MINISTÈRE
DE LA TRANSITION
ÉCOLOGIQUE
ET DE LA COHÉSION
DES TERRITOIRES
Liberté
Égalité
Fraternité

Les ongulés sauvages de France métropolitaine

Efese
L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques

Fonctions écologiques, services écosystémiques et contraintes

La Documentation française

Ce rapport a été réalisé avec le concours du :

Laboratoire d'écologie alpine (LECA)
Rédaction : Marjorie Bison et Anne Loison
Sous la direction d'Anne Loison
Interlocutrice du ministère de la Transition écologique : Catherine Julliot (CGDD)

Table des matières

Introduction 21

1. Contexte et nature de la demande 22

2. Méthode de conduite de l'étude 22

3. Schéma synthétique 25

Partie 1. Situation des ongulés sauvages 27

Chapitre 1 – Définition du périmètre de l'Étude 28

1. Ongulés sauvages, mais quel sauvage ? 28
2. Taxonomie 29
3. Régime alimentaire des ongulés sauvages 29
4. Habitats et domaines vitaux 30
5. Structures sociales et reproduction 30

Chapitre 2 – État et tendances d'Évolution des populations d'ongulés 31

1. Situation des ongulés au niveau mondial 31
2. Contexte méthodologique du suivi des populations en France 34
3. Les tableaux de chasse comme proxy des tendances d'évolution des populations d'ongulés sauvages à long terme et à large échelle, en France 41
4. Évolution de la répartition spatiale des ongulés sauvages en France 48

Chapitre 3 – Variables influençant les populations d'ongulés 64

1. Modèles démographiques pour des populations d'ongulés sauvages structurées en sexe et âge 64
2. Densité-dépendance 66
3. Prédation 67
4. Climat 71
5. Utilisation des habitats 72
6. Mouvements de dispersion et de migration 74
7. Interactions avec les autres espèces d'ongulés sauvages et domestiques 76
8. Maladies 77
9. Conséquences de la chasse 77

Chapitre 4 – Fonctions Écologiques des ongulés sauvages 79

1. Les processus d'ingénierie physique, chimique et trophique associés aux ongulés sauvages 79
2. Effets des ongulés sur la végétation 84
3. Effets des ongulés sur la décomposition des litières et sur les cycles de nutriments 89
4. Effets des ongulés sur les autres espèces animales 91

Partie 2. Services et enjeux patrimoniaux 93

Chapitre 5 – Les services de régulation 95

1. Les ongulés comme moyen d'atténuation de l'impact des prédateurs sur le pastoralisme ? 96
2. Stockage de carbone organique dans le sol 97
3. Fertilité du sol et qualité des fourrages 98
4. Prévention des feux 99
5. Entretien de la végétation 100
6. Autres services de régulation 101

Chapitre 6 – Les biens 102

1. Commercialisation de la venaison 102
2. Aspect économique de la venaison 105
3. Valorisation des produits dérivés 106

Chapitre 7 – Les services culturels 108

1. Services récréatifs sans prélèvement : tourisme et observations naturalistes 108
2. Services récréatifs avec prélèvement : chasse 116
3. Education et connaissances : support aux activités de recherche 129

Chapitre 8 – Le patrimoine naturel 133

1. Les ongulés comme patrimoine naturel 133
2. Héritage historique et culturel 135
3. La compétition culturelle des espèces d'ongulés 140

Partie 3. Contraintes 143

Chapitre 9 – Dégâts 144

1. Dégâts agricoles 144
2. Dégâts sylvicoles 154

Chapitre 10 – Collisions 183

1. Collisions routières 183
2. Collisions ferroviaires 194
3. Réflexion commune aux collisions routières et ferroviaires 200

Chapitre 11 – Transmission de maladies aux humains et aux troupeaux domestiques, et réciproquement 202

1. Enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages 207
2. Leviers d'actions 209
3. Limites des connaissances sur les maladies des ongulés sauvages 210

Partie 4. Enjeux et besoins de connaissances 215

Chapitre 12 - Enjeux liés aux ongulés sauvages 216

1. Les enjeux principaux 216

2. Mise en exergue de trois enjeux 219

Chapitre 13 – Besoin de connaissances, identification des questions de recherche et problématiques d'accès aux bases de données 234

1. Retour sur une première évaluation des services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages 234

2. Besoin d'études, de données accessibles, et de modèles 241

Références 255

Annexes 297

Annexe 0 – Membres des groupes de travail et du comité de pilotage 298

Annexe 1 – Fiches synthétiques 302

Annexe 2 – Taxonomie 307

Annexe 3 – Morphologie et physiologie 309

Annexe 4 – Régime alimentaire 310

Annexe 5 – Habitats et domaines vitaux des ongulés sauvages 314

Annexe 6 – Structures sociales des ongulés sauvages 318

Annexe 7 – Reproduction des ongulés sauvages 322

Annexe 8 – Un patrimoine faunique : conserver et gérer les ongulés dans l'histoire 325

Annexe 9 – Cartographies de l'état de l'équilibre sylvo-cynégétique 328

Annexe 10 – Maladies à risque sanitaire chez les ongulés sauvages en France 331

Annexe 11 – Termes clés liés aux maladies 332

Annexe 12 – Contamination des humains par la manipulation et l'ingestion de gibier, à l'origine d'une zoonose 336

Annexe 13 – Ongulés sauvages constituant un réservoir vis-à-vis des animaux domestiques 340

Annexe 14 – Régulation de la transmission de l'agent pathogène impliquant les ongulés sauvages 343

Annexe 15 – Risque d'une émergence liée aux ongulés sauvages 346

Annexe 16 – Surveillance des ongulés sauvages pour le contrôle de maladies dans les troupeaux domestiques 350

Annexe 17 – Risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques vers les ongulés sauvages 356

Annexe 18 – Impact démographique des agents pathogènes sur les populations d'ongulés sauvages 361

Annexe 19 – « Rewilding » 365

1. Origines du concept de rewilding 365

2. Entre Pléistocène et Anthropocène : des paysages en mosaïque à la fermeture des milieux 365

3. Limites intrinsèques et obstacles à la concrétisation d'un nouveau concept 367

4. Exemples en Europe 369

Sigles et acronymes 375

Lexique 379

Auteurs 381

Remerciements 383

Résumé

Depuis 50 ans , les effectifs et la distribution des ongulés sauvages ont augmenté partout en France. Ils sont des acteurs majeurs du fonctionnement des socio-écosystèmes, puisqu'ils agissent sur la dynamique des communautés végétales et des paysages. Ils sont porteurs de services (fournitures de biens et de services récréatifs et culturels) comme de contraintes (collisions, dégâts, maladies), et ils soutiennent le retour des grands carnivores en étant leurs proies majoritaires. Dans un monde soumis au changement climatique et à une croissance démographique soutenue, la question du devenir et de la gestion des populations d'ongulés – qui sont contraints par le développement des infrastructures, de la sylviculture, de l'agriculture et de l'élevage, et qui sont en étroite relation avec des activités humaines exploitatrices ou récréatives – est urgente.

Ce rapport présente une synthèse des connaissances existantes sur l'état des populations, les méthodes de suivi, les fonctions écologiques des ongulés, puis les services écosystémiques liées aux ongulés sauvages actuellement présents en France (cerfs, chevreuils, chamois, isards, mouflons, daims, bouquetins, sangliers), tout en pointant les contraintes liées à certaines espèces. Il met ensuite en exergue les enjeux d'acquisition de nouvelles connaissances. Les populations, de toutes les espèces ayant augmenté en abondance, sont présentes le plus souvent dans des communautés multi-espèces, où de nouvelles méthodes de suivi et de gestion doivent être mises en place.

Le rapport montre que les études portant sur les services de régulation (stockage du carbone, atténuation du risque d'incendie, maintien de la mosaïque paysagère, influence sur le taux de déprédation) restent très parcellaires. Les services de type « biens » issus de la chasse sont importants (près d'un million et demi d'individus chassés par an, toutes espèces confondues), mais la filière de distribution et de vente du gibier est encore peu développée en France. Le nombre de chasseurs est toutefois en diminution, alors que d'autres services sont en pleine expansion, comme par exemple les services récréatifs basés sur l'observation des ongulés sauvages. Le rapport révèle également que les ongulés sauvages constituent un important patrimoine naturel et culturel pour les Français, et sont un groupe taxonomique important pour la recherche scientifique, plus particulièrement en écologie.

Par ailleurs, les ongulés sauvages sont à l'origine de nombreuses contraintes, dont principalement des dégâts agricoles, essentiellement dus au sanglier et dans une moindre mesure au cerf. L'abondance des ongulés sauvages en forêt peut également contribuer à accentuer les problèmes de renouvellement des peuplements forestiers déjà mis à mal dans le contexte de changement climatique et de risques sanitaires accrus, nécessitant localement la mise en place d'une gestion adaptative et concertée. Les ongulés sauvages sont aussi impliqués dans des collisions routières et ferroviaires (principalement les chevreuils et sangliers) qui ont des impacts sur la société en termes de vies humaines. Les enjeux sanitaires, par exemple la transmission de pathogènes entre les ongulés sauvages et domestiques (cas de la maladie d'Aujeszky et de la brucellose), ou la contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier (hépatite E), sont variés et étroitement liés aux activités humaines.

Pour finir, le rapport identifie des besoins de connaissances et des enjeux de recherche émergents, notamment sur la coexistence entre les ongulés sauvages et les humains. Afin de mieux caractériser, notamment en termes économiques, les services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages, il conviendrait de renforcer les études scientifiques d'ampleur et sur le long terme, tenant compte de la diversité des contextes locaux, des changements globaux et de la situation actuelle des populations et des communautés, parfois diversifiées (jusqu'à six espèces) des ongulés sur le territoire.

Avant-propos

Les ongulés sauvages occupent une partie importante du territoire national métropolitain et sont présents dans de nombreux départements, voire dans la totalité, comme c'est par exemple le cas du chevreuil ou du sanglier. Bien que leur effectif réel demeure difficile à estimer à ce jour, on les rencontre dans une diversité de milieux et d'habitats, que ce soit en forêt, en montagne ou en plaine.

Sur la base d'un travail inédit par son ampleur, de synthèse des connaissances disponibles à l'échelle nationale, ce rapport présente un état des lieux exhaustif de l'état et des tendances d'évolution des populations d'ongulés sauvages, des variables influençant ces populations, de leurs fonctions écologiques, ainsi que des services écosystémiques et enjeux patrimoniaux auxquels ils sont associés.

Il met également en lumière les contraintes qu'ils peuvent représenter pour les populations humaines, en termes de dégâts agricoles et sylvicoles, de collisions routières, ou encore de risques sanitaires.

J'encourage l'ensemble des acteurs des territoires à se saisir des conclusions de ce rapport pour nourrir et éclairer l'ensemble des politiques et décisions ayant un impact sur ces espèces emblématiques de la faune sauvage française.

Thomas Lesueur
Commissaire général
au développement durable

Messages clés à l'attention des décideurs

Messages-clés	
1. La France métropolitaine compte 11 espèces d'ongulés sauvages dont 6 indigènes (cerf élaphe, chevreuil, chamois, isard, bouquetin des Alpes, sanglier), 1 allochtone (mouflon de Corse), 2 ré-introduites (daim et bouquetin ibérique) et 2 introduites (mouflon méditerranéen, cerf sika)[1]. Certains ongulés sont répartis sur tout le territoire et les situations de cohabitation entre espèces se généralisent. Le sanglier et le chevreuil sont présents sur la quasi-totalité du territoire métropolitain[2]. C'est dans les régions montagneuses à plus de 600 m d'altitude qu'on retrouve la plus grande diversité d'ongulés sauvages, avec des espèces dites de plaine (cerf, chevreuil, sanglier) et de montagne (chamois, isard, bouquetins, mouflons)[3].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 1) [2] Bien établi et accepté (chapitre 2.4) [3] Bien établi et accepté (chapitre 2.4)
2. À l'échelle métropolitaine, les espèces d'ongulés sauvages indigènes ont vu leur population fortement augmenter sur les plans numériques et géographiques au cours des quatre dernières décennies[1]. Ces augmentations numérique et géographique ont résulté d'une multiplicité de facteurs favorables, notamment une gestion cynégétique conservatrice, la lutte contre le braconnage, des lâchers et réintroductions, la création d'un réseau d'aires protégées, notamment de zones de protection forte, l'abandon des terres et des pratiques agricoles traditionnelles, la quasi-absence des grands prédateurs, les forts taux de multiplication des ongulés et leur flexibilité écologique[2]. Cette situation pourrait être transitoire dans la mesure où les maladies, la compétition entre individus (densité-dépendance) et entre espèces, les conditions climatiques, le retour des grands prédateurs (loups et lynx), la pression de chasse pourraient conduire à des stagnations voire des diminutions telles que déjà observées dans certaines populations d'ongulés sauvages en France[3]. La diversité des sources de variation rend complexe le fonctionnement des populations et des écosystèmes, et pose des défis pour les études, les suivis, les modèles de prédiction et la gestion des populations d'ongulés[4].	[1] Bien établi et accepté (chapitre. 2.3) [2] Bien établi et accepté (chapitre 2.3) [3] Bien établi et accepté (chapitre 2.3, et chapitre 3) [4] Bien établi et accepté (chapitre 2.2 et chapitre 3)

3. Afin de prendre des décisions de gestion adaptées, il est indispensable de disposer d'indicateurs sur l'état des populations d'ongulés et de leurs impacts sur les milieux. Les données issues des tableaux de chasse ont permis de documenter l'évolution de l'abondance des populations en forte croissance et leur expansion géographique au xx^{e} siècle[1]. Ces données sont utilisées par les Commissions départementales de la chasse et de la faune sauvage pour déterminer les préconisations des prélèvements localement. **Cependant, les données issues des tableaux de chasse ne constituent pas à elles seules des indicateurs pertinents des fluctuations à court terme des effectifs des populations, en particulier dans les situations actuelles décrites dans le message clé 2[2].** Des méthodes indiciaires qui renseignent sur les variations temporelles de l'abondance relative des populations, de la performance individuelle des ongulés (comme la masse corporelle, ou la longueur de la patte arrière des jeunes), et sur les relations des populations avec leur milieu, ont été proposées en tant qu'outils opérationnels à destination des gestionnaires[3]. Le principe de ces méthodes est de développer un ensemble d'indicateurs complémentaires valides au travers de la diversité des gammes de densités et d'espèces rencontrées en France. C'est le cas des « Indicateurs de changement écologique[4] » qu'il reste à généraliser à l'échelle nationale et qu'il faudrait, avec le support financier et humain adéquat, compléter par des indicateurs validés dans des contextes multi-spécifiques.	[1] Bien établi et accepté (chapitre 2.3) [2] Bien établi et accepté (chapitre 2.3) [3] Bien établi et accepté (chapitre 2.2) [4] Bien établi et accepté (chapitre 2.2)
4. La compréhension de la dynamique des populations d'ongulés sauvages à l'échelle métropolitaine nécessite la mise en place d'études multi-espèces sur le long terme[1]. Les études sur le long terme, menées en France sur les dix espèces d'ongulés sauvages ont mis en évidence l'importance des densités et de la structure en âge et en sexe des populations et l'effet des variations climatiques sur les fluctuations des populations d'ongulés. Se surajoutent les maladies, la prédation, les activités humaines et les interactions entre les espèces d'ongulés sauvages ou domestiques. Face à ces évolutions, la prédiction des trajectoires de populations d'ongulés nécessite d'étudier ces processus complexes en dépassant les approches espèce par espèce[2]. Pour ce faire, il conviendrait de consolider les suivis à long terme dans les sites d'étude existants et de mettre en place de nouveaux sites de suivi complémentaires par leurs caractéristiques d'habitats, d'enjeux de gestion ou de présence de prédateurs[3].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 3) [2] Bien établi et accepté (chapitre 10) [3] Bien établi et accepté (chapitre 11)
5. Les ongulés sauvages influencent la structure physique des habitats et les espèces qui y vivent[1]. Leurs effets se traduisent notamment par le piétinement, le retournement du sol, la dispersion des graines, le transport de nutriments et l'herbivorie. Ils agissent également sur la décomposition des litières, le cycle des nutriments et les autres espèces animales de manière directe en tant que proies pour les prédateurs et charognards, ou indirecte par des modifications de l'habitat à différentes échelles spatiales[2]. Le sens de variation de ces effets varie toutefois selon la densité d'ongulés, d'une façon encore difficile à prédire en l'état actuel des connaissances[3].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 4) [2] Bien établi et accepté (chapitre 4) [3] Bien établi et accepté (chapitre 4)

6. Le rôle des ongulés sauvages sur les services de régulation reste mal compris et mal quantifié à ce jour, et il se révèle particulièrement complexe à étudier[1]. Les effets potentiellement positifs ou négatifs des ongulés sauvages sur le stock de carbone dans le sol dépendraient notamment de l'abondance d'animaux et du régime alimentaire des espèces en jeu[2]. Les ongulés sauvages, lorsqu'ils sont suffisamment abondants, pourraient contribuer à réduire la probabilité de survenue et l'intensité des feux, en diminuant les quantités de plantes combustibles[3]. Ce rôle des ongulés sauvages sur les feux, étudié en milieu africain et méditerranéen, reste cependant à évaluer en France. De même, on s'attend à ce que les ongulés aient un rôle majeur sur la dynamique de la mosaïque paysagère et de la biodiversité associée, et qu'ils contribuent à maintenir ou créer des milieux ouverts[4]. Bien que cet effet soit encore peu étudié à ce jour dans les écosystèmes européens, certaines initiatives européennes de conservation et de gestion des écosystèmes s'appuient sur ce rôle attendu des grands herbivores[5]. Enfin, en tant que proies principales des grands prédateurs tels que le loup et le lynx, l'influence des ongulés sauvages sur le taux de déprédation des herbivores domestiques nécessite d'être mieux étudiée dans la diversité des situations rencontrées en France.	[1] Bien établi et accepté (chapitre 5) [2] Bien établi et accepté (chapitre 5.2) [3] Partiellement établi mais accepté (chapitre 5.4) [4] Partiellement établi mais accepté (chapitre 5.5) [5] Bien établi et accepté (chapitre 10.2)
7. La filière « viande de gibier » est peu développée en France[1]. La venaison (viande de gibier), les trophées et les peaux sont des biens issus de la chasse des ongulés sauvages. En dépit de leur abondance, la transformation, la distribution, et la commercialisation de la venaison sont peu développées en France, en comparaison de certains pays européens (exemple Ecosse, Autriche[2]). La tradition reste le partage local de gibier entre chasseurs et avec leurs proches[3]. Le développement de circuits de distribution est freiné d'une part par un manque de familiarité avec la consommation de viande de gibier hors du cercle cynégétique, et d'autre part par la nécessité de satisfaire aux normes sanitaires et de traçabilité exigées dans ces types de filières, qui requièrent l'intervention de professionnels en appui aux chasseurs[4].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 6.1) [2] Bien établi et accepté (chapitre 6.1) [3] Bien établi et accepté (chapitre 6.1) [4] Bien établi et accepté (chapitre 6.1)
8. Les services récréatifs liés aux ongulés connaissent des dynamiques opposées : le nombre de chasseurs est en diminution, et le tourisme d'observation des ongulés sauvages en expansion. La chasse au « grand gibier » en tant que loisir est un service récréatif avec prélèvement dont le nombre de pratiquants diminue malgré la forte disponibilité des ongulés chassables partout en France[1]. La chasse est en France une activité traditionnellement pratiquée localement[2]. Le tourisme cynégétique y est relativement peu développé[3]. Le tourisme d'observation des ongulés sauvages et l'excursionnisme (sortie sans nuitée hors du domicile) constituent des services récréatifs sans prélèvement qui sont en expansion[4].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 7.2) [2] Bien établi et accepté (chapitre 7.2) [3] Partiellement établi mais accepté (chapitre 7.2) [4] Bien établi et accepté (chapitre 7.1)

9. Les ongulés sauvages constituent un important patrimoine naturel et culturel, notamment scientifique, pour les Français[1]. Leur présence dans la littérature, l'art, les religions, les expressions et la toponymie témoigne de leur rôle dans ce patrimoine et dans la construction de la relation des humains à la nature même si leurs signifiants seraient à étudier davantage. Grâce notamment à un réseau de dix sites de suivi à long terme (>30 ans), les ongulés sauvages représentent en outre un groupe taxonomique important pour la recherche scientifique, avec des retombées concrètes pour la gestion[2]. Toutefois, le défi actuel reste le maintien et le développement de ces sites d'études dans des contextes socio-écologiques qui se diversifient[3].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 8) [2] Bien établi et accepté (chapitre 7) [3] Bien établi et accepté (chapitre 11)
10. Les dégâts agricoles causés par les ongulés sauvages sont principalement dus au sanglier, et dans une moindre mesure au cerf, et sont relativement localisés sur le territoire national[1]. Les dégâts dus au sanglier sont concentrés spatialement sur des zones couvrant le Nord-Est, le Centre, le pourtour méditerranéen, et le Sud-Ouest de la France. Ces dégâts touchent principalement les cultures de maïs, de blé, les prairies et les vignes. Le montant total des indemnités annuelles est de l'ordre de 45 millions d'euros, 10 % des communes totalisant 75 % de cette indemnisation[2]. Pour réduire ces dégâts, les solutions proposées aujourd'hui reposent essentiellement sur la réduction des effectifs de sangliers, et le cas échéant sur la mise en œuvre de mesures de prévention locales, comme par exemple l'installation de clôtures électriques et l'usage de répulsifs ou d'effarouchement[3]. L'agrainage est encore préconisé localement à titre dissuasif sous des conditions d'applications particulièrement strictes, mais l'efficacité de cette mesure reste controversée dans la mesure où le nourrissage est, quant à lui, interdit[4]. Toutefois, la mise en application de la réduction des effectifs, mesure la plus efficace, se heurte parfois à des réticences locales des acteurs du monde cynégétique pour prélever certaines catégories d'âge, de poids ou de sexe[5].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.A) [2] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.A) [3] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.A) [4] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.A) [5] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.A)

11. Dans un contexte de changement climatique et de risques sanitaires, le renouvellement des peuplements forestiers est parfois insuffisant au regard des objectifs sylvicoles[1], et l'abondance des ongulés en forêts peut contribuer à accentuer ces problèmes. L'enjeu de la sylviculture est la gestion durable des forêts dont les objectifs sylvicoles sont définis par différents critères tels que la diversité des essences, la densité de semis, la densité de tiges viables à la récolte et la qualité des bois produits par exemple. Dans le cadre du Code de l'environnement, l'État prescrit aux gestionnaires cynégétiques et sylvicoles d'assurer un compromis, qualifié « d'équilibre sylvo-cynégétique », entre la rentabilité économique des forêts (issue de la production de bois et des baux de chasse) et le maintien d'une faune diversifiée. Pour mettre en place des solutions de gestion efficaces, l'une des clés nécessaires est d'évaluer la pression des ongulés sur la végétation et son impact sur la régénération forestière[2]. Les indicateurs existants restent encore en grande partie à valider par des études à long terme dans la diversité des contextes rencontrés en France (types de peuplements forestiers, diversité des modes de gestion, espèces d'ongulés sauvages[3]). Leur validation et leur mise en œuvre se heurtent cependant aux difficultés liées à la complexité de la relation entre le renouvellement des peuplements, la pression d'abroutissement/frottis/écorçage et l'abondance des ongulés. De ce fait, le diagnostic sur l'état de cet « équilibre sylvo-cynégétique » est le plus souvent défini localement par un dialogue entre les acteurs cynégétiques et sylvicoles et ne repose que partiellement sur des indicateurs de pression ou de dégâts[4]. Pour mettre en place une gestion adaptative et concertée, il faut progresser vers la mise en commun de données partagées et accessibles, obtenues à partir d'indicateurs de pression et de dégâts validés ou en cours de validation, et vers un dialogue consolidé entre tous les acteurs (sylvicoles, cynégétiques, associations naturalistes, gestionnaires d'espaces protégés, grand public) pour la définition d'objectifs de gestion partagés[5]. Il est également indispensable de pallier le manque d'acteurs formés et de moyens humains et financiers.	[1] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.B) [2] Bien établi et accepté (chapitre 9.1.B) [3] Bien établi et accepté (chap. 9.1.B) [4] Bien établi et accepté (chap. 9.1.B) [5] Bien établi et accepté (chap. 11)
12. Les ongulés sauvages, principalement les chevreuils et sangliers, sont à l'origine de collisions routières et ferroviaires qui ont des impacts sur la société notamment en termes de vies humaines, de personnes accidentées, de coûts économiques et de questions sociétales sur les souffrances et la mortalité animale[1]. Outre le trafic, le risque de collisions dépend d'une multitude de facteurs, dont entre autres la densité des populations, la fragmentation du paysage, le taux d'urbanisation, et le cycle de vie et le comportement des espèces concernées. Les mesures d'atténuation des collisions les plus souvent mises en place à ce jour sont les clôtures et les passages supérieurs et inférieurs. Peu d'études démontrent l'efficacité des autres divers dispositifs anti-collisions. Par ailleurs, les dispositifs basés sur des clôtures accentuent la fragmentation du paysage causée par les infrastructures, et par conséquent, modifient le fonctionnement spatial des populations[2]. L'analyse coût/bénéfice des dispositifs anti-collisions et l'évaluation de leurs conséquences sur le fonctionnement spatial des populations restent à mener.	[1] Bien établi et accepté (chapitre 9.2) [2] Bien établi et accepté (chapitre 9.2)

13. Les enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages en France métropolitaine sont variés et sont étroitement liés aux activités humaines. En France, la présence de fortes densités de population humaine et de fortes concentrations d'animaux domestiques, l'augmentation des populations d'ongulés, la fragmentation des espaces naturels et les changements de pratiques d'élevage (exemple le développement de l'élevage en plein air) participent à l'augmentation des risques de transmission de maladies entre le bétail, les ongulés sauvages et les humains (c'est-à-dire zoonose[1]). Les enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages concernent essentiellement la transmission de pathogènes entre les ongulés sauvages et les animaux domestiques (la maladie d'Aujeszky, la brucellose), la contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier (l'hépatite E), et le rôle épidémiologique des ongulés au sein des systèmes multi-hôtes (la maladie de Lyme). En outre, il existe un risque d'émergence de nouvelles maladies dans les populations d'ongulés sauvages françaises (la peste porcine africaine, la fièvre de Crimée-Congo) avec potentiellement un impact démographique dû aux agents pathogènes dans les populations sauvages (la pestivirose)[2]. Les impacts sur la santé humaine et animale, ainsi que les impacts économiques qui en découlent, nécessitent une surveillance sanitaire des ongulés sauvages, d'une part pour la prévention de la transmission de maladies vers les espèces domestiques (la tuberculose) et vers les humains, et d'autre part pour la préservation des populations sauvages[3].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 9.3) [2] Bien établi et accepté (chapitre 9.3) [3] Bien établi et accepté (chapitre 9.3)
14. L'amélioration des connaissances, l'émergence de nouvelles questions de recherche, et les enjeux de gestion, nécessitent la mise à disposition de données validées et harmonisées à l'échelle nationale, ainsi que le renforcement d'études et de dispositifs de suivi diversifiés sur le long terme[1]. Il existe un besoin urgent de rendre accessibles les bases de données existantes à l'échelle la plus fine possible, afin de pouvoir les valoriser dans les travaux. Ensuite, la création et l'enrichissement de bases de données ainsi que leur centralisation à l'échelle nationale sont des besoins récurrents pour caractériser les différents services et contraintes identifiés dans ce rapport. De nouvelles connaissances sont à acquérir sur le rôle des ongulés dans les socio-écosystèmes, notamment en fonction des abondances et de la dynamique des populations, de la diversité des espèces, et des divers enjeux posés par leurs interactions avec les activités humaines. Cela nécessite de renforcer les études scientifiques d'ampleur et sur le long-terme, tenant compte à la fois de la diversité des contextes locaux, des changements globaux, et de la situation actuelle des populations et des communautés parfois diversifiées d'ongulés sauvages[2]. L'évaluation des services de régulation et culturels liés aux ongulés sauvages ainsi que leur cartographie à l'échelle nationale requièrent un effort de recherche et de modélisation conséquent, mais indispensable pour l'évaluation de bouquets de services et les prises de décision[3]. Il émerge enfin le besoin de recherches pluridisciplinaires, ainsi que d'interactions renforcées entre les acteurs pour les questions de gestion[4].	[1] Bien établi et accepté (chapitre 11) [2] Bien établi et accepté (chapitre 11) [3] Bien établi et accepté (chapitre 11) [4] Bien établi et accepté (chapitre 11)

Introduction

1. Contexte et nature de la demande

Les interrelations entre l'environnement, les populations sauvages et la société étant au cœur des enjeux considérés par l'Efese, les défis posés par la gestion des ongulés sauvages prennent toute leur importance dans ce programme. En France, la plupart des aires de distribution des ongulés sauvages se situent bien au-delà des aires protégées du fait d'un développement spatial et numérique considérable de sept espèces sauvages et autochtones (cerf, chevreuil, chamois, isard, bouquetin, sanglier, mouflon) depuis près d'un demi-siècle. De par leur activité d'herbivorie, leur rôle dans les flux de graines et de nutriments, le piétinement au sol, entre autres, toutes les espèces d'ongulés sauvages contribuent à la fonctionnalité des écosystèmes. Cette influence directe ou indirecte sur la dynamique des écosystèmes qu'ils occupent est dépendante de leur abondance. Cependant, au vu de la forte activité humaine sur le territoire français, cela entraîne aussi une grande diversité d'interactions potentielles entre les ongulés sauvages et les humains, qui peuvent être de nature négative ou positive. Trois espèces (cerf, chevreuil, sanglier) sont souvent citées pour les dégâts qu'elles engendrent dans les forêts ou les cultures, ainsi que pour les collisions routières et ferroviaires, alors que des espèces comme le chamois ou le bouquetin suscitent souvent l'émerveillement pour les pratiquants d'activités récréatives en montagne (*Gruas 2021*).

Dans le cadre de l'évaluation Efese réalisée en 2018 sur les services écosystémiques rendus par la forêt française (*Dorioz et al. 2018*), une partie du message-clé n° 5 portant sur l'impact potentiel des grands ongulés sur le renouvellement de certaines forêts a fait l'objet d'importantes discussions qui n'ont pas permis d'aboutir à un consensus. Une étude spécifique sur les services et contraintes liés aux ongulés sauvages a donc été jugée nécessaire, afin de mieux cerner l'ensemble des connaissances existantes, ainsi que leurs lacunes, permettant de mieux comprendre de quelle manière le rôle des ongulés sauvages dans la fonctionnalité des écosystèmes pouvait influer sur ces services tout en pointant les problématiques liées à certaines espèces. Ce travail a pour vocation de constituer une base de connaissances pour informer sur l'importance de maintenir ou de restaurer les fonctions écologiques auxquelles contribuent les ongulés sauvages afin de permettre une gestion des milieux naturels respectueuse de ces fonctions, et qui permettent, par là même, d'y pratiquer durablement les activités humaines que ces milieux supportent (comme le tourisme, la chasse, l'utilisation de ressources naturelles).

2. Méthode de conduite de l'étude

L'étude a été conduite par Marjorie Bison et Anne Loison du Laboratoire d'écologie alpine (LECA, Chambéry). Ce travail a été réalisé d'avril 2020 à octobre 2021.

