



RAPPORT DE STAGE

(NOM prénom) :

Dans le cadre du stage de **2^{ème} année** :

Stage effectué du (jj/mm/aa) : 11/06/19 au 31/08/19

: (Nom et adresse de l'organisme d'accueil)

Office National de la Faune Sauvage Montfort, 01330, Birieux - France.

Sur le thème :

Déterminisme de la pression d'herbivorie dans un environnement en présence de prédateurs (lynx boréal et chasseurs) : cas des chevreuils et chamois dans le massif du Jura

Eventuellement, rapport confidentiel : Date d'expiration de confidentialité :

Enseignant référent responsable : François LEBOURGEOIS

Maître de stage : Sonia SAID

Engagement de non plagiat

① Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : Ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive. Recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

② Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages in extenso, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sur d'en citer la source.

③ **Sanction** : En cas de manquement à ces consignes, la DEVE/le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

④ **Engagement** :

Je soussigné (e) : Cyprien VIALIS

Reconnait avoir lu et m'engage à respecter les consignes de non plagiat

A Birieux le 22/08/19

Signature :

Cet engagement de non plagiat doit être inséré en début de tous les rapports, dossiers, mémoires.



Remerciements :

Je voudrais en premier lieu remercier Sonia SAID qui m'a encadré lors de ce stage et m'aura permis d'en apprendre plus sur les ongulés ! Je souhaiterai également remercier Marion VALEIX, qui m'aura donné des conseils avisés pour avancer dans mon analyse de données et aura relu une partie de mon travail.

Un grand merci également à toute l'équipe du PPP lynx qui m'a accueilli pendant 5 semaines, m'a aidé dès que l'occasion s'en présentait et a rendu cette phase de terrain beaucoup plus agréable ! En particulier merci Jean-Baptiste pour ses conseils et à Léonie pour m'avoir fait découvrir les captures de chamois !

Enfin, je souhaiterai également remercier toute l'équipe de Birieux pour m'avoir accueilli , et plus particulièrement Laurence pour sa disponibilité et sa gentillesse ! Merci aux autres stagiaires, doctorants et CDD avec qui j'ai pu partager d'agréables moments pendant les pauses.

Pour finir, je voudrai remercier mon enseignant tuteur, François LEBOURGEOIS, d'avoir accepté d'encadrer mon stage malgré son emploi du temps très chargé.

SOMMAIRE

Résumé/Abstract.....	5
Introduction	6
<u>I. Matériels et méthodes.</u>	10
A) Structure d'Accueil : l'ONCFS	10
B) Un stage s'inscrivant dans le Programme Prédateur Proie lynx	11
C) Site d'étude : le Jura autour de Foncine-le-Bas.....	12
D) Quelques éléments de biologie à propos du chevreuil, du chamois, du lynx et de leurs interactions....	13
E) Protocole.....	15
i. Données prédation	15
ii. Proies.	16
iii. Végétation.	16
iiii. Méthode d'échantillonnage.....	18
F) Saisie des données et calcul d'indices de consommation.....	18
G) Analyses de données.....	21
<u>III. Résultats :</u>	22
A) Cas du chamois.....	22
i) Un abrouissement plus limité dans la couronne du domaine vital que dans le cœur pour l'ensemble des IC, sauf celui des espèces intéressant le forestier.....	22
ii) Un effet notable de la diversité végétale sur les IC.....	23
iii) Un possible effet de la pression de chasse anthropique et de la pente lié à une diminution de l'abrouissement des espèces non-intéressantes pour le forestier.....	24
B) Cas du chevreuil	24
III) Discussion.....	25
A) Vérification des hypothèses	25
B) Discussion et perspectives.....	25
i. Cas du chamois.....	25
a) Effet du paramètre « position de la placette dans le domaine vital ».....	25
b) Effet du paramètre « nombre d'espèces ».....	25
c) Effet des prédateurs anthropiques et de la pente sur la consommation des espèces non-intéressantes pour le forestier.....	26
ii) Cas du chevreuil.....	28
C) Taille de l'échantillon et fiabilité des résultats.....	28
D) Pistes d'améliorations des protocoles de relevé.....	29
E) Perspectives pour la poursuite de cette étude et du PPP lynx.....	30
Conclusion	31
Annexes	32
Bibliographie	33
Annexes.....	36

Résumé/Abstract

Toute espèce présente dans un environnement le transforme et est donc importante pour le fonctionnement de celui-ci. Pour autant, certaines d'entre-elles ont un poids plus important sur leur environnement. Ainsi, les grands mammifères herbivores ont, entre-autre de par leur grande taille, un impact majeur sur les écosystèmes. De plus, de par la plasticité comportementale de nombre de ces espèces et leurs capacités d'adaptation à des milieux relativement anthropisés, ils sont à même de persister en présence de l'homme, présentant ainsi à la fois un intérêt cynégétique certain, mais sont aussi la source de nombreux conflits avec ce dernier, en particulier à cause de leur propension à s'attaquer aux productions végétales humaines.

Du fait de cette relation ambivalente à l'humain, la gestion des populations de ces grands herbivores est une nécessité. Plusieurs voies ont donc été historiquement utilisées : prédation anthropique (via la chasse), protection physique des zones à risques ... Avec le retour de certains grands prédateurs depuis quelques décennies, tels que le loup ou le lynx, une nouvelle option de gestion émerge : pourrait-on se reposer sur ceux-ci pour réguler les populations de grands ongulés ? Quelle serait l'efficacité de telles techniques ? Pour quel impact sur les activités cynégétiques ?

C'est dans ce cadre que s'est noué le partenariat de recherche du Programme Prédateur-Proie lynx, dans lequel s'inscrit ce travail. Il s'agit là d'élucider l'impact de la prédation du lynx et de l'homme sur la pression d'herbivorie exercée par deux espèces d'ongulés : le chevreuil et le chamois, et ses éventuelles conséquences sur la végétation. Les résultats de cette étude préliminaire semblent ainsi mettre en évidence un impact de la pression de chasse anthropique sur la consommation de certaines espèces végétales, mais pas d'impact de la pression de chasse naturelle. Plus que ces résultats encourageants, c'est probablement l'amélioration des protocoles et la mise en évidence de possibles biais évitables et d'outils pour s'en prémunir qui constitue la retombée la plus importante de cette étude.

Any specie present in an environment transforms it and is therefore important for a functional ecosystem. However, some of them have a greater role on it. Thus, large herbivorous mammals have, because of their great size, a significant impact on ecosystems. Moreover, because of the behavioural plasticity of many of these species and their ability to adapt to relatively anthropized environments, they are able to persist despite human presence. Hence, they therefore have a broad cynegetic interest, but are also a source of conflict with humans, especially due to their ability to affect human plant productions.

Because of this ambivalent relationship to humans, the management of the populations of these large herbivores is a necessity. Several paths have been historically used : anthropogenic predation (by hunting), physical protection of risky areas ... With the return of some major predators in recent decades, such as the wolf or the lynx, a new management option is arising : can we rely on them to regulate the populations of large ungulates ? What would be the effectiveness of such an approach ? What would be the impact on big game activity ? It is within this framework that the « Programme Prédateur-Proie lynx » research partnership merged, in which this work is included. The aim is to study the impact of lynx and human predation on the herbivory pressure exerted by two species of ungulates: deer and chamois and its possible consequences on vegetation. The results of this preliminary study seem to highlight an impact of the anthropogenic hunting pressure on the consumption of certain plant species, but no impact of the natural hunting pressure. More than these encouraging results, it is probably the improvement of the protocols and the identification of possible avoidable biases and tools to guard against them which constitutes the most important spin-off of this study.

Introduction

La prédation est l'une des formes d'interaction entre espèces pouvant exister. Elle entraîne la capture et la consommation d'un être vivant par un autre. Le résultat de celle-ci à l'échelle individuelle, de par la mortalité qu'elle induit pour la proie en cas de réussite ou de par le manque de nourriture pour le prédateur en cas d'échec, est susceptible de provoquer des variations des populations des deux partenaires (effet létal de la prédation). Cette relation prédateur-proie est ainsi susceptible d'engendrer une diminution de la taille maximale de la population de proie (Huffaker et al 1956), mais également d'entraîner des oscillations couplées de la taille des populations des deux partenaires (Utida 1957). De plus, par son impact sur la survie des proies, elle affecte la fitness de celles-ci. Elle peut donc agir comme un moteur évolutif en sélectionnant sur plusieurs générations certains traits permettant aux proies d'échapper plus facilement aux prédateurs (Morgan 1987), mais aussi aux prédateurs d'optimiser leurs chances de capture des proies (Gordon 1968). A plus courte échelle de temps, la prédation peut aussi entraîner une modification du comportement des proies afin de limiter leur risque de capture, par exemple en privilégiant des milieux à risque plus faible mais moins intéressants d'un point de vue alimentaire par rapport à des milieux plus riches mais plus risqués (Pettersson & Brönmark 1993). On parle alors d'effets non létaux de la prédation. La prédation agit donc comme un mécanisme structurant des populations d'êtres vivants, en agissant aussi bien sur l'effectif de celles-ci, mais aussi de leur faciès et de leur comportement.

Ainsi, certaines espèces sont capables, de par leur grande flexibilité comportementale, de s'adapter à des environnements anthropisés et de co-exister avec l'homme. De ce fait, elles sont souvent à l'origine de conflits divers avec ce dernier (Woodroffe et al. 2005). Ce prédateur anthropique ainsi que les prédateurs naturels vont impacter de façon différente les populations de proies suivant les individus qu'ils vont cibler. De fait, les prédateurs naturels ne vont pas échantillonner les proies de façon aléatoire dans la population et vont généralement préférer les proies les plus fragiles : individus jeunes, naïfs, âgés, affaiblis ou malades (Mysterud 2011). Parallèlement les prédateurs anthropiques vont sélectionner certains traits comportementaux. En effet, des travaux ont montré que les humains sélectionnaient préférentiellement les wapitis (*Cervus elaphus*) qui se déplaçaient le moins et qui évitaient le plus les milieux ouverts (Ciuti et al. 2012). De plus, même si la proie n'est pas directement tuée par un prédateur (effets létaux), elle doit adapter ses stratégies et son comportement pour minimiser la probabilité de se faire tuer. Il y a donc aussi des effets (directs) non létaux à la prédation. Ces effets non létaux couvrent l'ensemble des modifications du comportement de la proie liées au seul risque de prédation. Ainsi, les interactions

prédateur-proie sont façonnées par des réponses comportementales des proies au risque de prédation et par les adaptations comportementales des prédateurs (Creel & Christianson 2008; Preisser & Bolnick 2008). Des auteurs ont montré que les effets non létaux peuvent être au moins aussi importants que les effets létaux en termes démographiques pour la proie (Preisser et al. 2005) et par conséquent sur les plantes par effet de cascade. Les réponses des proies à la prédation peuvent être morphologiques, comportementales ou physiologiques (Creel, et al. 2009). Ces changements comportementaux incluent des modifications d'utilisation de l'habitat (Valeix *et al.* 2009; Tolon *et al.* 2009, Saïd et al. 2012), de déplacement (Mitchell & Lima 2002), de régime alimentaire (Fraser & Huntingford 1986) et des niveaux de vigilance entre autres. Il semblerait donc que la seule présence du prédateur, même s'il ne cause pas de mortalité, impose des coûts aux proies. *In fine* cela diminue leur valeur sélective et modifie ainsi les densités de proies. Il en résulte un effet numérique du risque de prédation lié aux coûts comportementaux (Zanette et al. 2011). La prédation affecte de ce fait directement les populations de proies via des effets létaux et non-létaux. Les effets directs létaux de prédation, c'est-à-dire le nombre de proies tuées, affectent à leur suite les espèces dont se nourrissent les proies, leurs compétiteurs et les autres prédateurs, on parle d'effets létaux indirects de la prédation et qui en cascade vont avoir un effet sur le reste de l'écosystème et sur la végétation. On notera par ailleurs que les prédateurs n'étant pas répartis de façon homogène dans l'espace et le temps, la probabilité pour une proie d'être tuée est variable dans le temps et dans l'espace ; c'est ce que l'on appellera le « paysage du risque » (Valeix *et al.* 2009).

