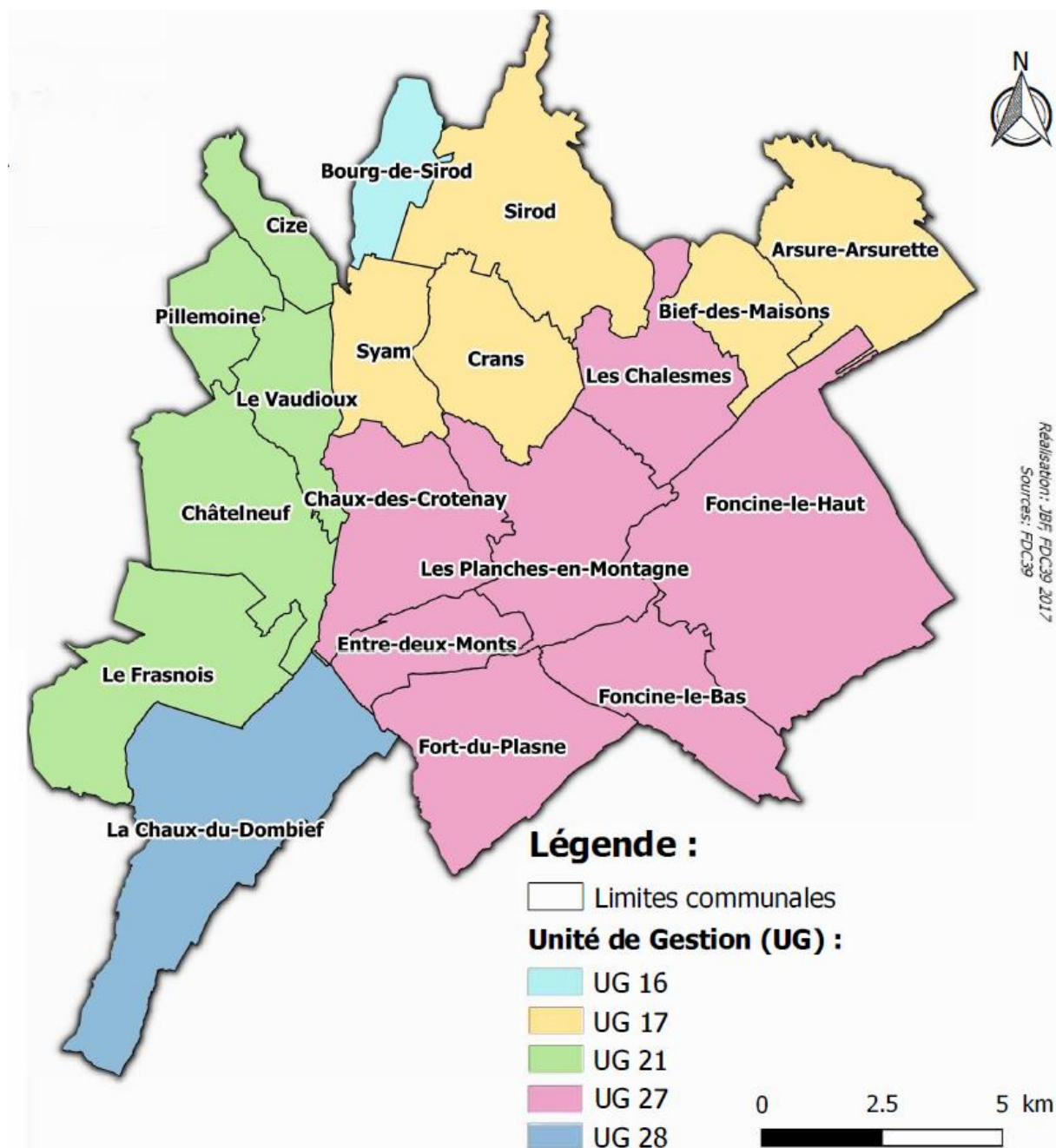
R Core Team (2023). *_R: A Language and Environment for StatisticalComputing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.<<https://www.R-project.org/>>.

Wood, S.N. (2017) *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2ndedition)*.Chapman and Hall/CRC

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., and Kitagawa G. (1986). *Akaike Information Criterion Statistics*. D. Reidel Publishing Company.

ANNEXES

Annexe 1 :



Carte 1 : Site d'étude.