Organisation générale

L'organisation du travail peut être divisée en trois parties :

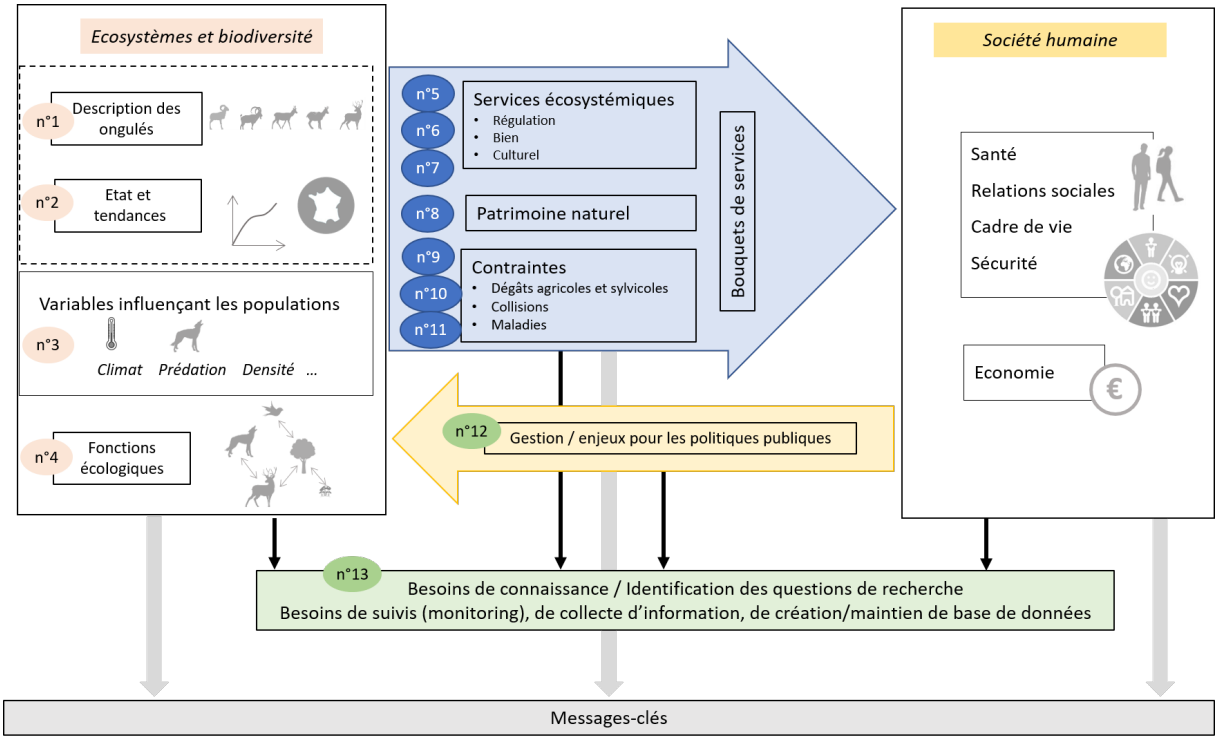
- organisation de comités de pilotage : huit comités de pilotage constitués d'experts académiques et institutionnels ont été réunis pour orienter le travail tout au long de l'étude. Ceux-ci ont aussi participé à la relecture et à la correction du rapport et des messages-clés ;
- création et réunion de groupes de travail (***tableau 1 de l'annexe 0***) : pour chacune des thématiques identifiées lors du premier comité de pilotage, de nouveaux experts ont été identifiés, puis contactés pour (1) faire un état des lieux des connaissances sur le sujet, (2) nous informer des bases de données disponibles, (3) identifier les besoins de connaissances et questions de recherche à développer dans le futur. Chaque expert a participé à la relecture des parties correspondant à son groupe de travail ;
- rédaction du rapport : la majorité du rapport a été rédigée par Marjorie Bison et Anne Loison. Deux thématiques ont cependant fait l'objet d'un traitement différent et ont été rédigées par des étudiants dont le sujet faisait partie intégrante de leur thèse. La partie sur les

transmissions de maladies a été rédigée par une étudiante vétérinaire (VetAgro Sup), Camille Fligny. Emmanuel Faure, doctorant au Laboratoire d'écologie alpine (CNRS), s'est quant à lui chargé de rédiger la partie concernant le « rewilding ». Marc Michelot (ARTHEN) a rédigé spécifiquement les paragraphes sur le « rewilding » en Europe et en France. Enfin, Raphaël Devred, doctorant en histoire environnementale (UVSQ/Paris-Saclay - CHCSC - Fondation des sciences du patrimoine), a contribué à la rédaction de paragraphes sur le patrimoine naturel et sur l'historique de la gestion des ongulés (***chapitre 8 et annexe 8***).

Structure du rapport

Comme établi dans la convention entre le MTECT et le LECA, le rapport fait état d'un travail de synthèse des connaissances et des bases de données relatives aux services écosystémiques et aux contraintes associés aux ongulés sauvages en France. La structure du rapport est celle adoptée par les autres rapports de l'Efese, et suit les préconisations du cadre conceptuel de l'Efese. Il comprend 13 chapitres et 19 annexes (***figure 1***). L'introduction du rapport décrit le contexte de l'étude et le cadre pour l'analyse (la définition des termes, le schéma synthétique sur les services et les contraintes liés aux ongulés sauvages). La ***première partie*** comprend les ***quatre premiers chapitres*** qui présentent les ongulés sauvages. Le ***premier chapitre*** décrit les ongulés sauvages, leur taxonomie, leur régime alimentaire, les habitats qu'ils occupent, et leur structure sociale. Le ***deuxième chapitre*** aborde l'état et les tendances d'évolution des populations en rappelant la situation des ongulés au niveau mondial, en abordant le contexte méthodologique de suivi des populations et en décrivant les données issues des tableaux de chasse et la répartition spatiale des ongulés. ***Le troisième chapitre*** traite des variables influençant les populations d'ongulés (la structure en âge et en sexe, la densité-dépendance, la prédation, le climat, etc). ***Le quatrième chapitre*** décrit les diverses fonctions écologiques des ongulés dans les écosystèmes, et leurs effets sur la végétation, les cycles des nutriments et les autres espèces animales. ***La partie 2*** comprend l'évaluation des services écosystémiques (les services de régulation, les biens, les services culturels) et du patrimoine naturel. ***La partie 3*** décrit les contraintes (les dégâts agricoles et sylvicoles, les collisions, les maladies). Pour chacun de ces chapitres, nous présentons les données et les connaissances disponibles en France et/ou en Europe. Le rapport se termine sur les enjeux et les besoins de connaissances sur les services écosystémiques et les contraintes liés aux ongulés sauvages. Pour le ***chapitre 12*** sur les enjeux, nous décrivons d'abord les enjeux principaux liés aux ongulés sauvages, puis nous présentons en détail la question des effets des loups sur les services et les contraintes fournis par les ongulés, la thématique du « rewilding » comme initiative de conservation et de restauration (ce sujet fait partie de la commande du ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT), et enfin les questions de cohabitation entre ongulés domestiques et sauvages. ***Le dernier chapitre*** aborde les besoins de connaissances et d'études, l'identification des questions de recherche et les problématiques d'accès aux données pour chacun des services et les contraintes abordés dans le rapport.

Figure 1 : schéma d'articulation des différents chapitres du rapport (cercles)



Source : *auteurs*

- **Identification et collecte de la littérature**

Pour chacun des thèmes du rapport, nous avons réalisé des recherches bibliographiques sur google scholar et Web of Science. Des références nous ont aussi été fournies par les différents groupes de travail. Chaque chapitre a été relu par le groupe de travail ciblé et les connaissances et les informations données dans ce rapport ont donc été validées par les experts impliqués.

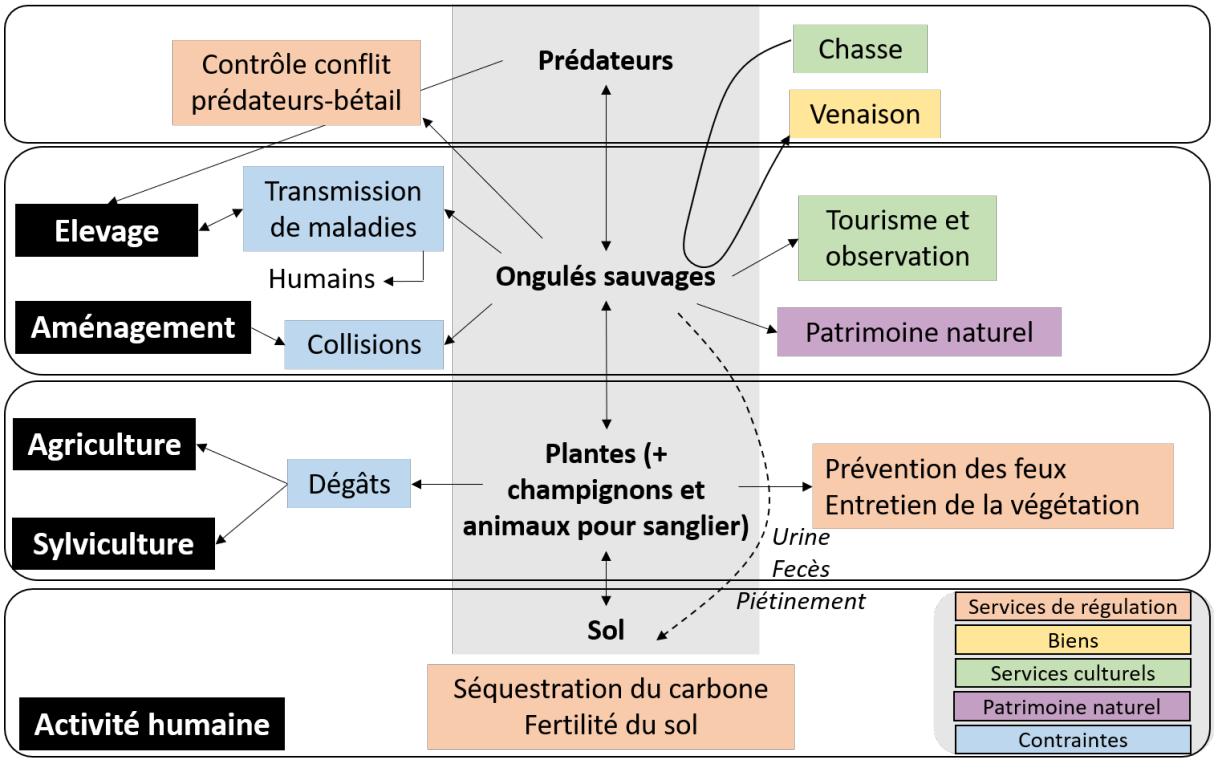
- **Problèmes rencontrés**

Lors de ce travail, nous avons été confrontés à la difficulté de récupérer certaines bases de données, empêchant un état des lieux complet des services écosystémiques et contraintes liés aux ongulés sauvages. En effet, malgré plusieurs demandes de la part du LECA et du MTECT, nous n'avons pas pu avoir accès aux informations précises (ad minima départementales) relatives aux dégâts agricoles ou aux permis de chasse délivrés, détenues par la Fédération nationale des chasseurs (FNC). Au-delà de l'impossibilité d'accéder à ces bases de données, nous n'avons pas reçu de réponse de la FNC à nos demandes d'informations de contexte et de connaissances qui auraient été très utiles pour cette étude.

3. Schéma synthétique

Nous présentons sous le schéma synthétique ci-après (*figure 2*) les services écosystémiques et les contraintes associés aux ongulés sauvages abordés dans ce rapport, ainsi que les activités humaines impliquées dans ces services/contraintes.

Figure 2 : visualisation des liens entre les différents services écosystémiques et contraintes liés aux ongulés sauvages



Source : *auteurs*

Partie 1. Situation des ongulés sauvages

Chapitre 1 – Définition du périmètre de l'étude

Résumé

– Ce rapport se focalise sur les ongulés sauvages qui se distinguent des animaux domestiques au vu de leur absence de la liste des animaux domestiques mise à jour dans l'arrêté du 11 août 2006.

– La France métropolitaine compte dix espèces d'ongulés sauvages appartenant aux familles des bovidés, cervidés et suidés : cerf élaphe, cerf sika (espèce allochtone), chevreuil, daim (espèce allochtone), chamois, isard, mouflon méditerranéen, bouquetin des Alpes, bouquetin ibérique et sanglier. Ces espèces sont réparties sur un gradient de masse corporelle allant du chevreuil (20-30 kg) au cerf (100-200 kg). Les différentes morphologies et physiologies retrouvées chez ces espèces leur permettent de présenter une diversité de régime alimentaire (paisseur, cueilleur, intermédiaire), d'habitats occupés (milieux ouverts, milieux boisés, zones de montagne) et de structures sociales (solitaires à grégaires) qui contribue à leur coexistence.

– Toutes les espèces sauvages sont chassables sauf le bouquetin qui est une espèce protégée.

Dans ce rapport nous nous focaliserons sur les ongulés de France métropolitaine. Les enjeux liés aux ongulés des départements ou régions français d'outre-mer et des collectivités d'outre-mer (DROM-COM) ne seront pas abordés ici.

Pour des informations complémentaires sur les ongulés, nous vous conseillons de vous référer à l'Atlas des ongulés et lagomorphes (*Savouré-Soubelet et al. 2021*) qui en fait une synthèse complète.

Des détails sur chacune des espèces incluses dans le rapport sont donnés sous la forme de fiches synthétiques en annexe 1. Des fiches complètes et détaillées par espèce sont disponibles sur le site de l'Office francais de la biodiversité (OFB[1]) et dans l'Atlas des ongulés et des lagomorphes (*Savouré-Soubelet et al. 2021*).

1. Ongulés sauvages, mais quel sauvage ?

Avant de présenter de manière plus technique les ongulés abordés dans ce rapport, nous souhaitons ici évoquer la notion du sauvage souvent opposé au domestique. Il existe tout un pan de recherche sur ces notions (voir par exemple *Larrère 1994, Mauz 2002, Descola 2004, Micoud 2010, Bobbé 2000, 2010*) et nous souhaitons préciser que leur opposition n'est pas aussi binaire que nous pourrions le penser. La loi donne une définition des animaux domestiques, comme des individus « appartenant à des populations animales sélectionnées ou dont les deux parents appartiennent à des populations animales sélectionnées », et en donne la liste par taxon (arrêté du 11 août 2006). Les animaux domestiques sont ainsi dépendants de l'humain et de son influence, et leurs conditions de vie sont imposées par les humains. Au contraire, les animaux sauvages ne sont définis dans le droit français que par la négative, soit comme des animaux non mentionnés dans la liste des animaux domestiques. Les individus d'une espèce sauvage pourraient donc être définis comme existant par eux-mêmes et pour eux-mêmes indépendamment de la volonté humaine, donc qui n'appartiennent à personne (*res nullius*), ou encore dont la dynamique est spontanée. À défaut d'être complètement indépendantes, les deux notions sont toutefois reliées par un continuum de cas avec des frontières poreuses[2].

1. www.ofb.gouv.fr/mieux-connaitre-les-especes-en-france.

2. Par exemple, le « betizu », un bovin féral du Pays Basque au statut non défini (ni domestique, ni sauvage) ; ou encore le mouflon méditerranéen qui est issu d'hybridations entre *Ovis* sauvages et domestiques (*annexe 1*).

Dans ce rapport se focalisant sur les ongulés sauvages actuels en France, nous évoquerons les cerfs, chevreuils, chamois, isards, mouflons, daims, bouquetins, sangliers ; ces espèces ne font pas partie de la liste des animaux domestiques mise à jour dans l'arrêté du 11 août 2006, et sont donc à considérer comme sauvage du point de vue du législateur. Les bisons d'Europe et élans d'Europe qui sont des espèces sauvages disparues de la métropole ne seront cités que ponctuellement dans ce rapport. Nous considérerons également le tarpan/konik polski et l'auroch dans la thématique du rewilding qui sont issus de croisement de spécimens d'espèces domestiques (respectivement *Equus caballus et Bos taurus*).

2. Taxonomie

En France métropolitaine, le taxon des ongulés sauvages regroupe des cétartiodactyles terrestres, représentés au sein de deux lignées : les suinés et les ruminants (bovidés et cervidés) (*tableau 1*). L'ordre des périssodactyles est quant à lui composé d'espèces disparues de la métropole sous leur forme sauvage (*tableau 1*). La taxonomie des ongulés est présentée en détail en *annexe 2*.

Tableau 1 : classification des ongulés sauvages en France selon leur ordre, sous-ordre et famille

Ordre	Cétartiodactyles			Périssodactyles
Sous-ordre	Ruminants		Suinés	Hippomorphes
Famille	Cervidés	Bovidés	Suidés	Equidés
Espèce	**Cerf élaphe** *(Cervus elaphus)* Cerf sika *(Cervus nippon)* **Chevreuil** *(Capreolus capreolus)* Daim *(Dama dama)*	Bison d'Europe (***Bos bonasus***) **Chamois** (*Rupicapra rupicapra*) **Isard** (*Rupicapra pyrenaica*) **Mouflon méditerranéen** (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*) Mouflon de Corse (*Ovis gmelini musimon* var. *corsicana*) Mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*)* **Bouquetin des Alpes** *(Capra ibex)* **Bouquetin ibérique** *(Capra pyrenaica)* "Aurochs" *(Bos primigenius)*	**Sanglier** (*Sus scrofa*)	Tarpan/Konik polski (***Equus caballus***)

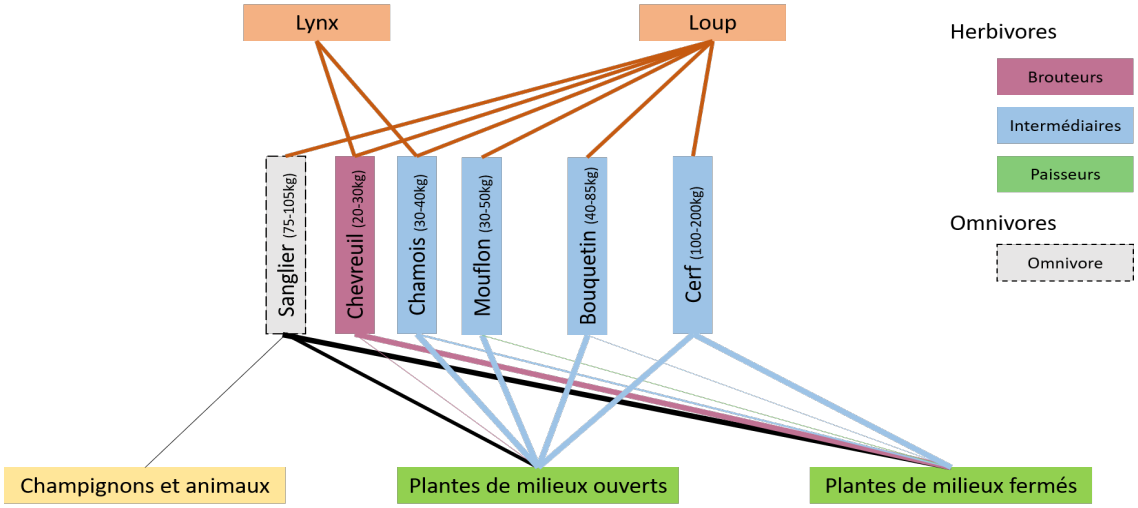
*Note : *Du fait des faibles effectifs en France, cette espèce allochtone ne sera pas abordée dans la suite du rapport. Les espèces principalement traitées dans le rapport sont indiquées en gras. Les autres sont ponctuellement évoquées.*
***Source** : auteurs*

3. Régime alimentaire des ongulés sauvages

Qu'ils soient spécialistes ou généralistes, les ongulés doivent associer différentes espèces végétales (et animales dans le cas du sanglier) de valeur nutritive variable leur permettant de combler leurs besoins nutritionnels. Le régime alimentaire des ongulés *(figure 3 , annexe 4*) dépend de leurs traits morpho-physiologiques (la masse corporelle, le système digestif, les glandes salivaires, *annexes 3 et 4*), et de la disponibilité en ressources ainsi que leur qualité. La diversité des traits des ongulés favorise ainsi une diversité de régimes alimentaires contribuant à leur coexistence dans un milieu donné. Cependant, avec l'augmentation numérique des ongulés en Europe, la question de la compétition pour les ressources alimentaires se pose, entre espèces sauvages, et entre espèces sauvages et domestiques. Il ne faudrait toutefois pas écarter d'emblée la possibilité de relations

de facilitation entre espèces, surtout lorsque cohabitent des espèces sauvages ou domestiques, de tailles et de régimes alimentaires différents (herbivorie, omnivorie – *figure 3*).

Figure 3 : réseau trophique centré sur les ongulés sauvages en France



Note : les trois épaisseurs de traits reliant les herbivores aux plantes correspondent à « consommation occasionnelle » (trait fin), « consommation commune » (trait moyen) et « consommation principale » (trait epais) (classification faite par les auteurs du rapport à partir de références bibliographiques, annexe 4).

Source : *auteurs*

4. Habitats et domaines vitaux

En France, les ongulés sont présents dans une large gamme d'habitats (*annexe 5*) allant des forêts à des milieux ouverts de plaine en passant par des zones pentues de montagne nécessitant des adaptations morphologiques (*annexe 3*). Certaines espèces occupent à la fois des milieux ouverts ou fermés selon la période de l'année ou selon la population. La taille des domaines vitaux[3] dépend de divers facteurs tels que l'espèce d'ongulé, les caractéristiques individuelles des individus (masse corporelle, sexe, âge, statut social), l'hétérogénéité du paysage, la disponibilité des ressources, etc (*annexe 5*).

5. Structures sociales et reproduction

Les ongulés présents en France présentent une diversité de structures sociales (*annexe 6*) allant d'espèces solitaires (exemple le chevreuil) à grégaires (exemple le bouquetin). Sur ce continuum se trouvent des espèces intermédiaires comme le chamois. Il existe au sein des espèces grégaires une ségrégation sociale et spatiale entre les sexes hors période de reproduction. Les ongulés sont itéropares[4], polygynes[5] et peuvent produire un ou plusieurs jeunes (*annexe 7*). Excepté pour le sanglier, les ongulés présentent un âge de primiparité[6] en moyenne de deux ans, ont un fort taux de reproduction entre 5 et 10 ans, et ont une survie juvénile[7] faible par rapport aux adultes. Ils présentent divers modes de reproduction (*annexe 7*) pour lesquels le rut se déroule selon les espèces de juillet-août à novembre-décembre.

3. Surface au sein de laquelle les animaux effectuent leurs activités de nourrissage, d'accouplement et de soins aux jeunes par les femelles.
4. Ils peuvent se reproduire plusieurs fois au cours de leur vie.
5. Les mâles peuvent s'accoupler avec plusieurs femelles.
6. Âge de première reproduction.
7. De la naissance à un an.

Chapitre 2 – État et tendances d'évolution des populations d'ongulés

Résumé

– 257 espèces d'ongulés sauvages existent dans le monde. Alors que de nombreuses populations d'ongulés déclinent dans l'hémisphère sud, les populations des espèces de l'hémisphère nord, sont, quant à elles, principalement en forte abondance (excepté le bison d'Europe ou l'écotype forestier du caribou).

– Étudier et gérer les populations d'ongulés nécessite de connaître l'état des populations et leur évolution dans le temps. Il est pour cela nécessaire de réaliser des suivis de populations sur le long terme. Alors que pendant longtemps, l'objectif des gestionnaires était d'estimer les effectifs absolus des populations, les scientifiques proposent aujourd'hui de s'intéresser aux variations temporelles de l'abondance relative des populations et de la relation avec leur environnement à partir de méthodes indiciaires (par exemple, les indicateurs de changement écologique (ICE)).

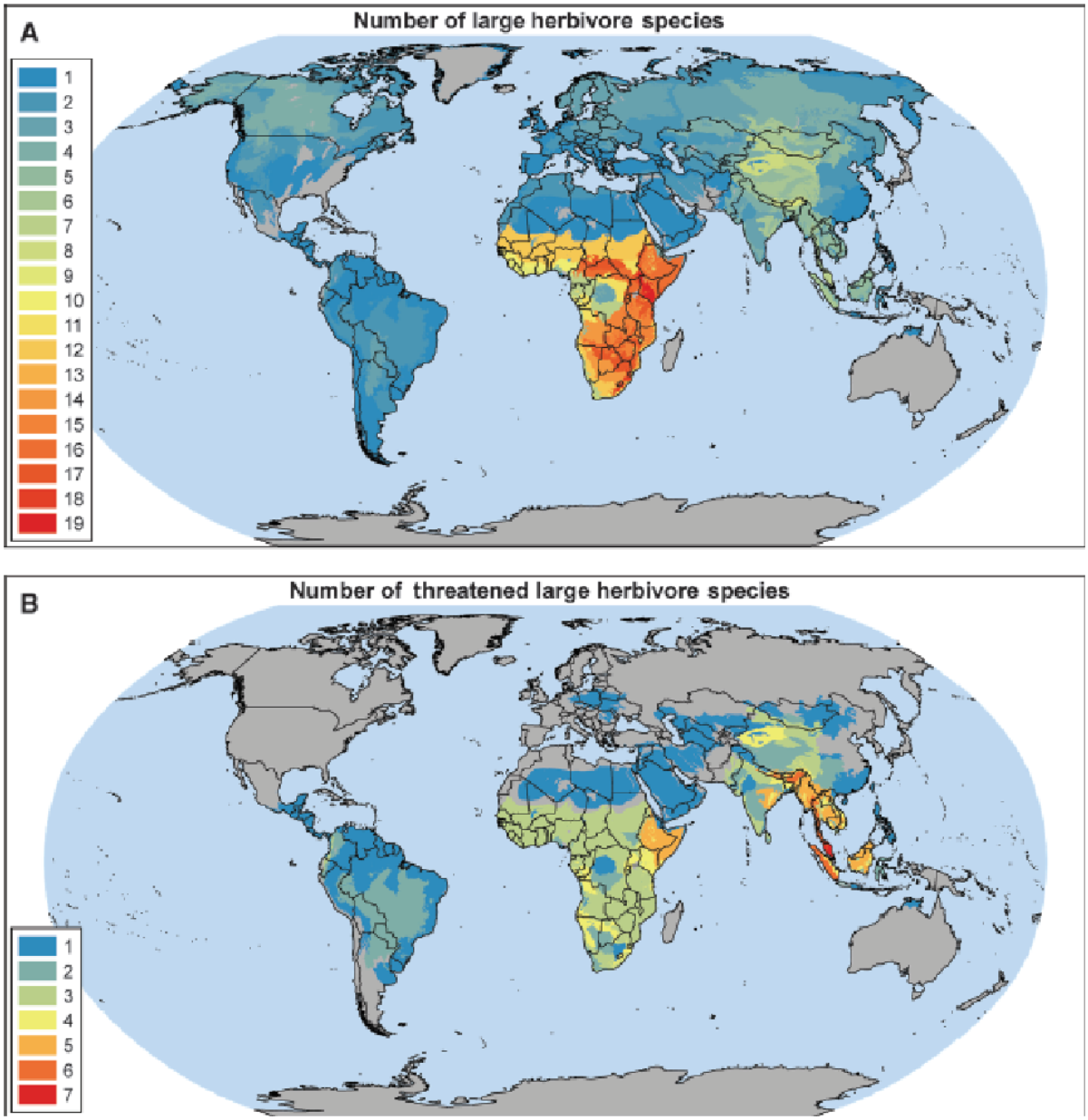
– Sur le long terme et à large échelle (départementale ou nationale), les tableaux de chasse ont permis de documenter l'évolution de l'abondance des populations en forte croissance et leur expansion géographique au XX^{e} siècle. Ils ne renseignent toutefois ni sur les effectifs réels, ni sur leurs fluctuations d'une année à l'autre. Toutes les populations d'ongulés, qui étaient faiblement abondantes au sortir de la seconde guerre mondiale, ont considérablement augmenté sur les plans numériques et géographiques surtout depuis les années 1980. Plusieurs facteurs (les principaux étant l'instauration des plans de chasse, les introductions et renforcement de populations, les changements d'utilisation des terres) expliquent ces augmentations. Plus récemment, des stagnations, voire des diminutions, sont toutefois observées localement chez certaines espèces pour des causes diverses.

– Les ongulés sauvages sont répartis sur tout le territoire métropolitain. Environ 43 % du territoire métropolitain regroupe deux espèces, généralement le sanglier et le chevreuil. C'est dans les régions montagneuses à plus de 600 m d'altitude qu'on retrouve la plus grande diversité d'ongulés, avec des espèces dites de plaine (cerf, chevreuil, sanglier) et de montagne (chamois, isard, bouquetin, mouflon). Du fait des augmentations numériques de populations d'ongulés en France comme en Europe, les situations de cohabitation entre espèces se généralisent, et la question de la compétition pour les ressources alimentaires (ou au contraire, de la facilitation) et pour l'espace se pose.

1. Situation des ongulés au niveau mondial

Il existe environ 257 espèces d'ongulés sauvages dans le monde dont 110 sont menacées (en danger et vulnérables), 32 sont quasi-menacées, et 93 sont de préoccupation mineure (UICN Red List). Alors qu'on observe, dans l'hémisphère sud, qui abrite la plus forte diversité d'ongulés (*figure 4*), un déclin des populations d'herbivores (*Hopcraft et al. 2010*), les populations des espèces de l'hémisphère nord, sont, quant à elles, principalement en forte abondance (*Côté et al. 2004*), à l'exception de certaines d'entre elles, comme en Europe, le bison d'Europe, ou en Amérique du Nord, l'écotype forestier du caribou.

Figure 4 : richesse spécifique des grands herbivores par écorégion et nombre d'espèces de grands herbivores menacées par écorégion

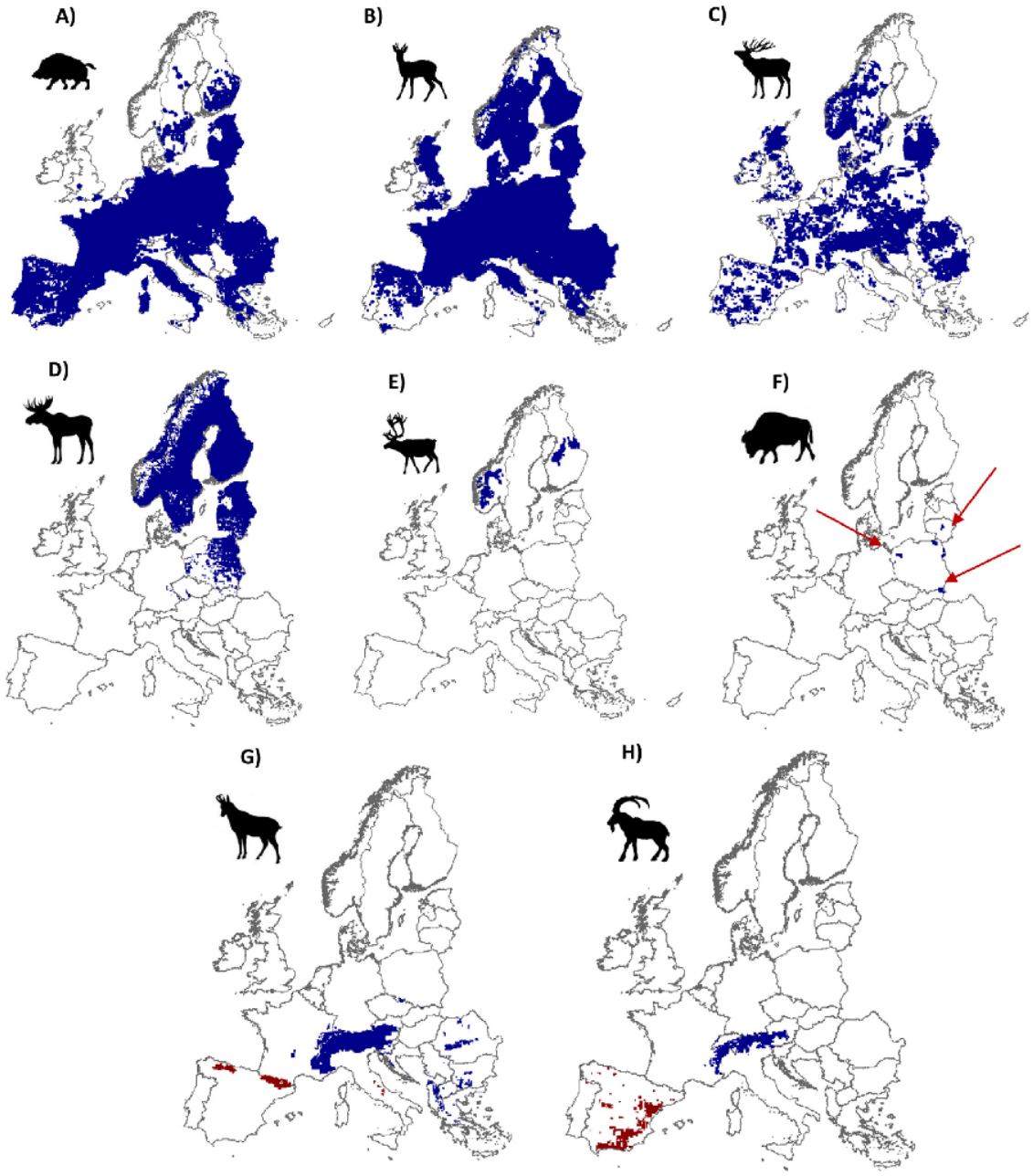


Note : A) Richesse spécifique des grands herbivores par ecoregion, B) Nombre d'espèces de grands herbivores menacées par écorégion. Issu de Ripple et al. 2015. Les grands herbivores sont définis dans l'articles de Ripple et al. 2015 comme ayant une masse corporelle supérieure à 100 kg. Cette liste comprend donc 74 espèces dont 70 ongulés.
Source : *Ripple et al. 2015*

Cependant, la forte abondance observée aujourd'hui pour certaines populations n'a pas toujours été la norme. En effet, comme pour la plupart des grands mammifères, l'impact cumulé des activités humaines a mené diverses espèces à des déclins sévères voire des extinctions régionales à la fin du XIX^{e} et du début du XX^{e} siècle. Cette tendance s'est notamment poursuivie pour de nombreux ongulés dans le monde (*Ripple et al. 2015*). Pourtant, quoique la situation soit paradoxale au vu de l'augmentation du nombre d'espèces menacées à l'échelle du globe, le statut de la plupart des ongulés sauvages en Europe s'est considérablement amélioré durant le XX^{e} siècle (*Linnell et Zachos 2010*). La combinaison de la reforestation, la déprise agricole, la migration des populations humaines hors des zones rurales, les changements législatifs concernant la chasse, le développement d'institutions de gestion de la faune sauvage et de

zones protégées, des renforcements de populations, et des réintroductions ont mené à une situation où des ongulés sont maintenant présents à travers tout le continent européen (*figure 5*).

Figure 5 : carte de distribution des ongulés sauvages en Europe en 2020



Note : A) sanglier, B) chevreuil, C) cerf, D) elan, E) renne, F) bison d'europe, G) chamois (bleu) et isard (rouge), H) bouquetin des alpes (bleu) et bouquetin iberique ; actualisation de la carte en 2021 : cerf présent en corse, bouquetin ibérique dans les pyrénées, bison en roumanie, élan en république tchèque.
Source : *Linell et al. 2020*

Dans la suite de ce chapitre, nous aborderons l'état et la tendance des populations d'ongulés sauvages présents en France ainsi que les méthodes de suivi mises en place sur le territoire national. Dans un premier temps, nous présenterons le contexte méthodologique du suivi des populations à des échelles locales (unités de population/gestion), puis nous présenterons les données de tableaux de chasse utilisées dans ce rapport pour documenter les tendances d'évolution à long terme de l'abondance des populations d'ongulés à plus large échelle (départementale et nationale), et enfin l'évolution de la répartition spatiale des ongulés sauvages en France.