Depuis quelques décennies, les populations de grands herbivores ont augmenté spatialement et numériquement dans tout l'hémisphère Nord. En cascade, les fortes densités de grands herbivores affectent la végétation avec des dégâts forestiers et agricoles de plus en plus importants, des problèmes sanitaires (maladie de Lyme et autres zoonoses) et des collisions avec des véhicules. Parallèlement, avec la réintroduction des grands prédateurs ou leur retour ces dernières décennies (Vandel *et al.* 2006), de nombreuses études ont souligné les effets directs et indirects de la prédation sur les populations de grands herbivores et, par contre-coup, sur les écosystèmes (Ripple *et al.* 2013). C'est pourquoi la prédation est de plus en plus envisagée comme un outil de gestion des populations (Polak & Saltz 2011), et ce, plus particulièrement en ce qui concerne les grands herbivores et leurs impacts sur la végétation, dont en particulier les essences forestières. Ainsi, les travaux menés dans le parc du Yellowstone (USA), ont montré que la réintroduction du loup a indirectement favorisé la régénération des peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), en réduisant la sélection des stations de peupliers par les wapitis (Ripple, *et al.* 2001 ; Ripple & Beschta. 2007). Pour autant, le travail de Kauffman et al. (2010), a minimisé la portée de ces

résultats, en expliquant que les prédateurs chassant à l'affût auraient plus d'effet que ceux chassant à la courre, comme le loup (Miller et al. 2013). De ce fait, l'étude des déterminants de la variabilité spatiale de la pression d'herbivorie, et en particulier l'impact des prédateurs, est particulièrement intéressante puisque l'abroustissement des semis en forêt et l'écorçage de certaines essences sont à l'origine de pertes financières importantes et représentent un point de cristallisation des relations souvent difficiles entre chasseurs et forestiers. De plus, si l'augmentation de la pression d'abroustissement peut avoir un impact positif sur la diversité spécifique (Olf & Ritchie 1998), elle peut, lorsqu'elle est trop forte, conduire à une réduction drastique de celle-ci.

C'est dans ce contexte que le retour du lynx boréal (*Lynx lynx*) sur le territoire français depuis les années 1970, que ce soit via des lâchers (cas du massif des Vosges) ou l'expansion de populations provenant de pays limitrophes (Jura, Alpes), soulève de nombreux questionnements concernant son impact éventuel sur les populations d'ongulés présentes sur ces territoires. De fait, si l'impact direct par prédation est fortement lié à la densité de présence de prédateurs, l'impact indirect pourrait agir à de faibles densités de population de prédateur et donc prendre une place prépondérante dans le cas du massif du Jura. Ainsi, les ajustements comportementaux des ongulés au risque de prédation par le lynx pourraient conduire à des modifications des niveaux de vigilance des ongulés et de leur utilisation de l'espace, menant à terme à des modifications de comportement alimentaire et in fine à une variation spatiale de la pression d'herbivorie sur la flore. De même, cet environnement faisant également l'objet d'une pression de prédation par l'homme, à travers la chasse, celle-ci pourrait entraîner des réactions similaires de la part des herbivores.

Se pose donc la question de l'impact potentiel de ce nouveau prédateur sur le développement de l'activité cynégétique et des potentiels conflits que cette possible concurrence pourrait engendrer. C'est dans ce cadre qu'un partenariat entre organisme de recherche et de gestion cynégétique, le Programme Proie-Prédateur lynx (PPP lynx) s'est noué afin de tenter d'apporter des réponses à ces questions. C'est dans ce programme que s'inscrit mon travail, dont l'objectif sera de tenter d'apporter de premiers éléments de réponse concernant les paramètres influant sur la pression d'abroustissement exercée par deux herbivores, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*), dans un système caractérisé par la présence de deux prédateurs (le lynx mais aussi l'homme).

Il s'agira donc de décrire la variabilité de l'utilisation des ressources alimentaires par le chevreuil et le chamois dans le massif du Jura et de déterminer quelle part de cette variabilité est liée à la quantité/qualité des ressources alimentaires, à la position par rapport au domaine vital et à la présence de prédateurs. En effet, trois types de comportements devraient permettre de diminuer le

risque lié à la prédation : (i) éviter les lieux risqués (réponse spatiale) ou (ii) augmenter la vigilance ou (iii) faire un compromis entre gestion du risque et acquisition des ressources. Dans le cas de mon rapport, je testerai la première hypothèse, c'est-à-dire que les herbivores étudiés utiliseraient des ressources de qualité en dépit du risque plus important d'être tués dans le cas du chevreuil, étant donné qu'il a un régime alimentaire très sélectif et qu'il n'est pas en capacité de changer son régime alimentaire, et des « refuges » potentiellement moins riches en nourriture mais où le risque est moins important dans le cas du chamois, qui lui a un régime alimentaire plus diversifié. Ainsi, nous chercherons à tester les hypothèses suivantes :

- H1 : La pression de prédation par le lynx diminue localement l'abrouissement des chevreuils et chamois.
- H2 : La pression de chasse anthropique diminue localement l'abrouissement des ongulés.
- H3 : L'abrouissement des ongulés est plus important dans le cœur que dans la couronne du domaine vital.
- H4 : Les zones à plus forte disponibilité alimentaire sont abrouissées plus intensivement par les ongulés que celles à faible disponibilité.

I. Matériels et méthodes

A. Structure d'Accueil : l'ONCFS

L'Office National de Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) est un établissement public sous tutelle des Ministères chargés de l'Écologie et de l'Agriculture. Créé en 1972, il est chargé de la surveillance des territoires et des missions de police de l'environnement et de la chasse mais aussi de la délivrance du permis de chasser, de la fourniture d'un appui technique aux administrations et autres gestionnaires du territoire et enfin de missions de recherche appliquée visant à améliorer les connaissances à propos des espèces de mammifères et d'oiseaux, ainsi que leurs milieux de vie. Celles-ci sont donc également un moyen de fournir un appui technique de qualité aux décideurs et plus largement un outil pour faciliter les interactions entre l'utilisation de l'espace par l'homme et les espèces sauvages qui s'y trouvent.

Ces missions de recherche sont endossées par la Direction de la Recherche et de l'Expertise, qui se subdivise en 5 pôles thématiques :

- Unité avifaune migratrice
- Unité prédateurs et animaux déprédateurs
- Unité sanitaire de la faune
- Unité Petite faune sédentaire
- Unité Ongulés Sauvages

Ce stage a été réalisé au sein de l'unité Ongulés Sauvages, et plus particulièrement dans l'équipe « équilibre forêt gibier », conduisant des études à propos des trois principales espèces d'ongulés de plaine : le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*). La partie d'analyse des résultats a été menée au sein de la station ONCFS de Birieux (Ain), dans la région de la Dombes, où est basée une partie du personnel de cette unité.

Les programmes de recherche de l'ONCFS sont souvent menés en collaboration avec d'autres organismes, que ce soit de recherche (CNRS, INRA, CIRAD, IRSTEA, ...) mais aussi œuvrant à la gestion des milieux naturels et des espèces qui s'y trouvent : ONF, AFB, fédérations de chasse, ... C'est ainsi que la partie d'acquisition des données sur le terrain a été réalisée à Foncine-le-Bas, au sein de la fédération des chasseurs du Jura, qui est l'un des partenaires de l'ONCFS dans le cadre du Programme Prédateur-Proie Lynx (PPP lynx).

B. Un stage s'inscrivant dans le Programme Prédateur Proie lynx

Ce programme découle initialement des interrogations soulevées par le retour du lynx en France, et en particulier dans le massif du Jura :

- Quels sont les impacts directs et indirects du lynx et de la chasse sur les populations d'ongulés sauvages (et donc quelles conséquences sur la pratique de la chasse) ?
- Comment maintenir un équilibre sylvo-cynégétique dans un environnement déjà déséquilibré (très forte augmentation des populations d'ongulés sauvages), et ce en présence d'un prédateur supplémentaire ?
- Comment favoriser la cohabitation entre activités cynégétiques et conservation du lynx ?

À partir de celles-ci, un certain nombre d'institutions scientifiques (ONCFS, CNRS) et de fédérations départementales des chasseurs (Jura, Ain, Haute-Savoie) ont réussi à se fédérer autour d'un projet commun de recherche sur ces thématiques. Ce projet est également soutenu financièrement par d'autres acteurs, tels que la Fédération Nationale des Chasseurs (FNC), la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) Bourgogne-Franche-Comté, les conseils départementaux de l'Ain et du Jura et le conseil régional Auvergne-Rhône-Alpes.

Le programme de recherche du PPP lynx, prévu pour durer environ 10 ans et dont la phase de collecte de données a débuté en 2017, se découpe donc en 3 axes principaux découlant directement de ces préoccupations (citations issues du Bilan d'activité 2018 du PPP lynx) :

- « Améliorer les connaissances des effets directs et indirects de la chasse et de la prédation par le lynx boréal sur les populations de chevreuil et de chamois au sein de l'aire de présence du félin. »
- « Gérer plus durablement les populations de chevreuils et de chamois en intégrant ces connaissances dans le but de maintenir l'équilibre ongulé-environnement. »
- « Améliorer la cohabitation entre l'activité cynégétique et la conservation du lynx boréal, tout en alimentant les différentes actions de conservation de cette espèce protégée et emblématique du massif Jurassien. »

Afin d'apporter des réponses sur chacun de ces axes de recherche, 3 sites d'étude - un dans le département de chaque fédération de chasse partenaire (Jura, Ain, Haute-Savoie) – hébergent

différents suivis et expérimentations. Les actions menées et les résultats de celles-ci sont analysés et validés par des référents scientifiques de l'ONCFS ou du CNRS.

Le travail exercé au cours de ce stage s'inscrit dans le projet IV du PPP lynx :

« Influence des variations spatiales et temporelles de la pression de prédation et de la chasse sur l'utilisation de l'habitat par les ongulés. Quelles conséquences sur la régénération forestière et sur la diversité végétale ? » dont la référente scientifique n'est autre que ma maître de stage, Sonia Saïd.

Il s'agit là essentiellement de poursuivre la collecte de données déjà entamée et de débiter la valorisation des données acquises afin de tenter de mettre en évidence des tendances dans les facteurs expliquant la consommation des ligneux par les ongulés.

C. Site d'étude : le Jura autour de Foncine-le-Bas

Le site où j'ai effectué mon étude est situé dans le massif du Jura, dans les environs de Foncine-le-Bas (annexe 1). D'une superficie de 210 km² répartie sur 19 communes, il est essentiellement forestier, avec un taux de boisement de 62%, mais également bon nombre de prairies permanentes ou semi-permanentes destinées au pâturage ou à la fauche. Ce massif très vallonné (entre 520 et 1150 mètres) a un relief karstique caractéristique du Jura, avec une grande diversité de stations et de peuplements. Cette diversité permet l'accès aux ressources alimentaires pour les ongulés en saison hivernale et un possible étagement des peuplements et des espèces d'ongulés qui s'y trouvent. Les hivers y sont plutôt rudes, avec une température moyenne annuelle de 7,8 °C et une température moyenne hivernale de 0,6 °C. La pluviométrie y est assez élevée, avec 1210 mm/an (Données à 800 m d'altitude, source : météo France).