ANNEXE 2 :

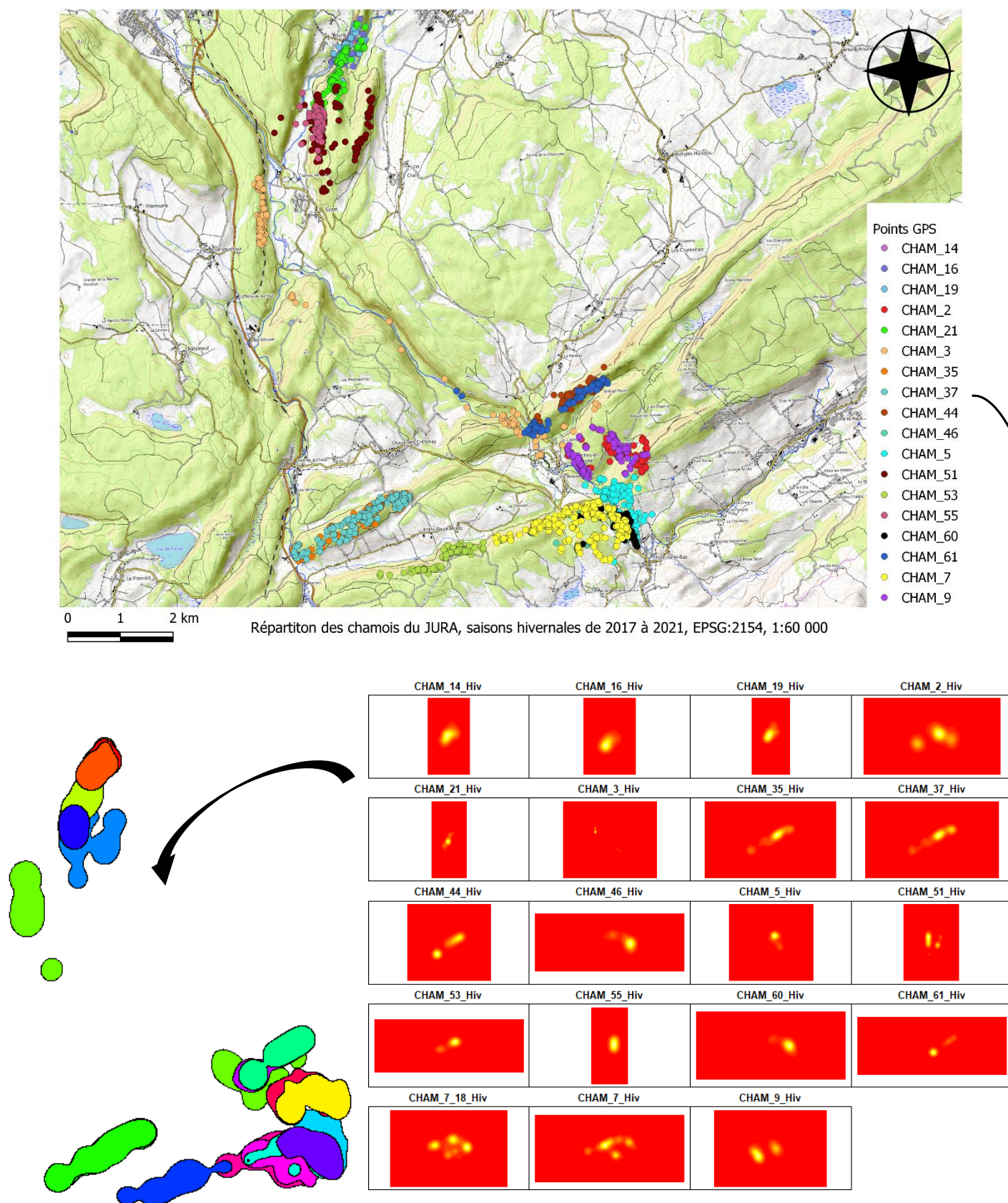
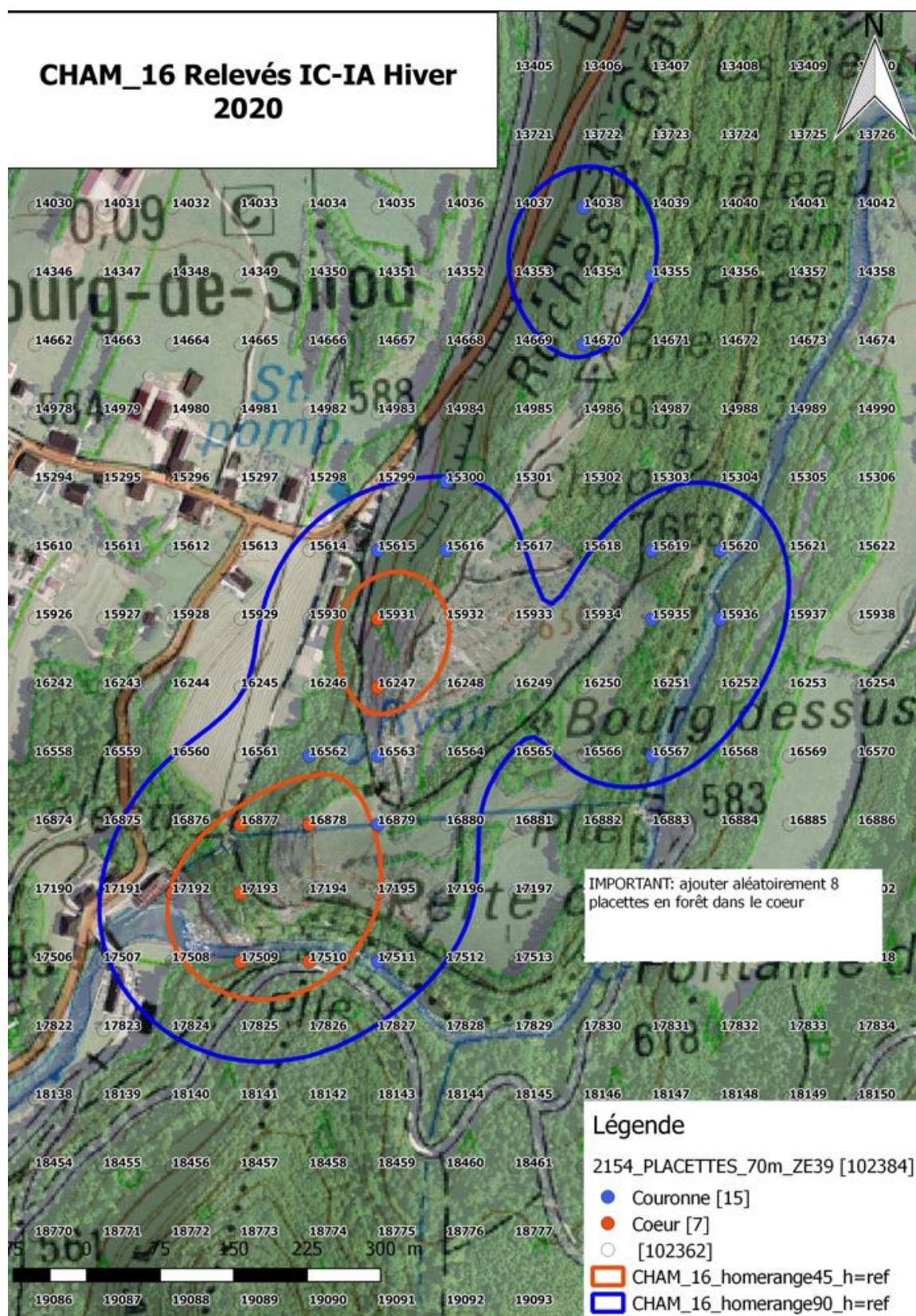