2. Contexte méthodologique du suivi des populations en France

Il nous apparaît fondamental d'introduire le contexte méthodologique du suivi des populations d'ongulés sauvages. En effet, pour mieux appréhender les conflits humains-ongulés (*chapitre 9*) et pour évaluer les services écosystémiques liés aux ongulés, il est essentiel d'avoir des outils robustes pour suivre spatialement et temporellement les fluctuations de populations. De plus, le suivi des populations d'ongulés constitue un pan de recherche à part entière. La nature et la fiabilité des données ont évolué et continuent d'évoluer avec l'amélioration des méthodes. Enfin, le suivi des populations implique un investissement temporel et financier non négligeable pour les gestionnaires, qui devrait être pris en compte à part entière dans une évaluation économique des services liés aux ongulés.

Connaître l'effectif des populations animales est souvent considéré comme un prérequis essentiel pour les gestionnaires (*Williams et al. 2002*), dont l'objectif en France est de concilier la présence des populations d'ongulés, les activités sylvicoles et agricoles et les autres activités humaines (Article L425-4 du code de l'environnement, modifié en octobre 2014). Cependant, estimer l'abondance absolue d'une population n'est pas chose aisée dans les populations d'animaux sauvages, quelles que soient les espèces considérées. De nombreuses méthodes ont été utilisées et testées (notamment dans des sites d'études à long terme contenant des animaux marqués – *chapitre 7.3*) pour obtenir des estimations non biaisées et aussi précises que possibles. Cependant, l'estimation de l'effectif, qu'il soit absolu ou relatif, d'une population seule ne renseigne pas sur l'état d'équilibre entre la population et son environnement, et s'avère donc insuffisante pour gérer efficacement les populations d'ongulés. Cette constatation a conduit au développement de méthodes plus holistiques reposant sur la mise en place d'indicateurs de l'état du système population-environnement. Nous détaillons ci-dessous les différentes approches pour estimer les abondances absolues et relatives des populations.

A) Estimations des abondances absolues

Pendant longtemps, des comptages dits exhaustifs, nommés aussi recensements ou dénombrements, ont été (et sont parfois encore) réalisés pour tenter d'estimer les effectifs absolus des populations. Ces recensements sont généralement réalisés sur une unité de gestion ou un massif divisé en secteurs parcourus par une équipe d'un ou deux observateurs qui se déplacent sur des itinéraires cartographiés. Les très importants moyens financiers et logistiques nécessaires contraignent les gestionnaires à ne réaliser qu'un seul comptage par an, voire tous les deux, trois, quatre ans…, pour un massif ou une unité de gestion donnée. Cependant, la pertinence de ces méthodes supposées exhaustives est remise en cause depuis maintenant plusieurs années (*revues dans Morellet et al. 2007, Besnard 2013*). L'absence de répétition des comptages sur une même année empêche en effet d'utiliser des outils statistiques pour évaluer l'influence de l'erreur de mesure du nombre d'animaux comptés sur les tendances décrites. De plus, une hypothèse sous-jacente à ces comptages est que la probabilité de détection est égale à 1. Or, observer la totalité des animaux à un endroit donné est impossible. À titre d'exemple, des comparaisons entre comptages « traditionnels » se voulant exhaustifs et des résultats obtenus par des méthodes de capture-marquage-recapture ont montré, par exemple, des taux de sous-estimations de l'ordre de 50 % chez le chamois (*Houssin et al. 1994*). De façon emblématique, il avait déjà été trouvé dans les années 1950, après l'abattage de toute une population de chevreuils au Danemark, que les gestionnaires estiment avec leurs comptages traditionnels moins d'un tiers du nombre d'animaux présents (*Strandgaard 1972*). Ces sous-estimations peuvent avoir plusieurs causes (*figure 6*) : (1) la détection imparfaite des animaux (les animaux peuvent être cachés par la végétation, avoir des couleurs qui se confondent avec le paysage, ou être peu actifs au moment du comptage ou peu visibles à cause de mauvaises conditions météorologiques, (2) leur émigration temporaire due à l'occupation variable de l'espace par les animaux, surtout s'ils ont de grands territoires, influence leur présence ou absence sur la zone échantillonnée au moment du comptage, (3) la difficulté d'énumération des individus dans des

grands groupes (le mouvement des individus perturbe l'observateur et les individus peuvent se cacher les uns les autres).

Figure 6 : causes des sous-estimations des comptages des animaux

Animal caché par la végétation

Source : *auteurs*

Émigration temporaire de chamois sur un autre versant

Source : *auteurs*

Difficulté d'énumération lorsque le groupe est grand

Source : *auteurs*

Tous ces facteurs rendent donc impossible le comptage de tous les animaux dans une zone donnée. Il est donc aisé de s'imaginer que d'une fois sur l'autre, le nombre d'animaux comptés ne sera pas le même à cause de facteurs extrinsèques liés à l'écologie comportementale, la biologie de l'espèce (le rythme d'activité, l'utilisation de l'habitat, l'émigration temporaire…) et à l'environnement (les conditions climatiques, le type d'habitat occupé par l'espèce). À cela s'ajoutent des facteurs liés aux observateurs (expérience, voir *Garel et al. 2005*, matériel d'observation, c'est-à-dire œil nu, jumelles ou longue-vue) qui ne présentent pas tous les mêmes aptitudes de détection. La combinaison de tous ces facteurs contribue à modifier la probabilité d'observer le même nombre d'animaux sur un même site entre deux comptages. Autrement dit, avec les comptages-flash, il est impossible de savoir si la variabilité inter-annuelle observée est due à la variance d'échantillonnage (c'est-à-dire la variabilité dans les observations n'est pas due à la variabilité réelle de l'abondance de la population) ou bien au réel changement d'effectif dans la population (variance biologique), ce qui ne permet donc pas d'extraire des informations fiables et transférables en mesures de gestion sur les tendances d'évolution des populations d'ongulés par ces méthodes de dénombrement (*Vallecillo et al. 2021*).

Un grand nombre de méthodes de suivi prenant en compte le fait que la probabilité de détection des animaux est inférieure à 1 (c'est-à-dire que tous les animaux ne sont pas détectés lors d'un comptage bien qu'ils soient présents) ont été proposées pour estimer les effectifs des populations : « double-observateur » (*Nichols et al. 2000*), « removal sampling » (ou « méthodes

de prélèvement ») (*Farnsworth et al. 2002*), « Capture-Marquage-Recapture » (CMR) (Otis et al. 1978, Pollock et al. 1990), « distance sampling » (ou « méthode d'échantillonnage par la distance ») (*Buckland et al. 2001*), méthode de « site occupancy » (*MacKenzie et al. 2002*) et plus spécifiquement les modèles « N-mixture » (*Royle 2004*).

Cependant, malgré plus d'un siècle de recherche sur la thématique du suivi des effectifs de populations, la plupart des méthodes proposées souffrent encore d'une faible précision (forte variabilité autour de la valeur réelle) et d'une faible justesse (sous-estimation par rapport à la valeur réelle, voire sur-estimation) particulièrement lorsqu'il s'agit de recenser les ongulés (*Gonzalez-Voyer et al. 2001, Collier et al. 2007, Douhard et al. 2013*). Bien que des méthodes telles que celles reposant sur des captures-marquages-recaptures (CMR) présentées ci-dessus permettent d'obtenir des estimations *a priori* justes et assorties d'un intervalle de confiance d'effectifs in natura (*Buckland et al. 2000*), elles sont cependant complexes et très coûteuses à mettre en place, notamment parce qu'elles nécessitent le marquage d'animaux au préalable et sur le long terme, une opération souvent lourde à mettre en œuvre sur le terrain. De plus, il est parfois difficile de respecter les hypothèses sous-jacentes à leur application, qui, si elles sont violées, peuvent biaiser les estimations obtenues, ou demandent de faire appel à des outils statistiques plus complexes. L'utilisation de méthodes de capture-marquage-recapture a donc souvent été réservée aux sites d'études de suivi à long terme dans lesquels des animaux sont capturés et marqués par des professionnels (*chapitre 3 et 7.3*) et qui ont souvent été établis en France avec l'objectif de tester les méthodes de suivi appliquées ailleurs. Mettre en place des suivis comme présentés ci-dessus aux larges échelles opérationnelles de gestion n'est pas réalisable et obtenir ainsi des estimations fiables d'effectifs absolus à l'échelle de la France est pratiquement impossible.

La méthode de « distance sampling », qui repose sur l'hypothèse que la probabilité de détection décroît avec la distance (*Buckland 1993, Buckland et al. 2004*), permet-elle aussi d'estimer des effectifs absolus ainsi qu'un intervalle de confiance autour de la valeur. La violation d'une ou plusieurs hypothèses peut toutefois mener à des biais sur l'estimation des abondances. L'implémentation de la méthode du « distance sampling » n'est pas envisageable dans tous les types de milieux, ce qui complexifie sa mise en œuvre à large échelle. Notamment, dans les paysages complexes ou présentant du relief, l'échantillonnage des circuits n'est pas aléatoire, et il est probable que les animaux ne soient pas distribués de manière uniforme autour du circuit ou du point, ce qui peut entraîner des biais conséquents (*Marques et al. 2010*). Parallèlement, cette méthode est aussi difficilement applicable en forêt ou la visibilité est réduite.

B) Estimations des abondances relatives par des approches indiciaires

Face à toutes les difficultés précédemment identifiées lorsque l'on cherche à estimer l'effectif réel d'une population et la fiabilité limitée des résultats obtenus, des alternatives faisant appel à une démarche de type indiciaire ont été proposées : à défaut d'obtenir une série temporelle d'effectifs estimés, l'objectif est d'obtenir une série temporelle d'indices corrélés à l'effectif total (*Loison et al. 2006, Garel et al. 2010, Corlatti et al. 2016*). Il existe de nombreux indices de cet ordre permettant des estimations directes et indirectes. Les méthodes d'estimations directes concernent par exemple les comptages d'animaux facilement observables rapportés à un temps d'observation à partir d'un point fixe ou rapportés à une distance. Les méthodes d'estimations indirectes s'appuient quant à elles par exemple sur l'observation de traces (d'empreintes, de fèces, de coulées, etc) laissées par les animaux. Ces méthodes sont privilégiées pour les espèces difficilement observables ou sensibles. Répétés au sein d'une même année, ces indices peuvent être agrégés et moyennés et permettre ainsi un suivi des tendances des populations d'une année à l'autre, sous certaines conditions d'application et d'interprétation.

De façon plus générale, une nouvelle démarche de suivi des tendances des populations d'ongulés sauvages a vu le jour à la fin du XX^{e} siècle, reposant sur le suivi non plus d'un indice, mais d'une batterie d'indicateurs de changement écologique (*ICE, Morellet et al. 2007*). Cette démarche

a pour double objectif de résoudre les difficultés inhérentes au suivi de l'abondance d'une population, mais aussi d'aller au-delà de ce seul suivi qui ne fournit d'informations ni sur la relation entre la population et son habitat, ni sur les processus démographiques sous-jacents. En effet, une population peut voir son abondance diminuer parce que sa performance reproductive diminue (compétition pour les ressources avec d'autres herbivores par exemple) ou parce que sa mortalité naturelle augmente (en réponse à la rigueur climatique ou la prédation par exemple). Un même constat de diminution peut donc conduire à des décisions de gestion différentes.

En pratique, les indicateurs de changement écologique (ICE) ne reposent plus sur l'estimation des effectifs en tant que tels, mais se focalisent plutôt sur les tendances temporelles d'indicateurs de la relation entre la population et son environnement. Les ICE sont des paramètres sensibles aux changements relatifs d'effectifs d'une population et des ressources disponibles dans un habitat donné. Ils sont basés sur le principe de la densité-dépendance (*Eberhardt 1985*) : au fur et à mesure que la densité augmente (compétition intra-spécifique), les ressources alimentaires disponibles pour un individu donné diminuent, ce qui entraîne une série de modifications biologiques affectant séquentiellement différents traits d'histoire de vie de la population (la survie juvénile, la reproduction des jeunes femelles, la reproduction adulte et enfin la survie adulte). Les ICE vont nous renseigner sur ces changements de densité et de ressources disponibles grâce à trois familles d'indicateurs : abondance, performance et pression sur la flore (*Morellet et al. 2007*). Ils permettent ainsi d'évaluer l'état de l'équilibre biologique entre la population et son environnement et de mener une gestion plus adéquate des populations d'ongulés dans leur milieu (*Morellet et al. 2007, Maillard et al. 2014, Michallet et al. 2015*). Bien que les ICE soient en général appliqués sur des espèces chassables, ils peuvent aussi être utiles pour les espèces protégées présentant un intérêt patrimonial comme le bouquetin.

- **ICE abondance**

Pour remédier aux limites des comptages supposés exhaustifs évoqués ci-dessus visant à estimer l'abondance absolue d'une population, plusieurs indices d'abondance ont été développés pour estimer l'abondance relative d'une population[8].

Tous ces indices reposent sur le même principe : l'observation répétée d'animaux selon un protocole standardisé réalisé sur une période où la population est supposée démographiquement fermée (pas d'émigration, d'immigration, de naissance ou de mortalité). Le type de protocole utilisé dépend ensuite des milieux et de l'espèce échantillonnée. Tous les protocoles sont détaillés dans des fiches techniques[9].

- **ICE performance**

Les « ICE Performance » reposent sur le fait que, lorsque la densité d'animaux augmente et/ou que la qualité du milieu (conditions environnementales, compétition inter-spécifique, etc) se détériore pour quelque raison que ce soit, la quantité et la qualité des ressources disponibles pour un individu diminuent, entraînant une dégradation de sa condition physique (croissance, réserves de graisse) et de sa performance démographique (reproduction, survie). Plusieurs indicateurs de performance individuelle (biométrie et reproduction) sont actuellement utilisés chez les ongulés[10].

- **ICE pression sur la flore**

Ces ICE sont des indicateurs de pression des ongulés sauvages sur la flore forestière. Ils reposent sur le fait que lorsque la densité d'ongulés augmente, la pression de consommation sur la flore lignifiée augmente (Morellet et al. 2001, Chevrier et al. 2006). À noter que ces indices ne reflètent

8. Ces indices supposent cependant que la probabilité de détection ne varie pas dans le temps.
9. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/documentation/FT-ICE-2015_complet.pdf.
10. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/documentation/FT-ICE-2015_complet.pdf.

pas les dégâts sur les espèces forestières et ne renseignent pas sur la régénération forestière. En effet, la consommation ne signifie pas forcément un dommage pour les espèces ligneuses et semi-ligneuses (Möst et al. 2015). Les indices de consommation et d'abroutissement sont décrits dans des fiches techniques[11].

Les tableaux de bord synthétisant les résultats des différents ICE et la gestion cynégétique réalisée sur un territoire permettent alors de refléter les conséquences des décisions de gestion prises pour atteindre des objectifs fixés. Ce document ressource peut alors servir de base de discussion entre les parties prenantes pour la gestion d'un équilibre agro-sylvo-cynégétique (*chapitre 9*).

- **Territoires ayant mis en place les ICE**

Bien que les ICE demandent un fort investissement de la part des gestionnaires des populations animales et de leurs habitats, quoique modéré comparé aux méthodes précédemment citées comme la CMR, ils sont aujourd'hui appliqués sur un grand nombre de territoires, pour certains depuis de nombreuses années. Le diagnostic de l'état d'équilibre de la population avec son environnement, réalisé grâce aux ICE, est particulièrement utile dans l'optique de formuler des propositions de gestion adaptative (mode de gestion fondé sur l'apprentissage et sur l'adaptation des pratiques à partir des connaissances nouvellement acquises - *encadré 1*) en fonction des objectifs à atteindre sur un territoire. La gestion adaptative des ongulés sauvages n'est pas un mode de gestion actuellement répandu en France (il est actuellement utilisé au sein de l'OGFH[12]), et le besoin de le tester et de le développer est abordé dans le *chapitre 12*.

Encadré 1 - Gestion adaptative

« La gestion adaptative est une approche de la gestion des ressources naturelles qui met l'accent sur l'apprentissage par la gestion lorsque les connaissances sont incomplètes et que, malgré l'incertitude inhérente, les gestionnaires et les décideurs doivent agir.

La gestion adaptative propose une structure explicite, comprenant l'expression détaillée des objectifs, l'identification de scénarios de gestion alternatifs et des hypothèses de causalité, ainsi que des procédures de collecte de données afin d'améliorer les connaissances sur le système, suivies des phases d'évaluation et de réitération.

Le processus est itératif et sert à réduire les incertitudes, à renforcer les connaissances et à améliorer la gestion au fil du temps dans un processus structuré et objectif-orienté » (*Garmestani et Allen 2015*).

En Europe, la gestion et la conservation des systèmes naturels impliquent généralement les scientifiques et les gestionnaires de manière indépendante. En amont, les scientifiques collectent des informations qu'ils analysent pour produire des résultats sur lesquels se basent les gestionnaires pour prendre leurs décisions et élaborer des actions de gestion. Les interactions entre scientifiques et gestionnaires s'arrêtent généralement à ce transfert d'informations, ce qui limite la mise en place d'actions de gestion précises et efficaces. En effet, il est souvent difficile pour les scientifiques de déterminer concrètement jusqu'où peuvent porter leurs recommandations en pratique, et les systèmes naturels étant dynamiques, les gestionnaires font face à de nombreuses incertitudes lors de la mise en place et du suivi des actions de gestion. Une approche « classique » de gestion des systèmes naturels peut donc s'avérer inefficace (Bacon et Guillemain 2018). C'est dans le but d'une approche intégrée où scientifiques et gestionnaires collaborent de manière continue

11. https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-fiches-techniques/suivi-populations-dongules-leurs-habitats-indicateurs-changement-ecologique.
12. Observatoire de la grande faune et de ses habitats, voir page 38.

dans les processus décisionnels qu'intervient le processus de gestion adaptative (Nichols et al. 2007 sur les anatidés en Amérique du Nord, Danell et al. 2010 sur les populations d'élans en Suède). La démarche de gestion adaptative est cyclique et composée de différentes étapes qui se déroulent généralement sur une base annuelle (figure 7). La première phase consiste à identifier la problématique et définir des objectifs de gestion (comme par exemple des objectifs de prélèvement), relatifs aux populations visées, aux impacts sur les activités humaines et au processus de gestion en lui-même. Cette étape de partage des connaissances et de définition des objectifs et des scénarios nécessite un consensus entre les acteurs. L'étape suivante concerne la phase de mise en œuvre du plan d'action (comme les plans de chasse ou l'aménagement de l'habitat) et les suivis qui permettent d'observer les effets de la gestion sur les populations d'intérêt. La dernière phase constitue l'étape d'apprentissage et de retour d'expérience sur les actions de gestion. Elle permet d'évaluer si la gestion a permis d'atteindre les objectifs définis, en s'appuyant pour cela sur le résultat des suivis. Le cas échéant, il est nécessaire d'identifier les difficultés et les manques, de comprendre les échecs, et cela pour chacune des étapes du cycle de la gestion adaptative. Tout ce processus constitue un ensemble de connaissances nouvelles qui pourront être valorisées au cours des prochains cycles de gestion : nouveaux objectifs, évolution des méthodologies, etc. (Pellerin et al. 2016).

Pour plus de détail en français, se référer aux actes du colloque ICE (Pellerin et al. 2016) et à l'article de Bacon et Guillemain (2018).

Figure 7 : exemple de schéma illustrant la démarche de gestion adaptative pour le suivi de l'équilibre forêt-gibier

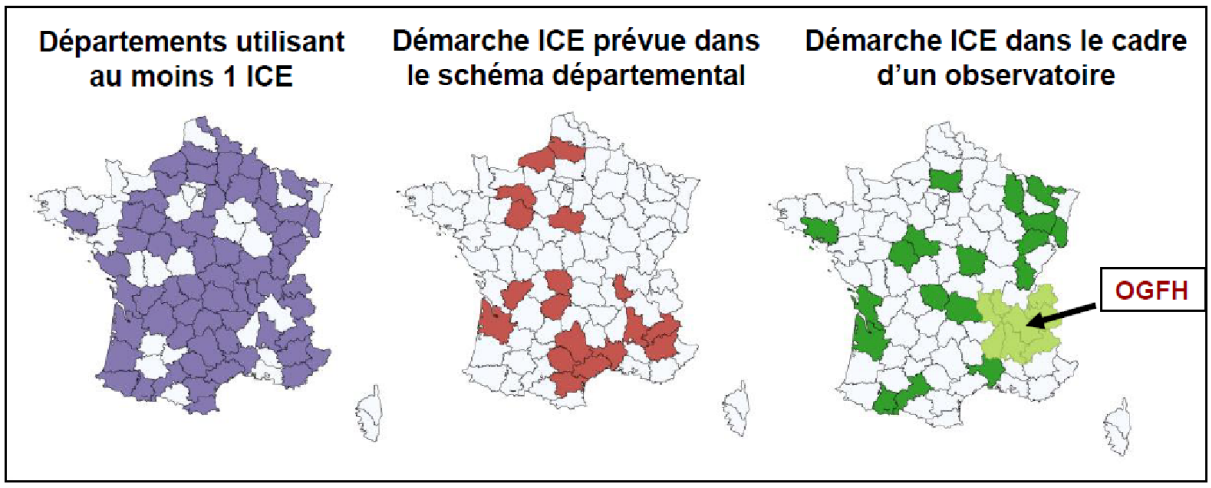
Source **:** *issu de la présentation du projet ReForest d'INRAE*

En France, le comité d'experts sur la gestion adaptative (*Cega*) « fournit au ministre chargé de la chasse des recommandations en termes de prélèvements des espèces à partir des données, études et recherches portant sur ces espèces et leurs habitats » (décret n° 2019-166 du 5 mars 2019). Le Cega est aujourd'hui impliqué dans les questions de gestion adaptative liées aux espèces d'oiseaux chassables.

Une enquête nationale réalisée en 2015 par le réseau « Ongulés sauvages », réseau géré par l'OFB en partenariat avec la FNC et les FDC, a permis de faire un état des lieux des départements ayant mis en place les ICE (*figure 8*). Les réponses analysées à l'échelle nationale montrent que pour toutes les espèces confondues, 89 départements mettent en place au moins un ICE validé sur tout ou une partie de son territoire ; 26 ont inclus la démarche ICE dans le cadre d'un observatoire et 18 ont inscrit l'utilisation des ICE dans leur schéma départemental de gestion

cynégétique (Pellerin et al. 2016). Une nouvelle enquête a été lancée en février 2021 pour quantifier l'évolution de la mise en place des ICE sur le territoire.

Figure 8 : la démarche ICE au niveau national



Source : *Ripple et al. 2015*

À noter que plusieurs observatoires, dont la philosophie est basée sur le concept des ICE, se sont mis en place depuis le début des années 2000. L'observatoire de la grande faune et de ses habitats (OGFH), regroupant 15 territoires des régions AURA et PACA, est le premier observatoire ayant mis en place les suivis d'ICE à de larges échelles opérationnelles de gestion (supérieures à 10 000 ha). Sur ces 15 territoires, des tableaux de bord, synthétisant les résultats des différents ICE et la gestion cynégétique réalisée, ont été testés et ont permis d'orienter les mesures de gestion en faveur d'un meilleur équilibre ongulés-environnement[13]. Ces documents, associés à des informations sur la régénération forestière et les dégâts forestiers (*chapitre 9.1*), peuvent permettre d'obtenir une vision complète de l'état d'équilibre sylvo-cynégétique et être ainsi une aide précieuse aux décisions.

Parmi les autres observatoires, nous pouvons citer Sylvafaune, regroupant six sites répartis sur le territoire national. Sylvafaune est une démarche concertée et partenariale visant à donner les moyens aux gestionnaires forestiers et cynégétiques de partager un même constat sur les peuplements forestiers et les populations d'ongulés, et de construire dans la concertation des objectifs partagés. D'autres observatoires de l'équilibre agro-sylvo-cynégétique existent par exemple en Nouvelle-Aquitaine « Territoires et Gibiers » et dans le Parc national des Cévennes.

La mise en place et le suivi des ICE sont coûteux en moyens humains et matériels (*voir ci-dessous*), ce qui représente le principal frein au déploiement des trois types d'ICE dans tous les départements. En effet, les ICE nécessitent des suivis annuels ainsi qu'un nombre de jours/personnel de suivi non négligeable. L'analyse et l'interprétation des ICE se réalisant sur le long terme, il est nécessaire d'avoir fait au moins trois ans de suivis avant de tirer des conclusions sur l'équilibre ongulés-environnement du territoire. Ce temps de latence participe aux réticences des gestionnaires à l'implémentation des suivis ICE.

- **Coûts humain et matériel des ICE**

Afin de permettre un diagnostic de l'état d'équilibre de la population avec son environnement, les ICE doivent être répétés tous les ans. Ceci implique des coûts humains et matériels non négligeables (se référer aux fiches techniques des ICE[14]). De plus, des formations et animations

13. www.oncfs.gouv.fr/Observatoire-Grande-Faune-et-Habitats-OGFH-ru146/Tableaux-de-bord-OGFH-ar1408
14. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/documentation/FT-ICE-2015_complet.pdf.

sont dispensées par l'OFB aux personnels techniques de l'OFB (cycles de trois sessions réalisés deux fois par an) afin que les protocoles soient compris et correctement appliqués. À noter que dans certains territoires, une partie des personnes qui réalisent les ICE sont des bénévoles. Dans le cas du massif des Bauges par exemple, les chasseurs du GIC des Bauges participent avec les agents de l'OFB au suivi des ICE abondance sur leur temps de loisir. Enfin, un temps de restitution des résultats est aussi réalisé par l'OFB. Les ICE pression sur la flore peuvent quant à eux être réalisés par des agents de diverses institutions (OFB, ONF, parcs). Dans le cas du massif des Bauges, des étudiants d'un lycée agricole formé par un personnel de l'OFB participent aussi au suivi des placettes de suivi de la pression sur la flore.

C) Abondances absolues, abondances relatives, services écosystémiques et contraintes

Il a été montré que la variation en abondance d'une espèce pouvait expliquer le degré de fourniture de service écosystémique lié à cette espèce, via différentes formes de relations selon les services considérés (*Gaston et al. 2018 pour les oiseaux, Gilbert et al. 2021 pour les loups*). Connaître les abondances absolues des populations semble donc être un pré-requis pour évaluer les valeurs des services écosystémiques liés à une espèce. Dans la partie ci-avant, nous avons toutefois évoqué la difficulté à évaluer les abondances réelles des populations d'ongulés, et que la gestion des populations s'appuyait aujourd'hui sur le suivi d'indices d'abondances relatives corrélés à l'effectif total. Dans ce contexte, il apparaît difficile d'évaluer spatialement les potentialités biophysiques des services écosystémiques (services de régulation, services culturels) liés aux ongulés sachant que les abondances absolues ne sont pas connues. De même la prédiction de l'évaluation d'un service ou d'une contrainte n'est aujourd'hui pas réalisable étant donné que les relations entre abondance et services écosystémiques/contraintes ne sont pas connues. Se pose alors la question de savoir s'il est indispensable de connaître les abondances absolues des ongulés pour évaluer les services écosystémiques/contraintes, ou si les suivis indiciaires pourraient suffire.

3. Les tableaux de chasse comme proxy des tendances d'évolution des populations d'ongulés sauvages à long terme et à large échelle, en France

A) Contexte

À ce jour, seules les données de tableaux de chasse permettent de fournir un aperçu de l'expansion, à long terme et à large échelle (départementale et nationale), des populations d'ongulés en France depuis le début des années 1980. Les données issues de la chasse ont servi à documenter la progression de l'abondance des populations en forte croissance et leur expansion géographique au XX^{e} siècle. Il est important de noter que ces données ne renseignent cependant ni sur les effectifs réels ni sur les fluctuations d'une année sur l'autre. En effet, les tableaux de chasse ne constituent pas un protocole de suivi des populations. Ils sont constitués du nombre d'animaux réellement prélevés (réalisations) qui résultent de la combinaison des objectifs de gestion sur un territoire donné, et de l'effort de chasse. L'effort de chasse est lui-même une résultante du nombre de chasseurs, du nombre de chiens pour les modes de chasse qui y font appel, du nombre de jours de chasse, et du taux de succès, qui varie en fonction de l'abondance, de l'habitat, et du comportement des animaux. Le nombre d'animaux prélevés (réalisations) est plafonné par le nombre d'attributions (pour les espèces soumises aux plans de chasse) et de ce fait, peuvent dépendre, surtout quand les populations sont abondantes et que le taux de réalisation est élevé, avant tout des décisions de gestion et de la détermination des attributions. Ainsi, il n'est pas possible de différencier à partir des tableaux de chasse uniquement si les saturations du nombre de chevreuils, chamois ou de mouflons prélevés ces dernières années (*figure 9*) reflètent une stabilisation des effectifs des populations ou une

saturation de la pression de chasse et des attributions constantes, deux scénarios tout aussi plausibles l'un que l'autre.

Les chiffres des réalisations (nombre d'animaux prélevés) sont issus des données transmises par les interlocuteurs techniques des fédérations départementales des chasseurs et de l'OFB. Dans la plupart des départements, les fédérations demandent que les chasseurs ramènent une partie de l'animal (pattes, tête) pour prouver son prélèvement. Ceci n'est pas le cas dans certains départements, dans lesquels les agents doivent parfois réaliser des extrapolations, voire des approximations, pour estimer le nombre de réalisations à partir de leur connaissance du terrain et des différents éléments administratifs et techniques de leur territoire. Bien que ces évaluations ne correspondent pas au nombre exact d'animaux prélevés en France (par exemple : certains départements comme le Haut-Rhin et le Bas-Rhin ne communiquent pas les tableaux de chasse du chevreuil), les valeurs obtenues en 2013-2014 par le Réseau ongulés sauvages[15] (OFB/FNC/FDC) pour le cerf, le chevreuil, le chamois et l'isard se situent dans les intervalles de confiance calculés dans le cadre d'une enquête nationale des tableaux de chasse réalisée en parallèle (*Aubry et al. 2016, Aubry et al. 2019*). Malgré les grands intervalles de confiance calculés par l'enquête nationale, (*Aubry et al. 2016*) considèrent que les deux approches fournissent des estimations cohérentes, et confortent dans l'utilisation des chiffres de réalisations fournies par les agents de fédérations de chasse ou de l'OFB. Ceci n'empêche cependant pas que les chiffres des réalisations fournies contiennent des erreurs. Les sous-estimations peuvent venir du fait que certains individus sont braconnés (nous n'avons pas trouvé d'information sur la hiérarchisation des espèces selon leur degré de braconnage), ou que certains animaux blessés meurent quelques jours après, ces animaux n'étant donc pas comptabilisés dans les réalisations. L'absence de quotas pour le sanglier dans certains départements peut mener à des absences de déclarations. Les collisions routières et ferroviaires ne sont pas non plus prises en compte dans ces chiffres, mais leur proportion est faible par rapport aux réalisations (5,5 % pour le chevreuil et le sanglier, voir *chapitre 9* sur les collisions). À l'opposé, des sur-estimations peuvent se produire si des chasseurs, ayant peur de perdre des bracelets l'année de chasse suivante, renseignent le prélèvement d'un animal qui n'a en fait pas été prélevé.

B) Accès aux données

Les données des tableaux de chasse départementaux, centralisées par le réseau ongulés sauvages, sont accessibles librement depuis le site de l'OFB[16]. L'accès aux données des tableaux de chasse communaux nécessite l'accord de la FNC (que nous n'avons pas obtenu pour ce rapport).

Les résumés des tableaux de chasse pour le chevreuil, cerf, sanglier, chamois, isard et mouflon sont aussi disponibles sur le site de l'OFB[17].

C) Tendances d'Évolution

Au cours des 20 dernières années, le nombre d'animaux prélevés à la chasse a augmenté de 4 à 128 % selon les espèces, le sanglier et le daim ayant la plus forte croissance de prélèvement. Seuls les prélèvements du cerf sika ont diminué de 60 % (*tableau 2*). Sur les 10 dernières années, les prélèvements de mouflons et d'isards ont également diminué, essentiellement suite à des décisions de baisse des plans de chasse (*figure 9*). Certaines populations d'isards ont été touchées par un pestivirus depuis le début du XXIe siècle (*Gilot-Fromont et al. 2015 - chapitre 9* - transmission de maladies), en France comme en Espagne, ce qui a pu contribuer localement à des baisses de population.