D'après les données que nous avons pu récolter lors des relevés décrits ci-après, les peuplements sont composés de peuplements feuillus et résineux, avec une part de feuillus quelque peu supérieure. On y retrouve essentiellement du hêtre (*Fagus sylvatica*), du sapin pectiné (*Abies alba*), de l'épicéa (*Picea abies*), du frêne (*Fraxinus excelsior*) et différents érables (*Acer pseudoplatanus*, *campestre*, *platanoïdes*, *opalus*). Si les peuplements les plus communs sont les hêtraies-sapinières à dentaire (sous forme de futaies régulières ou irrégulières) et les plantations de résineux (épicéa essentiellement), on retrouve une grande diversité d'autres peuplements, en particulier dans les zones au relief escarpé, avec au total 59 espèces de ligneux et semi-ligneux notées au cours des relevés de végétation effectués. La diversité de ces peuplements et leur richesse en arbrisseaux et arbustes représente donc des habitats et des sources alimentaires intéressantes pour les ongulés.

Cette zone accueille en effet 4 espèces d'ongulés sauvages : le chevreuil, le chamois, le sanglier (dans des densités assez faibles) et le cerf (avec des populations relativement faibles, cf. Programme de coopération interrégional INTERREG IIIA "Suivi de la colonisation naturelle du cerf dans le massif jurassien" (2006-2009) réalisée par l'ONCFS). Les milieux occupés par ces différentes espèces semblent différer, du moins entre le chevreuil et le chamois, espèces qui font l'objet de cette étude, avec une certaine exclusion du chevreuil dans les zones occupées par les chamois qui semble apparaître (que ce soit du fait des pentes trop importantes ou d'une compétition entre les deux espèces).

Notons enfin la présence du lynx boréal dans cette zone depuis les années 70, qui a recolonisé ce milieu à partir de populations issues de lâchers en Suisse (la frontière se situant à une dizaine de km à l'Est) ainsi que la présence occasionnelle de loups en dispersion (Source : réseau loup-lynx ONCFS, cartographie 2018 de la présence du loup).

D. Quelques éléments de biologie à propos du chevreuil, du chamois, du lynx et de leurs interactions.

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) comme le chamois (*Rupicapra rupicapra*) sont deux ongulés ruminants, le premier faisant partie de la famille des cervidés et le second de celle des bovidés. Si ces deux espèces sont de taille relativement similaire (le chamois étant légèrement plus lourd que le chevreuil), ces deux espèces diffèrent tout de même assez fortement par leurs caractéristiques écologiques et comportementales. Ainsi, si le chamois est une espèce grégaire (Thèse Anne Loison 1995), le chevreuil est généralement solitaire, même si il peut parfois vivre en groupe de 2-3 individus (constitué de la mère et ses faons, Danilkin & Hewison 1996) ou se regrouper en période hivernale (Danilkin & Hewison 1996).

Le chevreuil est l'ongulé présentant la plus large répartition en France, avec une préférence pour les lisières forestières et les mosaïques de forêt riches en arbustes (Danilkin & Hewison 1996) tandis que le chamois a une préférence pour les milieux plus ouverts, comprenant des zones riches en herbacées et zones à forte pente présentant des escarpements rocheux (Nesti et al. 2010) et voit donc sa répartition se limiter essentiellement aux massifs montagneux. Ils diffèrent également quant à leur régime alimentaire, le chevreuil consommant principalement des arbrisseaux à feuilles persistantes (*Rubus* sp, *Rosa* sp, ...), des ligneux à feuilles persistantes (sapin essentiellement) et très

peu d'herbacées, tandis que le chamois a une alimentation comportant une part bien plus importante d'herbacées, mais également quelques ligneux et semi-ligneux, dont une part non négligeable de ronces (Thèse Claire Redjadj 2010, Redjadj et al. 2014). Les niches alimentaires de ces animaux se recoupent donc quelque peu, essentiellement autour de la ronce et du sapin, mais dans une proportion qui demeure très limitée (Redjadj et al. 2014). Cette concurrence potentielle est d'autant plus forte en hiver, lorsque le régime alimentaire de ces deux espèces est le moins diversifié. De plus, les deux espèces ayant des besoins en habitat différents, il y aura en général des recouvrements assez limités entre les zones occupées par les chamois et celles occupées par les chevreuils.

Ces deux espèces d'ongulés ont actuellement, sur notre territoire d'étude, un seul prédateur non-anthropique présent en continu : le lynx boréal (*Lynx lynx*). Ce félin présente une très large aire de répartition, recouvrant l'essentiel de l'Eurasie, mais qui a été largement fragmentée du fait de la présence humaine (Shadt et al. 2002). Tandis que les espèces du genre lynx sont pour la plupart spécialisées dans la capture de lagomorphes (Werdelin 1981), il semblerait que le lynx boréal puisse consommer plus de 30 espèces. Il semblerait ainsi se comporter comme un prédateur opportuniste et généraliste, tout en se spécialisant localement sur la capture de petits ongulés dans de nombreuses zones (Jedrzejewski et al. 1993). Ainsi, il semblerait que dans le massif du Jura, le lynx se soit spécialisé dans la capture des deux espèces d'ongulés les plus communes : le chevreuil et le chamois. Il consomme ainsi environ un ongulé par semaine, voire un ongulé tous les 5 jours dans le cas d'un groupe familial (femelle + jeunes, (Schadt et al. 2002)). Quoique les densités de lynx soient généralement faibles, de l'ordre de un lynx pour 100 km² dans le Jura (Breitenmoser et al. 1993, Office national de la chasse et de la faune sauvage, unpublished data), cette pression de prédation peut avoir un impact significatif sur les populations d'ongulés. De fait, le chamois pourrait tuer sur une année jusqu'à 9 % de la population de chevreuil et 11 % de la population de chamois présente au printemps (Schadt et al. 2002). Il apparaît ainsi que le lynx serait la principale cause de mortalité du chevreuil dans la forêt de Bialowieza (Pologne), où la population de cet ongulé a fortement augmenté après l'extermination du lynx et régressé de façon importante à son retour (Okarma et al. 1997).

La présence du lynx pourrait donc avoir un impact direct notable sur les populations d'ongulés, mais aussi un impact indirect important via des modifications comportementales. Si celles-ci sont attestées pour de nombreuses autres relations prédateurs-proies, les études actuelles semblent montrer un impact comportemental assez limité de la présence du lynx sur les chevreuils, mis à part une vigilance accrue face à des indices de présence immédiats du lynx (Eccard et al. 2015, Wikenros et al. 2015). De même, des études menées en Scandinavie laissent penser qu'il n'y aurait

pas de modification dans le type d'habitat fréquenté par les chevreuils en présence ou en absence de lynx (Samelius et al. 2013 ; Ratikainen et al. 2007), celui-ci pouvant essentiellement s'expliquer par les ressources alimentaires disponibles. Pour autant, peu ou pas de données sont disponibles quant à l'éventuel impact de la présence de ce prédateur sur la pression d'herbivorie exercée par ses proies et donc, indirectement, sur la strate herbacée et arbustive, et ce malgré les implications qu'une telle relation pourrait avoir pour la gestion forestière ou encore la conservation d'espèces rares.

E. Protocole.

i. Données prédation :

Afin d'évaluer la pression de prédation naturelle et anthropique pesant sur les ongulés, un suivi photographique des populations de lynx a été réalisé en 2017 afin d'identifier les individus et d'avoir une idée de la population en présence. Parallèlement, des fiches de battues permettant de récupérer de nombreuses informations à propos de la pression de chasse (nombre de chasseurs, de chiens, enceinte de traque spatialisée sous SIG, nombre de coup de feu tirés, nombre d'ongulés tués et caractéristiques morphologiques de ceux-ci, ...) ont été produites. À partir de celles-ci, une estimation de la pression de chasse a pu être faite, en choisissant de manière assez arbitraire de prendre en compte le nombre de chiens, de tirs et de chasseurs présents, ainsi que la durée de la traque, le tout ramené à la surface considérée et additionné pour l'ensemble des traques réalisées sur une saison de chasse, ce qui in-fine a permis de produire une cartographie cette pression de chasse (annexe 2). Cette carte a ensuite permis de classer les domaines vitaux d'animaux par pression de chasse subie, et ce, en 3 classes : pression de chasse faible ou nulle, moyenne ou forte.

Un indicateur du « risque de rencontre d'un lynx » a été approximé à l'échelle du domaine vital de chaque animal en calculant la fréquence de détection des lynx sur différents pièges photos et en moyennant les valeurs des pièges photos situés à moins de 600m du domaine vital (cf. fichier d'aide à l'utilisation du classeur open-office pour plus de détails), et ce à partir des données issues d'une campagne de piégeage photographique du PPP lynx.

ii. Proies :

Un suivi des populations d'herbivores a été réalisé via la pose de colliers GPS et GSM sur 24 animaux entre août et décembre 2018, permettant entre autres de produire une carte du domaine vital de chaque individu (annexes 2 et 3), ceux-ci étant séparés en une couronne et un cœur de domaine vital. Le calcul de ceux-ci a été réalisé via la méthode du Kernel. Il s'agit d'utiliser une fonction de probabilité bivariée placée à chaque localisation de l'animal. On calcule à partir de ceci la valeur moyenne de ces fonctions pour une zone restreinte autour de chaque localisation. Ainsi, plus un animal restera dans une zone donnée, plus le nombre de localisations concentrées dans cette zone-là sera importante, et donc plus la probabilité de présence le sera. On définit ensuite une probabilité seuil permettant de distinguer la surface du territoire où la probabilité de présence est supérieure à ce seuil. Pour l'étude des ongulés on en distingue souvent deux : un domaine vital « Principal », correspondant à 95 % des localisations, ce qui permet d'éliminer les localisations exceptionnelles ou aberrantes, et cœur de domaine vital, correspondant en général à environ 50 % des localisations, soit la zone la plus fréquentée par l'animal. En réalité la probabilité seuil pour ce dernier est fixée lorsqu'il y a un décrochement important de la probabilité de présence.

iii. Végétation

L'objectif du stage étant d'étudier le déterminisme de la pression d'herbivorie des populations de chevreuil et de chamois dans un environnement en présence de prédateur (lynx boréal et chasseur), l'accent a été donné pour la phase de terrain sur la collecte d'un maximum d'informations pouvant constituer des variables expliquant celle-ci. Ainsi, faisant l'hypothèse que l'occupation spatiale des chevreuils et chamois s'expliquerait, outre par le risque de prédation (H1-H2), la position dans le domaine vital (cœur ou couronne) (H3), la disponibilité en refuge (non exploré faute de temps) et celle en ressources alimentaires (H4), nous avons décidé de centrer nos relevés sur ce dernier axe, les autres axes ayant déjà fait l'objet de collectes de données (ou n'ayant pu être explorés faute de temps). Ainsi, des relevés de végétation exhaustifs ont été réalisés sur des placettes d'1m² en séparant d'une part les herbacées (plantes non ligneuses et mousses) et d'autre part les ligneux et semi-ligneux, qui ont également fait l'objet de relevés de recouvrement mais aussi de consommation (abrouissement ou non de la plante) et ce, en séparant ces relevés en 3 strates : 0-0,5m, 0,5m-1,3m et 1,3m-3m, avec comme idée le fait que la présence d'une épaisse couche de neige lors des hivers, assez rigoureux dans cette zone, pourrait conduire à protéger certaines strates (en particulier la strate inférieure) de la consommation par les ongulés, celle-ci

étant totalement recouverte de neige. Concernant les identifications de végétaux, nous avons, autant que possible, essayé de remonter jusqu'à l'espèce. Dans le cas des mousses, ces relevés se voulaient complémentaires des relevés de végétation en tant que tel, non pour l'apport alimentaire direct qu'elles pourraient représenter, mais plutôt comme indicateur du niveau d'humidité du milieu dans lequel elles se développent. Il n'y a donc pas eu d'identification des mousses mais seulement un relevé en 2 catégories : mousses se développant à même le sol et mousses se développant sur un support (roches, bois mort, ...). De plus elles n'ont pas fait l'objet de traitement par la suite dans ce travail (en particulier, elles n'ont pas été incluses dans la variable « nombre d'espèces », regroupant seulement ligneux et non ligneux).