Figure 8 : Méthode Kernel UD.

ANNEXE 2 : Estimation du domaine vital par méthode de Kernel avec le paramètre de lissage de référence « ad hoc » ($h=ref$) et les localisations GPS de janvier à mars Ainsi que EAS des 30 placettes de relevés d'IC



Carte 2 : Positions des placettes d'abrouissement.

ANNEXE 3 :

n° 28 **INDICE DE CONSOMMATION**

Opérateur : RA	N° placette : 75334
Date : 13/04/2023	Cœur domaine vital : <input type="checkbox"/>
Espèce : CHEV <input checked="" type="checkbox"/> CHAM <input type="checkbox"/>	Couronne domaine vital : <input checked="" type="checkbox"/>
Identifiant individu : 68	Présence de fèces de chevreuil : <input type="checkbox"/> OUI <input checked="" type="checkbox"/> NON
Sexe : M <input checked="" type="checkbox"/> F <input type="checkbox"/>	Présence de fèces de chamois : <input type="checkbox"/> OUI <input checked="" type="checkbox"/> NON
Coordonnées : 46,727717	Signe de perturbation par le sanglier : <input type="checkbox"/> OUI <input checked="" type="checkbox"/> NON
5,332230	Présence de fèces de lynx : <input type="checkbox"/> OUI <input checked="" type="checkbox"/> NON