15. https://professionnels.ofb.fr/fr/reseau-ongules-sauvages
16. https://professionnels.ofb.fr/fr/reseau-ongules-sauvages
17. https://professionnels.ofb.fr/fr/reseau-ongules-sauvages

Les tableaux de chasse documentent une tendance à l'augmentation sur le long terme et l'expansion des populations de cerf, chevreuil, sanglier, chamois et mouflon depuis la fin des années 1980 (*figure 9*). Ces augmentations résultent notamment d'une gestion cynégétique conservatrice avec la mise en place de plans de chasse à la fin des années 1970 pour le cerf et le chevreuil et des années 1980 pour les ongulés de montagne, de l'instauration de la protection contre le braconnage, de nombreuses réintroductions et de lâchers (aucun document ne recense toutes les opérations qui ont été réalisées, mais des informations sur les lâchers sont disponibles dans les fiches synthèse du suivi des ongulés de l'OFB[18]). Alors que les lâchers ont pour objectif de renforcer des populations déjà installées, les réintroductions font référence à l'implantation d'individus sur un territoire qui en était dépourvu depuis plusieurs années. Les réintroductions ont surtout concerné le chamois au cours de la seconde moitié du XX^{e} siècle dans les Vosges et les monts d'Auvergne, le cerf dans le Vercors en 1959, le bouquetin des Alpes à partir de 1959 et le bouquetin ibérique à partir de 2014, etc. Toutes les populations de mouflons méditerranéens sont issues d'introductions de sujets prélevés dans les populations « naturelles » de Sardaigne et de Corse (souvent croisés avec des ovins domestiques et sauvages dans divers parcs et zoos). La création d'un important réseau de réserves et d'espaces protégés a également favorisé les augmentations des populations localement, et en périphérie. Parallèlement, l'abandon des terres et des pratiques agricoles traditionnelles, la re-naturalisation consécutive des habitats (résultant en une augmentation de la nourriture et des habitats disponibles pour les ongulés), la réduction de l'abondance des prédateurs dans certaines régions (par exemple le loup dans la péninsule ibérique dans *Lopez-Bao et al. 2015, Torres & Fonseca 2016*, mais *Hindrikson et al. 2017*), le réchauffement climatique (*Melis et al. 2006, Mysterud* et *Saether 2010*, quoique celui-ci n'ait pas toujours un effet positif sur la démographie des ongulés, détail dans le *chapitre 4*), ainsi que la forte plasticité des ongulés et leurs forts taux de reproduction (F*onseca et al. 2011*) ont contribué de manière générale à l'expansion numérique et spatiale des populations d'ongulés. Cette situation pourrait toutefois être transitoire dans la mesure où les maladies, la compétition entre individus (densité-dépendance) et entre espèces, les conditions climatiques, le retour des grands prédateurs (loups et lynx), la pression de chasse peuvent conduire à des stagnations voire des diminutions tel que déjà observé dans certaines populations d'ongulés sauvages. Les fluctuations d'abondance, la coexistence entre espèces et la diversité des sources de variation rendent plus complexe le fonctionnement des populations et des écosystèmes, et posent de nouveaux défis pour les études, les suivis, les modèles de prédiction et la gestion des populations d'ongulés.

Tableau 2 : nombre d'animaux prélevés à la chasse sur les 10 et 20 dernières années

Évolution en %

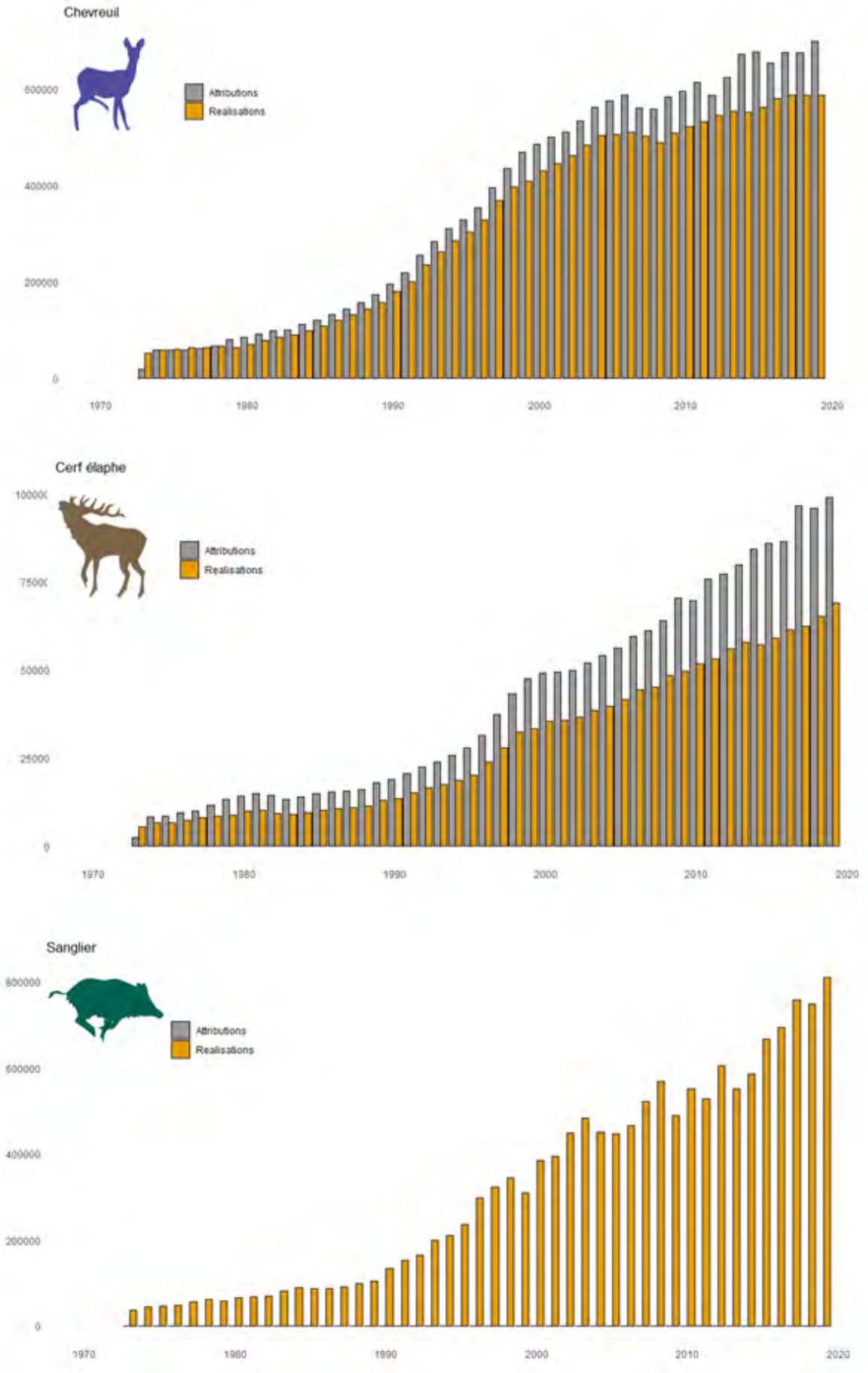
Espèce	Évolution des prélèvements sur les 20 dernières années	Évolution des prélèvements sur les 10 dernières années
Cerf élaphe	+ 94	+ 33
Chevreuil	+ 36	+ 13
Sanglier	+ 111	+ 47
Isard	+ 4	- 10
Chamois	+ 40	+ 9
Mouflon	+ 17	- 23
Daim	+ 128	+ 49
Cerf sika	- 60	- 68

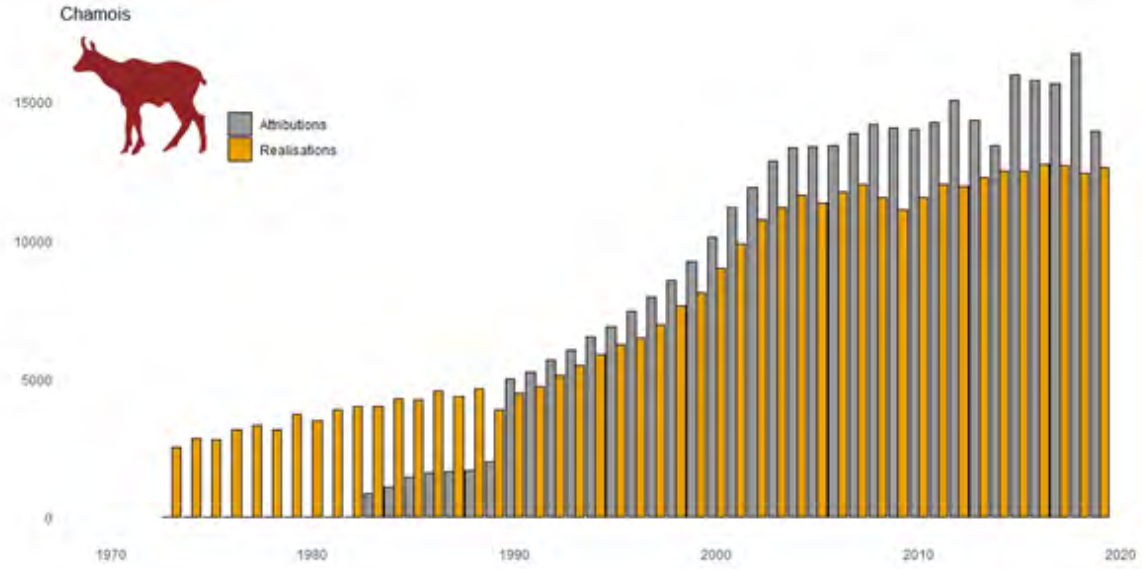
Champ : France entière.

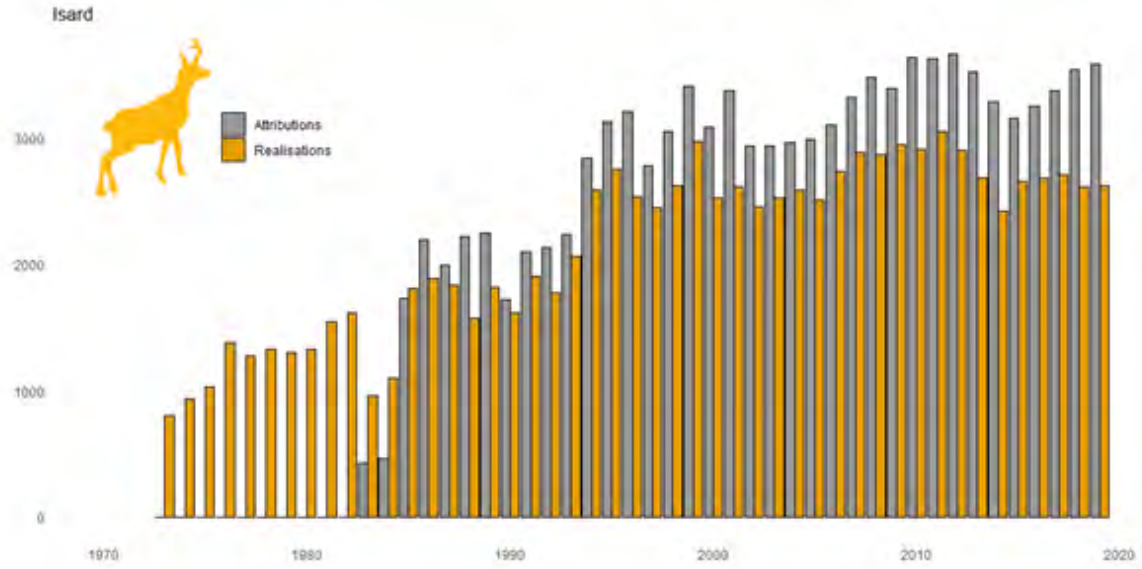
Source : *données issues des tableaux de chasse ongulés sauvages, saison 2019-2020*

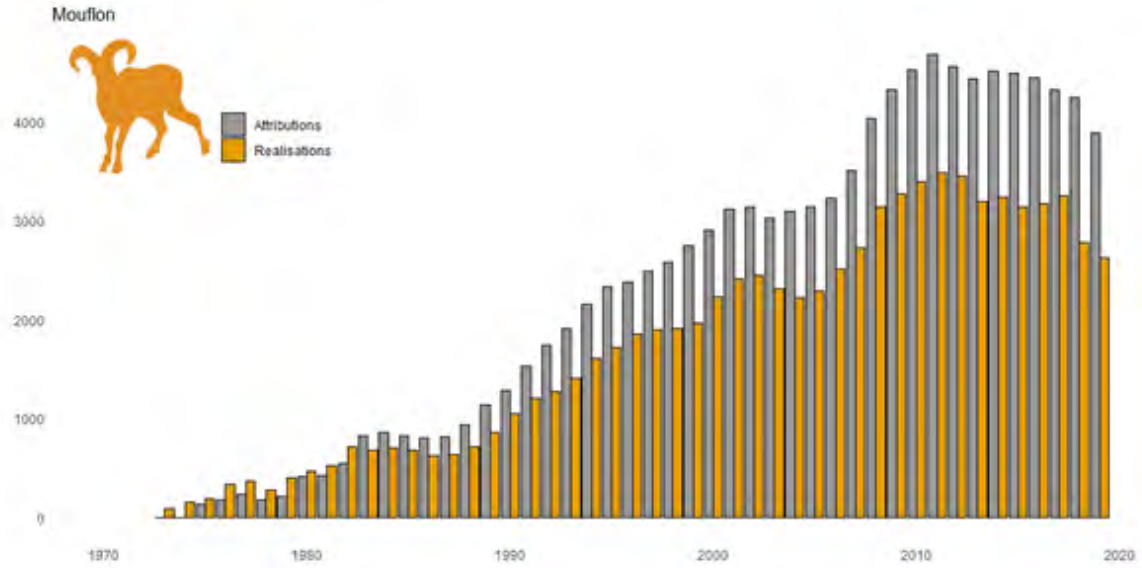
18. https://professionnels.ofb.fr/fr/node/869.

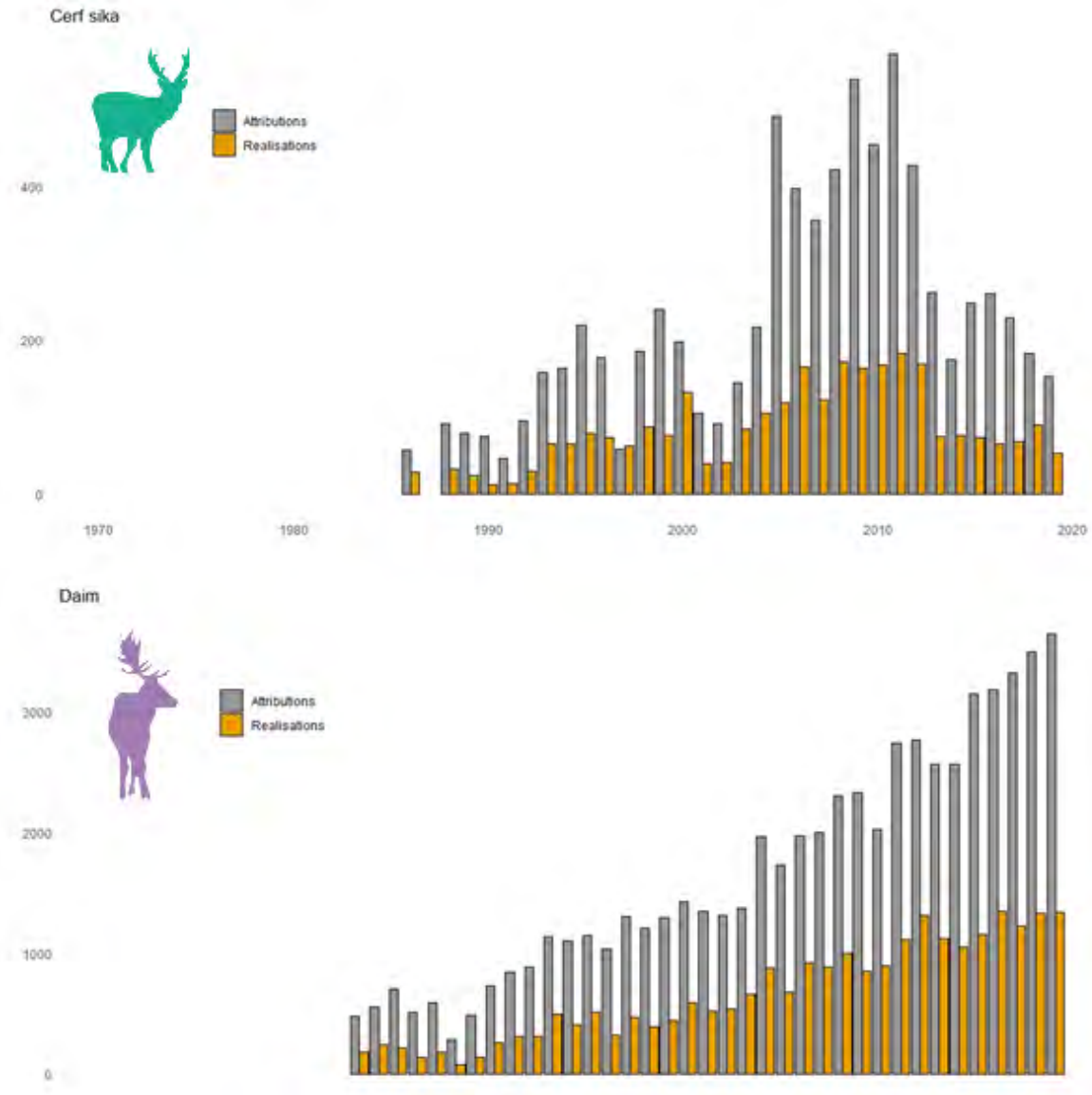
Figure 9 : évolution des tableaux de chasse (attributions et réalisations) des saisons 1973-1974 à 2019-2020




Chamois
Attributions
Realisations
15000
10000
5000
0
1970
1980
1990
2000
2010
2020


Isard
Attributions
Realisations
3000
2000
1000
0
1970
1980
1990
2000
2010
2020

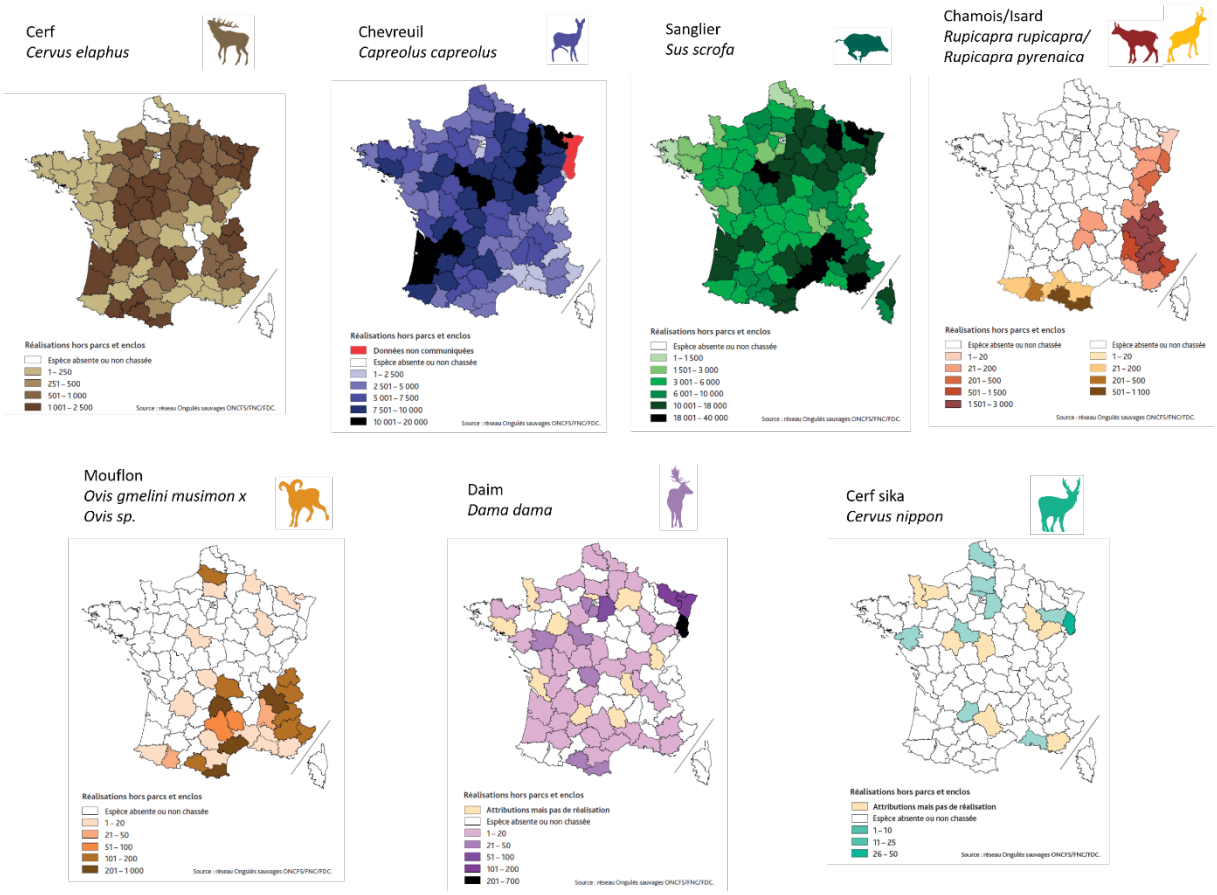

Mouflon
Attributions
Realisations
4000
3000
2000
1000
0
1970
1980
1990
2000
2010
2020



Note : pour le chevreuil, cerf, chamois, isard, mouflon, cerf sika et daim, sur la France entière. Pour le sanglier, seules les réalisations sont présentées, car il n'existe pas de plan de chasse obligatoire pour le sanglier.
***Source :** données issues des tableaux de chasse (OFB)*

Les cartographies des tableaux de chasse départementaux sont disponibles dans les comptes-rendus des tableaux de chasse sur le site de l'OFB (actuellement en cours de construction). Ils permettent de comparer les départements selon les tableaux de chasse et révèlent ainsi une forte spatialisation des prélèvements. En 2017-2018, pour le chevreuil par exemple (*figure 10*), le nord-est, le sud-ouest et le centre de la France sont caractérisés par des prélèvements importants, alors que l'ouest et le sud méditerranéen présentent des taux de prélèvements plus faibles.

Figure 10 : tableaux de chasse départementaux pour sept espèces d'ongulés, pour la saison 2017-2018



Source : *OFB*

D) Évolution des espèces non chassées

Parmi les ongulés de France, le bouquetin des Alpes, le bouquetin ibérique et le mouflon de Corse ne sont pas chassés du fait de leur statut d'espèce protégée. Le bouquetin des Alpes a été réintroduit dans plusieurs massifs alpins à partir de 1959, afin d'accélérer le repeuplement de l'espèce qui était menacée d'extinction au début du XIX^{e} siècle, en parallèle de la création d'espaces protégés. En France, des suivis d'abondance (CMR ou ICE) réalisés sur certains sites (CMR : massif de Belledonne depuis 1983 ; ICE : massif du Bargy depuis 2013, Parc national de la Vanoise depuis 2016, Parc national des Ecrins depuis 1999) informent sur l'évolution des tendances des populations localement, avec par exemple des augmentations des effectifs dans les Ecrins, et à l'opposé une chute des effectifs dans le Bargy en 2015 correspondant à l'abattage massif d'individus pour des raisons sanitaires (*brucellose, Lambert et al. 2020*). Bien que les enquêtes nationales réalisées par le réseau ongulés sauvages de l'OFB mettent en avant l'expansion des bouquetins en France depuis 1994 (*Barboiron et al. 2018*), le peuplement demeure encore fragile, avec des effectifs par population relativement bas (en 2010, près de la moitié des populations sont composées de moins de 200 individus, *Corti et al. 2013*). Le bouquetin ibérique a quant à lui été réintroduit de 2014 à 2016 dans le Parc naturel régional des Pyrénées ariégeoises et dans les Parc national des Pyrénées (238 animaux issus d'Espagne relâchés côté français, Barboiron et al. 2018, Garnier et al. 2021), des opérations ayant été programmées jusqu'en 2020 et au-delà dans un objectif de diversification génétique. Enfin, le mouflon de Corse serait un descendant de mouflons d'Asie Mineure domestiqués et importés sur les îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne et Chypre) au VI^{e} ou au VII^{e} millénaire avant JC. Certains, redevenus sauvages (marronnage), sont à l'origine des souches actuelles présentes sur ces îles (*Barboiron et al. 2018*).

4. Évolution de la répartition spatiale des ongulés sauvages en France

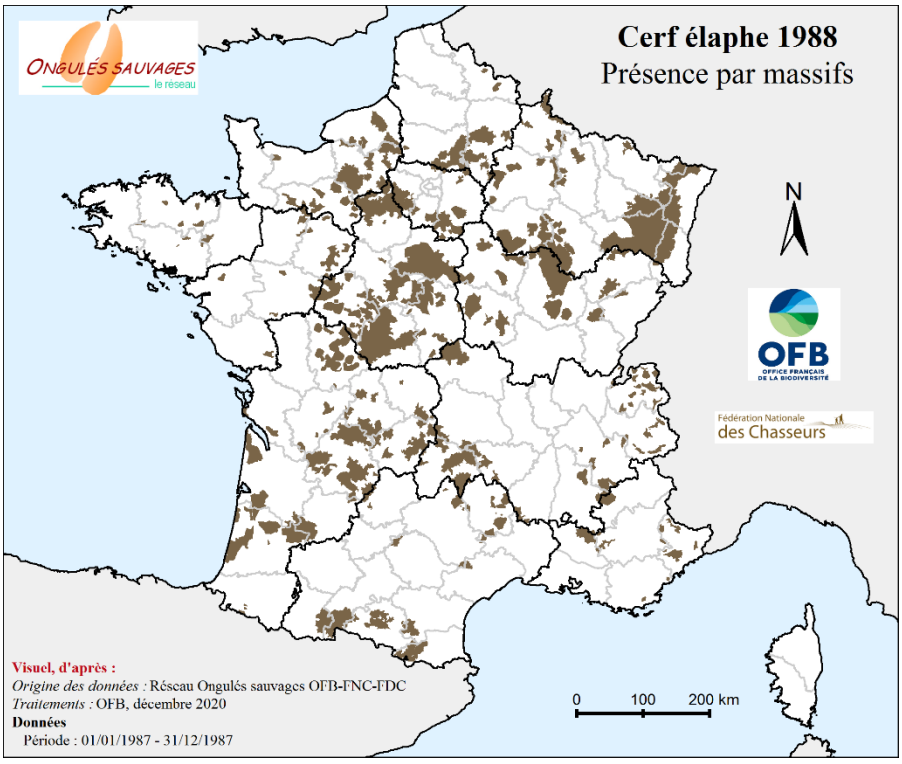
A) Ongulés de plaine

Des enquêtes réalisées par l'OFB permettent de renseigner la progression spatiale des ongulés en France. Pour le cerf, des enquêtes sont réalisées tous les cinq ans depuis 1985. Des enquêtes « tableau de chasse communal » sont réalisées ponctuellement pour le chevreuil et tous les ans pour le sanglier depuis 1987. Pour le daim et le cerf sika à l'état sauvage, des enquêtes ont été réalisées en 1990, 2006, 2012 et 2018. Les informations ci-dessous sont issues de *Saint-Andrieux et al. 2012, 2017*, et *Barboiron et al. 2020*, et les cartes sont issues du réseau ongulés sauvages de l'OFB.

- **Cerf**

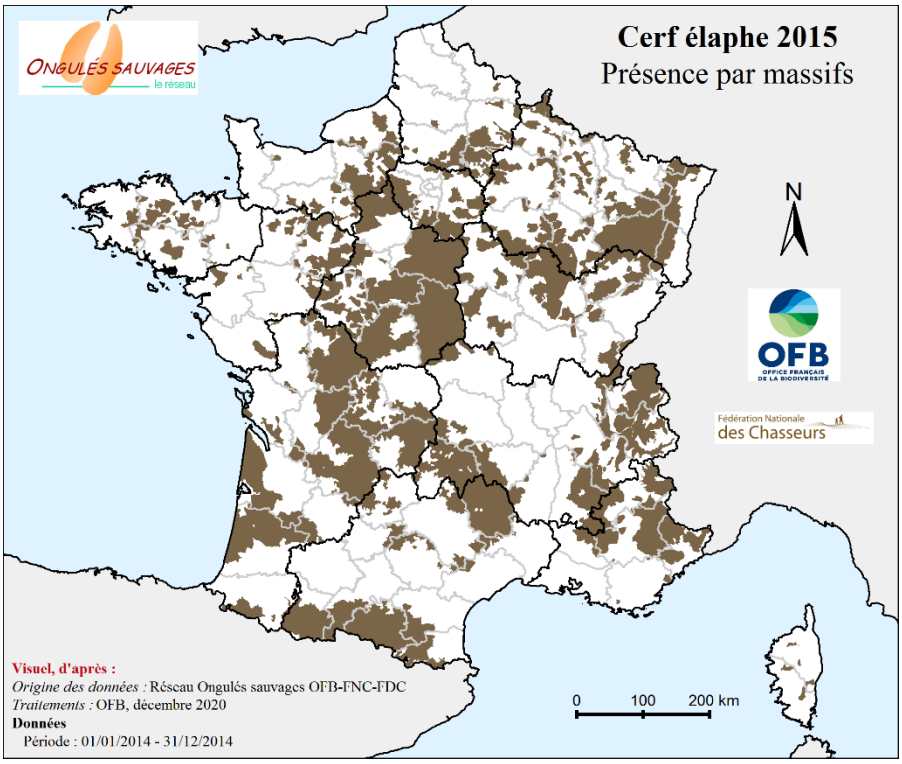
En 2015, le cerf occupait 33 % du territoire national métropolitain (179 000 km²) et 51 % des forêts, alors qu'il n'occupait que 13 % du territoire et 17 % des forêts en 1985 (30 ans plus tôt) (figures 11 et 12). Il était présent dans 84 départements en 2015. Des informations plus détaillées sur l'évolution des zones à cerf (entité de gestion départementale de population) sont disponibles dans *Saint-Andrieux et al. 2017*.

Figure 11 : aire de présence du cerf en 1988



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

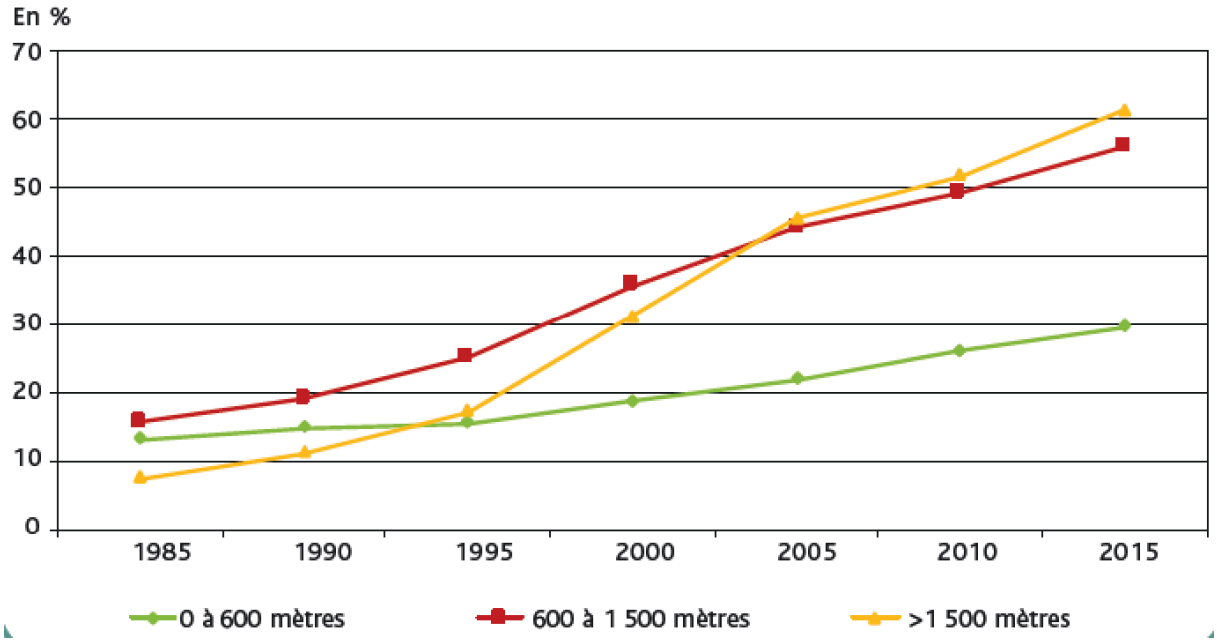
Figure 12 : aire de présence du cerf en 2015



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Entre 1985 et 2015, le cerf est aussi monté en l'altitude (*figure 13*). Au-dessus de 1 500 m, la superficie utilisée a presque été multipliée par 8 en 30 ans. Proportionnellement à la disponibilité en plaine du territoire français (73 % du territoire français se situe en dessous de 600 m et 6 % au-dessus de 1 500 m), la progression du cerf a été plus faible en plaine qu'en montagne (au-delà de 600 m d'altitude).