Les indices de consommation, ayant été réalisés aux mois de juin et de juillet, ils ne peuvent donc pas être assimilés à des indices de consommation (IC) au sens strict du terme puisqu'ils ne représentent pas la consommation hivernale de ligneux (relevés en sortie d'hiver, cf. fiche technique n°13 ONCFS), mais nous semblaient pertinents au sens où ils sont tout de même représentatifs de la pression exercée sur les ligneux par les ongulés lors de la période estivale et du printemps.

De plus, la zone d'étude présentant une forte variabilité en termes de pente et les deux espèces étudiées étant plus adaptées soit à des zones à forte pente (Chamois) ou à faible pente (Chevreuil) (pente moyenne de 29 % chez le chamois, avec la moitié des valeurs comprises entre 10 % et 57 % contre 13 % de pente moyenne chez le chevreuil et 50 % des valeurs entre 0 et 23 % de pente), il nous a semblé important de prendre en compte ce facteur dans nos modèles ultérieurs. Ainsi, nous avons décidé de réaliser un relevé de la pente locale (en %) sur la placette en mesurant les valeurs à 5 % près.

Enfin, il est noté la présence de fèces des espèces étudiées (chamois, chevreuil, lynx) et les traces de dérangement par le sanglier (sol retourné). Un modèle de fiche de relevé est joint en annexe 4. Les relevés de végétation ont été en grande partie réalisés entre le 11 et 28 Juin 2019. Des relevés de visibilité sur un nombre de placettes beaucoup plus restreint ont été réalisés lors de cette période afin de rentabiliser le temps restant sur le terrain, mais ceux-ci se concentraient sur les lieux de prédation par le lynx de chevreuils ou de chamois marqués. L'objectif serait à terme de pouvoir comparer la visibilité de ces sites à celle constatée en moyenne dans le domaine vital de ces animaux afin de savoir si celle-ci influe réellement sur le risque de prédation par le lynx. Ces données sont donc indépendantes de l'étude réalisée ici et ne feront l'objet d'aucune analyse dans ce travail.

iv. Méthode d'échantillonnage

Ces relevés sont organisés selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié spatialement suivant les milieux forestiers ou prairiaux préalablement identifiés sous SIG et ce à l'échelle du domaine vital hivernal de l'animal étudié. Nous avons fixé un nombre de 15 placettes en milieu forestier dans le cœur du domaine vital et de 15 autres dans la couronne du domaine vital, qui seront complétées par un nombre de placettes en milieu ouvert suffisant pour que la proportion milieu prairial/milieu forestier soit similaire dans notre échantillonnage et dans la réalité. Cela vise à éviter une sur ou sous-représentation des différents types de milieux à la fois dans le cœur et la couronne du domaine vital tout en conservant un échantillon constant de placettes forestières par domaine vital (n=30) et donc en évitant tout biais lié à une différence de nombre d'échantillon entre les individus.

Au total, cette phase de terrain aura permis d'échantillonner la végétation, la consommation des végétaux ligneux et autres paramètres évoqués ci-dessus sur les domaines vitaux de 14 animaux (10 chamois et 4 chevreuils), soit au total 605 placettes (378 placettes chamois et 227 chevreuils).

F. Saisie des données et calcul d'indices de consommation.

Les données ont été saisies via une fonction R créée par Julien BARRERE et modifiée à l'occasion de ce stage pour être adaptée aux besoins du PPP lynx. Le fonctionnement du script est expliqué via des notes sur le script lui-même et via une fiche d'aide à l'utilisation de ce dernier.

Afin de disposer d'un indicateur de la pression exercée par les ongulés, il a été par la suite décidé de réaliser des calculs d'indices de consommation des végétaux ligneux et semi-ligneux, comme cela était évoqué dans la partie précédente.

Ainsi, les Indices de Consommation ont été calculés suivant la formule suivante :

$$\frac{\text{Nombre d'espèces ligneuses abruties} + 1}{\text{Nombre d'espèces ligneuses total} + 2}$$

Le détail de la méthode de réalisation du calcul à partir des données brutes est détaillé dans le document d'aide à l'utilisation du classeur open office.

Le calcul des indices de consommation impliquant la présence de ligneux et la limitation du risque d'abrutissement par d'autres herbivores que ceux-étudiés (en particulier le bétail), il a été décidé d'exclure les données acquises en milieu ouvert de cette analyse.

Au total 4 indices de consommation différents ont été calculés :

- Le premier d'entre eux, simplement nommé « **IC** » est calculé avec l'ensemble des espèces et traduit donc la pression exercée par les ongulés sur la totalité des espèces ligneuses et semi-ligneuses rencontrées.
- Le second, « **IC_Sp_Int_Forest** », est calculé à partir des espèces que nous avons considéré comme étant intéressantes pour le forestier, afin de mettre en évidence d'éventuelles différences dans les facteurs influant sur l'abrutissement de la végétation par les ongulés entre ce corpus d'espèces et celles ne présentant pas d'intérêt du point de vue de la production forestière.

Il est le reflet de notre volonté de produire les résultats les plus appliqués possibles dans le sens où l'on pourrait éventuellement, à partir de cet indice, tirer des conclusions quant à l'impact de différents paramètres sur la consommation des espèces intéressantes du point de vue de la production sylvicole et peut-être ainsi conduire à une réduction de l'impact des ongulés sur ces peuplements ou encore à mettre en évidence un effet indirect de la chasse ou du lynx sur ceux-ci.

La séparation entre espèces « intéressantes pour le forestier » et espèces « non intéressantes pour le forestier » comporte évidemment une part d'arbitraire, en particulier concernant certaines espèces d'arbres ou d'arbustes ne faisant que rarement l'objet d'une valorisation ou dont la production est marginale, mais qui présentent tout de même un certain nombre de propriétés intéressantes et de débouchés, tels le Buis ou l'If par exemple.

Nous avons décidé de ne pas retenir ces espèces comme étant « intéressantes pour le forestier » car elles ne font presque jamais partie des objectifs de production, même secondaires, et ne représenteront donc probablement pas une attente pour le forestier, du moins du point de vue de la production (ces espèces pouvant au contraire avoir un intérêt patrimonial important, telles les ivaies, devenue très rares en Europe et faisant l'objet d'une protection au niveau européen avec un classement en tant qu'habitat prioritaire par exemple).

- Le troisième, « **IC_Sp_Non_Int_Forest** », se veut lui complémentaire du précédent et nous semble être un reflet acceptable de l'abroustissement des arbustes et des végétaux semi-ligneux, qui composent l'essentiel de la catégorie des « espèces n'intéressant pas le forestier ».
- Le quatrième et dernier IC, « **IC_Sp_Princip** » correspond à la valeur d'indice de consommation calculée sur les genres (Rubus, Lonicera,...) représentés sur plus de 10 % des placettes forestières. Cette approche nous est apparue comme étant pertinente lors d'une pré-analyse car présentant un certain nombre d'avantages par rapport aux autres indices de consommation. Il permet ainsi d'éviter un possible biais lié la prise en compte d'un nombre d'espèces variable suivant les placettes. De plus il implique une connaissance moins large des espèces ligneuses/semi-ligneuses lors des relevés et limite donc les risques d'écart d'identification entre expérimentateurs tels que ceux apparus entre les données issues du personnel du PPP lynx et celles récoltées lors de ce stage, avec un facteur 2 en termes de nombre d'espèces (33 contre 59). Le remplacement d'un indice de consommation par espèce par un indice de consommation par genre, a ainsi pour intérêt de « corriger » les erreurs d'identification (au sein d'un même genre) et donc d'améliorer la répétabilité des relevés d'une année sur l'autre.

Afin de vérifier l'hypothèse selon laquelle les indices de consommation seraient relativement homogènes au sein d'un genre, permettant ainsi de les rassembler, nous avons, dans chaque genre contenant au moins 2 espèces, calculé un indice de consommation pour chaque espèce, et ce sous réserve que les espèces concernées soient présentes sur au moins 15 placettes. Un tableau présentant ces résultats est joint en annexe 5. Nous remarquons ainsi que l'indice de consommation au sein d'un même genre varie peu, avec une différence maximale de 0,12 et une différence en général beaucoup plus faible entre espèces d'un même genre, ce qui tend à valider cet indice de consommation.

G. Analyses de données.

Les analyses ont été faites avec les packages **AICcmodavg** et **nlme** de R.

Pour chaque quadrat (1m x 1m), nous avons calculé l'IC et la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces différentes observées, toutes strates confondues. Ainsi, pour comparer les IC (IC, IC_Sp_Non_Int_Forest, IC_Sp_Int_Forest, IC_Sp_Princip), nous avons construit un modèle linéaire généralisé mixte (lme) en incluant dans le modèle un effet aléatoire (Individu), trois effets fixes : la pente (3 modalités : faible, moyen, fort), la position dans le domaine vital (2 modalités : cœur ou couronne), la chasse anthropique (3 modalités : faible, moyen et fort), ainsi que la richesse spécifique, la chasse naturelle et des interactions entre le domaine vital et la richesse spécifique et la pente, ainsi qu'entre chasse naturelle et anthropique. En cas d'interaction significative, nous avons étudié les différences entre modalités via le test de comparaison par paire de Tukey avec le package *lsmeans* de R (Lenth, 2016).

Afin de discriminer les modèles, il a été décidé d'utiliser le critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham et al. 2010), et plus particulièrement sa version corrigée pour les petits échantillons (ce qui est notre cas : 14 animaux, 10 et 4 si on considère les deux espèces séparément) : l'AICc. Celui-ci permet donc d'évaluer la vraisemblance de chaque modèle en pénalisant ceux utilisant beaucoup de paramètres afin de satisfaire au critère de parcimonie. S'agissant de l'AICc, il pénalise encore plus fortement l'ajout de paramètres supplémentaires afin de diminuer le risque de surajustement, qui est inversement proportionnel à la taille de l'échantillon. Nous choisirons donc le modèle présentant la plus faible AICc, sauf si un modèle proche en terme de valeur d'AICc (< 2) possède un nombre de paramètres inférieur. Dans ce cas, nous choisirons le modèle le plus simple.

On teste ensuite le modèle choisi en regardant entre autres la p-value de chaque paramètre et en qualifiant celle-ci de « significative » si elle est inférieure à 0.05, de faiblement significative si elle est inférieure à 0.1 et de non significative sinon.

II. Résultats :

		Chamois				Chevreuil	
IC	Paramètre	Position dans le Domaine vital (couronne)				Nombre d'espèces	Chasse naturelle
	P-value	0,135				0,417	0,707
	Coefficient	-0,034				0,003	-0,213
IC_Sp_Non_Int_Forest	Paramètre	Pression de chasse Anthropique Moyenne	Pression de chasse Anthropique Forte	Pente	Position dans le Domaine vital (couronne)	Nombre d'espèces	
	P-value	0,171	0,047	0,015	0,037	0,11	
	Coefficient	-0,058	-0,133	-0,001	-0,050	0,007	
IC_Sp_Int_Forest	Paramètre	Nombre d'espèces				Nombre d'espèces	Chasse naturelle
	P-value	0,002				0,110	0,064
	Coefficient	0,013				0,005	1,360
IC_Sp_Princip	Paramètre	Nombre d'espèces	Position dans le Domaine vital (couronne)			Chasse anthropique	Chasse naturelle
	P-value	0,146	0,035			0,266	0,219
	Coefficient	0,004	-0,047			-0,120	1,400

Figure 1 : Tableau récapitulatif des résultats :

Les différents indices de consommation et le modèle retenu leur étant associé, ainsi que quelques caractéristiques (p-value, coefficient de régression) associées aux paramètres de ces modèles apparaissent en ligne, tandis que l'espèce d'ongulé étudiée apparaît en colonne.

code couleur :

	Paramètre significatif
	Paramètre peu significatif
	Paramètre non significatif

A. Cas du chamois

i. Un abrutissement plus limité dans la couronne du domaine vital que dans le cœur pour l'ensemble des IC, sauf celui des espèces intéressant le forestier.