CLASSES DE RECOUVREMENTS (R)

1 (< 5 % localisé)
2 (< 5 % diffus)
3 (5-25 %)
4 (25 - 50 %)
5 (50-75 %)
6 (> 75 %)

INDICE DE CONSOMMATION (IC) – PLACEAU DE 1 m² (carré)

1 = abroulé
0 = non abroulé

Toute trace de consommation (pousse ou latérale) des essences ligneuses. Ne prendre en compte que la consommation de la saison de végétation précédente.

Espèces ligneuses	< 0.5 m		0.5 – 1.3 m		1.3 – 3 m		Espèces ligneuses	< 0.5 m		0.5 – 1.3 m		1.3 – 3 m	
	R	IC	R	IC	R	IC		R	IC	R	IC	R	IC
Alisier blanc							Merisier						
Alisier torminal							Néflier						
Aubépine à deux styles							Noisetier						
Aubépine monogyne							Ormes						
Aulne							Prunelier						
Bouleau							Robinier						
Bols joli							Ronce commune						
Bruyères							Rosier des champs						
Buis							Sapin pectiné						
Callune							Saule						
Camérisier à balais							Sureau						
Charme commun							Tilleul						
Chêne pédonculé							Tremble						
Chêne pubescent							Troène commun			3	0		
Chêne rouvre							Viorne lantane						
Chèvrefeuille							Viorne obier						
Cornouiller mâle													
Cornouiller sanguin													
Douglas													
Églantier													
Épicéa commun	1	0											
Érable à feuilles d'obier													
Érable champêtre													
Érable plane													
Érable sycomore													
Framboisier													
Frêne													
Fusain d'Europe													
Genévrier commun													
Hêtre			1	0									
Houx													
Lierre grimpant	2	0											
Mélèze													

REMARQUES : **collas sanglier entre 15650 et 15334**

Figure 9 : Fiche de relevés de végétations.

ANNEXE 4 : La définition des groupes est basée sur les connaissances d'experts, la thèse de (Redjadj, 2010) et la thèse de (Babad, 1997).

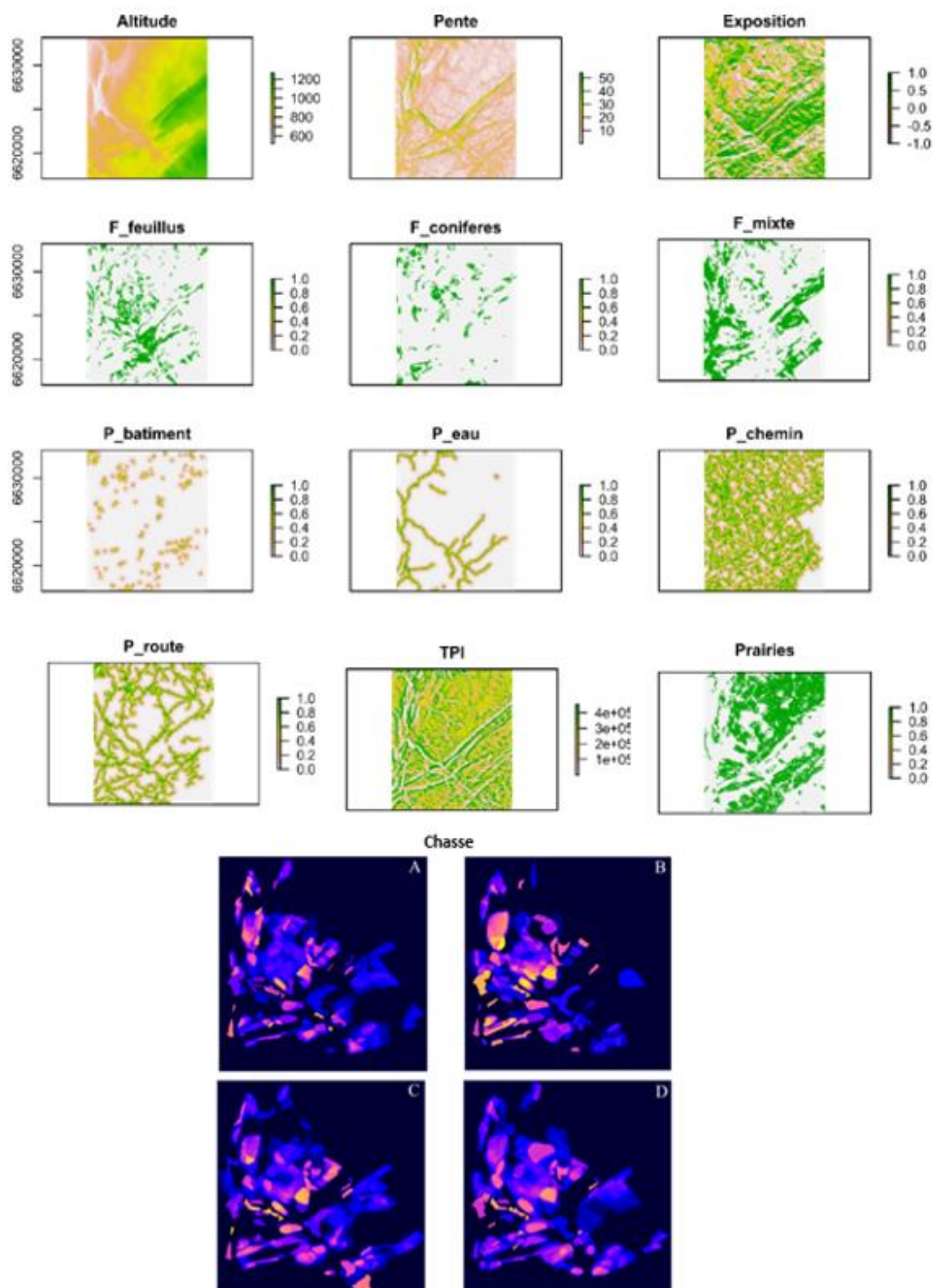
Groupe 1 = C+S+ ; 2 = C+S- ; 3 = C-S+ ; 4 = C-S-.