Figure 13 : taux d'occupation des territoires par classe d'altitude



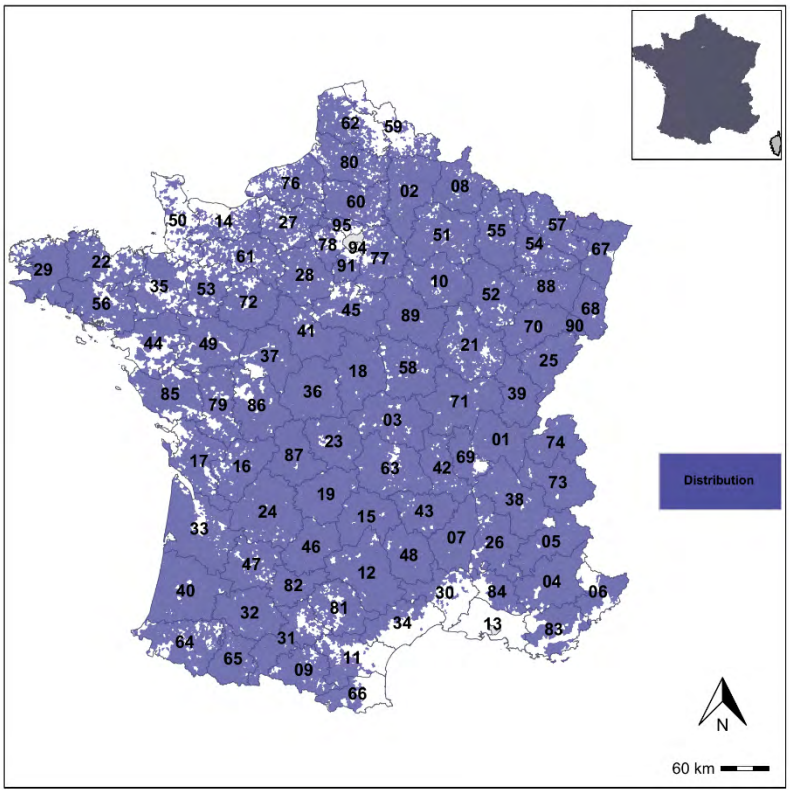
Source : *issu de saint-andrieux et al. 2017*

Malgré l'importante évolution de la superficie occupée par les cerfs depuis 1985, et malgré la colonisation des milieux montagnards, la répartition des différents types de milieux a très peu varié. Les forêts de feuillus et les terres arables sont les plus représentées, mais la proportion des territoires à végétation arbustive et herbacée a augmenté (de 5 % en 1985 à 9 % en 2015), traduisant la progression du cerf en montagne.

- **Chevreuil**

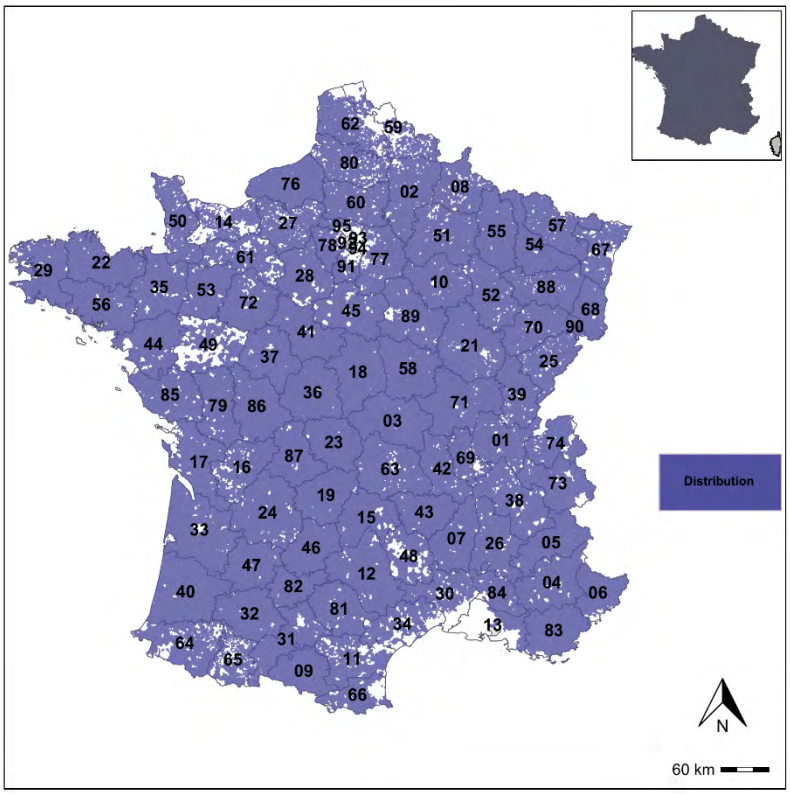
Le chevreuil est présent dans la totalité des départements métropolitains. Son aire de répartition se calcule en termes de surface des communes occupées (une commune est considérée comme occupée si au moins une réalisation a été recensée). Il couvre ainsi plus de 90 % du territoire national en 2017, contre 85 % en 1998 (figures 14 et 15). Il occupe tous les milieux bien que la forêt reste son habitat privilégié, et la plupart des individus se trouve à moins de 500 m d'altitude. Sa distribution semble cependant limitée par la sécheresse estivale dans le pourtour méditerranéen.

Figure 14 : aire de présence du chevreuil en 1998



Source : *OFB*

Figure 15 : aire de présence du chevreuil en 2017

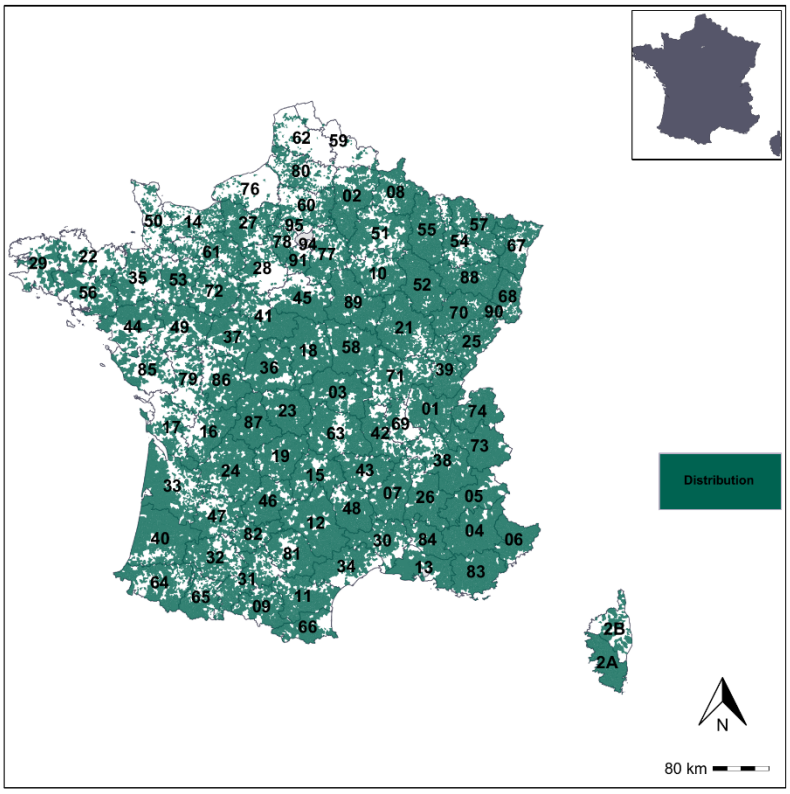


Source : *OFB*

- **Sanglier**

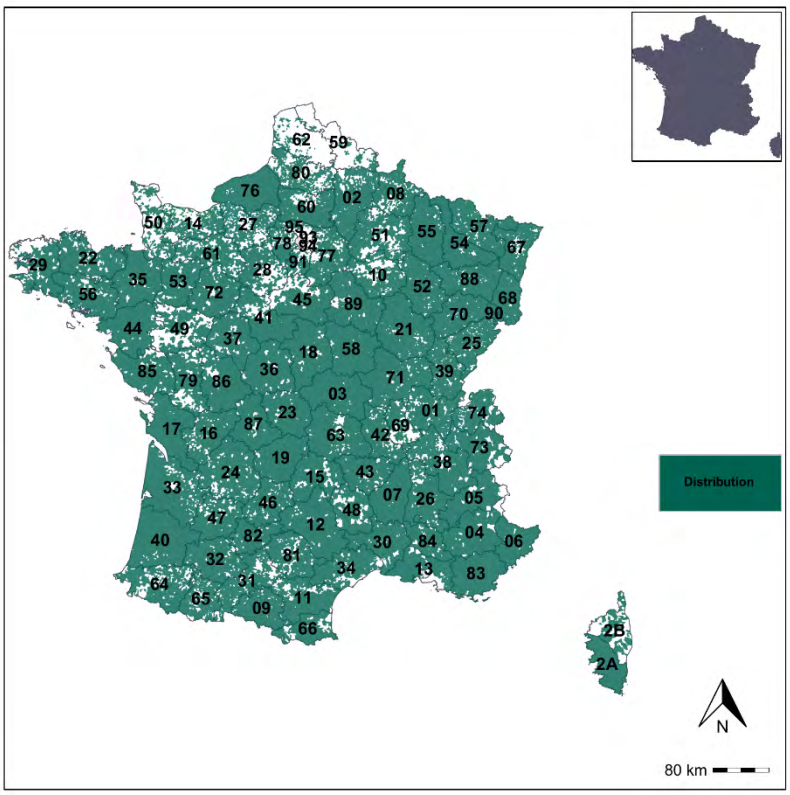
Le sanglier est présent dans la totalité des départements métropolitains. Son aire de répartition se calcule en termes de surface des communes occupées (une commune est considérée comme occupée si au moins une réalisation a été recensée). Il couvre ainsi plus de 86 % du territoire national en 2018, contre 74 % en 2003 (*figures 16 et 17*). Il occupe tous les types d'habitats, la plupart des individus se trouvant à moins de 500 m d'altitude.

Figure 16 : aire de présence du sanglier en 2003



Source : *OFB*

Figure 17 : aire de présence du sanglier en 2018

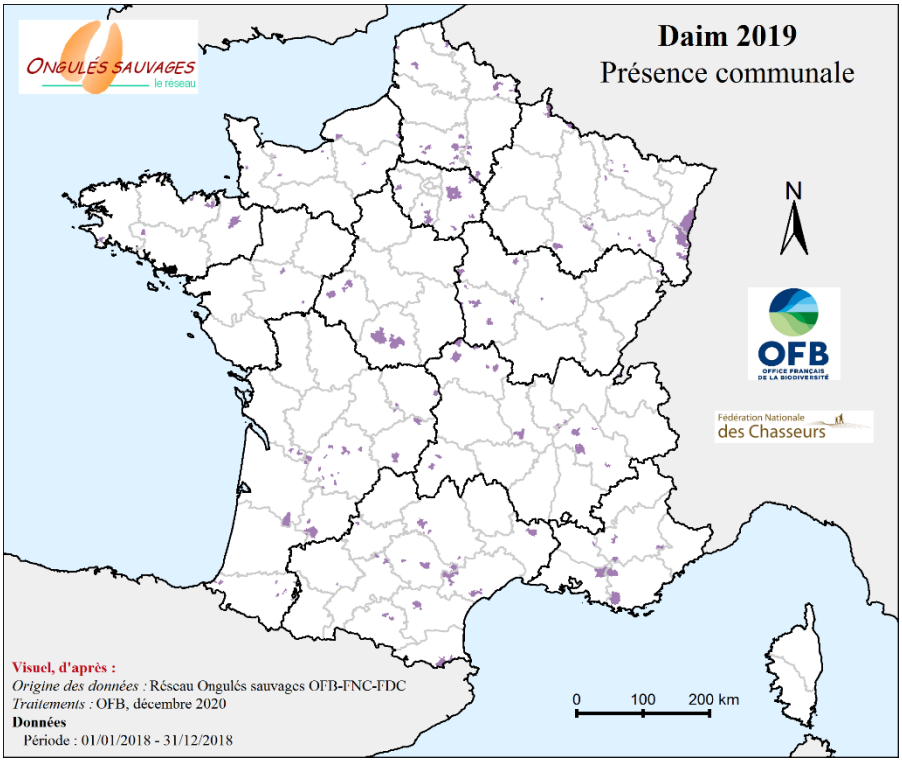


Source : *OFB*

- **Daim**

Contrairement au cerf sika, le daim n'est pas classé comme une espèce exotique au sens réglementaire du terme, l'espèce ayant été présente sur le territoire avant les dernières glaciations. Les groupes de daims à l'état libre sont issus d'individus qui se sont échappés de parcs ou d'enclos ou ponctuellement issus d'introductions volontaires. En 2018, 138 populations (42 % avec moins de 5 individus, 32 % entre 5 et 20 individus, 19 % plus de 20 individus) de daims étaient présentes à l'état libre dans 487 communes réparties dans 58 départements (*figure 18*), contre 11 populations en 1991. Depuis 2012, un important turn-over spatial des populations a été constaté puisqu'en cinq ans, 61 populations ont disparu et 59 se sont établies. Les causes d'apparition et disparition ne sont pas toujours clairement identifiées, mais dans la plupart des cas elles correspondent respectivement à des animaux échappés de captivité et d'opérations volontaires d'éradication.

Figure 18 : carte de présence communale du daim en 2019

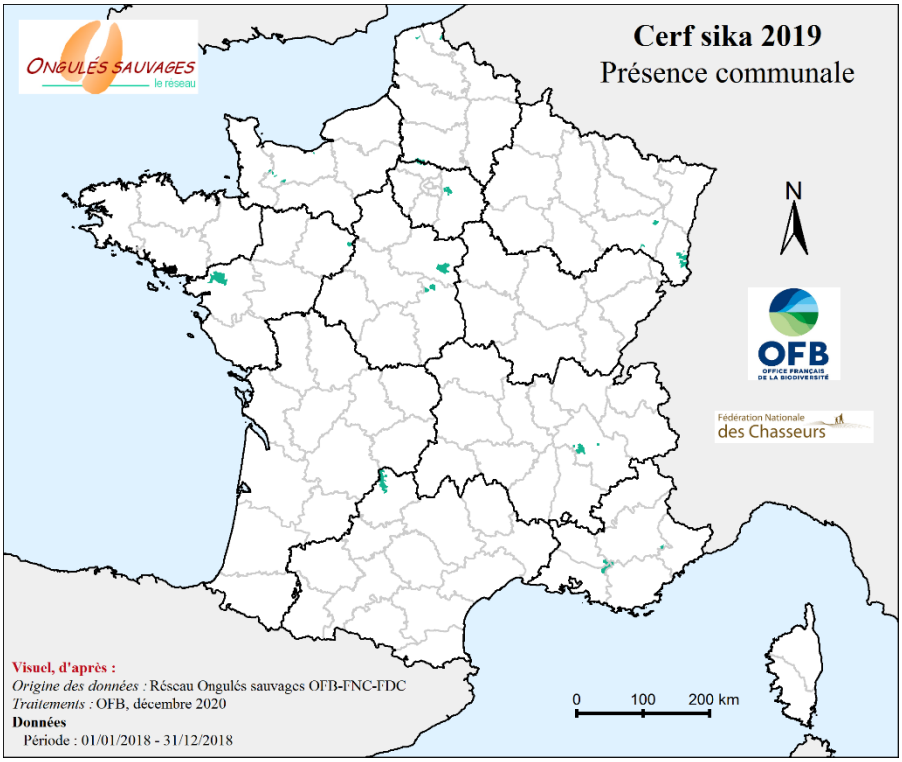


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Cerf sika**

Le cerf sika est classé comme une espèce exotique envahissante et sa présence est surtout redoutée en raison de la pollution génétique du cerf élaphe qu'il peut générer (hybridation possible et descendants féconds). En 2018, le cerf sika était présent dans 84 communes réparties de 19 départements (*figure 19*), contre 31 communes sur 5 départements en 1991. Le nombre de populations stables a diminué de moitié entre 2012 et 2018 (13 populations stables en 2018 auxquelles s'ajoutent des individus isolés). Les populations sont majoritairement apparues entre 1980 et 2000 à partir d'individus échappés d'enclos ou volontairement relâchés ponctuellement.

Figure 19 : carte de présence communale du cerf sika en 2019



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

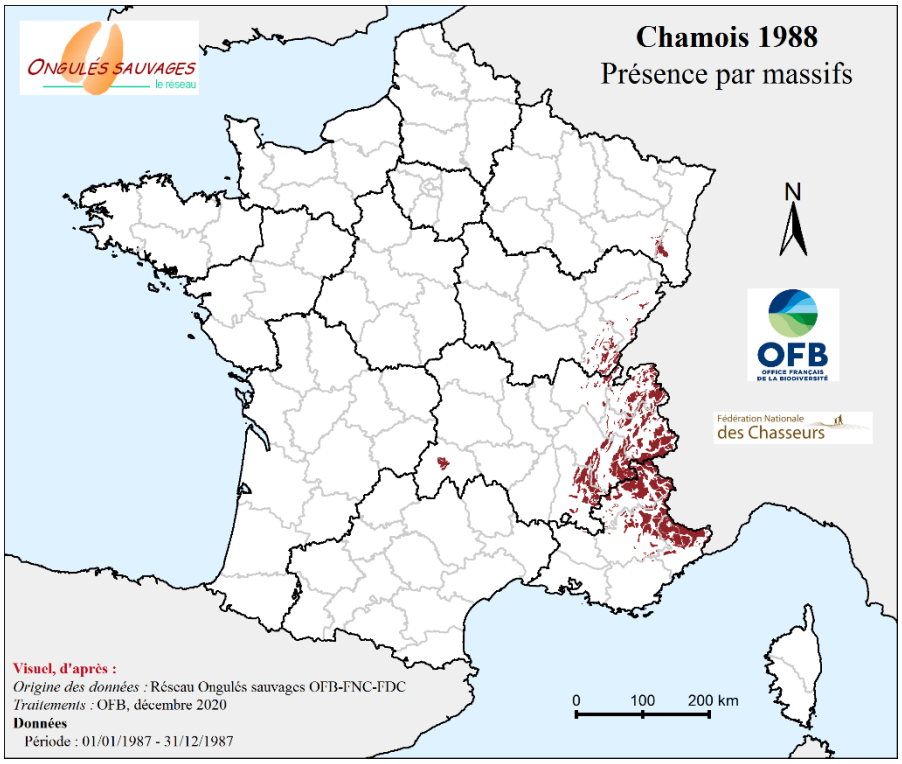
B) Ongulés de montagne

En 1989, l'OFB a réalisé le premier inventaire des populations françaises des ongulés de montagne. Depuis 2006, des inventaires sont réalisés tous les cinq ans pour dresser des cartes de référence de la répartition des populations de chaque espèce concernée, et recueillir des informations sur leur statut et leur gestion. Les informations et cartes présentées ci-dessous sont issues de la mise à jour 2016 de *Barboiron et al. 2018*, de celle de 2010 de *Corti et al. 2013*, et directement du Réseau ongulés sauvages de l'OFB.

- **Chamois**

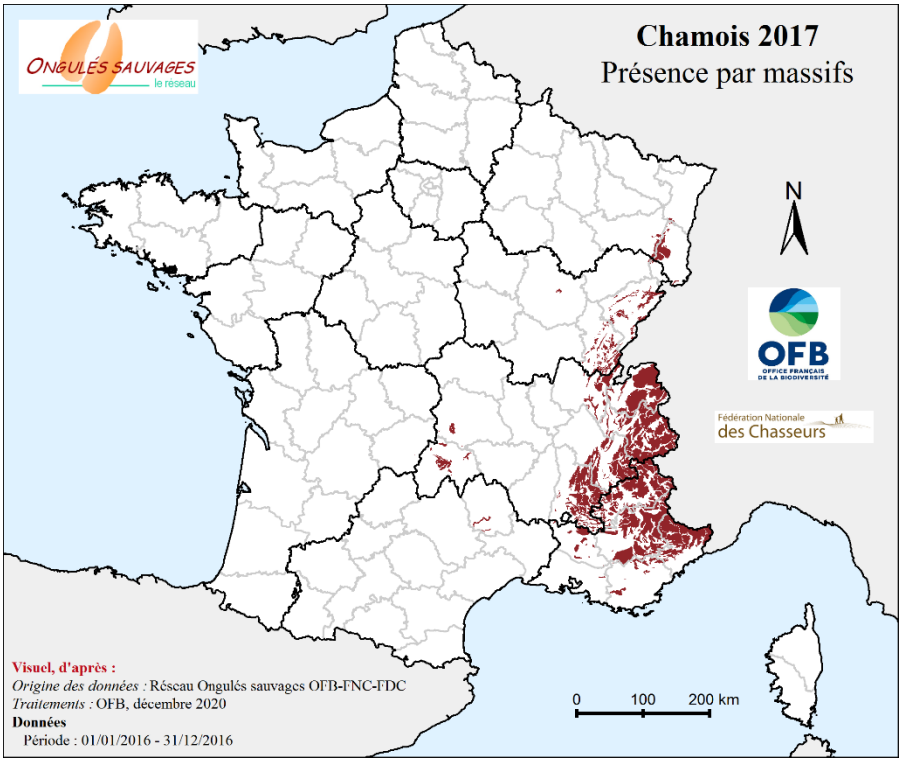
En 2016, l'aire de présence du chamois couvrait plus de 24 000 km², soit 4,4 % du territoire national métropolitain, répartis sur 23 départements (*figures 20 et 21*). Entre 2011 et 2016, l'espèce a colonisé 2 100 km², soit une moyenne de 350 km² par an. Les Alpes rassemblent l'essentiel de l'aire de répartition (84 %), suivi par les massifs du Jura, des Vosges et les monts d'Auvergne. Depuis une dizaine d'années, la progression du chamois est beaucoup plus marquée dans les classes de basses et moyennes altitudes. Aujourd'hui, tous massifs confondus, la forêt occupe près de 50 % des milieux occupés par l'espèce, suivie par les milieux à végétation arbustive et/ou herbacée, ou les territoires agro-forestiers dans le massif du Jura.

Figure 20 : aire de présence du chamois en 1988



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Figure 21 : aire de présence du chamois en 2017

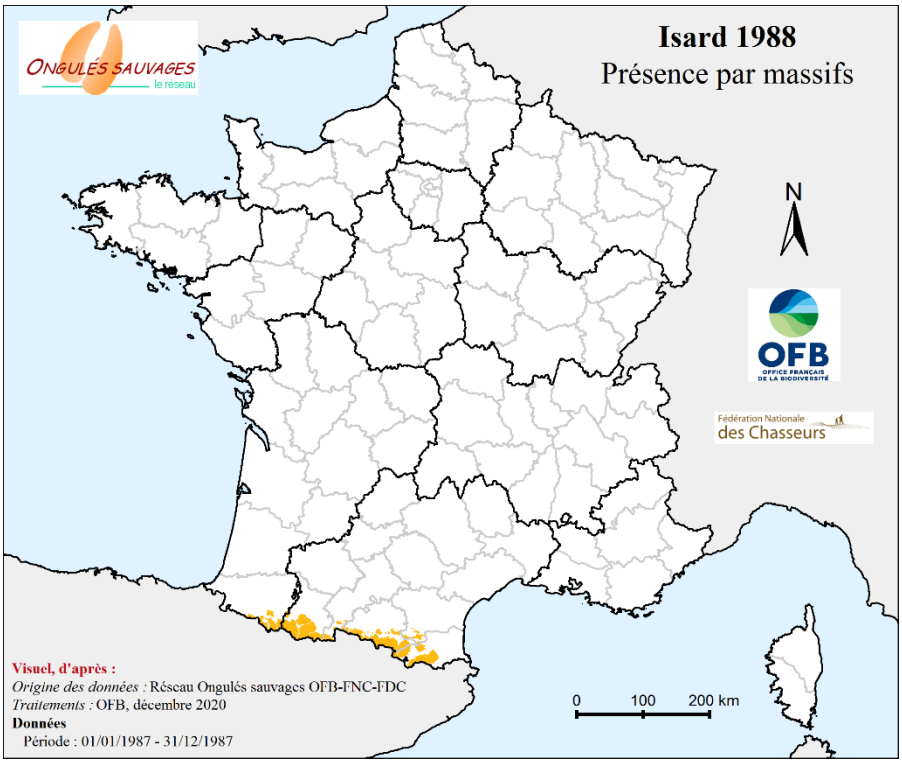


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Isard des Pyrénées**

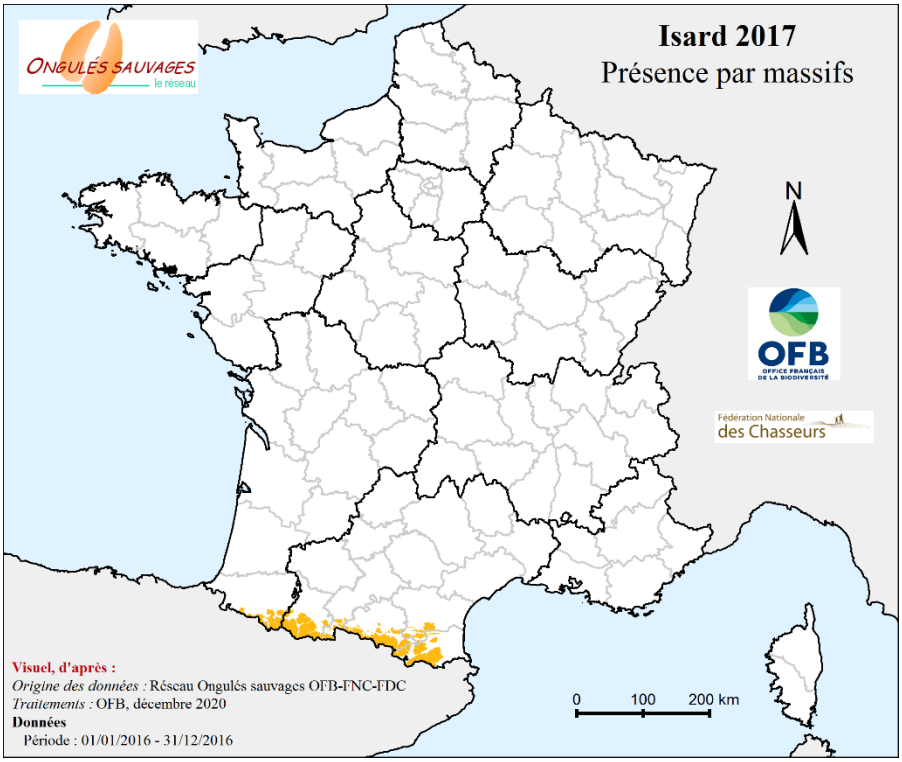
En 2016, l'aire de présence de l'isard s'étendait sur 6 000 km² dans les Pyrénées françaises, soit environ 1,1 % du territoire national métropolitain, répartis sur six départements (*figures 22 et 23*). Depuis 2011, la superficie occupée s'est accrue de 5,9 % et sa progression est plus marquée dans les habitats de basses et moyennes altitudes. L'accroissement de son aire de répartition est ralenti depuis le milieu des années 1990, l'espèce ayant colonisé la plupart des habitats dont elle dispose dans les Pyrénées françaises. La part des forêts dans son habitat a augmenté alors que celle des espaces ouverts peu ou pas végétalisés a diminué. Il occupe actuellement principalement des pelouses et pâturages naturels (23,7 % des milieux occupés par l'espèce), des forêts de feuillus (18,9 %) et de conifères (12,6 %), des zones de végétation clairsemée (13,2 %), des zones de roches nues (12,8 %). L'espèce est retrouvée de 180 à 3 200 m d'altitude, et plus de deux tiers de la surface occupée par l'espèce sont situés en dessous de 2 000 m.

Figure 22 : aire de présence de l'isard en 1988



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Figure 23 : aire de présence de l'isard en 2017

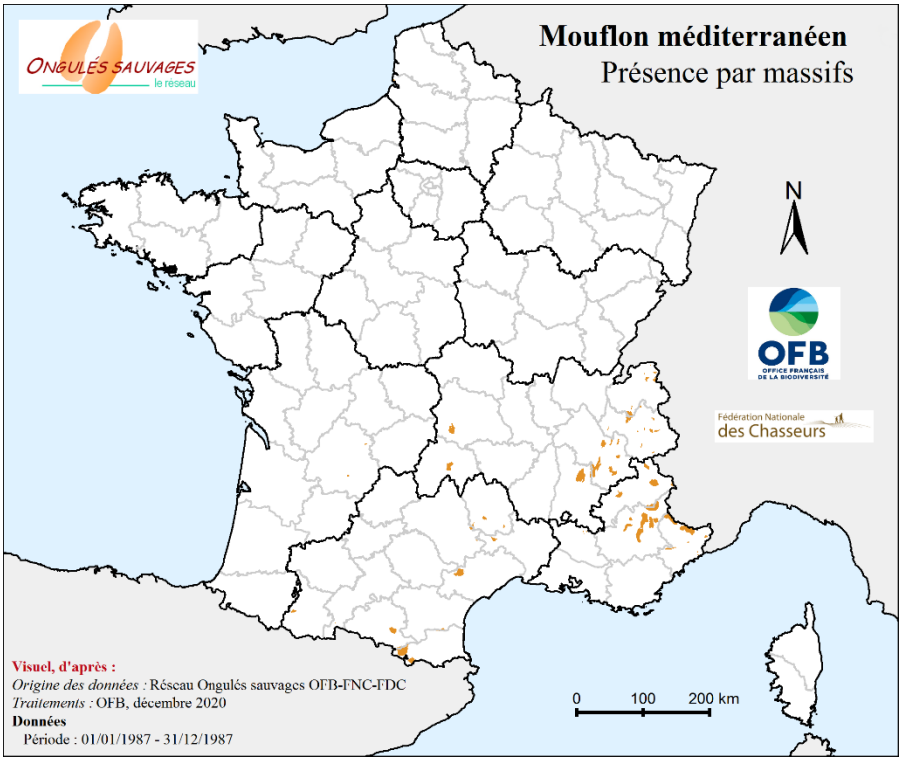


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Mouflon méditerranéen**

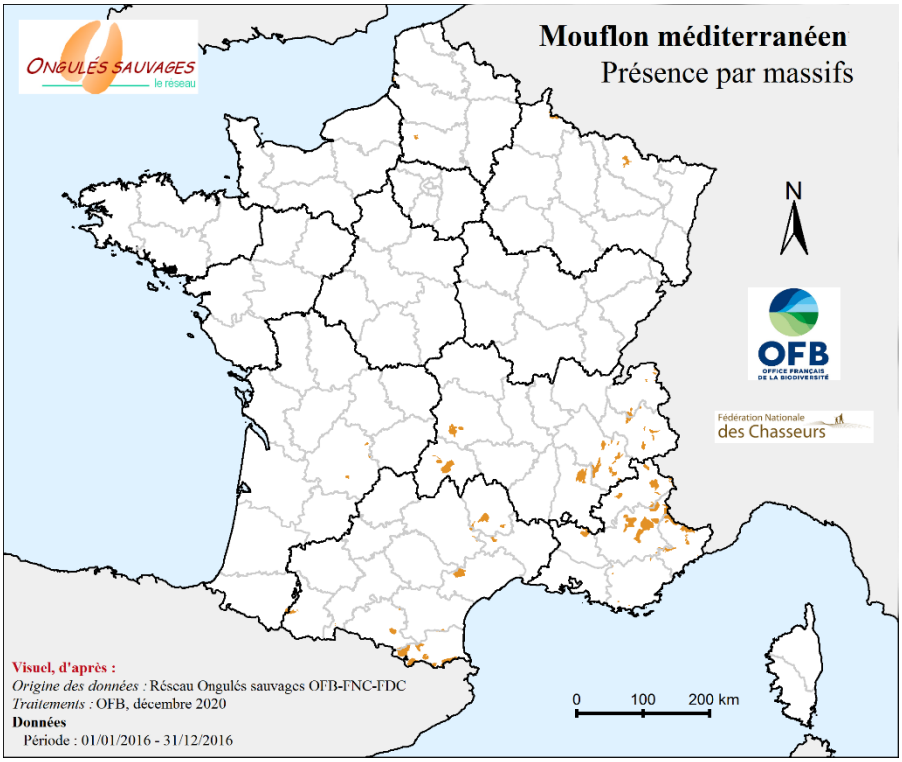
En 2016, l'aire de présence du mouflon méditerranéen s'étendait sur plus de 5 100 km² soit 0,9 % du territoire national métropolitain, répartis sur 28 départements. Le mouflon se retrouve du niveau de la mer à plus de 3 000 m d'altitude, mais plus de la moitié de son aire de présence est située au-dessous de 1 500 m (*figures 24 et 25*). Près de 60 % sont dans les Alpes. Le mouflon occupe principalement des zones forestières, loin devant les milieux à végétation arbustive et/ou herbacée et les espaces ouverts peu ou pas végétalisés. Cependant, cette moyenne masque de fortes différences inter-régionales, et les conditions les plus favorables à son développement se trouvant dans les régions les plus méditerranéennes de son aire de distribution. C'est une espèce dont l'expansion à partir des noyaux d'introduction semble relativement lente (*Darmon et al. 2007*).