Lors de l'analyse du jeu de données concernant les chamois, nous avons observé que pour 3 des 4 indices de consommation que l'on cherche à expliquer, la position de la placette dans le domaine vital fait partie du paramètre ou de la combinaison de paramètres expliquant le mieux ces indices de consommation (cf annexe 6). L'effet de ce paramètre sur les indices de consommation est concordant quel que soit l'indice de consommation auquel on s'intéresse (IC, IC_Sp_Non_Int_Forest, IC_Sp_Princip) : les chamois semblent moins consommer les végétaux dans la couronne que dans le cœur des domaines vitaux, comme nous nous y attendions (P3).

Cependant on pourra noter que la p-value n'est significative que pour deux des trois modèles (IC_Sp_Non_Int_Forest, IC_Sp_Princip, cf figure n°1 ci-dessus), la p-value de ceux-ci étant inférieure à 0,05 (respectivement 0,037 et 0,040 pour IC_Sp_Non_Int_Forest, IC_Sp_Princip contre 0,135 pour IC). De plus, l'écart d'indice de consommation entre cœur et couronne semble toujours du même ordre de grandeur : -0,034/-0,050/-0,047.

ii. Un effet notable de la diversité végétale sur les IC.

En sus de la position dans le domaine vital, il semble que le nombre d'espèces soit un des paramètres permettant le mieux d'expliquer l'indice de consommation des espèces végétales n'intéressant pas le forestier et celui des espèces trouvées le plus fréquemment (cf annexe 6). Dans les deux cas, il semble que plus le nombre d'espèces est élevé, plus l'indice de consommation l'est aussi (coefficients de régression associés = 0,013 et 0,04, respectivement pour IC_Sp_Int_Forest, IC_Sp_Princip). Cependant l'effet du « nombre d'espèces » n'est significatif que dans le cas des espèces intéressant le forestier (p-value= 0,0016 contre 0,146 pour l'IC des espèces les plus fréquentes).

De plus, dans nos relevés, un lien semble apparaître entre la diversité spécifique moyenne à l'échelle du domaine vital et la taille du domaine vital des chamois (cf. figure 2.a). Ce lien semble plus probant si l'on s'intéresse au nombre moyen d'espèces ligneuses et semi-ligneuses dans le domaine vital (cf. figure 2.b).

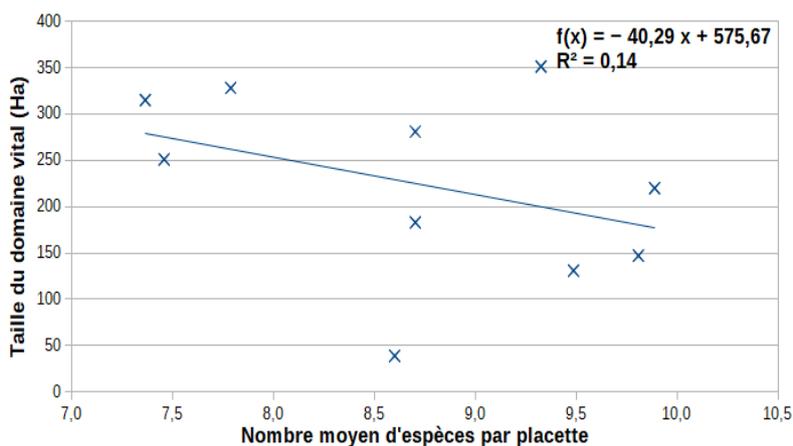


Figure 2.a : Evolution de la taille du domaine vital des chamois en fonction de la diversité spécifique moyenne constatée.

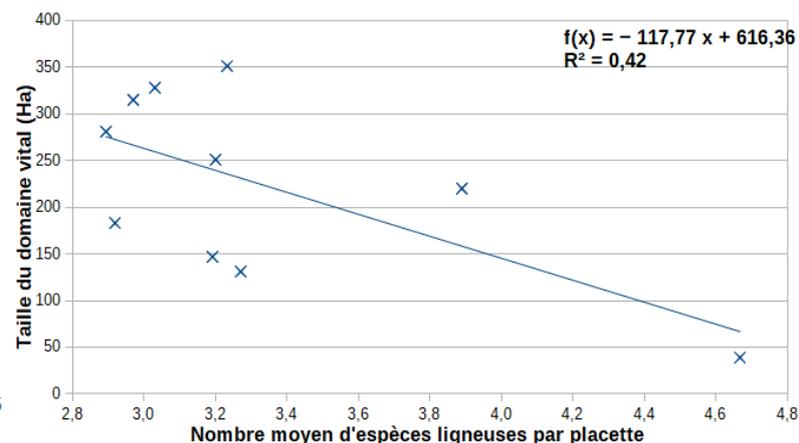


Figure 2.b : Evolution de la taille du domaine vital des chamois en fonction de la diversité spécifique moyenne en espèces ligneuses.

iii. Un possible effet de la pression de chasse anthropique et de la pente lié à une diminution de l'abrouissement des espèces non-intéressantes pour le forestier.

Il apparaît lors de la recherche du meilleur modèle explicatif pour la consommation des espèces non-intéressantes pour le forestier que deux modèles ressortaient avec des AICc proches : un modèle contenant les paramètres chasse anthropique, pente et position dans le domaine vital et un autre contenant seulement la pente et la position dans le domaine vital. Le second ayant une AICc supérieure de seulement 0,4 nous aurions dû le préférer au premier pour satisfaire au principe de parcimonie, cependant notre sujet d'étude portant avant tout sur l'impact de la pression de chasse et de prédation par le lynx, il aurait-été regrettable de se priver de cet effet potentiel.

Au-delà des paramètres évoqués dans les parties précédentes, il apparaît donc que le meilleur modèle, suivant le critère d'AICc, cherchant à expliquer l'indice de consommation des espèces n'intéressant pas le forestier, comprend également un effet de la chasse anthropique et de la pente. Si l'effet d'une pression de chasse anthropique « moyenne » ne semble pas significatif par rapport à une pression faible ou nulle (p -value = 0,171), il semblerait qu'il y ait une différence significative entre pression faible ou nulle et forte pression de chasse anthropique (p -value = 0,047). Ces deux niveaux de pression de chasse anthropique semblent avoir pour effet de diminuer la consommation des ligneux (-0,58 d'IC pour une pression moyenne, -0,133 pour une forte pression) et ce d'une façon d'autant plus importante que la pression de chasse est importante.

La pente apparaît elle-aussi comme ayant un effet significatif (p -value = 0,015), conduisant à une faible diminution de l'abrouissement lorsqu'elle est plus importante (-0,001 d'indice d'abrouissement par pourcent de pente supplémentaire).

Le paramètre « Chasse naturelle », représentant un indice du risque de rencontre d'un lynx par le chamois à l'échelle de son domaine vital ne ressort pour sa part dans aucun des modèles utilisés.

B. Cas du chevreuil

Quel que soit l'IC étudié, aucune p -value de paramètres dans les modèles n'est significative ($<0,05$) et une seule est peu significative ($<0,1$). Aucune des variables n'est donc significativement corrélée aux IC.

III. Discussion

A. Vérification des hypothèses

	Hypothèse	Réponse apportée
(H1)	La pression de prédation par le lynx diminue localement l'abrutissement des chevreuils et chamois.	Non validée
(H2)	La pression de chasse anthropique diminue localement l'abrutissement des chevreuils et chamois.	Partiellement validée
(H3)	L'abrutissement des ongulés est plus important dans le cœur que dans la couronne du domaine vital.	Validée
(H4)	Les zones à plus forte disponibilité alimentaire sont abruties plus intensivement par les ongulés que celles à faible disponibilité.	Partiellement validée

B. Discussion et perspectives

i. Cas du chamois.

a) Effet du paramètre « position de la placette dans le domaine vital ».

Nos résultats montrent une différence significative en termes d'abrutissement entre le cœur et la couronne du domaine vital, cette dernière étant moins abrutie que le cœur. Il nous semble qu'il s'agit d'une tendance assez forte. Nous considérons donc l'hypothèse H3 comme étant validée.

Ce paramètre n'est pas significatif dans le cas de l'indice de consommation rassemblant espèces intéressantes et non intéressantes pour le forestier, puisque si la consommation de ces dernières semble plus importante dans le cœur du domaine vital, ce n'est pas le cas pour les espèces intéressantes pour le forestier. Ceci pourrait peut-être s'expliquer par l'un des problèmes rencontrés lors de la collecte des données : toutes les plantes devaient être relevées, y compris les plantules se développant encore sur les réserves issues de leur graine, or celles-ci sont rarement abruties et sont en grande partie issues d'espèces intéressantes pour le forestier. La présence de plantules étant particulièrement commune, en particulier dans les milieux assez pentus retrouvés autour des barres rocheuses, souvent constitutives du cœur des domaines vitaux de chamois (où les plantules sont souvent la seule végétation présente, ou presque), ce qui expliquerait peut-être cette différence.

b) Effet du paramètre « nombre d'espèces ».

La richesse spécifique est significativement corrélée à la consommation des espèces intéressantes pour le forestier. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'une diversité végétale élevée pourrait également être le signe d'un milieu présentant une plus grande ressource alimentaire pour

les chamois, et donc plus attractif (H4). Ceci pourrait ainsi conduire à une plus forte fréquentation de ces milieux par les chamois et donc à une plus forte consommation des ligneux que dans les lieux à faible diversité spécifique.

Nous avons également mis en évidence un lien entre la taille du domaine vital et la richesse spécifique. Ainsi, plus un milieu serait diversifié en termes de ressources alimentaires, moins il serait nécessaire pour l'herbivore de réajuster son domaine et plus le domaine vital serait petit. De ce fait, la pression sur la flore serait concentrée sur une zone plus restreinte et augmenterait donc mécaniquement l'indice de consommation.

Il n'est pas possible en l'état de discerner ces deux effets et donc encore moins de se prononcer sur la validité de l'hypothèse 4. Nous la considérerons donc comme « partiellement validée » puisqu'une tendance semble se dégager par rapport au nombre d'espèces, mais sans aucune certitude quant à son lien avec la ressource alimentaire.

c) Effet des prédateurs anthropiques et de la pente sur la consommation des espèces non-intéressantes pour le forestier.

La pression de chasse anthropique apparaît comme ayant un effet négatif sur la consommation des ligneux non intéressants pour le forestier par les chamois. Si l'effet d'une forte pression de chasse anthropique semble être le seul dans notre étude à avoir un effet significativement différent d'une pression faible ou nulle, cela pourrait s'expliquer par le fait que notre étude porte sur très peu d'animaux et n'a débuté qu'en 2017, ce qui signifie que nous n'avons pas beaucoup d'évènements de chasse enregistré sur les zones où les animaux sont suivis, avec qui plus est, une seule donnée de pression de chasse par animal.

Afin de venir conforter ces résultats et éventuellement les affiner, il serait donc nécessaire d'exploiter les données de pression de chasse plus précises et déjà existantes (mais malheureusement récupérées trop tardivement pour que je puisse les exploiter dans le cadre de mon stage), afin d'augmenter notre échantillon de placettes faisant l'objet de pressions de chasse différentes.