Tableau 3 : Liste des groupes d'espèces végétales.

ESPECE	GENRE	groupe
mercuriale vivace	Mercurialis sp.	NA
sapin pectine	Abies sp.	1
epicea commun	Acer sp.	1
erable a feuilles d'orbier/ champetre/ plane/ sycomore	Acer sp.	1
charme	Carpinus sp.	1
charmille	Carpinus sp.	1
frene	Fraxinus sp.	1
epicea commun	Picea sp.	1
pin sylvestre	Pinus sp.	1
tremble	Populus sp.	1
merisier	Prunus sp.	1
saule Marsault/ pourpre	Salix sp.	1
alisier blanc/ commun	Sorbus sp.	1
tilleul	Tilia sp.	1
orme champetre/ des montagnes/ lisse	Ulmus sp.	1
aulne blanc/ glutineux/ vert	Alnus sp.	2
chateignier	Castanea sp.	2
cornouiller male/ sanguin	Cornus sp.	2
noisetier	Corylus sp.	2
aubepine a deux styles/ commune/ monogyne	Crataegus sp.	2
daphne bois gentil/ des Alpes	Daphne sp.	2
fusain a feuille large/ d'Europe	Euonymus sp.	2
fougere	Filicophyta sp.	2

genet a balais/ cendre	Genista sp.	2
lierre grimpant	Hedera sp.	2
coronille arbrisseau	Hippocrepis sp.	2
houx	Ilex sp.	2
troene commun	Ligustrum sp.	2
camerisier a balais	Lonicera sp.	2
chevrefeuille des bois/ des haies	Lonicera sp.	2
prunelier	Prunus sp.	2
groseiller des Alpes	Ribes sp.	2
eglantier	Rosa sp.	2
rosier des chiens	Rosa sp.	2
framboisier	Rubus sp.	2
ronce a grande feuille/ admirable/ commune	Rubus sp.	2
sorbier des oiseleurs	Sorbus sp.	2
myrtillier commun	Vaccinium sp.	2
hetre	Fagus sp.	3
chene pedoncule/ sessile	Quercus sp.	3
sureau a grappe/ noir	Sambucus sp.	3
buis commun	Buxus sp.	4
euphorbe du bois	Euphorbia sp.	4
genevrier commun	Juniperus sp.	4
spiree a feuilles de petit chene	Spiraea sp.	4
if	Taxus Sp.	4
germandree petit chene	Teucrium sp.	4
viorne lantane/ obier	Viburnum sp.	4

ANNEXE 5 : Création de 12 couches habitat et de 4 couches saison de chasse de 2017 (A), de 2018 (B), de 2019 (C) et 2020 (D) par GOUDET (2022).