Figure 24 : aire de présence du mouflon méditérranéen en 1988



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Figure 25 : aire de présence du mouflon méditérranéen en 2017

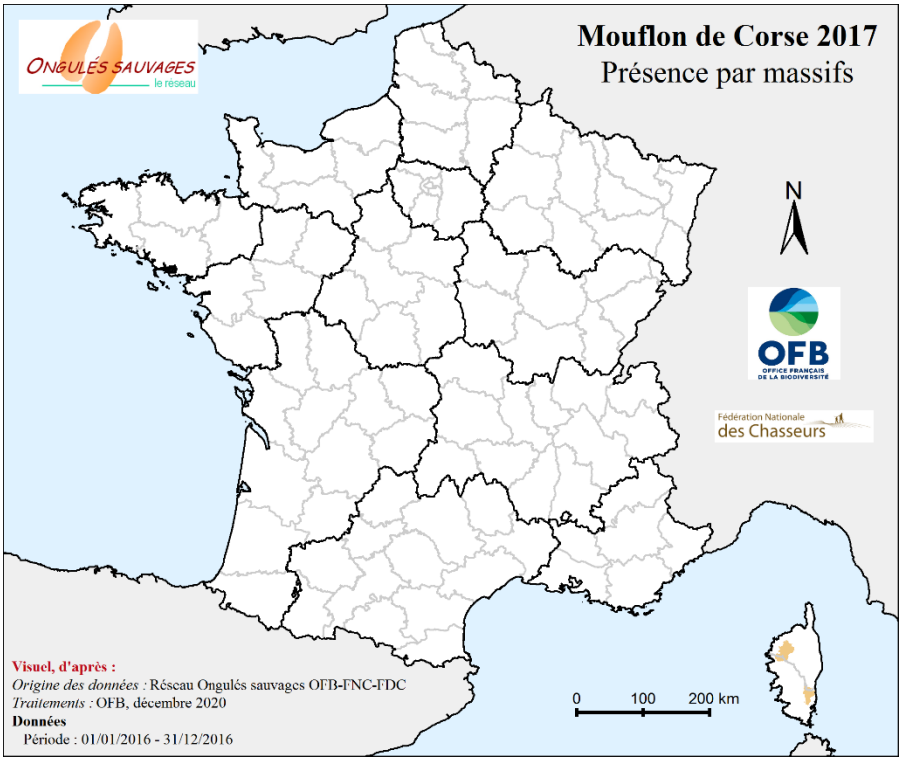


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Mouflon de Corse**

En 2016, le mouflon de Corse se trouvait essentiellement dans deux populations situées en Corse, qui occupaient 826 km² (*figure 26*). Une troisième population est aujourd'hui présente. Le mouflon de Corse est retrouvé du niveau de la mer à 2 600 m d'altitude, mais occupe majoritairement les altitudes de moins de 1 500 m. Les milieux occupés varient selon les populations.

Figure 26 : aire de présence du mouflon de corse en 2017

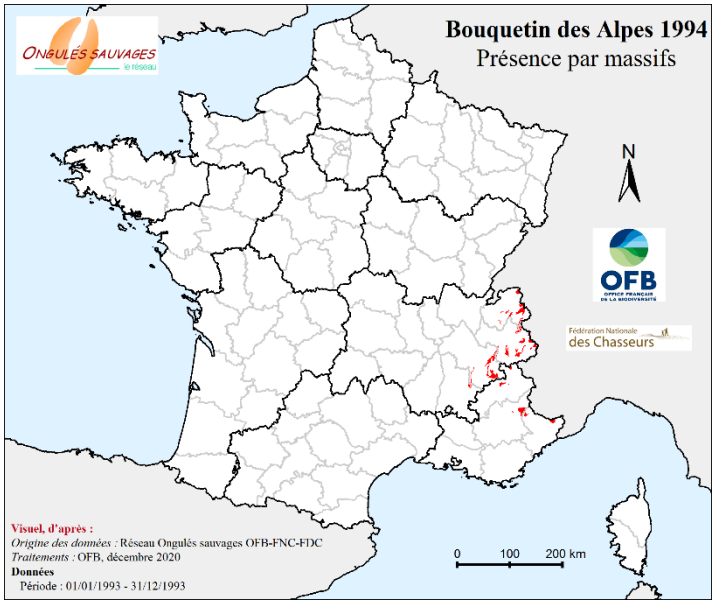


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Bouquetin des Alpes**

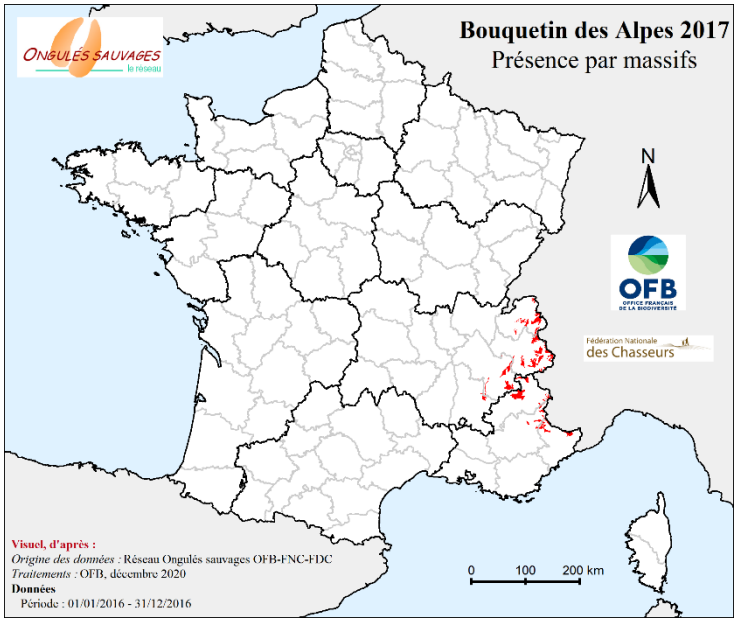
En 2016, le bouquetin des Alpes occupait 2 600 km² (aire de distribution éclatée et en deçà de sa répartition historique), soit 0,4 % du territoire national métropolitain, répartis sur 7 départements (*figures 27 et 28*). C'est dans la tranche altitudinale au-dessus de 2 000 m que s'est produit l'essentiel de son expansion depuis 1994. C'est une espèce qui occupe à la fois des zones de roches nues (39,7 % des milieux occupés par l'espèce) reflétant son caractère rupestre, des zones où la végétation est clairsemée (23,6 %), et des pelouses et pâturages naturels (23 %). L'espèce est retrouvée de 240 à près de 3 700 m d'altitude, mais occupe principalement les altitudes de plus de 2 000 m.

Figure 27 : aire de présence du bouquetin des alpes en 1994



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Figure 28 : aire de présence du bouquetin des alpes en 2017

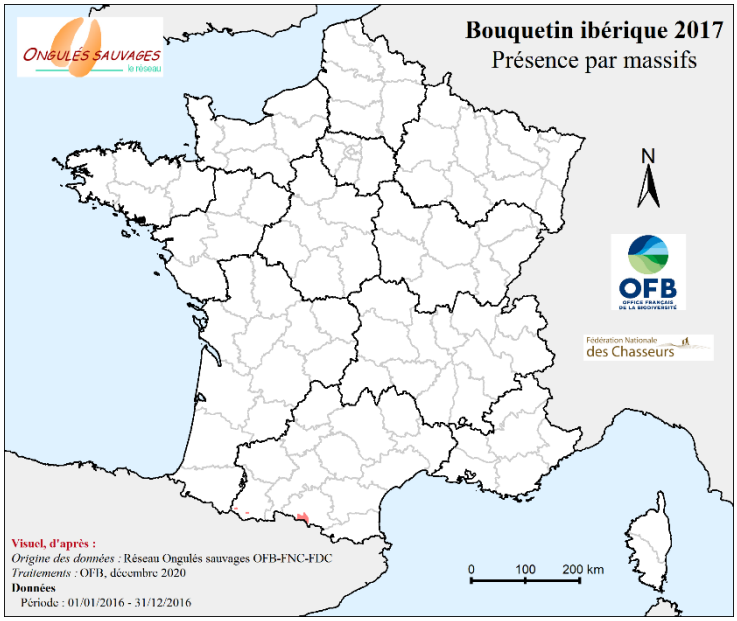


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

- **Bouquetin ibérique**

Le bouquetin pyrénéen s'est éteint en 2000 et les Pyrénées abritent maintenant uniquement du bouquetin ibérique issu de réintroduction (*Garnier 2021*). Il occupe actuellement un peu plus de 300 km² répartis dans deux départements (*figure 29*). C'est une espèce qui utilise à la fois des forêts de feuillus (24,6 % des milieux occupés par l'espèce), des zones où la végétation est clairsemée (21,7 %), des zones de roche nue (22,6 %), et des pelouses et pâturages naturels (16,6 %). Elle se retrouve de 600 à plus de 3 000 m d'altitude, mais occupe principalement les altitudes entre 1 000 et 2 500 m.

Figure 29 : aire de présence du bouquetin ibérique en 2017

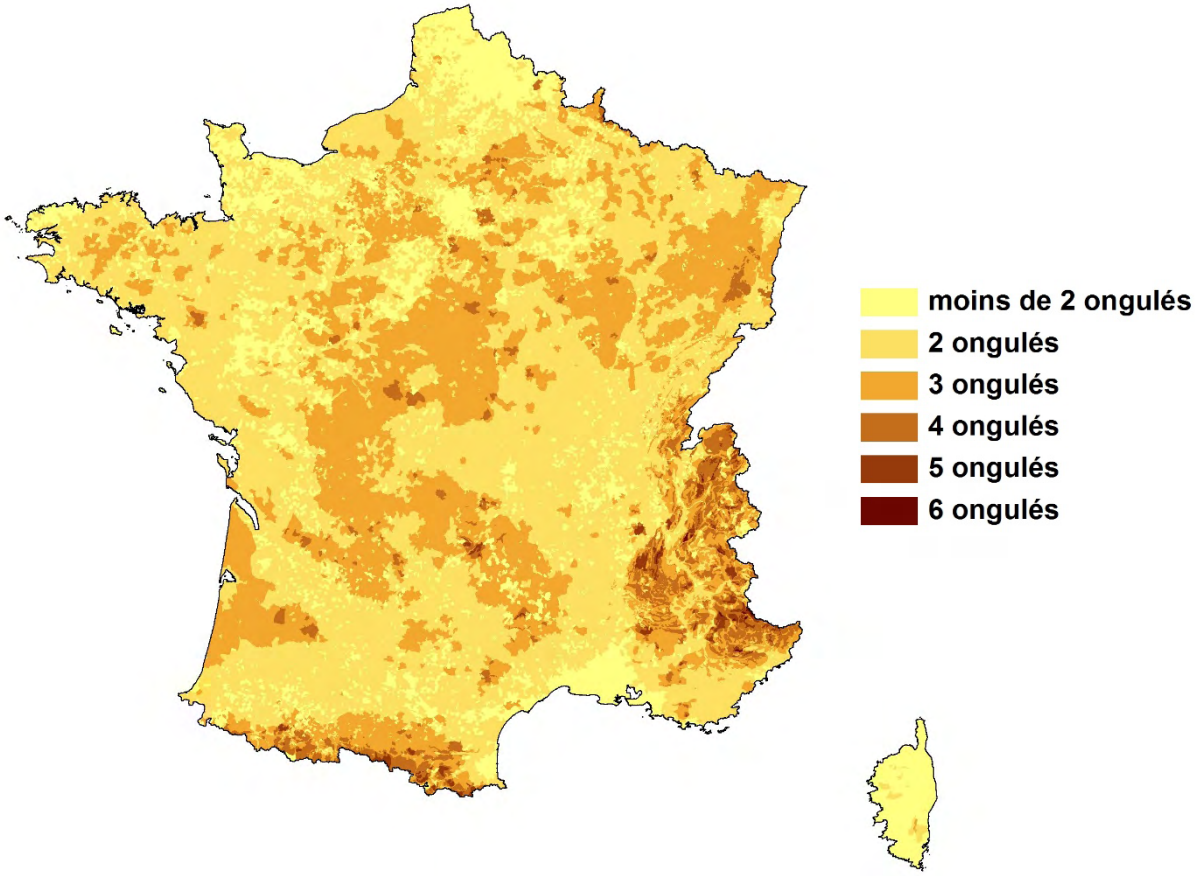


Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

C) Richesse spécifique

La progression généralisée des ongulés conduit à une superposition de plus en plus marquée des différentes espèces (figure 30). Depuis 20 ans, l'aire de répartition du cerf a doublé, notamment par la colonisation des milieux montagnards, et ses effectifs ont été multipliés par 4. En parallèle, les ongulés de montagne ont connu une progression numérique similaire, ainsi qu'une colonisation des milieux de basse altitude. Le chevreuil et le sanglier continuent aussi leur progression en altitude jusqu' à plus de 2 500 m d'altitude. Les situations de cohabitation entre ongulés se généralisent, principalement dans les milieux forestiers qui représentent environ 40 % des territoires occupés (Saint-Andrieux et al. 2012). Environ 43 % du territoire métropolitain regroupe deux espèces, généralement le sanglier et le chevreuil. C'est dans les régions montagneuses à plus de 600 m qu'on retrouve la plus grande diversité d'ongulés, avec des espèces dites de plaine (cerf, chevreuil, sanglier) et de montagne (chamois, isard, bouquetin, mouflon) (Saint-Andrieux et al. 2012). Les zones les moins peuplées par les ongulés sont constituées de terrains agricoles et d'espaces urbanisés (Saint-Andrieux et al. 2012). Cet accroissement de la cohabitation spatiale entre espèces ainsi que les fortes progressions numériques contribuent à modifier les interactions interspécifiques, et peuvent éventuellement impliquer des modifications de rythme d'activité, de régime alimentaire, d'utilisation de l'habitat, et de dynamique des populations (Donini et al. 2021) chez ces différentes espèces. À titre d'exemple, les recherches menées par l'OFB sur les communautés d'ongulés du massif des Bauges sont riches d'enseignements. La cohabitation entre chamois et mouflons dans les milieux ouverts repose sur des différences de rythme d'activités (Darmon et al. 2014), de régimes alimentaires (Redjadj et al. 2014, Bison 2015), de déplacements journaliers (Tablado et al. 2016) et de propension à migrer saisonnièrement. Identifier les mécanismes à l'origine de ces différences est crucial pour prédire les réponses de ces communautés aux changements globaux (Savouré-Soubelet et al. 2021).

Figure 30 : richesse spécifique des ongulés en France



Source : *Réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC*

Chapitre 3 – Variables influençant les populations d'ongulés

Résumé

– Les ongulés sont des espèces longévives. Les performances démographiques (reproduction, survie) des individus dépendent notamment de leur âge, de leur sexe, de leur condition physique et de leur année de naissance. Ainsi, modéliser leur dynamique en intégrant ces variables ainsi que les facteurs environnementaux (variations climatiques, prédation, interactions entre ongulés sauvages ou domestiques), les risques sanitaires, et les modalités de gestion (pression de chasse elle-même structurée par sexe et âge, activités humaines) aboutit rapidement à des modèles complexes, qu'il est important de construire et d'améliorer au fur et à mesure des avancées empiriques et théoriques. L'utilisation de modèles est un outil qui permet de mieux comprendre et de mieux prédire le fonctionnement des populations, à partir de scénarios plus ou moins complexes sur les facteurs (dont la chasse) et processus affectant les paramètres démographiques. Les modèles théoriques peuvent être paramétrés à partir de données empiriques afin d'évaluer l'importance relative des différentes sources de variation sur les fluctuations d'effectif. De telles données empiriques sur les paramètres démographiques et leurs sources de variation sont obtenues dans plusieurs sites où les individus sont marqués et suivis en France sur le long terme, contribuant ainsi à améliorer nos connaissances sur la démographie des différentes espèces d'ongulés sauvages.

Les populations d'ongulés varient en termes d'abondance et de distribution dans le temps et l'espace. Dans la mesure où les services et contraintes dépendent grandement des densités locales et des fluctuations d'effectifs, nous rappelons ici quelques grands principes sous-tendant le fonctionnement démographique et spatial des populations d'ongulés sauvages. Comprendre les mécanismes par lesquels les populations réagissent à différents facteurs de variation, qu'ils soient d'origines climatiques, biotiques, ou anthropiques, est en outre une étape essentielle à la prise de décisions de gestion. Nous proposons donc quelques sections détaillant des connaissances sur la démographie et le comportement des ongulés sauvages.

1. Modèles démographiques pour des populations d'ongulés sauvages structurées en sexe et âge

Les populations d'ongulés sauvages sont composées d'individus des deux sexes, d'âges et de conditions corporelles variés, provenant de différentes cohortes (années de naissance). La structure en âge, en sexe et en cohortes d'une population détermine en grande partie le taux de croissance (nombre d'animaux une année divisé par le nombre d'animaux l'année précédente). Or, les taux de survie et les performances reproductives dépendent du sexe et de l'âge chez les ongulés (d'autant plus que les espèces sont dimorphiques et polygynes). Du fait d'une survie plus faible chez les mâles (quel que soit leur âge, ou à partir d'un certain âge, suivant les espèces, *Toïgo et Gaillard 2003*), les populations d'ongulés sont composées en général de plus de femelles que de mâles. Ce déséquilibre est souvent renforcé dans les populations chassées quand l'objectif de gestion est la chasse aux trophées. Connaitre l'effectif d'une population donnée ne permet donc pas de prédire l'effectif des années suivantes dans les populations d'ongulés ni le taux de croissance des populations, sans tenir compte de la structure d'âge et de sexe.

Une des sources additionnelles de variations de la structure en âge des populations est la variation des taux de survie et de condition des jeunes en fonction des conditions (climatiques ou de densité) qu'ils rencontrent au cours de leur année de naissance, ce qu'on appelle l'effet

« cohorte ». Cet effet est double : (1) un effet sur la qualité des individus, qui perdure tout ou partie de leur vie (il y a alors des cohortes de différentes « qualités » qui coexistent au sein de la population); (2) un effet numérique, puisque les individus de certaines cohortes survivant mieux que d'autres, certains âges peuvent être plus ou moins représentés une année donnée dans une population (*Gaillard et al. 2003*).

Les modèles de dynamique des populations d'ongulés sont donc pour la majorité des modèles *a minima* structurés en âge. Élaborer des modèles de dynamique des populations structurées en âge en temps discret peut se formaliser sous forme de modèles matriciels (*Caswell 2000*), dont les propriétés ont été bien décrites, que ce soit dans le cadre déterministe (pas de variation des paramètres de survie et de reproduction d'une année à l'autre) ou lorsque l'on tient compte de la stochasticité environnementale (variations inter-annuelles des paramètres de survie et de reproduction). Ce formalisme matriciel présente l'avantage de permettre le calcul explicite de paramètres, dont l'interprétation biologique est relativement simple (par exemple, le taux de croissance annuel asymptotique, le temps de génération, le temps de doublement des populations, la sensibilité du taux de croissance aux paramètres démographiques, la structure d'âge asymptotique, *Gaillard et al. 2005*). Il devient alors possible d'anticiper comment les effectifs, la structure d'âge et le taux de croissance annuel pourraient répondre à tel ou tel facteur (climat, chasse) influençant la variation de chacun des paramètres démographiques. Les travaux des 20 dernières années ont permis des avancées majeures en explorant le comportement de ces modèles considérant, entre autres, des covariations entre paramètres, ou des auto-corrélations temporelles. Prendre en compte les effets cohortes rend les modèles démographiques particulièrement complexes, nécessitant d'introduire des effets qui perdurent au cours du temps. En fonction de leur importance, il faut également inclure aux modèles démographiques une dépendance entre les performances à l'âge adulte des individus, et la densité ou les variables environnementales dont ils ont fait l'expérience l'année de leur naissance. Les modèles « Integral Projection Models » (« IPM » – *Coulson 2012*) sont une extension des modèles matriciels classiques qui permettent en partie d'inclure de tels liens entre les traits et l'environnement. Ils reposent en effet sur le croisement entre la modélisation des relations continues entre les traits et les paramètres démographiques d'une part et une approche matricielle d'autre part (*Doak et al. 2021*). Ils permettent de mieux comprendre le lien entre démographie et évolution des traits phénotypiques dans les populations. Enfin, d'autres formalismes, tels les modèles de diffusion, ont été explorés pour estimer par exemple la part relative de la stochasticité environnementale et de la stochasticité démographique (la variabilité aléatoire des paramètres démographiques d'un individu à l'autre, dont il faut tenir compte quand les effectifs sont faibles) dans les fluctuations des effectifs, (*Saether et al. 2001, Saether et al. 2013, Engen et al. 2014*).

Concernant les ongulés présents en France, il est important de retenir qu'ils ont un temps de génération variant d'environ quatre ans (pour le chevreuil) à environ huit ans (bouquetin, cerf), avec des variations inter-populationnelles, que leur taux de croissance maximal varie de 1.3 pour les espèces monotoques (ayant habituellement un jeune par portée) à 1.5 pour le chevreuil (*Gaillard et al. 2000*), et que le taux de croissance est plus sensible aux variations de la survie adulte qu'à celles de la survie juvénile ou de la fécondité. Ceci signifie que la répercussion d'une variation donnée (en pourcentage) de la survie juvénile ou de la fécondité sur le taux de croissance sera plus faible que la répercussion de la même variation de la survie adulte.

S'il est possible d'aboutir à de telles conclusions sur les processus démographiques des ongulés actuellement, c'est grâce au suivi à long terme d'individus d'âges connus dans plusieurs populations au niveau mondial (*Clutton-Brock et Sheldon 2010*). La France se distingue par le nombre de populations contribuant à ces études démographiques, et notamment comme étant le seul pays européen dans lequel chaque espèce d'ongulés suivie (*figure 50*) par capture-marquage d'individus d'âge connu (pour la plupart) dans un à plusieurs sites d'étude depuis 25 à 45 ans selon les espèces (*Gaillard et al. 2010*). Notons que ces suivis contribuent de manière importante (*chapitre 7*) à une recherche française de portée internationale en

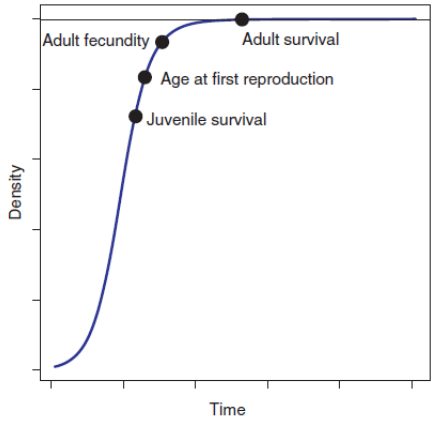
écologie générale, en démographie, en évolution, en écologie comportementale, en gestion et en conservation.

2. Densité-dépendance

Les populations d'ongulés montrent toutes des réponses de densité dépendance, donc une diminution de leur taux d'accroissement avec l'augmentation de la densité, au travers de la réponse des taux de survie, de reproduction, ou de dispersion densité-dépendant. Les processus de densité-dépendance dans les populations longévives sont relativement complexes (revue dans *Bonenfant et al. 2009*), et leur inclusion dans les modèles démographiques le sont aussi pour plusieurs raisons :

(1) Plusieurs fonctions mathématiques permettent de modéliser la densité dépendance (*figure 31*), c'est-à-dire de relier un paramètre démographique à la densité. Sans rentrer dans les détails, utiliser une fonction mathématique plutôt qu'une autre peut aboutir à des comportements différents des modèles de population.

Figure 31 : séquence des réponses densités-dépendantes des paramètres démographiques pour une population de grand mammifère



Note : population théorique d'ongulés qui augmente et qui atteint un seuil k correspondant à la capacité d'accueil. Les points illustrent la séquence des réponses densités-dépendantes pour une population de grand mammifère structurée en âge (réponses attendues selon le modèle d'eberhardt). Ainsi, lorsqu'une population est en densité dépendance, c'est d'abord la survie juvénile qui est affectée, puis l'âge à la première reproduction, puis la fécondité et enfin la survie adulte.
Source : *Issu de Bonenfant et al. (2009)*

(2) Dans les populations structurées en âge et en sexe comme le sont celles des ongulés, les paramètres démographiques ne répondent pas tous à la densité de la même façon, ce qu'avait déjà postulé Eberhardt en 1985. Ainsi, c'est en général la croissance corporelle des individus qui ralentit en premier, entraînant une baisse de la survie juvénile, puis un retard dans l'âge de primiparité, ensuite de la fécondité et en dernier lieu, la survie des adultes (cette séquence de réponse sous-tend le suivi des populations par ICE – *chapitre 2*).

(3) La densité lors des conditions de vie précoce peut affecter les individus toute leur vie (l'effet cohorte décrit ci-dessus), créant des effets à long terme, éventuellement indépendants des conditions environnementales rencontrées par les individus adultes.

(4) La densité d'une année donnée peut affecter les paramètres démographiques une ou deux années plus tard. Les effets cohorte ou les effets retard peuvent générer des corrélations entre années, ou entre paramètres, ce qui complexifie les modèles. Ces corrélations peuvent entraîner une fluctuation des effectifs soit plus importante, soit moins importante que quand ils sont ignorés.

(5) Parler de densité reste vague. La densité correspond au sens strict au nombre d'individus par unité de surface. Mais le processus dominant par lequel on suppose que la densité opère est par la diminution des ressources alimentaires disponibles pour les

individus (compétition par exploitation) – bien que ce ne soit pas le seul. Or, les ressources végétales disponibles pour les herbivores ont leur propre dynamique et des réponses à l'abroutissement à court, moyen et long terme qui vont elle-même modifier les relations entre nombre d'individu par unité surfacique, ressources disponibles par unité surfacique et ainsi, nombre d'individus par ressource disponible. Les modèles tenant compte à la fois des plantes et des herbivores peuvent induire des dynamiques de surcompensation, et des fluctuations potentiellement sur le long terme.

(6) L'organisation sociale et spatiale des populations, et la possibilité de disperser (donc la structure du paysage, la connectivité) peuvent influencer les réponses comportementales et démographiques à la densité.

Quelles que soient ces sources de complexité, la densité dépendance, mise en évidence dans de nombreuses populations (*Bonenfant et al. 2009*), démontre l'importance des processus de régulation de type ascendants (en anglais: « bottom-up », c'est-à-dire une régulation par les ressources) chez les ongulés. Du fait de la complexité de ces processus toutefois, les fluctuations d'effectifs au cours du temps peuvent montrer des dynamiques irruptives (*Forsyth et al. 2006*), plus ou moins cycliques, et avec des fluctuations d'ampleur plus ou moins marquées, en fonction des espèces, des populations et des conditions dans lesquelles elles vivent. Plusieurs travaux de populations suivies sur le long terme montrent ainsi que, quand il s'agit de densité dépendance (qu'il faut en général considérer en interaction avec les fluctuations environnementales) et de ses conséquences sur les fluctuations des effectifs, le « diable est dans le détail » (*Clutton-Brock et Coulson 2002*), c'est à dire dans les différences des relations âge-dépendantes entre densité et reproduction ou survie.

3. Prédation

Les ongulés de la taille de ceux présents en France sont tous potentiellement la proie de prédateurs tels que le loup ou le lynx et dans une moindre mesure, de l'ours, du renard (essentiellement pour les jeunes chevreuils), ou d'aigle royaux (anecdotiquement sur les jeunes individus chamois par exemple). Cependant, l'impact de la prédation peut être plus complexe qu'anticipé, car elle dépend notamment (1) du caractère plus ou moins sélectif des prédateurs vis à vis des classes d'âge, de sexe, de condition physique ou de comportement des individus, (2) de l'état de la population et en particulier, de si les populations sont en relativement forte densité, ou au contraire, d'effectif faible, (3) de l'existence de proies alternatives, et (4) de l'abondance des prédateurs relativement à celles des proies, de leur mode de chasse (à l'affût, comme le lynx, ou à l'approche et à la course, comme le loup et le renard) et de leur structure sociale (notamment pour le loup, la taille de la meute déterminant à la fois la quantité et le type de proies chassées). Suivant les situations, la prédation peut ainsi être additive (la mortalité due à la prédation s'ajoute aux autres sources de mortalité, de sorte que la mortalité totale est égale à la somme de la mortalité naturelle et de la mortalité par prédation) ou compensatoire (voire surcompensatoire). Les phénomènes de compensation se produisent soit si la prédation atteint essentiellement des animaux qui n'auraient pas survécu ou alors pas contribué à la reproduction, soit si, en réduisant les effectifs, les prédateurs diminuent l'intensité des phénomènes de densité dépendance, entraînant une meilleure reproduction et/ou une meilleure survie des animaux restants. Les modèles théoriques de la dynamique des systèmes prédateurs-proies anticipent donc que selon le contexte écosystémique, les grands carnivores peuvent avoir un effet imperceptible (cas de proies à forte densité peu prédatées, phénomènes de compensation), jouer un rôle de limitation (baisse des effectifs, mais avec une faible relation de dépendance à la densité de la population d'une proie donnée) ou de régulation (maintien de la population proies autour d'un point d'équilibre), au contraire, de dérégulation (augmentation des fluctuations des effectifs de proies au cours du temps), voire être cause d'extinction (par exemple en cas de forte prédation sur une espèce, alors que le loup se maintient grâce à des proies alternatives- « predator pit » en anglais). Prédire les effets

de la prédation sur une population ou une communauté de proies donnée est donc un défi (sans même parler des questions sociales, économiques et culturelles entourant la présence des grands prédateurs, *Chapron et al. 2014*), et nécessite d'être contextualisé, notamment en tenant compte des espèces prédateurs (dont les mésoprédateurs de taille petite à moyenne, également affectés par la présence des grands prédateurs) et proies présentes, de l'abondance et de la composition des communautés, et de l'état des populations.

Les informations les plus communément disponibles dans les études sur les carnivores sont celles sur le régime alimentaire, qui permettent effectivement d'identifier quelles populations et quelles espèces proies, ces carnivores sont susceptibles d'affecter. Les données sur la part des ongulés sauvages dans le régime alimentaire du loup restent très parcellaires, particulièrement en France (une seule étude française retenue, par exemple, dans la revue des études européennes la plus récente, *Zlatanova et al. 2014*). Les études européennes soulignent la versatilité du loup dans la sélection de ses proies (*Zlatanova et al. 2014, Sand et al. 2016, Mori et al. 2017, Sin et al. 2019*) et l'importance des variables climatiques qui affectent de façon différente la susceptibilité des différentes espèces d'ongulés (*Sidorovich et al. 2017*). Bien qu'indispensables, ces informations sont loin de pouvoir nous renseigner sur les conséquences réelles de la prédation sur les populations de proies. Passer d'une identification des proies prédatées (à partir des déjections ou par recherche des carcasses) à une mesure d'impact numérique sur les populations en place nécessite la mise en place d'études à une toute autre échelle (par exemple *Vucetich 2011*). De ce fait, l'effet du loup sur les dynamiques de populations d'ongulés dans un contexte pluri-spécifique n'a été que peu étudié en Europe, qui abrite pourtant des écosystèmes diversifiés, dans des massifs avec des communautés de proies domestiques et sauvages différentes, et à différents stades de la colonisation du loup. Seule la Scandinavie fait exception. La seule étude menée de 2002 à 2012 en France (« Programme Prédateur-Proies » PPP) suggère que l'impact du loup sur la survie différerait selon l'espèce de proie, grâce à la comparaison de deux sites d'étude : la vallée de la Haute-Tinée dans le parc du Mercantour abritant une meute de loup depuis 15 ans et le massif des Bauges sans meute installée (*Anceau et al. 2015 – Faune sauvage 306*). Pour le chevreuil, une mortalité accrue dans le Mercantour a été observée, uniquement durant les hivers enneigés (interaction entre prédation et conditions climatiques), alors que des taux de survie similaires entre les sites avec et sans loups ont été notés pour le chamois. Ces résultats démontrent ainsi que, avec toutes les précautions liées à la comparaison de sites différant par de multiples facteurs, en l'absence de fort enneigement, les loups n'ont pas d'effet notable sur la survie des chamois et chevreuils. Par contre, les années de fort enneigement, cela ne reste vrai que pour le chamois, les loups ayant alors un effet significatif sur la survie des chevreuils.

De façon générale, si les résultats du PPP-Mercantour peuvent sembler *a priori* contre-intuitifs (pas ou peu d'effets du loup sur la dynamique de ses proies), les modèles prédisant les dynamiques couplées prédateurs proies soutiennent qu'un prédateur n'a pas forcément un effet négatif sur le taux de croissance d'une population de proies (voir par exemple Tanner et al. 2019 sur l'exemple du sanglier), particulièrement s'il a un comportement de prédation sélective (en prélevant des individus dont la probabilité de survie est faible), s'il est dans un contexte de proies à forte densité (ce qui est souvent le cas dans les aires protégées par exemple), quand plusieurs proies alternatives sont disponibles (ce qui est le cas partout où le loup est présent en France) et quand les populations de loups sont maintenues à faible densité. Nous sommes donc probablement, en France, dans la même situation que celle rapportée dans la plupart des pays européens dont les écosystèmes sont fortement anthropisés (*Kuijper et al. 2016*) : des populations de loups dont les effectifs sont eux même limités par des facteurs autres que leurs ressources (prélèvements encadrés, mortalité par collisions, braconnage), dont la distribution est restreinte aux zones géographiques dans lesquels l'impact humain est relativement faible, et dont l'impact numérique sur telle ou telle population de telle ou telle espèce d'ongulés est peu à même d'atténuer les problèmes générés par les ongulés et perçus comme des contraintes, ou de diminuer la provision des services. La question n'est donc pas la capacité des loups à réduire les populations d'ongulés, mais la compatibilité de la présence du loup avec les activités de

différents secteurs du monde socio-économique et l'acceptabilité du loup à une densité qui serait déterminée par ses ressources et non par une limitation anthropique (*Mech 2017*).