Quoiqu'il en soit, la pression de chasse semblerait donc avoir un impact sur la consommation par les chamois des végétaux non intéressants pour le forestier, les zones les plus fortement chassées étant moins abruties que celles ne l'étant peu ou pas, ce qui tendrait à valider l'hypothèse 2, avec un certain nombre de réserves, vu la taille de l'échantillon et le fait qu'un seul indice de consommation soit concerné. De plus, il reste impossible de savoir à partir de ces résultats si il

s'agit d'un report de la consommation des ligneux par les chamois depuis les zones les plus chassées vers les moins chassées ou vers d'autres ressources alimentaires (herbacées par exemple, d'autant plus qu'elles représentent une part importante du régime alimentaire du chamois [cf. partie I.D]).

On pourra toutefois noter que quoi qu'il en soit, cet effet ne concerne pas les espèces intéressant le forestier. À partir de ces résultats il n'est donc pas possible de dire si la chasse est un moyen efficace ou non de diminuer ou de reporter la pression d'abrouissement des chamois sur les espèces intéressantes pour le forestier vers d'autres zones (moins sensibles par exemple).

La pente semble elle aussi avoir un effet significatif sur la consommation des espèces ligneuses non-intéressantes pour le forestier en étant liée à une faible diminution de leur abrouissement lorsqu'elle augmente. Le chamois étant une espèce très à l'aise sur de fortes pentes, ce résultat semble étonnant, mais pourrait s'expliquer par un biais expérimental déjà évoqué (partie III.B.i.a) au sens où dans les zones à plus forte pente la proportion de plantules ne pouvant pas être consommées par les ongulés est plus importante et contribue donc à diminuer l'indice de consommation. Il n'est cependant pas possible d'exclure que ce résultat soit le reflet d'un réel lien entre pente et abrouissement sur le terrain.

Enfin, la chasse naturelle ne semble pas avoir d'effet détectable via notre étude sur la consommation des végétaux par les chamois. L'hypothèse I n'est donc pas validée. Cela pourrait s'expliquer par une absence réelle d'effet (par exemple le lynx serait présent dans des densités trop faible pour avoir un impact sur la consommation des ligneux par les chamois), par un échantillon et donc une diversité de situations de pression de lynx différentes trop limité mais aussi du fait d'un indice de risque de rencontre de trop mauvaise qualité. Ainsi, ce dernier ayant été créé à partir des seules données de piégeage photographique, de nombreux biais pourraient apparaître.

D'une part, les périodes de pose des pièges ne sont pas toutes similaires, on pourrait donc imaginer qu'un biais lié à des variations saisonnières des fréquences ou type de déplacements des lynx puisse expliquer des différences de fréquence de piégeage photographique. De plus, le passage d'un lynx n'est pas forcément synonyme d'un risque de prédation élevé pour les ongulés. Ainsi, on pourrait par exemple imaginer que les chemins, aux abords desquels ont souvent été placés les pièges soient des voies de passage utilisées par les lynx pour des déplacement à longue distance et pas forcément pour la chasse. Pour améliorer la qualité des données à propos de la pression de chasse du lynx, une des possibilités serait de réaliser un suivi GPS de ceux-ci, comme cela est prévu dans le cadre du PPP lynx mais actuellement bloqué faute d'autorisations.

ii. Cas du chevreuil.

Nous pensions que la présence de prédateur aurait pour conséquence d'entraîner des coûts de vigilance plus importants, que la fuite permettrait de réduire (Ydenberg & Dill 1986). De ce fait, l'abrutissement dans les zones à fort risque de prédation aurait donc tendance à diminuer. Mais, contrairement à l'attendu nous observons une tendance à une augmentation de l'abrutissement dans les zones à plus fort risque de prédation (cf. figure 1). Cela pourrait peut-être s'expliquer par le fait qu'éviter des habitats risqués, mais potentiellement riches au niveau alimentaire, serait plus coûteux pour le chevreuil que rester sur ceux-ci. Pour en savoir plus à ce propos, il faudrait étudier les données GPS des animaux ayant fait l'objet de prédation directe et ainsi essayer d'acquérir des connaissances précises à propos des fréquences de dérangement par les prédateurs. Ceci sera certainement possible d'ici quelques années si nous arrivons à capturer des lynx sur le site d'étude. De plus, il serait intéressant par la suite de séparer le jour et la nuit pour les journées de battues. En effet, Padié (2014) a montré qu'en France, suite à l'ouverture de la chasse, les chevreuils modifiaient peu ou pas la localisation de leur domaine vital dans le paysage. En revanche de jour et indépendamment de la saison de risque, ils évitent les milieux risqués et lorsqu'ils les utilisent, ils sélectionnent les zones les plus proches des couverts forestiers. A contrario, de nuit, ils vont sélectionner les milieux risqués et seront non-sélectifs vis-à-vis des distances aux refuges si le risque est faible (saison de risque faible), et éviteront les zones refuges si le risque est élevé. Ce résultat reste, bien évidemment, à confirmer en augmentant le nombre d'animaux équipés de colliers GPS (4 animaux, avec un seul niveau de risque de prédation par le lynx par animal). [cf. partie suivante].

C. Taille de l'échantillon et fiabilité des résultats.

Mon travail avait pour principal but de réaliser une première analyse des données récoltées au cours des deux premières années de fonctionnement sur le terrain du PPP lynx, ce qui explique le faible nombre d'animaux (14 dont 10 chamois et 4 chevreuils) et, parfois, des données très généralistes à l'échelle du domaine vital sur la pression de prédation (pression de chasse, risque de rencontre d'un lynx). Les résultats restent donc à valider. Tous les résultats obtenus lors de ce stage doivent donc être surtout compris au sens de tendances apparaissant dans nos données, plus que

comme une quelconque affirmation de l'effet d'un paramètre sur la consommation des végétaux par les ongulés.

Bien que des études suggèrent que la restauration d'un paysage de la peur ne se traduit pas forcément par une diminution de la pression d'herbivorie et ni par des effets positifs pour la végétation (Creel & Christianson 2009; Kauffman *et al.* 2010), notre étude à très court terme ne permet certainement pas de trancher clairement sur les effets non-létaux indirects de la chasse et de la prédation sur la végétation, d'autant plus qu'un effet numérique dus aux 10 chamois suivis ne peut pas être exclus. Notre travail doit plutôt être vu comme une première tentative montrant le potentiel et les difficultés de telles études pour clarifier cette question.

D. Pistes d'améliorations des protocoles de relevé.

S'agissant d'une première analyse des données obtenues mais aussi d'une expérimentation du protocole de relevé réalisé (celui-ci étant inspiré de protocoles de relevés déjà mis en place dans d'autres cadres), l'un des intérêts de l'étude est donc de mettre en évidence comment ceux-ci pourraient être améliorés afin de limiter certains biais, d'optimiser le temps passé aux relevés par rapport à la qualité et à l'utilité des données obtenues, ...

Ainsi, il apparaît assez clairement que certaines données relevées n'ont pas fait l'objet d'analyses. De fait, 1/3 des relevés, réalisés en milieu ouvert, ont été exclues des données analysées puisque nous nous intéressions à l'abroustissement des ligneux uniquement par les chevreuils et chamois et non par le bétail. De même, si le relevé de présence de fèces ne demande pas beaucoup de temps en l'état, celui-ci semble présenter de nombreuses limites (cf. « remarques et pistes d'amélioration concernant le relevé et la saisie des données ») et n'a fait l'objet d'aucune analyse pour le moment.

Un biais notable apparaît également lors de nos relevés et a déjà été évoqué dans ce rapport : l'ensemble des plants d'une espèce ligneuse ou semi-ligneuse devant être relevé sur le m² étudié, il arrive très fréquemment de relever des plantules. En sus du risque relativement élevé de ne pas voir celles-ci du fait de leur très petite taille, qui pourrait introduire une première erreur, elles posent avant tout un problème du fait de leur consommation très rare par les ongulés (elles semblent parfois l'être par les rongeurs par contre), induisant un biais puisqu'elles conduisent à une baisse « artificielle » de l'indice de consommation dans les zones où elles sont présentes en plus grande proportion (souvent il s'agit des zones les moins favorables à la végétation, telles que les fortes pentes et les milieux très fermés, où elles arrivent à se développer grâce aux réserves de la graine

mais ne subsistent pas bien longtemps). De plus, en cas de consommation par les ongulés, elles n'auraient que peu de chance de ne pas être totalement arrachées et ne pourraient donc ne pas être prises en compte dans l'indice de consommation. Il pourrait donc sembler préférable de fixer une taille de précomptage des ligneux et semi-ligneux.

Enfin il serait intéressant d'avoir à disposition des données à propos de la structure des peuplements forestiers, leur densité (surface terrière), les principales espèces présentes, le stade du peuplement... Celles-ci pourraient présenter un certain intérêt dans le sens où ce sont des descripteurs efficaces des milieux forestiers assez anthropisés (faisant l'objet d'une sylviculture) et amenant des informations quant au degré de visibilité dans le milieu, la disponibilité en ressources alimentaires, ... tout en pouvant également représenter un outil de discussion privilégié avec les forestiers puisque constituant un langage commun pour décrire un milieu forestier. Ceci pourrait donc faciliter la compréhension et la prise en compte d'éventuels résultats dans leurs modalités de gestion de la forêt, renforçant ainsi l'approche appliquée de ce programme. De plus ces données sont probablement déjà existantes à l'échelle d'une large partie des massifs étudiés (partout où il s'agit de forêts publiques), facilitant ainsi la collecte de celles-ci si l'institut détenteur des données se montre coopératif.

E. Perspectives pour la poursuite de cette étude et du PPP lynx.

Le Programme Prédateur-Proie Lynx ayant débuté, pour sa phase de terrain, il y a 2 ans, il devrait continuer pendant encore environ 8 ans (durée prévisionnelle de 10 ans). Cette étude sera donc amenée à être suivie par d'autres.

Si les résultats obtenus permettent d'ores et déjà d'obtenir quelques tendances concernant des paramètres explicatifs de la pression d'abrutissement des ongulés, il apparaît qu'un plus grand nombre d'animaux suivis permettra de valider ou invalider celles-ci.

Par ailleurs, l'acquisition de nouvelles données concernant la pression de prédation par le lynx ou encore la structure des peuplements forestiers pourraient permettre de produire des résultats intéressants sur les thématiques que nous avons ici abordé.

Toutefois, ces premiers résultats sont encourageant dans poursuite des travaux, d'autant plus que l'on sait que les individus d'une même population ne sont pas homogènes en termes de comportement. Si l'on suppose l'existence de différents syndromes comportementaux au sein d'une population, la répartition des effets liés au risque est potentiellement très hétérogène entre les individus. On pourrait se demander s'il existe bien un coût réel aux différentes échelles (spatiales)

de réponses au risque. Par exemple, la ressource alimentaire proche des couverts est-elle de moins bonne qualité ou présente en moindre quantité ? Comment les effets létaux et non-létaux de la chasse s'articulent-ils ? Les animaux présents en milieux ouverts ont-ils une plus forte probabilité d'être tués ?

Ces questions pourraient fournir des pistes de réflexion pour le début des travaux de recherche à venir, qui viendront confirmer ou non les premières tendances mises en évidence ici.

Conclusion :

Pour conclure, cette étude aura donc permis de mettre en évidence quelques paramètres pouvant expliquer la variabilité de la pression d'herbivorie exercée par les chevreuils et chamois dans le Jura. Celle-ci n'aura cependant pas permis de mettre en évidence un impact clair de la pression de prédation sur les strates végétales et leur consommation.

Les principaux résultats de celles-ci n'en demeureront pas moins, à mon avis, la mise en évidence de biais évitables dans le protocole expérimental et la proposition de solutions, ainsi que les propositions visant à rationaliser l'acquisition des données sur le terrain afin de les rendre les plus opérationnelles possibles et d'optimiser les moyens mis en œuvre par rapport aux résultats qu'ils pourraient produire.