Carte 3 : Couches raster du site d'étude.

ANNEXE 6 : L'hypothèse que nous testons est « les valeurs des indices de consommations sont réparties de manière aléatoire entre les domaines vitaux des chamois » (H_0 =pas d'autocorrélation spatiale). Les p-value sont inférieure à 10 %, on peut rejeter H_0 . Notre jeu de données a donc de l'autocorrélation spatiale

Graphe aux (X) plus proches voisins	Score z	P-value
1	1,723	0,04244
2	1,6167	0,05298
3	1,8474	0,03234
4	2,0492	0,02022
5	1,9525	0,02544
6	1,492	0,1252

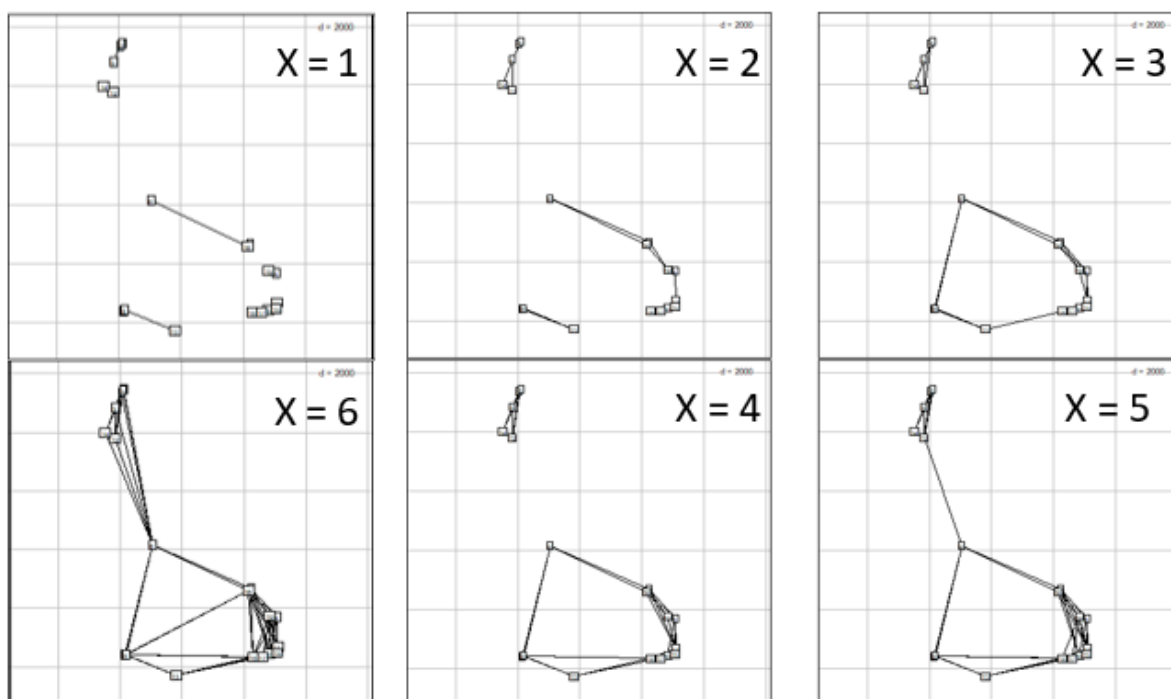


Figure 10 : Test de Moran.

ANNEXE 7 : En vert, les meilleurs modèles de variation de l'indice de consommation (IC) en fonction des variables de KS (Comp 1, 2 et 3), de la taille des domaines vitaux (DV), de l'indice de visibilité (IV), du sexe et de l'année d'inventaire. df est le nombre de paramètres du modèle (GAM)

Tableau 4 : Classement des modèles candidats par critère AIC.