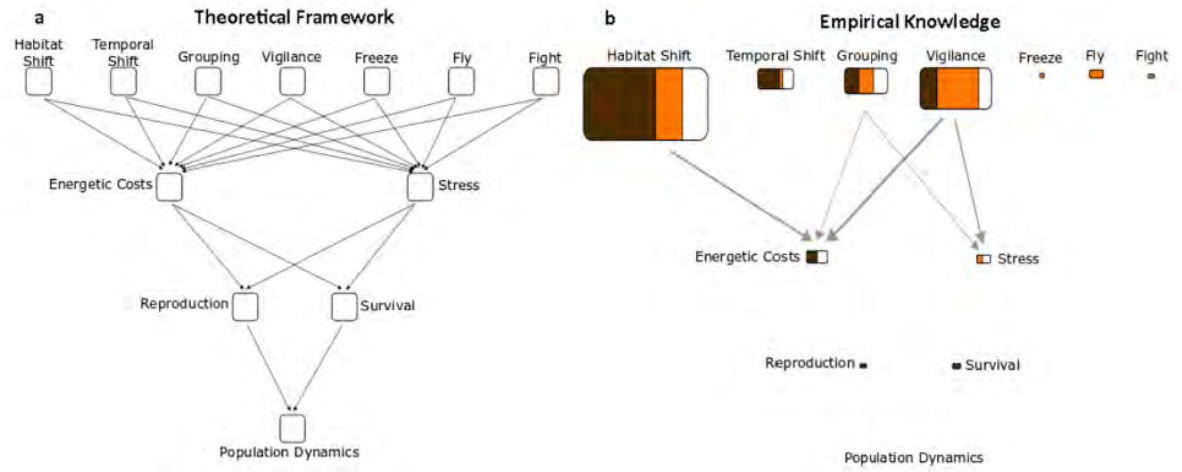
Si les prédateurs ont un effet numérique plus ou moins important sur leurs proies, leurs impacts sur la dynamique des populations peuvent aussi être indirects, sans passer par le prélèvement d'individus (figure 32). Il existe ainsi plusieurs processus indirects par lesquels les prédateurs peuvent affecter la condition physique des proies (donc, à terme, leur survie ou leur reproduction), par exemple au travers de la diminution du temps passé à l'alimentation (conséquence d'une augmentation du temps passé à la vigilance), l'augmentation du stress, le changement de rythme d'activités journalier, la hausse des distances de fuite vis à vis de sources de perturbation, ou encore une modification de la sélection d'habitats (contrainte, par exemple, par la proximité à des zones refuge). De très nombreux articles et revues traitent des effets indirects des prédateurs sur les proies, certains de ces effets (notamment le changement de la sélection d'habitat) sous-tendant les potentiels effets cascade de la prédation sur les écosystèmes. La redistribution des espèces proies dans le paysage lorsque les prédateurs y sont présents a conduit à l'émergence du concept de « paysage de la peur » (Laundré 2001) : à chaque endroit dans un paysage, peut ainsi être associé un niveau de « peur » pour les individus d'une espèce donné, qui conduit à une réaction comportementale ou physiologique. Ce niveau de peur dépend de la configuration du paysage, du risque réel dans chacun des habitats, et de la proximité aux zones refuge. Pour un même risque d'être tué, ce « paysage de la peur » est en revanche propre à chaque espèce d'ongulés, chacune d'entre elle se reposant sur différents comportements d'évitement du risque de prédation, que ce soit la fuite (cas du mouflon), le camouflage (cas du chevreuil en forêt), ou l'utilisation d'habitats peu accessibles aux prédateurs (cas du bouquetin). Sans nécessiter que les prédateurs soient à forte densité (*Creel et Christianson 2008, Martin et al. 2020*), leur arrivée dans des écosystèmes où ils étaient absents tend donc à redistribuer les individus proies, d'une manière qui va dépendre à la fois du comportement des prédateurs, de leur nombre, de la configuration du paysage, et des caractéristiques des proies. Une des illustrations emblématiques de cette redistribution est la méfiance accrue des ongulés vis-à-vis des routes et des chemins, que certains prédateurs utilisent volontiers par facilité, un comportement montré empiriquement en Amérique du Nord (*Dickie et al. 2020, Raynor et al. 2021*) et en Scandinavie (*Loosen et al. 2021*). Comme le « jeu » entre proies et prédateurs se fait sur un « plateau » paysager fortement modifié par les activités humaines, la redistribution des proies et prédateurs dans le paysage peut être à son tour modifiée par la présence humaine (*DeMars & Boutin 2018*). C'est ainsi qu'ont pu être observés des comportements de sélection de zones à proximité d'implantations humaines par des proies, quand ces mêmes zones sont évitées par leur prédateur. Les proies se servent alors de la peur des prédateurs vis-à-vis des humains comme d'un « bouclier » (traduction du terme anglais de « human shield » proposé dans ce cadre, *Hebblewhite et al. 2005, Berger 2007, Basille et al. 2009*).

L'hypothèse d'une modification du rythme circadien des activités des proies en présence de prédateurs est soutenue par plusieurs études empiriques. En effet, les activités humaines, récréatives et cynégétiques conduisant le plus souvent à une plus grande nycthéméralité des activités des loups (*Theuerkauf 2009*), les proies pourraient réévaluer leur allocation circadienne des différentes activités, avec comme conséquences possibles, un renforcement de contraintes telles que les collisions, qui augmentent la mortalité des ongulés.

Par leur prélèvement direct et leurs conséquences sur le comportement des proies, les grands prédateurs peuvent donc potentiellement avoir des effets en cascade au sein du réseau trophique (*Kuijper et al. 2016, Ripple et al. 2016, Newsome et al. 2017, Jiménez et al. 2019*). Particulièrement complexes à étudier, l'ampleur de ces effets cascade est source de nombreux débats dans la communauté scientifique internationale (revue dans *Sergio et al. 2008*). On s'attend à ce que ces effets cascade soient d'autant plus atténués que la densité des carnivores est faible, que la diversité des espèces proie est élevée ou que le réseau trophique est complexe, ce qui est le cas dans les écosystèmes français dans lesquels le loup est présent. Un des effets indirects particulièrement complexe de la présence d'un grand carnivore sur ses proies est celui qui

opère au travers de la prédation intra-guilde des grands sur les méso-carnivores : en diminuant les effectifs des méso-carnivores, les grands carnivores diminuent la pression de prédation globale sur les proies, entraînant potentiellement une augmentation de leurs effectifs (*Rossa et al. 2021, Ferretti et al. 2021, Kojola et Kuittinen 2002, Butler et al. 2014, Lescureux et Linnell 2014*). Alors que les chaînes de causes et de conséquences (directes et indirectes) sur les proies ont bien été identifiées sur des schémas purement conceptuels, la mise en évidence empirique de la part relative des effets directs et indirects de la prédation sur leurs proies et par là même, sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, reste un défi, de sorte que les études de cas en nature restent peu nombreuses (*voir la revue de Say-Sallaz et al. 2019*).

Figure 32 : diagramme conceptuel des composantes des effets non-consomptifs (NCE) de la prédation sur les grands mammifères terrestres



Note : a) diagramme conceptuel des composantes des effets non-consomptifs (NCE) de la prédation sur les grands mammifères terrestres, et les liens entre ces différentes composantes.
b) représentation de la connaissance empirique. La taille des rectangles et la largeur des liens sont proportionnels au nombre d'études qui s'intéressent aux différentes composantes des NCE et aux liens entre ces différentes composantes. La couleur marron représente la proportion d'études ayant trouvé un effet proactif du risque de prédation, la couleur orange représente la proportion d'études qui ont un trouvé un effet réactif au risque de prédation, et la couleur blanche représente la proportion d'études qui se sont intéressées à la composante mais n'ont pas trouvé d'effet. Les réponses comportementales anti-prédatrices peuvent être induites par le stress mais dans cette figure, nous avons simplifié et nous nous sommes focalisés sur le stress comme conséquence des réponses anti-prédatrices.
Source : *issu de Say-Sallaz et al. 2019*

Nous renvoyons au dossier spécial « La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects » publié en 2015 (*Anceau et al. 2015*[19]) dans Faune sauvage, le magazine scientifique de l'OFB, pour des explications accessibles sur la complexité des phénomènes de prédation sur les populations d'ongulés sauvages, explicitées sur le cas du loup en France et reposant en partie sur le programme d'étude prédateur-proies, maintenant terminé, qui s'est déroulé dans le Parc national du Mercantour de 2002 à 2012. Dans le *chapitre 10*, nous reviendrons sur les défis qu'il faudra relever pour mieux comprendre comment le loup peut impacter les services et contraintes fournis par les ongulés sauvages et nous argumenterons en faveur d'études de plus grande ampleur que celles qui ont pu être menées en Europe (à l'exception des pays scandinaves), pour répondre au défi des nouveaux modes de coexistence à définir entre humains, carnivores et ongulés (*Chapron et al. 2014, Linnell et al. 2020, Martin et al. 2020*).

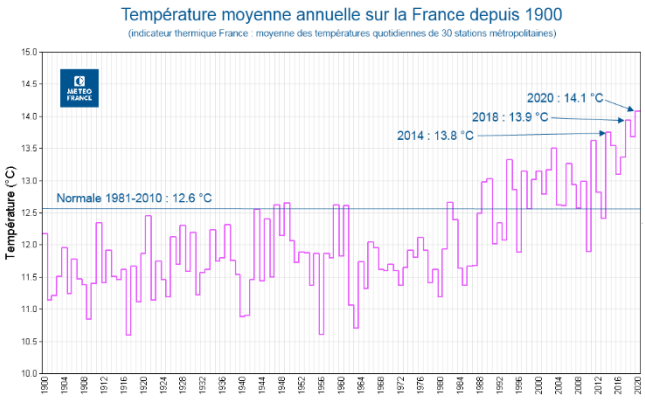
19. www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/FS_306_predation_loup_sur_ongules_sauvages.pdf.

4. Climat

Le changement climatique est documenté en France comme dans le monde *Chiffres clés du climat - France*[20]*, Europe et Monde, 2019 et Le climat futur en France*, et se traduit principalement par une tendance sur le long terme à l'augmentation des températures annuelles moyennes (*figure 33*), à des hivers plus doux (avec une durée d'enneigement réduite en montagne), des printemps plus précoces, et des sécheresses estivales plus marquées. Outre ces tendances, la fréquence des événements extrêmes (précipitations, vents violents, canicules) aurait tendance à augmenter. Comprendre et prédire les effets de ces changements sur les populations d'ongulés nécessitent d'envisager les effets directs du climat sur les paramètres démographiques (survie, mortalité) et sur le comportement animal (réduction du temps passé à l'alimentation en cas de canicule par exemple), ainsi que les effets indirects engendrés par des modifications des ressources et des habitats disponibles pour les ongulés. Alors que l'emphase a souvent été mise, sous nos climats saisonniers tempérés, sur l'impact de la sévérité hivernale sur la dynamique des populations, lorsque les espèces herbivores sont confrontées à une réduction de la disponibilité de leurs principales ressources alimentaires, les conditions climatiques pendant la période de croissance de la végétation, au printemps, et pendant l'été, sont depuis le XXI^{e} siècle considérées comme tout autant cruciales (par exemple *Plard et al. 2014 sur le chevreuil*). En affectant les animaux, particulièrement les femelles, à un moment où elles doivent assurer la lactation, récupérer du manque de ressources de l'hiver précédent, et reconstituer leur réserve pour l'hiver suivant, ces conditions printanières et estivales peuvent influer non seulement la reproduction en cours, mais également la condition physique des animaux avant l'hiver, et par là même, leur reproduction et leur survie l'année suivante. En outre, les conditions printanières et estivales peuvent affecter la condition physique des jeunes de l'année, avec des conséquences possibles à la fois sur leur survie immédiate, mais également sur leur performance tout au long de leur vie (effet cohorte). Ces effets cohorte et les effets retard des conditions climatiques d'une année sur les paramètres démographiques de l'année suivante pourraient être plus ou moins marqués en fonction d'une part de la variabilité interannuelle des conditions printanières et estivales et d'autre part des espèces concernées. En effet, toutes les espèces d'ongulés ne dépendent pas au même degré des réserves de graisses corporelles pour leur survie au cours de l'hiver et pour la reproduction l'année suivante (le chevreuil en étant moins dépendant que les autres espèces, Jönsson 1997, Andersen et al. 2000, Rehnus et al. 2020). D'autres subtilités nécessitent d'être prises en compte pour prédire les relations entre le climat et la démographie des populations d'ongulés sauvages, notamment les déclinaisons locales des tendances globales : une augmentation de température printanière n'a pas le même effet sur la végétation d'un endroit à l'autre en fonction du régime de précipitations de l'endroit concerné par exemple, ou de l'hétérogénéité des habitats et de la topographie (*Loison et al. 1999*). De même, à basse ou haute altitude, la conjonction de précipitations accrues et de températures plus élevées en hiver se traduit en un enneigement réduit à basse altitude et augmenté à haute altitude.

20. www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr.
https://meteofrance.com/changement-climatique/quel-climat-futur/le-climat-futur-en-france.

Figure 33 : température moyenne annuelle en France depuis 1900



Source : *Météo France*

Au final, entre effets directs et indirects, effets immédiats et effets retards, déclinaison locale d'effets globaux, le bilan de l'impact des changements climatiques (tendances, fréquence et intensité des événements extrêmes) sur la dynamique des populations des ongulés sauvages a été peu quantifié, malgré la littérature relativement abondante concernant les relations entre climat et paramètres démographiques pris séparément. Des études reposant sur la comparaison des séries temporelles longues des sites d'études français dans lesquels des animaux sont suivis individuellement à partir de marquage (*chapitre 7.3*) sont toutefois en cours, et devraient améliorer notre compréhension du lien complexe entre changement climatique et dynamique des populations.

5. Utilisation des habitats

L'expansion spatiale des ongulés sauvages en France est liée à la versatilité de la plupart des espèces, capables d'exploiter une gamme variée d'habitats : le chevreuil, le sanglier, le cerf sont de plus en plus présents en milieu de montagne, alors que l'aire de distribution du chamois s'étend dans les forêts et les vallées jusqu'en milieu méditerranéen. Seul le bouquetin reste jusqu'à présent dans les zones de montagne et le mouflon, proche des sites dans lesquels il a été introduit, essentiellement dans les Alpes, les Pyrénées, ou le Massif central. La distribution actuelle est la résultante d'une dynamique d'expansion rapide au cours des dernières décennies, qui découle de la façon dont les individus utilisent les habitats disponibles et des mouvements de dispersion (*voir section suivante*). Il est donc crucial de comprendre comment se prennent les décisions individuelles de sélection d'habitat chez les ongulés sauvages pour anticiper les conséquences de la poursuite de l'expansion des ongulés et des modifications de leurs habitats (fragmentation, usages des terres, urbanisation, fréquentation humaine).

De façon générale, l'utilisation des habitats par les individus se mesure en termes de probabilité de présence des individus dans chaque type d'habitat. Cette probabilité de présence dépend des préférences des individus et de la disponibilité des habitats dans le paysage (*Lele et al. 2013*). Comparer l'utilisation des habitats à leur disponibilité revient à étudier le processus de sélection des habitats. Chaque habitat peut assurer une ou plusieurs fonctions : être une zone d'alimentation, de repos/rumination, de « refuge » ou de déplacement par exemple. Ces fonctions sont propres à chaque espèce, et dépendent en particulier de son régime alimentaire et de ses tactiques comportementales anti-prédatrices. De même que la combinaison du risque posé par la prédation, les collisions et le dérangement, et de la tactique comportementale anti-prédatrice de chaque espèce ou individu façonne un paysage de la peur (*voir ci-dessus*), la combinaison de la distribution de la végétation dans le paysage et du régime alimentaire construit pour chaque espèce un « paysage des ressources » (la traduction de « foodscape ») qui lui est propre. Outre les paysages de la peur et des ressources, on parle également de paysages énergétique (correspondant à l'énergie pour aller d'un point à un autre) et thermique

(un jour donné, la température ressentie et la radiation varient en fonction des habitats et de la topographie). L'utilisation de l'habitat d'un individu d'une espèce donnée résulte donc d'une sélection dans de multiples couches paysagères, ainsi que de la structure (agencement des habitats les uns par rapport aux autres) et de la fragmentation du paysage. La contrainte qui s'applique aux individus est celle d'acquérir suffisamment d'énergie pour survivre et se reproduire, tout en évitant les risques de mortalité. Quand les habitats les plus propices à l'alimentation sont aussi ceux dans lesquels la prédation est élevée, les animaux se retrouvent obligés de faire des compromis entre le temps à passer dans tel ou tel habitat et sur l'allocation du temps passé à effectuer différentes activités. C'est le cas des ongulés sauvages, car il est fréquent que les zones les plus productives (zones ouvertes, bords de routes et de chemins, de chablis, champs cultivés) soient aussi les plus risquées.

Les études menées jusqu'à présent montrent toutes que la sélection d'habitat est un processus complexe, qui dépend fortement des caractéristiques du paysage et des habitats disponibles. La question cruciale est donc de savoir dans quelle mesure il est possible d'extrapoler les relations trouvées à partir de quelques individus, ou dans quelques sites particuliers à d'autres paysages ou habitats, et à des échelles spatiales supérieures ou inférieures. Pour cela, il faut notamment comprendre ce qui s'appelle la réponse fonctionnelle de la sélection d'habitat, c'est-à-dire comment l'intensité de la sélection pour un habitat dépend elle-même de sa disponibilité (*Holbrook et al. 2019*) : un habitat ou une ressource indispensable (un point d'eau par exemple) apparaîtront plus fortement sélectionnés s'ils sont rares que communs.

La sélection d'habitat a été étudiée et fait actuellement l'objet de projets de recherche à partir d'animaux équipés de colliers GPS sur l'ensemble des espèces d'ongulés sauvages en France dans des écosystèmes diversifiés, avec pour objectif de comprendre comment les individus gèrent le compromis entre l'acquisition de ressources et la prise de risque, sous-jacent aux processus de sélection de l'habitat. En étudiant un nombre important d'animaux, les réponses fonctionnelles vis à vis de composantes importantes du paysage sont également recherchées. Le chevreuil est ainsi étudié dans cins sites en paysages agricole (un site), forestier (trois sites), montagnard (un site), le mouflon dans trois sites (Alpes, Corse, Massif central), le chamois dans deux sites (Pyrénées, Alpes), le bouquetin dans une multitude de sites, le cerf dans deux sites de forêt, le sanglier dans trois sites de forêt. Nous renvoyons à l'*annexe 5*, qui rassemble les connaissances sur la sélection d'habitat de ces différentes espèces et les publications qui s'y rapportent.

Le chevreuil reste inféodé à la présence de forêt, si possible hétérogène et avec un sous-bois diversifié, dans lequel il trouve à la fois refuge et nourriture. En milieu agricole par exemple, la probabilité de présence des chevreuils en zone ouverte dépendrait par exemple de la distance au couvert boisé (*Padié et al. 2015*). Pour les animaux de montagne, le chamois et dans une plus grande mesure, le bouquetin, les zones refuges sont les zones pentues et les pierriers, qui sont de faible productivité. En montagne de façon générale, un paysage et une topographie diversifiée sont recherchés par les animaux, chamois, ou bouquetins, car indicateurs d'habitats diversifiés. Les cerfs, comme les chevreuils, sont probablement sensibles à la proximité des forêts, bien que cela n'ait pas été étudié dans les paysages qu'il occupe en France. La fragmentation des paysages par les routes, les chemins et les sentiers est aussi un facteur déterminant de la distribution des individus dans le paysage : quand la fragmentation est relativement limitée, les individus évitent d'utiliser les zones près des structures linéaires du paysage. Cet évitement s'atténue toutefois quand les paysages sont très fragmentés, et que les animaux n'ont alors plus d'autre choix que de « vivre avec », malgré les risques encourus ou perçus lors des traversées de routes ou chemins (*Seigle-Ferrand 2021*).

Mieux étudier, et donc mieux comprendre, les règles qui régissent la sélection des habitats et des ressources est indispensable pour évaluer les conséquences de certaines méthodes de gestion mises en place pour atténuer les problèmes posés par la présence d'ongulés dans les zones agricoles, urbaines, ou sylvicoles (*chapitre 9*).

6. Mouvements de dispersion et de migration

La plupart des individus adultes des espèces d'ongulés sauvages présentes en France utilisent à l'année un domaine vital (défini comme l'aire qui comprend la majorité des localisations d'un individu et leur permet d'assurer survie et reproduction, *Burt 1943*) relativement stable d'une année à l'autre. La taille de ce domaine vital varie cependant d'une espèce à l'autre, entre populations, et entre individus, en fonction des caractéristiques des habitats disponibles (quantité, qualité, et distribution spatiale des ressources notamment), et des besoins individuels *(revue dans Seigle Ferrand et al. 2021*). Suivant les populations, les espèces et les habitats, le domaine vital annuel peut en réalité être composé d'aires saisonnières (parfois appelées « domaines vitaux saisonniers ») non ou peu recouvrantes, reliées par des couloirs de migration. Les animaux qui effectuent des déplacements entre domaines vitaux saisonniers non recouvrants sont désignés comme des migrateurs saisonniers. À l'inverse, les animaux qui, quelle que soit la saison, restent au même endroit, sont en général désignés comme des sédentaires. Il existe le plus souvent dans les populations françaises où cela est étudié, soit une grande majorité d'individus sédentaires (c'est le cas pour les populations, de toutes les espèces, vivant en plaine par exemple), soit une proportion variable d'individus sédentaires et migrateurs au sein d'une même population *(isard : Crampe et al. 2007, bouquetin : Villaret et al. 1997*). En dehors de la question de la migration ou de la sédentarité, se pose en outre celle de la distance de migration et des caractéristiques des corridors de migration et des zones d'occupation saisonnières. En France, l'espèce qui migre le plus communément est le bouquetin (bien que pas dans toutes les populations, et au sein d'une population, tous les individus ne migrent pas). Un programme est actuellement en cours pour mieux comprendre les caractéristiques de la migration elle-même (distance, zones d'arrivée et de départ, corridor de migration) et des animaux migrants ou sédentaires (âge et sexe, statut de reproduction) - résultats préliminaires rédigés dans *le rapport de M2 de Chauveau 2021*. Cependant, d'autres espèces, telles le chamois, le mouflon, ou le chevreuil en milieu de montagne, peuvent effectuer, selon les sites, des migrations altitudinales. L'occurrence et les caractéristiques de celles-ci restent toutefois peu documentées, car les études de la migration nécessitent le marquage par colliers GPS (ou VHF) d'un nombre important d'individus. La migration et la sédentarité correspondent à deux tactiques comportementales, qui permettent aux individus de faire face aux variations de la quantité et de la qualité de leurs ressources au cours de l'année, et d'échapper éventuellement à la compétition locale pour les ressources. Le fait de migrer engendre des coûts supplémentaires en termes de dépense énergétique supplémentaire et de risques encourus (rencontre avec des prédateurs, traversées de structures anthropiques) par les animaux au cours de leur trajet de migration. La migration, partielle ou totale des individus dans une population, peut donc se comprendre dans le cadre de modèle d'optimalité des comportements individuels, qui dépendent du contexte de leur population (densité notamment) et de leur environnement (dont l'ampleur et l'échelle d'hétérogénéité spatiale des ressources, *Chapman et al. 2011*). Les changements des habitats peuvent donc modifier le bénéfice attendu de la migration pour les individus, et par là même, modifier la dynamique des populations : habitats d'été ou d'hiver moins favorables qu'anticipé (par exemple : productivité réduite, présence d'animaux domestiques) avec des conséquences sur la reproduction ou la survie, risques et dérangement accrus pendant la migration (par exemple : nouvelles routes, passages accrus sur les structures linéaires existantes). Mieux documenter les caractéristiques de la migration (par exemple la phénologie et la durée de la migration), et des couloirs de migration, de même que l'impact démographique du fait de migrer ou non, pour un individu et au niveau populationnel sont des préalables indispensables à la gestion de la connectivité des paysages pour la faune sauvage (voir l'initiative mondiale « *GIUM: Global Initiative for Ungulate Migration », Kauffman et al. 2021*).

Alors que la migration désigne en général, quand on parle d'ongulés sauvages, les déplacements saisonniers et avec alternance, au sein d'une année, de l'utilisation d'une aire d'été et d'une aire d'hiver, la dispersion désigne en écologie animale le déplacement d'un individu sans retour d'un domaine vital vers un autre. La dispersion « natale » correspond au départ des individus de leur

lieu de naissance, lorsque ce déplacement se déroule avant leur première reproduction. Ce phénomène de dispersion est courant chez les chevreuils, dont les individus des deux sexes se dispersent dans les mêmes proportions avant de se reproduire : ils quittent le domaine vital de leur mère pour s'installer ailleurs (*Debeffe et al. 2012*). Chez les autres espèces sauvages françaises, la dispersion est bien moins quantifiée, du fait de la difficulté de capture, de marquage, et de suivi à suffisamment long terme des jeunes individus. Les quelques résultats existants indiquent toutefois que dans les espèces sociales basées sur des structures matrilinéaires (cas du cerf, chamois, mouflon, bouquetin) et dont le système de reproduction est polygyne, les mâles se dispersent plus que les femelles, les jeunes femelles restant en grande majorité à proximité du domaine vital de leur mère (*isard et chamois : voir par exemple Loison et al. 1999 a, 2008*). Une fois adulte, il est cependant rare que les individus changent définitivement de domaine vital chez les ongulés.

La dispersion est un phénomène fondamental pour comprendre comment la distribution spatiale des populations change dans le temps et l'espace, car elle sous-tend l'établissement de nouvelles populations dans le paysage et les flux d'individus entre populations existantes. L'expansion géographique des espèces d'ongulés observées ces dernières décennies en France est la résultante à la fois de lâchers et de la dispersion d'individus de populations en place. Le comportement de dispersion est souvent décomposé en trois phases, la phase de départ de la population d'origine, la phase de transit, et la phase d'intégration dans la nouvelle population, chacune de ces phases étant fonction de différents facteurs intrinsèques aux populations (densité, structure sociale) ou propres à l'environnement (qualité des habitats, quantité de ressources, facilité de déplacement dans le paysage ou présence d'obstacles). La dispersion est le comportement qui détermine les taux d'émigration et d'immigration des individus depuis et vers les populations et maintient ainsi une connectivité entre les populations et des flux de gènes (*Baguette et al. 2013*). Le taux d'émigration (proportion d'individus quittant une population par dispersion natale ou adulte) est souvent pensé et modélisé comme dépendant de la densité locale des populations. Cependant, les modalités que prennent cette relation entre taux d'émigration et densité sont variables en fonction des espèces et du contexte populationnel, du paysage, des densités locales, et sont, au final, peu décrites de façon empirique chez les mammifères (*Matthysen 2005, Baguette et al. 2013*). Certaines études montrent par ailleurs l'absence d'une telle relation dispersion et densité, par exemple chez le chevreuil (*Gaillard et al 2008*). Une des autres caractéristiques importantes de la dispersion est la distance entre le point de départ et celui où s'établissent les individus. Cette distance est en général modélisée comme une fonction de la taille corporelle des espèces (*Bowman et al. 2002*), bien que peu d'études effectuées sur les espèces présentes en France permettent une paramétrisation de ces fonctions.

Outre l'importance de la dispersion pour la dynamique des populations et des métapopulations (ensemble de populations connectées et distribuées dans le paysage), ce phénomène a de nombreuses conséquences sur d'autres fonctions assurées par les ongulés, comme la dispersion des graines (*Baltzinger et al. 2019*, contribuant potentiellement à la progression des invasives, Baltzinger et al. 2020), ou la possibilité pour les carnivores d'eux aussi, exploiter de nouveaux territoires. Dans une optique de prédiction de l'expansion géographique des différentes espèces d'ongulés sauvages présentes en France, sous divers scénarios de gestion des espèces et des territoires, il serait crucial d'approfondir nos connaissances sur la dispersion des ongulés sauvages, car les modalités d'expansion n'ont pour l'instant l'objet que d'un nombre très restreint d'études (établissement du mouflon après lâcher, *Darmon et al. 2007*; établissement du bouquetin ibérique après lâchers: *Garnier et al. 2021*), à l'exception des études menées sur le chevreuil en France et en Europe (*Hewison et al. 2021*).

7. Interactions avec les autres espèces d'ongulés sauvages et domestiques

La conséquence de l'expansion numérique et spatiale de toutes les espèces d'ongulés en France est qu'il existe de nombreux territoires où les espèces coexistent entre elles, et avec des ongulés domestiques. La coexistence de deux ou plusieurs espèces d'ongulés peut avoir des conséquences sur la dynamique des populations de chacune d'entre elles. Ces conséquences peuvent être négatives, si les espèces consomment des ressources similaires et que ces dernières ressources sont en quantité limitée (compétition pour les ressources), ou, alors que la présence d'une espèce empêche l'autre d'accéder à un espace qu'elle aurait utilisé en étant seule (compétition par interférence). On s'attend à une compétition d'autant plus intense que les niches spatiales (domaines vitaux), environnementales (caractéristiques des habitats) et trophiques (régime alimentaire) des espèces en présence sont chevauchantes (*Schoener 1974*). Les conséquences de la coexistence peuvent néanmoins aussi être positives, si une espèce, en consommant certaines plantes, améliore les ressources pour une deuxième espèce, ou si une espèce modifie la structure du paysage de sorte à l'améliorer pour une autre espèce (processus de facilitation, *Bruno et al. 2003*). Enfin, deux espèces peuvent coexister de façon « neutre », tant que les ressources alimentaires disponibles et l'espace ne sont pas limitants. Les espèces peuvent être amenées à coexister de façon neutre, si elles sont sensibles à des facteurs environnementaux différents (enneigement, température, sécheresse, dérangement). Par ailleurs, les espèces peuvent mettre en place des tactiques comportementales visant à l'évitement de la compétition par interférence ou de compétition par les ressources, en élargissant l'éventail des ressources ou de l'espace qu'elles exploitent, ou en décalant leurs activités dans le temps. Les relations de compétition et de facilitation sont donc complexes et elles dépendent des espèces en cohabitation, à leur abondance et densité relatives et aux caractéristiques environnementales. Que ce soit sur la thématique de la coexistence entre espèces sauvages, ou de celle entre espèces sauvages et domestiques, les études empiriques actuelles sur les espèces françaises restent relativement peu nombreuses et limitées à quelques situations, notamment du fait de la difficulté notoire de mettre en évidence les phénomènes de facilitation et de compétition en conditions naturelles (*Richard et al. 2013*).

Les études menées sur les rythmes d'activités, la sélection des habitats en été, et le régime alimentaire des chamois et des mouflons ne suggèrent pas d'influence du mouflon sur le chamois, dans un site d'étude où les deux espèces sont pourtant abondantes (*Darmon et al. 2012, Darmon et al. 2014, Bison et al. 2015*). Les interactions entre chevreuils et cerfs, dont les distributions se chevauchent souvent en plaine (Richard et al. 2014) semblent conduire à des conséquences négatives sur la masse corporelle des jeunes faons (Richard et al. 2010). À l'heure actuelle, plusieurs études menées en Suisse et en Italie portent sur les conséquences négatives sur les populations de chamois de la colonisation par les cerfs des habitats habituellement utilisés par les chamois (*Donini et al. 2021, Ferretti et al. 2015*), d'autant plus que ces deux espèces ont un régime alimentaire en partie chevauchant (*Redjadj et al. 2014*). Cependant, il est peu probable que la présence croissante de cerfs menace les populations de chamois, du fait de leur niche environnementale en partie ségrégée, notamment en hiver, et de la possibilité pour le chamois d'exploiter des habitats moins productifs et plus escarpés que le cerf (*Anderwald et al. 2016*). En outre, se pose la question de la contribution du cerf à la limitation de l'embroussaillement et au maintien d'une diversité d'habitats qui pourraient être favorables aux espèces plus petites, ce qui pourrait contrecarrer les effets de compétition par exploitation ou par interférence qu'on lui attribue dans les quelques études citées. La question de la compétition entre le bouquetin et les autres espèces a peu été abordée, mais mériterait d'être étudiée plus en avant maintenant que les populations de bouquetins deviennent plus abondantes. Notons qu'étudier les influences croisées des espèces les unes sur les autres reste une entreprise particulièrement délicate (les études sont donc particulièrement rares), car l'existence d'une interaction apparente entre espèces n'implique pas forcément des processus de compétition ou de facilitation sous-jacents. Des réponses différentes aux variables

environnementales (par exemple, sensibilité différente des espèces à l'enneigement) ou à la prédation peuvent parfois être des explications alternatives.

En dehors des interactions de compétition ou de facilitation des espèces d'ongulés sauvages entre elles, les ongulés sauvages sont pratiquement partout chevauchants avec des ongulés domestiques, qui, en France, sont présents dans la plupart des espaces protégés, à l'exception des réserves intégrales. Cependant, les conséquences de cette coexistence entre ongulés domestiques et sauvages, que ce soit pour l'un ou l'autre des protagonistes, dépendraient des espèces en présence, de leur densité et des milieux qu'ils occupent, ce qui n'a pas, pour l'instant, fait l'objet d'études de grande ampleur en France ou ailleurs (*Pozo et al. 2021*). Les formes de pastoralisme sont multiples par exemple, que ce soit en termes de taille de troupeaux, de mode de conduite, de durée d'estive, de présence de chiens de protection ou de clôture, des éléments à même de déterminer les localisations et les interactions entre animaux sauvages et domestiques. Les relations entre pastoralisme et ongulés sauvages font l'objet d'un récent article de synthèse (*Pozo et al. 2021*), dont un des messages clés de cet article pointent que « Les conflits entre les intérêts de la production animale et ceux de la conservation des herbivores sauvages constituent un défi mondial croissant. La résolution de ces conflits est entravée par une mauvaise compréhension des principaux facteurs sociaux et écologiques sous-jacents». [traduction de «Conflicts between the interests of livestock production and those of wild herbivore conservation are an increasing global challenge. Addressing these conflicts is hindered by a poor understanding of key underlying social and ecological drivers] ». Nous revenons dans le *chapitre 10* sur les enjeux à venir sur la coexistence entre ongulés sauvages et ongulés domestiques, dans la configuration relativement récente où les ongulés sauvages sont de plus en plus nombreux et que le pastoralisme fait face à plusieurs défis sociétaux et économiques, et à la prédation.