On peut donc espérer que cette étude aura pu d'une part ouvrir la voie à des analyses plus poussées et sur des échantillons bien plus larges en simplifiant la méthodologie de ces analyses et en faisant gagner un temps assez important ou en évitant certaines erreurs lors de ces futurs travaux. De plus, les résultats obtenus pourraient fournir des pistes de réflexion pour le début de ces travaux de recherche à venir, qui viendront confirmer ou non les premières tendances mises en évidence ici.

Lexique :

- **PPP lynx** : Programme Prédateur-Proie Lynx.
- **CNRS** : Centre National de la Recherche Scientifique.
- **INRA** : Institut National de Recherche Agronomique.
- **CIRAD** : Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.
- **IRSTEA** : Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture.
- **AFB** : Agence Française pour la Biodiversité.
- **FNC** : Fédération Nationale des Chasseurs.
- **DREAL** : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement.
- **SIG** : Systèmes d'Information Géographique.
- **IC** : Indice de Consommation.
- **GPS** : Global Positioning System.
- **GSM** : Global System for Mobile communications
- **IC_Sp_Int_Forest** : Indice de Consommation des Espèces présentant un Intérêt pour le Forestier.
- **IC_Sp_Non_Int_Forest** : Indice de Consommation des Espèces ne présentant pas d'Intérêt pour le Forestier.
- **IC_Sp_Princip** : Indice de Consommation des Espèces Principales (c'est à dire apparaissant le plus fréquemment).

Bibliographie :

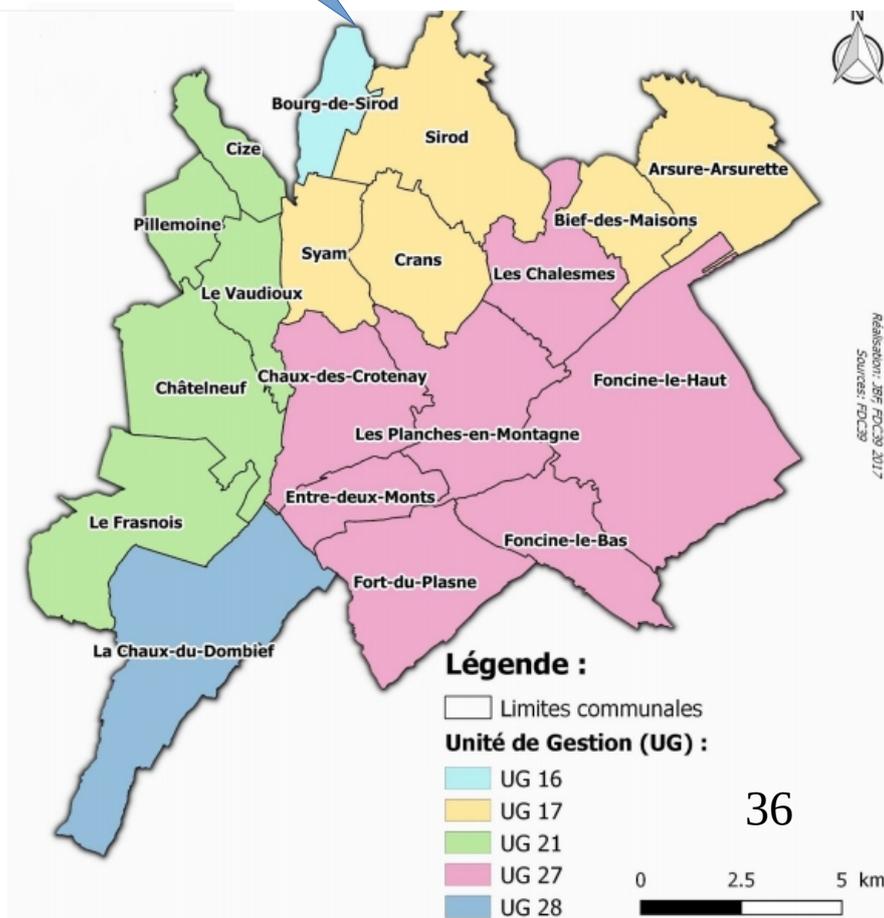
1. Burnham, K. P., Anderson, D. R. & Huyvaert, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* **65**, 23–35 (2011).
2. Gordon, M. S. *Animal function; principles and adaptations*. (Macmillan, 1968).
3. Loison, A. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations : l'exemple du chamois. (Lyon 1, 1995).
4. Kauffman, M. J., Brodie, J. F. & Jules, E. S. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* **91**, 2742–2755 (2010).
5. Schadt, S. *et al.* Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* **39**, 189–203 (2002).
6. Danilkin, A. A. (Alekseï A. & Hewison, A. J. M. *Behavioural ecology of Siberian and European roe deer*. (Chapman & Hall, 1996).
7. Wikenros, C., Kuijper, D. P. J., Behnke, R. & Schmidt, K. Behavioural responses of ungulates to indirect cues of an ambush predator. *Behaviour* **152**, (2015).
8. Miller, D. A. W. *et al.* Determining Occurrence Dynamics when False Positives Occur: Estimating the Range Dynamics of Wolves from Public Survey Data. *PLOS ONE* **8**, e65808 (2013).
9. Valeix, M. *et al.* Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behav Ecol Sociobiol* **63**, 1483–1494 (2009).
10. Olf, H. & Ritchie, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**, 261–265 (1998).
11. Olf, H. & Ritchie, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**, 261–265 (1998).
12. Redjadj, C. 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. (Grenoble, 2010).
13. Eccard, J. A., Meißner, J. K. & Heurich, M. European Roe Deer Increase Vigilance When Faced with Immediate Predation Risk by Eurasian Lynx. *Ethology* **123**, 30–40 (2017).
14. Huffaker, C. & Kennett, C. Experimental studies on predation: Predation and cyclamen-mite populations on strawberries in California. *Hilgardia* **26**, 191–222 (1956).
15. Fraser, D. F. & Huntingford, F. A. Feeding and Avoiding Predation Hazard: the Behavioral Response of the Prey. *Ethology* **73**, 56–68 (1986).
16. Chevrier, S. Fiche N°13 : Indice de Consommation (IC). 5 (2015).
- 17.

- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Miłkowski, L., Jędrzejewska, B. & Okarma, H. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: The local (Bialowieza Forest) and the Palaerctic viewpoint. *Acta Theriologica* **38**, 385–403 (1993). 18.
- Creel, S., Winnie, J. A. & Christianson, D. Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *PNAS* **106**, 12388–12393 (2009). 19.
- Samelius, G., Andrén, H., Kjellander, P. & Liberg, O. Habitat Selection and Risk of Predation: Re-colonization by Lynx had Limited Impact on Habitat Selection by Roe Deer. *PloS one* **8**, e75469 (2013). 20.
- Ciuti Simone *et al.* Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 4407–4416 (2012). 21.
- Legendijk, D. D. G. & Gusset, M. Human–Carnivore Coexistence on Communal Land Bordering the Greater Kruger Area, South Africa. *Environmental Management* **42**, 971–976 (2008). 22.
- Redjadj, C. *et al.* Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE* **9**, e84756 (2014). 23.
- Lenth, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software* **69**, 1–33 (2016). 24.
- Morgan, S. G. Morphological and behavioral antipredatory adaptations of decapod zoeae. *Oecologia* **73**, 393–400 (1987). 25.
- Woodroffe, R., Thirgood, S. & Rabinowitz, A. *People and Wildlife, Conflict Or Co-existence?* (Cambridge University Press, 2005). 26.
- Zanette, L. Y., White, A. F., Allen, M. C. & Clinchy, M. Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year. *Science* **334**, 1398–1401 (2011). 27.
- Utida, S. Population Fluctuation, an Experimental and Theoretical Approach. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **22**, 139–151 (1957). 28.
- Okarma, H., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Kowalczyk, R. & Jędrzejewska, B. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Bialowieza Primeral Forest, Poland. *Acta Theriol.* **42**, 203–224 (1997). 29.
- Mitchell, W. A. & Lima, S. L. Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos* **99**, 249–259 (2002). 30.
- Nesti, I., Posillico, M. & Lovari, S. Ranging behaviour and habitat selection of Alpine chamois. *Ethology Ecology & Evolution* **22**, 215–231 (2010). 31.
- Polak, T. & Saltz, D. Reintroduction As an Ecosystem Restoration Technique: Letter. *Conservation Biology* **25**, 424–424 (2011). 32.
- Vandel, J.-M., Stahl, P., Herrenschmidt, V. & Marboutin, E. Reintroduction of the lynx into the Vosges mountain massif: From animal survival and movements to population development. *Biological Conservation* **131**, 370–385 (2006). 33.
- Creel, S. & Christianson, D. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 194–201 (2008).

34. Padié, S. Réponse des cervidés à la chasse : stratégies d'utilisation de l'espace à multiples échelles et conséquences sur la végétation. (Montpellier 2, 2014).
35. Tolon, V. *et al.* Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Can. J. Zool.* **87**, 1129–1137 (2009).
36. Ripple, W. J. & Beschta, R. L. Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biological Conservation* **138**, 514–519 (2007).
37. Preisser, E. L., Bolnick, D. I. & Benard, M. F. Scared to Death? The Effects of Intimidation and Consumption in Predator–Prey Interactions. *Ecology* **86**, 501–509 (2005).
38. Mysterud, A. Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology* **48**, 827–834 (2011).
39. Saïd, S., Tolon, V., Brandt, S. & Baubet, E. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *Eur J Wildl Res* **58**, 107–115 (2012).
40. Molinari-Jobin, A., Molinari, P., Breitenmoser-Würsten, C. & Breitenmoser, U. Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura Mountains. *wbio* **8**, 109–115 (2002).
41. Breitenmoser, U. *et al.* Spatial organization and recruitment of lynx (*Lynx lynx*) in a re-introduced population in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Zoology* **231**, 449–464 (1993).
42. Ripple, W. J. *et al.* Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* **343**, 1241484 (2014).
43. Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. The Economics of Fleeing from Predators. in *Advances in the Study of Behavior* (eds. Rosenblatt, J. S., Beer, C., Busnel, M.-C. & Slater, P. J. B.) **16**, 229–249 (Academic Press, 1986).
44. Werdelin, L. The evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici* **18**, 37–71 (1981).
45. Preisser, E. L. & Bolnick, D. I. The Many Faces of Fear: Comparing the Pathways and Impacts of Nonconsumptive Predator Effects on Prey Populations. *PLOS ONE* **3**, e2465 (2008).
46. Petterson, L. B. & Brönmark, C. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp. *Oecologia* **95**, 353–357 (1993).
47. Ripple, W. J., Larsen, E. J., Renkin, R. A. & Smith, D. W. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation* **102**, 227–234 (2001).
48. Ratikainen, I. I. *et al.* Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. *J Zoology* **273**, 192–199 (2007).
49. Ripple, W. J., Wirsing, A. J., Wilmers, C. C. & Letnic, M. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation* **160**, 70–79 (2013).
50. Creel, S. & Christianson, D. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. *Ecology* **90**, 2454–2466 (2009).