IC	Predicteurs	df	AIC	ΔAIC
Tot	Comp3+IV	6.000024	-27.37439	0
	Comp1+Comp3+IV	7.000016	-26.78013	0,59426
	Comp3+IV+DV	7.009218	-26.02546	1,34893
	Comp2+Comp3+IV	7.000026	-25.40576	1,96863
	-	6.621451	-25.38162	1,99277
	IV	7.236025	-24.51155	2,86284
	Comp2	7.758159	-24.11578	3,258259
	Comp2+IV	8.218544	-23.06209	4,3123
IC	Predicteurs	df	AIC	ΔAIC
C+S+	IV	8.537919	-45.13589	0
	Comp3+IV	9.636463	-44.41474	0,72115
	Comp1+Comp3+IV	10.661074	-43.45775	1,67814
	Comp2+IV	9.464678	-43.05663	2,07926
	Comp3+IV+DV	10.491931	-42.39245	2,74344
	nul	7.554017	-35.57698	9,55891
	Comp2+Comp3	9.711304	-34.74909	10,3868
	Comp2	8.466786	-33.54202	11,59387
IC	Predicteurs	df	AIC	ΔAIC
C+S-	Comp1+Comp3+IV	9.069425	-43.37116	0
	Comp1+Comp2+Comp3	8.954569	-41.30347	2,06769
	Comp1	7.187418	-38.31332	5,05784
	Comp1+Comp2	7.923153	-36.20200	7,16916
	-	7.462567	-30.33254	13,03862
	IV	8.212980	-28.98871	14,38245
	Comp2	8.186847	-28.38603	14,98513
	Comp2+IV	8.823104	-26.93896	16,4322
IC	Predicteurs	df	AIC	ΔAIC
C-S+	Comp1+Comp3+IV	10.783073	-24.40814	0
	-	6.829928	-15.99632	8,41182
	Comp2	7.489301	-14.07610	10,33204
	DV	7.498713	-14.04532	10,36282
	IV	7.341777	-13.95056	10,45758
	Comp3+IV	6.000157	-12.32432	12,08382
	DV+IV	8.035738	-12.00305	12,40509
	Comp2+IV	7.830860	-11.84849	12,55965
IC	Predicteurs	df	AIC	ΔAIC
C-S-	Comp1+IV	6.000011	-12.825064	0
	Comp1+Comp3+sexe	7.000002	-12.634451	0,190613
	-	4.000018	-9.247254	3,57781
	sexe	5.204088	-8.700771	4,124293
	Comp2+sexe	6.000007	-8.687854	4,13721
	Comp2	5.000004	-8.638853	4,186211
	IV	5.000041	-8.632190	4,192874
	Comp3	5.000006	-8.160429	4,664635

RESUME

L'augmentation des populations d'ongulés sauvages, des activités humaines et la réapparition de supers prédateurs ont donné lieu à de nouveaux enjeux de gestion des territoires pour concilier la préservation des espèces et le développement économique. Les proies doivent faire face à un compromis entre le risque de prédation perçu et leur besoin. La stratégie de sélection de zones refuges pour échapper au prédateur est ambiguë et peut occasionner une variation d'abroutissement local sur le peuplement forestier (interaction entre la disponibilité en refuge et alimentaire). L'analyse de la sélection d'habitat, le suivis GPS de chamois et les relevés de végétations permettent d'étudier les déterminismes de la pression d'herbivorie par le chamois dans le massif Jurassien en présence de prédateurs. Les résultats montrent un abroutissement plus fort dans les milieux plus obstructif (visibilité plus faible) ayant des ressources alimentaires plus importantes. Et la sélection de zones à fortes chasses et loin des routes impacte les espèces appétentes pour le chamois et d'intérêt sylvicole pour le forestier. Les résultats obtenus ne sont que la partie émergée de l'iceberg. Notre étude laisse entrevoir plusieurs perspectives pour confirmer les tendances observées.

Mots clefs : Pression herbivorie ; Paysage de la peur ; Visibilité ; Chamois *Rupicapra rupicapra* ; Chasse.

ABSTRACT

Increasing populations of wild ungulates, human activities and the reappearance of supers predators have given rise to new challenges in managing territories to reconcile species preservation and economic development. Prey face a trade-off between the perceived risk of predation and their need. The strategy of selecting refuge areas to escape the predator is ambiguous and can lead to variations in local browsing on the forest stand (interaction between refuge and food availability). Analysis of habitat selection, GPS tracking of chamois and vegetation surveys are used to study the determinants of herbivory pressure by chamois in the Jura massif in the presence of predators. The results show a higher level of browsing in more obstructive environments (lower visibility) with greater food resources. And the selection of high-hunting areas away from roads has an impact on species that are palatable to chamois and of silvicultural interest to foresters. These results are just the tip of the iceberg. Our study suggests a number of avenues for confirming the trends observed.