Annexe 1 :

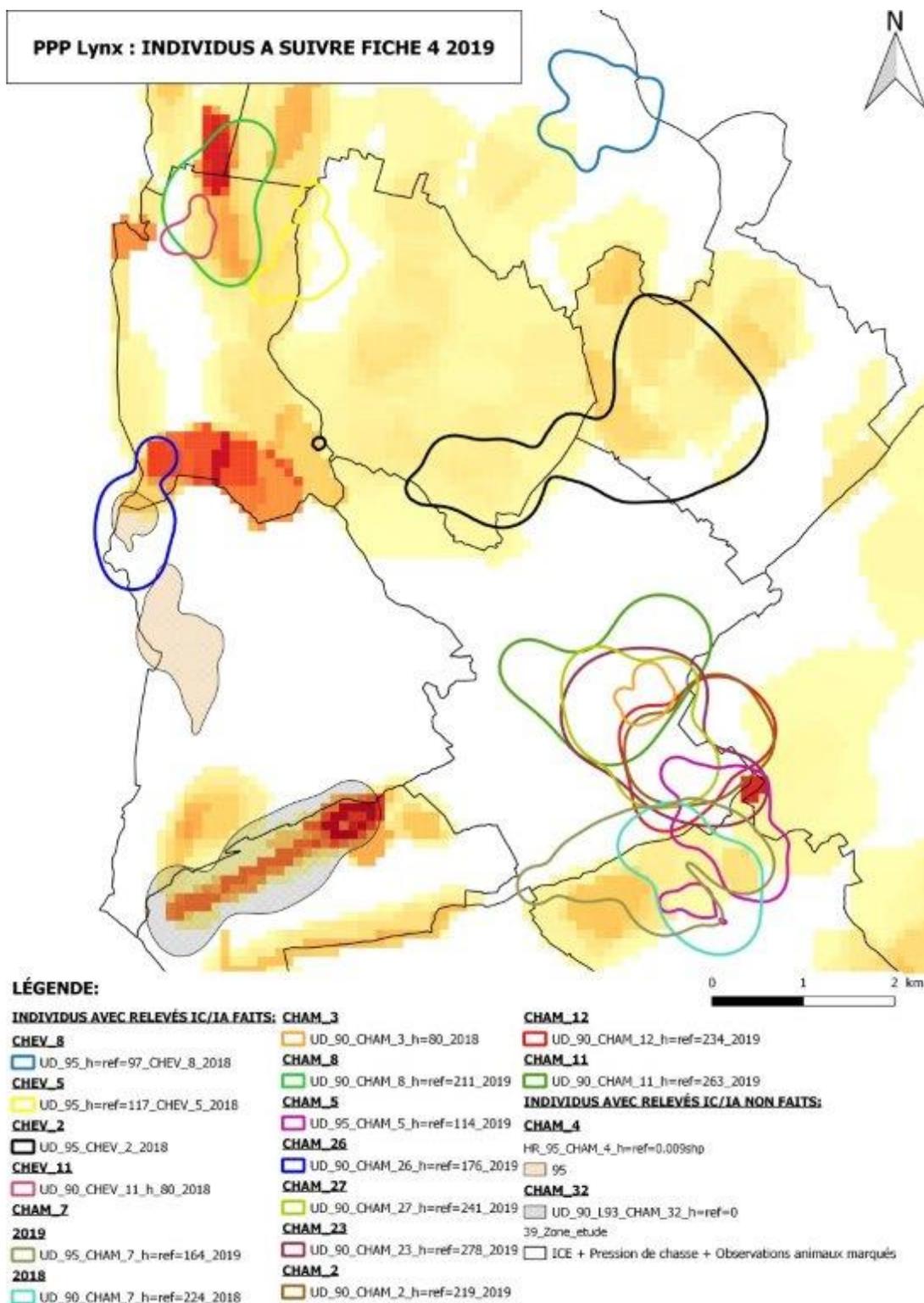
Carte générale des différents territoires d'étude du PPP lynx et du territoire d'étude du Jura (source : FDC39)



Annexe 2 :

Cartographie de la pression de chasse et des domaines vitaux des animaux suivis sur le territoire d'étude du Jura

(Source : fdc 39)

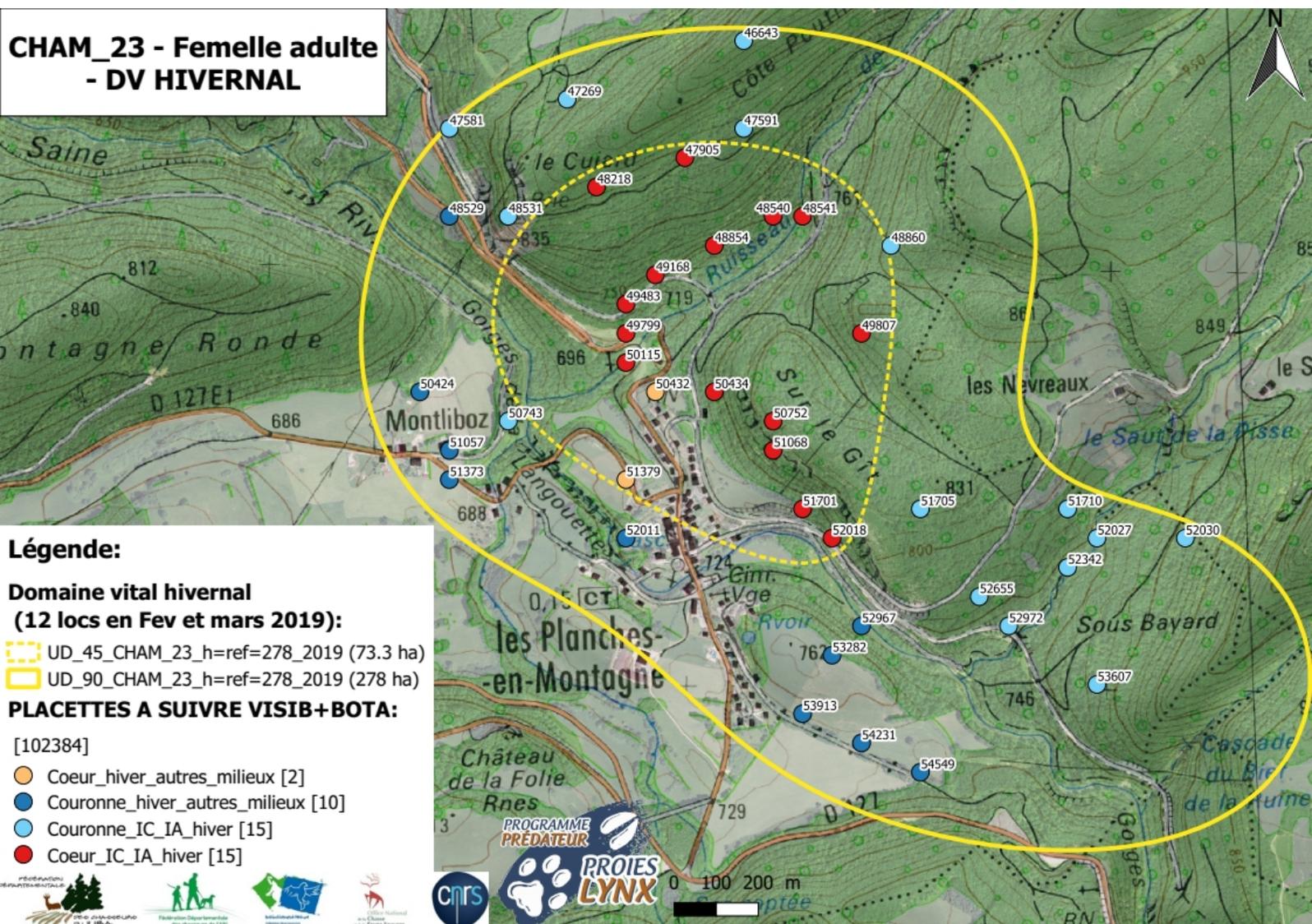


Annexe 3 :

Cartographie du domaine vital d'un des animaux suivis (le chamois numéro 23).

La limite du coeur du domaine vital apparaît en pointillés tandis que celle du domaine vital en lui-même est en trait plein

(source : fdc 39)



Annexe 5 :

Tableau comparatif des Indices de consommation des différentes espèces ligneuses et semi-ligneuses au sein des genres dans lesquels au moins 2 espèces étaient présentes sur 15 relevés (3,6% des relevés forestiers).

Acer	Espèces	Acer pseudoplatanus	Acer campestre	Acer platanoides	Acer opalus
	Fréquence apparition Placettes forestières (%)	26,39	12,35	5,81	3,63
	IC	0,38	0,47	0,50	0,47
Rubus	Espèces	Rubus fruticosus	Rubus idaeus		
	Fréquence apparition Placettes forestières (%)	17,43	6,54		
	IC	0,53	0,45		
Cornus	Espèces	Cornus sanguinea	Cornus mas		
	Fréquence apparition Placettes forestières (%)	6,30	6,05		
	IC	0,61	0,67		
Lonicera	Espèces	Lonicera xylosteum	Lonicera alpigena		
	Fréquence apparition Placettes forestières (%)	12,59	4,84		
	IC	0,46	0,45		

Annexe 6 :

Meilleurs modèles ($\Delta AICc < 2$) obtenus pour chaque espèce et chaque indices de consommation.

Le modèle choisi apparaît surligné en vert clair.

K représente le nombre de paramètres du modèle, l'AICc la valeur du critère d'Akaike du modèle, $\Delta AICc$ la différence d'AICc entre un modèle donné et le meilleur modèle et W_i correspond au poids de l'AICc d'un modèle donné.

Meilleurs modèles Chamois :

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	$\Delta AICc$	W_i
IC	Position dans le domaine vital	4	-124,80	0	0,12
	-	1	-124,62	0,18	0,11
	Nombre d'espèces + Position dans le domaine vital	15	-123,61	1,19	0,07
	Pente + position dans le domaine vital	14	-123,48	1,32	0,06
	Pente * position dans le domaine vital	13	-123,37	1,43	0,06
	Nombre d'espèces	3	-123,33	1,47	0,06
	Pente	5	-123,01	1,79	0,05
	Chasse_anthropique + Position dans le domaine vitam	6	-122,88	1,91	0,05

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	$\Delta AICc$	W_i
IC_Non_Forest	Chasse_anthropique + Pente + Position dans le domaine vital	7	-124,28	0	0,23
	Pente * position dans le domaine vital	6	-123,61	0,67	0,17

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	$\Delta AICc$	W_i
IC_Forest	Nombre d'espèces	4	-47,74	0	0,21
	Nombre d'espèces + chasse_naturelle	5	-47,62	0,12	0,20
	Nombre d'espèces + Position dans le domaine vital	5	-45,98	1,76	0,09
	Pente + Nombre d'espèces	5	-45,85	1,89	0,08

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	$\Delta AICc$	W_i
IC_Sp_Princip	Nombre d'espèces + Position dans le domaine vital	5	-145,55	0	0,15
	Position dans le domaine vital	4	-145,49	0,06	0,15
	Nombre d'espèces * Position dans le domaine vital	6	-144,12	1,43	0,07

Meilleurs modèles Chevreuil :

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	ΔAICc	Wi
IC	Nombre d'espèces + chasse_naturelle	5	-92,87	0	0,38

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	ΔAICc	Wi
IC_Sp_Non_Int_Forest	Nombre d'espèces	4	-57,36	0	0,12
	Nombre d'espèces + chasse_naturelle	5	-57,21	0,15	0,12
	Chasse_naturelle	4	-56,62	0,74	0,09
	-	3	-56,55	0,81	0,08
	Chasse_anthropique + nombre d'espèces	5	-55,61	1,74	0,05

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	ΔAICc	Wi
IC_Sp_Int_Forest	Nombre d'espèces + chasse_naturelle	5	-81,25	0	0,22
	Chasse_naturelle	4	-80,84	0,40	0,18
	Chasse_anthropique + Chasse_naturelle + nb_sp + Pente	7	-79,48	1,77	0,09
	Pente + nombre d'espèces + Position dans le domaine vital + chasse_naturelle	7	-79,35	1,90	0,09

Variable à expliquer	Paramètres du Modèle	k	AICc	ΔAICc	Wi
IC_Sp_Princip	Chasse_anthropique * Chasse_naturelle	5	-81,27	0	0,24