8. Maladies

Les populations de tous les ongulés sauvages sont sujettes à de nombreuses maladies qui sont détaillées dans le *chapitre 9*. Certains pathogènes sont partagés avec les ongulés domestiques, voire les humains. Bien que la liste de ces maladies soit longue et dynamique, il reste difficile de prédire de façon générale les conséquences des risques sanitaires sur la dynamique des populations sauvages. Ainsi, la plupart des études qui améliorent la compréhension des conséquences des maladies sur la dynamique des populations sont des études rétrospectives, souvent initiées à l'occasion de la survenue de ces maladies dans les populations (par exemple : *Loison et al. 1996, Beaunée et al. 2015, Lambert et al. 2020*). Il existe également quelques études qui profitent des sites d'études à long terme de la veille sanitaire qui s'y déroule pour évaluer l'importance de certaines maladies, pour la plupart relativement bénignes (voir par exemple *Pioz et al. 2006 sur le chamois*). Un chapitre et de nombreuses annexes détaillent dans la suite de ce rapport les différentes maladies, le risque qu'elles posent, et les veilles mises en place pour le suivi sanitaire des ongulés sauvages en France.

9. Conséquences de la chasse

La chasse conduit à augmenter la mortalité dans une population, et a donc forcément des conséquences sur la dynamique des populations. Ces conséquences dépendent de plusieurs facteurs, dont l'intensité de la chasse (pourcentage de la population prélevée), du niveau de sélectivité de la chasse (en termes de sexe, âge, condition physique, statut de reproduction, caractères sexuels secondaires tels que les trophées) et du statut démographique des populations (en croissance, ou en phase de densité dépendance par exemple). Les plans de chasse sont un des leviers d'action pour modifier l'état d'équilibre entre la population et l'environnement. Les objectifs de gestion varient en fonction des espèces et des situations locales, et rentrent parfois dans un processus de gestion adaptative (*encadré 1*). Ils peuvent se rattacher en général à sept catégories suivant que l'objectif porte principalement sur (1) le nombre d'animaux à prélever, (2) la quantité de viande, (3) la taille des trophées, (4) le revenu

économique lié à la chasse, (5) la réponse à la diversité des demandes sociétales (chasse pour la viande, pour le trophée, et tourisme de vision), (6) la compatibilité avec des objectifs de conservation de l'espèce et de son rôle dans l'écosystème et (7) la résolution des conflits et dommages dus aux ongulés sauvages. Les plans de chasse à mettre en œuvre pour répondre au mieux à chacun des objectifs diffèrent en termes de recommandation de tir ciblant les jeunes, les mâles ou les femelles d'un certain âge (par exemples sur le sanglier : *Gamelon et al. 2012*, sur le cerf : *Milner-Gulland et al. 2004*) et varient également avec l'équilibre entre les populations et leur environnement (notamment la densité-dépendance, *Clutton-Brock et al. 2002, Xu et Boyce 2010*). En outre, ces recommandations peuvent être plus ou moins difficiles à mettre en place par les chasseurs (reconnaissance parfois difficile des différentes classes d'âge et de sexe) et être plus ou moins bien acceptées (réticence à chasser des femelles reproductrices ou des jeunes animaux par exemple). La plupart des plans de chasse ayant été instaurés initialement dans l'objectif de combiner les prélèvements à la croissance des populations, leurs recommandations ont souvent été d'éviter la chasse des femelles les plus reproductives, et de cibler les jeunes et vieux individus et les mâles. Les conséquences d'un sex ratio biaisé en faveur des femelles ne sont cependant pas toujours négligeables : dans une population avec trop peu de mâles, ou des mâles trop jeunes, le taux de reproduction des femelles (Langvatn et Loison 1999) ou la date de leur mise-bas peuvent s'en ressentir.

Lorsque la chasse est sélective (que ce soit par application des recommandations de gestion, suite à des préférences des chasseurs, ou encore en conséquence de la vulnérabilité différentielle des différents animaux), elle modifie non seulement la dynamique de la population (*Milner et al. 2007*), mais potentiellement aussi le brassage génétique dans les populations ainsi que l'évolution des traits d'histoire de vie (*Coltman et al. 2003, Mysterud 2011a*). Les conséquences de la force de sélection opérée par la chasse ciblant certaines caractéristiques individuelles (notamment le sexe, l'âge, le statut reproducteur des femelles, la masse corporelle et la taille du trophée des mâles) sont ainsi très débattues en ce début de XXI^{e} siècle (*Fenberg et al. 2008, Kuparinen et Festa-Bianchet 2017*). La chasse au sanglier qui aboutit dans certains territoires au prélèvement d'un fort taux de la population, a ainsi contribué à avancer l'âge de première reproduction des femelles, alors que la chasse au trophée sur les mouflons mâles tend à favoriser les mâles dont la croissance ou la forme des cornes ne sont pas sélectionnées par les chasseurs (*Garel et al. 2007*).

Les effets de la chasse ne se résument cependant pas à ses conséquences numériques et sélectives. La présence des chasseurs et le risque de mortalité qui leur est associé ont également des répercussions sur le comportement des animaux. Les chasseurs et leurs chiens modifient en effet le paysage de la peur perçue par les individus, qui vont ainsi ajuster leur comportement à plus ou moins long terme (par exemple sur le sanglier : *Tolon et al. 2009*, sur le cerf : *Chassagneux et al. 2020*). Des changements de rythme journalier, d'occupation de des différents habitats, et d'allocation du temps à différentes activités (alimentation, vigilance, déplacement) ont ainsi été décrit dans de nombreuses études sur les ongulés sauvages. La chasse étant souvent saisonnière, diurne, et parfois très hétérogène dans l'espace, il reste cependant à évaluer les formes multiples de ces réponses indirectes à la chasse, et les conséquences qu'elles peuvent avoir sur le stress, la condition physique des animaux, leur reproduction et leur survie. Par ailleurs, avec le recouvrement spatial des différentes espèces d'ongulés sauvages, plusieurs espèces sont confrontées à des chasseurs et à leurs chiens, même en dehors de la propre période de chasse de leur propre espèce. Il est encore difficile d'évaluer si la capacité cognitive des animaux leur permet de différencier les activités humaines cynégétiques ou non en fonction de leur niveau de létalité, malgré quelques études pionnières sur ce sujet (par exemple sur le mouflon : *Marchand et al. 2014*). De façon originale, le fait que les animaux modifient leur comportement quand ils perçoivent un danger, et ce, dans une certaine mesure, même quand le danger n'est pas réel pour eux même, est à l'origine de la proposition de gérer certaines contraintes causées par les ongulés par la peur : en chassant peu, et en ayant des comportements apparentés à ceux des chasseurs (bruits de tirs, présence de chiens), on pourrait ainsi volontairement modeler le paysage de la peur des ongulés sauvages et faire en sorte qu'ils évitent les endroits où ils causent des problèmes (*Cromsigt et al. 2013*).

Chapitre 4 – Fonctions écologiques des ongulés sauvages

Résumé

– Les ongulés sauvages influencent la structure physique des habitats et les communautés végétales à diverses échelles spatiales par le piétinement, le retournement du sol, la dispersion des graines, le transport de nutriments et l'herbivorie. Ils agissent également sur la décomposition des litières, le cycle des nutriments et les autres espèces animales de manière directe en tant que proies pour les prédateurs et charognards, ou indirecte par des modifications de l'habitat à différentes échelles spatiales.

– L'intensité voire le sens de ces effets varie selon la densité d'ongulés d'une façon difficile à prédire en l'état actuel des connaissances, et ce d'autant plus lorsqu'on considère un assemblage d'espèces d'herbivores qui, individuellement, n'ont pas les mêmes effets sur le milieu. Les effets bénéfiques en termes de fonctionnement et de diversité découleraient d'abondances intermédiaires, alors qu'il est admis que de fortes abondances, principalement des espèces d'ongulés de grande taille, entraînent la diminution de la richesse spécifique et de la productivité des communautés végétales où ils sont présents, et pourraient ainsi provoquer le ralentissement des cycles de nutriments, voire engendrer des problèmes de conservation de certaines espèces végétales ou animales.

Cette partie a pour objectif de définir de manière factuelle le rôle écologique des ongulés dans les écosystèmes. Une gestion avec succès des ongulés, qu'elle soit motivée par des objectifs économiques ou de conservation, nécessite une compréhension claire des processus impliqués dans les interactions ongulés-environnement, et des conséquences pour chacune des parties prenantes.

Dans ce chapitre nous décrivons dans un premier temps les différents processus d'ingénierie associés aux ongulés sauvages (piétinement, retournement du sol, dispersion des graines, transport de nutriments, interactions trophiques). Par la suite, nous abordons comment la combinaison de ces différents processus d'ingénierie influence la végétation à différentes échelles spatiales, la décomposition des litières, le cycle des nutriments, et les effets des ongulés sur les autres espèces animales.

1. Les processus d'ingénierie physique, chimique et trophique associés aux ongulés sauvages

Dans la littérature scientifique, les ongulés sont souvent considérés comme des « ingénieurs des écosystèmes ». Ce concept, qui a émergé à la suite des définitions décrivant les espèces « clés de voûte[21] » et les espèces « dominantes[22] », considère que les espèces ingénieurs « modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces, en entraînant des changements physiques de l'état des matériaux biotiques et abiotiques » (définition traduite de Jones et al. 1994).

21. Espèce qui a un effet disproportionné sur son environnement au regard de sa biomasse (Power et al. 1996)

22. Espèce abondante relativement aux autres espèces dans la communauté et qui a un impact sur les conditions environnementales, la diversité des communautés et les fonctions de l'écosystème proportionnel à son abondance (Avolio et al. 2019). De multiples définitions existent pour ces concepts d'espèce clé de voûte, espèce dominante et espèce ingénieur. Nous avons présenté ici celles qui sont principalement utilisées aujourd'hui dans la communauté scientifique, mais des chevauchements existent entre ces définitions relatives à l'écologie de la conservation (Cottee-Jones et al. 2012). Notamment, à l'heure actuelle dans l'hémisphère nord, les abondances d'ongulés sont telles qu'ils peuvent être à la fois considérés comme des ingénieurs des écosystèmes, mais aussi comme des espèces dominantes (Baltzinger 2016).

Ainsi, les ongulés, lorsqu'ils sont présents en abondance, peuvent jouer un rôle d'ingénieur des écosystèmes (*Coggan et al. 2018*) en modifiant leur environnement à travers différents processus d'ingénierie physique (transport de graines, perturbations physiques de la surface du sol), chimique (transfert de nutriments) ou trophique (consommation de ressources) – (*figure 34*). Via ces processus, ils influencent alors la structure de l'habitat et la composition des communautés végétales dans lesquelles ils sont présents, et modifient les cycles de nutriments, les propriétés du sol, et la production primaire (*Ripple et al. 2015, Linnell et al. 2020*). Ces interactions ongulés-plantes-sol ont ensuite des effets en cascade sur une large gamme de vertébrés et invertébrés, et ainsi sur le réseau trophique. Par ailleurs, en plus de constituer une proie essentielle pour certains carnivores, les carcasses d'ongulés tués par des prédateurs ou morts d'autres causes, apportent une source cruciale de nourriture pour divers charognards vertébrés et invertébrés, et participent à modifier localement la composition en nutriments du sol. Toutefois, la variabilité de ces effets dépend des abondances d'ongulés, mais aussi des conditions biotiques et abiotiques du milieu. En effet, bien que la présence des ongulés soit essentielle pour restaurer les processus écosystémiques, une trop forte densité locale d'ongulés peut avoir des impacts négatifs sur la conservation de certaines espèces ou sur la productivité et le fonctionnement des écosystèmes (*Ramirez et al. 2018, Velamazan et al. 2017*). Dans ce cas, les ongulés sont toujours considérés comme des ingénieurs des écosystèmes, car ils influencent la structure physique de l'habitat, mais leur impact peut être négatif sur l'écosystème, par exemple en diminuant la richesse spécifique d'une communauté végétale. À l'opposé, de faibles densités d'ongulés n'auront que peu d'impacts sur l'environnement, et les ongulés ne pourraient dans ce cas pas être qualifiés d'ingénieurs des écosystèmes (*Coggan et al. 2018*).

Nous détaillons dans la suite de cette section les différents processus d'ingénierie et interactions trophiques associés aux ongulés sauvages (*Baltzinger 2016, Wilby et al. 2001*).

A) Piétinement

Une des interactions les plus fréquentes entre les ongulés et leur habitat se réalise à la jonction entre l'animal et le sol. Le piétinement apparaît comme une importante source de perturbation du sol, de la litière et de la végétation (*Bilotta et al. 2007*), particulièrement dans les zones préférées des animaux comme les zones de nourrissage ou de refuge, ou sur les sentes utilisées pour les mouvements entre zones d'intérêt (*Hobbs 2006*). Le piétinement crée localement des microsites ayant des propriétés biotiques et abiotiques différentes du milieu environnant générant ainsi de l'hétérogénéité spatiale à l'échelle du domaine vital, et du milieu qui héberge les populations d'ongulés. Le piétinement implique la destruction de tissus végétaux, pouvant mener à la mort de la plante ou d'une partie de celle-ci (*Hester et al. 2006*). Par le décapage de la litière et la réduction du couvert herbacé, il crée aussi des surfaces de sol nu propices à la germination et à l'établissement des graines (Faust et al. 2011), il peut entraîner une augmentation de la température du sol, et favoriser l'extension spatiale de plantes par la stimulation de production de ramets[23] (*Sui et al. 2011*). Le piétinement peut aussi influencer les plantes de manière indirecte. Par exemple, la compaction du sol peut diminuer l'activité des communautés biotiques (bactéries, champignons, macrofaune) impliquées dans les cycles biogéochimiques, et ainsi diminuer la disponibilité des nutriments utilisables par les plantes (*Schrama et al. 2013*). La compaction du sol peut également diminuer sa porosité, limiter la disponibilité en eau pour les plantes (*Schrama et al. 2013*) et modifier le niveau d'oxygène (*Cambi et al. 2015*).

L'hétérogénéité spatiale associée à ces effets d'ingénierie physique dépend de l'intensité d'utilisation des différents compartiments du domaine vital et donc de l'espèce concernée. Le chevreuil par exemple utilise à chaque fois un nouveau site de repos alors que le cerf réutilise les mêmes zones, ce qui a des répercussions sur la compaction du sol de ces sites (*Baltzinger*

23. Clones issus de la reproduction asexuée de la plante.

2016). Le caractère grégaire ou non de l'espèce participe aussi à la variabilité de l'intensité du piétinement dans l'espace, des espèces vivantes en harde ayant un effet piétinement plus important. Les effets du piétinement sur le sol et la végétation augmentent par ailleurs avec la taille des individus (*Cumming et Cumming 2003*). Enfin, la densité d'ongulés influence aussi les effets du piétinement avec une infiltration maximale de l'eau dans le sol à densité intermédiaire d'ongulés, et une plus faible infiltration en absence et à forte densité d'ongulés, ceux-ci entraînant une forte compaction du sol (pâturage par des moutons dans le Sahel dans *Hiernaux et al. 1999*). Les conditions initiales du milieu, comme par exemple la quantité d'eau et de minéraux dans le sol et la texture du sol, modulent aussi les effets du piétinement par les ongulés sur l'activité microbienne du sol, l'abondance de la macrofaune du sol, et les processus de décomposition qui en découlent (*Schrama et al. 2013*).

B) Retournement du sol/bioturbation

Le retournement ou grattage du sol sont des processus d'ingénierie physique pouvant affecter le fonctionnement du sol. Un cas typique de retournement est celui des boutis[24] de sangliers (bioturbation). Ces derniers retournent le sol sur 5 à 15 cm de profondeur (voire plus dans certains cas) (*Sims 2006*) pour rechercher de la nourriture (racines ou rhizomes, éventuellement vers de terre). Les effets de la bioturbation du sanglier sur la composition en nutriments du sol et sur les communautés biotiques sont relativement peu connus. Dans certains cas, la bioturbation par les sangliers peut favoriser – via l'aération du sol, l'incorporation de la litière dans le sol et le mixage de différentes couches de sol – l'activité microbienne, les processus de décomposition et ainsi le relargage des nutriments dans le sol (*Wirthner et al. 2012*). Toutefois, il a aussi été montré dans d'autres études que la bioturbation n'influençait pas les propriétés physiques locales du sol (pH, ratio C/N, texture du sol), réduisait le contenu de certains nutriments dans le sol (potassium, calcium, magnésium, phosphore) et réduisait l'activité microbienne via la diminution en abondance des arthropodes saprophages et prédateurs (*Mohr et Topp 2005*). Ces différences entre études peuvent être dues à des différences de densité d'ongulés entre sites d'étude, ou d'échelle d'analyse. En effet, une étude comparant des sites avec des densités de sangliers différentes montrent qu'à faible densité, la qualité de la matière organique du sol et l'activité biologique sont positivement affectées par les activités de piétinement et de bioturbation (hautes valeurs de carbone organique, d'azote, de biomasse carbonée), alors qu'à forte densité, les sangliers sont responsables d'une forte dégradation du sol suggérée par de faibles valeurs des paramètres physico-chimiques et biologiques ; ces réponses étant modulées par le type de milieu (*Macci et al. 2012*).

Parallèlement, le retournement du sol peut aussi favoriser la germination par la remise en lumière d'une partie de la banque de diaspores du sol (*Baltzinger 2016*). Au contraire, le retournement intensif du sol par les sangliers peut entraîner le déclin de certaines espèces végétales, comme cela a été montré pour les orchidées dans un parc national de Sardaigne (*Putman et al. 2001*).

Des grattis alimentaires superficiels (décapage de litière) sont aussi réalisés par le chevreuil, et des vermillis (décapage superficiel de litière et des premiers centimètres du sol) sont effectués par les sangliers pour la recherche d'insectes ou de fruits forestiers (glands, faines, châtaignes) tombés au sol (*Baltzinger 2016*).

C) Dispersion des graines

La consommation de graines et leur dispersion par les animaux constitue une interaction mutualiste[25] entre espèces (plantes et ongulés ici). Particulièrement dans des paysages modifiés par les humains souvent constitués d'habitats fragmentés, le processus de dispersion des graines

24. Exavations de terre dans les zones de fouille par les sangliers.

25. Interaction entre deux organismes qui profitent aux deux parties.

par les ongulés peut favoriser le maintien de certaines espèces de plantes, ou encore participer à la restauration de la diversité floristique (pour les ongulés domestiques : *Couvreur et al. 2004, Wessels de Wit et Schwabe 2010*). Le mécanisme de dispersion des graines par les ongulés fait ainsi émerger des questions de conservation, de processus de régénération des plantes et de fonctionnement des écosystèmes, définissant ainsi la dispersion des graines comme une fonction écologique à part entière des ongulés sauvages.

Les ongulés participent à la dispersion longue distance des graines quand ils parcourent leurs domaines vitaux (distance de dispersion par endozoochorie de 2 km pour le chevreuil à 3.5 km pour le cerf et 3.2 km pour le sanglier, *Pellerin et al. 2016*). Divers mécanismes de dispersion existent chez les ongulés : (1) la régurgitation ou endozoochorie partielle qui correspond à l'ingestion des graines, puis à leur régurgitation, (2) l'endozoochorie qui correspondant à l'ingestion des graines, leur passage dans le tractus digestif et leur excrétion dans les fèces, et (3) l'épizoochorie qui correspond au transport des graines par les sabots ou le pelage (des transferts de graines peuvent aussi se réaliser entre animaux via le pelage). Du fait de la diversité des régimes alimentaires des ongulés, leur large intervalle de masse corporelle et leurs différents types de pelage, il existe une grande diversité fonctionnelle de traits des ongulés associés à différents traits de dispersion des graines, ceux-ci variant selon le mode de dispersion (*Albert et al. 2015b*). Concernant l'épizoochorie, les plantes dispersées par les ongulés relâchent leurs graines au-delà de 20 cm, et possèdent des graines allongées, de faible masse et possédant un appendice d'accrochage (*Albert et al. 2015b*). Les caractéristiques des ongulés associées à ce mode de dispersion sont des poils plutôt courts et une taille d'épaule entre 100 et 130 cm. À l'opposé, les graines dispersées par endozoochorie sont plutôt rondes, celles-ci étant moins susceptibles d'être endommagées par la mastication et traversant le tractus digestif plus rapidement. Tous les ongulés peuvent disperser ce type de graines. Enfin, quel que soit le mode de dispersion, les plantes dispersées par les ongulés sont principalement des espèces d'habitats ouverts (*Albert et al. 2015a, Picard et al. 2016*). La dispersion des graines par les ongulés n'est pas un processus aléatoire qui dépend uniquement de la disponibilité des plantes sur le site, mais la dispersion agit comme un filtre écologique basé sur les caractéristiques des plantes et des ongulés (*voir Albert et al. 2015a et Baltzinger et al. 2019* pour les traits fonctionnels favorisant la dispersion). Plus spécifiquement, bien que l'épizoochorie soit moins étudiée dans la littérature (moins de 12 % des études dans une méta-analyse, *Albert et al. 2015a*), elle constitue un processus plus sélectif que l'endozoochorie qui semble lui-même être un mode de dispersion commun pour un grand nombre de plantes (*Albert et al. 2015a*). Concernant les ongulés sauvages de cette étude, le sanglier est plus efficace dans la dispersion par épizoochorie que le chevreuil, ceci étant expliqué par les caractéristiques de son pelage présentant des poils longs et un sous-pelage épais favorisant l'accrochage des graines (*Heinken et Raudnitschka 2002, Schmidt et al. 2004, Picard et Baltzinger 2012*). Les chevreuils et cerfs seraient quant à eux plus efficaces dans la dispersion par endozoochorie (*Heinken et al. 2002, Schmidt et al. 2004*) du fait de la diversité et des espèces de plantes consommées, bien que ceci soit remis en cause dans *Picard et al. 2016* où le sanglier disperse par endozoochorie une plus grande quantité de graines avec une plus forte richesse spécifique que le chevreuil. Ce patron est lié au régime alimentaire et aux plantes disponibles dans un environnement et une période donnés : dans l'étude de *Picard et al. 2016,* le sanglier se nourrit plutôt de fruits et de graines que de rhizomes, racines et insectes ; et le chevreuil de feuilles et bourgeons, expliquant ainsi l'abondance et la richesse spécifique plus importantes de graines retrouvées dans les fèces de sanglier que dans celles du chevreuil. Le cerf contribue aussi fortement à la dispersion de graines par endozoochorie du fait de son régime alimentaire varié (*Picard et al. 2016*).

Dans le cas de l'endozoochorie, après ingestion, les graines subissent différents traitements tels que la mastication, la rumination et des processus digestifs (chimiques et thermiques) dont la durée varie selon les individus et les espèces d'ongulés. Les processus digestifs affectent notamment l'enveloppe des graines, leur perméabilité et leur capacité à germer par la suite. Ces effets peuvent varier selon les temps de rétention et donc selon les ongulés (1 à 2 jours selon les espèces, le temps de rétention des graines dans le tractus digestif du sanglier est plus long

que chez le chevreuil par exemple). Par exemple, les graines de ronce (*Rubus fruticosus)* germent après leur consommation par des sangliers, mais ne germent pas après avoir été consommées par des cerfs (*Picard et al. 2015*). Dans le cas de l'épizoochorie, les graines tombent généralement rapidement du pelage, mais certaines peuvent être retenues beaucoup plus longtemps, contribuant ainsi à des dispersions sur de longues distances (*Liehrmann et al. 2018*). Les patrons de dispersion des graines dans l'espace varient donc selon la mobilité des ongulés (*Boulanger et al. 2011*), les habitats utilisés par ces derniers et par leur niveau de socialité, un plus haut niveau d'interactions favorisant les transferts de graines entre individus (voir références dans *Baltzinger et al. 2019*). À travers le mécanisme de dispersion sur de longues distances et d'accélération de la dispersion, les ongulés jouent ainsi un rôle clé dans la dynamique des communautés de plantes, dans la distribution spatiale des plantes à différentes échelles ainsi que dans les flux de gènes entre populations de plantes dans des paysages fragmentés.

D) Transport de nutriments

En se nourrissant à un endroit et en excrétant à un autre, les ongulés affectent les cycles biogéochimiques en créant des hétérogénéités dans les flux de nutriments à travers le système. L'augmentation de la disponibilité des nutriments via le dépôt d'excréments solides et liquides (*Murray et al. 2013, Boulanger et al. 2015, Barthelemy et al. 2018*) favoriserait la croissance des plantes et la teneur en nutriments des tissus végétaux (*Bloor et al. 2012*), augmenterait localement la biomasse, la structure et l'activité des communautés microbiennes du sol (*Stark et al. 2000*), stimulant localement et à court terme le processus de décomposition des litières (*Olofsson et al. 2001*) et de minéralisation de l'azote (*Stark et al. 2000*). Ce processus est souvent caractérisé de « cycle court » des nutriments, et s'oppose au « cycle lent », par lequel le retour des nutriments au sol se fait via la sénescence des plantes et la décomposition des litières (*Bardgett et al. 1998, Bakker et al. 2004*). Le fait que des nutriments du système soient mis hors de circulation pendant une période (retenus dans les tissus des ongulés en eux-mêmes jusqu'à leur mort) induit donc une hétérogénéité dans la disponibilité des nutriments (*Reimoser et Putman 2011*), ce qui influence la composition des communautés végétales (*Danell et al. 2006*). Du fait de leurs compositions différentes, les effets des excréments peuvent varier selon les espèces d'ongulés qui ont des régimes alimentaires et des systèmes digestifs différenciés.

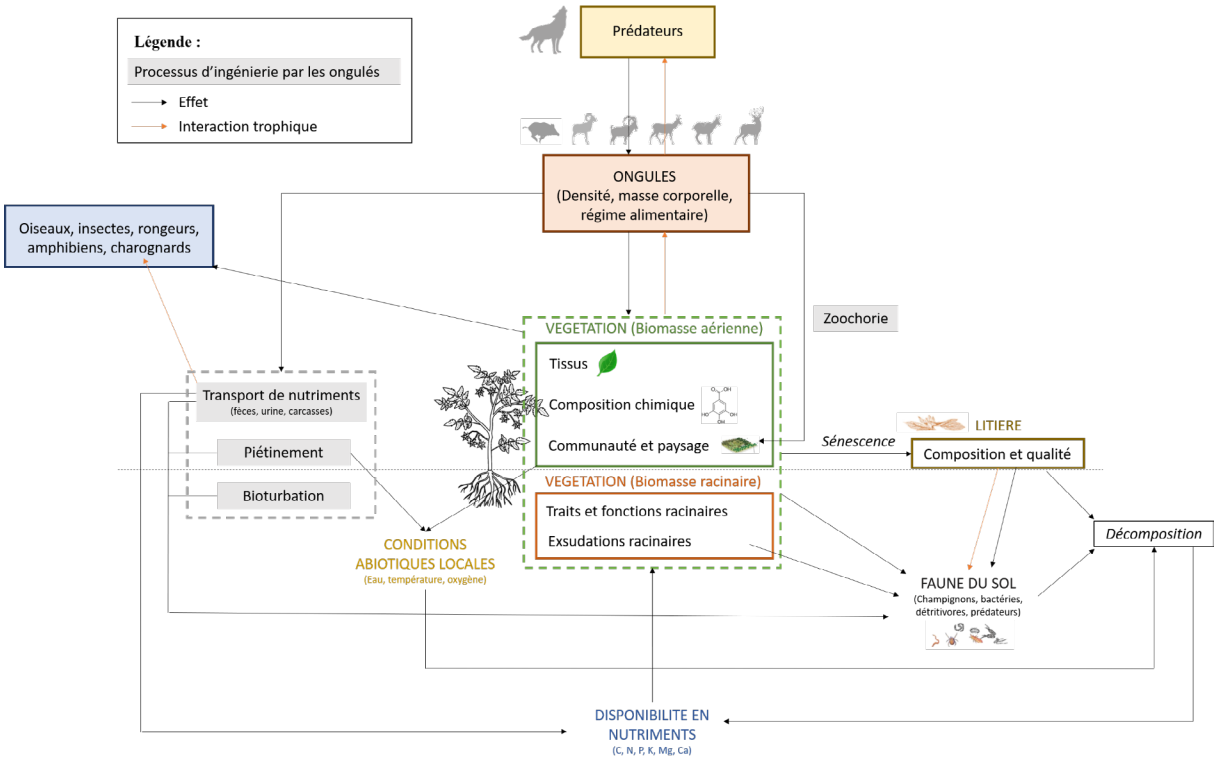
Les carcasses d'ongulés laissées par les prédateurs libèrent aussi une variété de nutriments dans le sol tels que l'azote ou le calcium, avec des effets qui peuvent persister plusieurs années après la mort de l'animal (*Doughty et al. 2013, Melis et al. 2007*). Par exemple, les sols proches de carcasses de bisons contiennent des concentrations d'azote inorganiques deux à trois fois supérieures aux sols des prairies avoisinantes, favorisant de nouvelles compositions et structures locales de patchs de végétation (*Towne 2000*). Ce patron peut être appliqué aux ongulés retrouvés en France. Ainsi, en apportant des nouvelles conditions favorisant des espèces normalement non trouvées dans des prairies, les carcasses augmentent la diversité des communautés végétales et favorisent l'hétérogénéité du paysage.

E) Interactions trophiques

Les interactions trophiques constituent les processus intrinsèques de l'herbivorie. Des effets directs et indirects sur les plantes sont associés à l'herbivorie (*Baltzinger 2016*). Les effets directs liés à l'herbivorie impliquent une modification de la valeur adaptative des plantes en termes de croissance, de reproduction et de survie. Toutes les parties des plantes peuvent être consommées : parties végétatives et reproductives aériennes, écorçage par le cerf dans le cas des essences forestières, parties souterraines telles que les rhizomes et tubercules recherchées par le sanglier. Des modifications de la conformation des plantes lignifiées (arbustes et arbres) sont aussi observées suite à la consommation de composantes structurelles, tel que le bourgeon apical. Les effets indirects concernent la modification des relations entre les plantes (facilitation, compétition, *Beguin et al. 2011*). Dans le chapitre 1, nous avons vu que les espèces

d'ongulés avaient des régimes alimentaires variés, qui dépendent de leur masse corporelle, de leurs caractéristiques morpho-physiologiques, du milieu qu'elles occupent, de la saison et des contraintes que l'animal rencontre (exemple la compétition ou la prédation). Ainsi, les effets des espèces et des guildes d'ongulés en présence sur la dynamique de végétation peuvent être très contrastés selon les échelles spatiales considérées, selon les densités de populations d'ongulés et selon les milieux. Les sens de ces effets sur la végétation sont décrits dans la partie suivante.

Figure 34 : processus d'ingénierie et effets des ongulés sur les écosystèmes



Source : *Auteurs*

2. Effets des ongulés sur la végétation

À travers la consommation des plantes, la dispersion des graines ou encore le piétinement/retournement des sols, les ongulés exercent divers effets sur la végétation. Ces effets varient cependant selon les espèces d'ongulés et le contexte biotique et abiotique local. Aussi, selon le niveau de pression d'herbivorie, les ongulés agissent sur la structure et la dynamique de la végétation selon des processus et des ampleurs différentes.

A) Des effets à différentes échelles, de l'individu au paysage en passant par la communauté végétale

Que ce soit dans les écosystèmes forestiers ou prairiaux, les effets des ongulés sur la végétation peuvent avoir lieu à différentes échelles.

À l'échelle de la plante, les herbivores – via l'abroutissement – peuvent modifier la morphologie (exemple le prélèvement de biomasse peut modifier la taille de la plante, la surface foliaire et donc la capacité photosynthétique, sa conformation), le taux de croissance (exemple des espèces abrouties vont allouer de l'énergie à la défense plutôt qu'à la croissance, ou encore la croissance est limitée si les bourgeons terminaux sont consommés), la probabilité de survie (exemple si le prélèvement de biomasse est trop important), la capacité de reproduction (exemple si des fleurs ou fruits sont consommés), le métabolisme de la plante (exemple la synthèse de composés phénoliques, terpènes, composés azotés en réponse à l'herbivorie pour

se défendre) ou encore ses traits physiques de défense (exemple épines plus longues en réponse à l'herbivorie).

À l'échelle de la communauté végétale, en se nourrissant sur certaines plantes préférentiellement à d'autres, certaines espèces de plantes sensibles aux dommages par les herbivores peuvent disparaître, alors que d'autres peu appétentes ou résistantes peuvent se développer (*Wardle et al. 2001, Bardgett et Wardle 2003, Bråthen et Oksanen 2001*), modifiant ainsi la composition – en termes d'abondance ou d'assemblages d'espèces –, la dynamique et la productivité de la végétation des milieux prairiaux et de sous-bois (influençant par la suite la composition des arbres de la canopée) (*Danell et al. 2006, van Wieren et Bakker 2008*). L'intensité des modifications des communautés végétales dépend principalement de la pression d'herbivorie et de l'espèce d'herbivore impliquée (voir références dans *Boulanger et al. 2018*). Notamment, à forte densité d'ongulés, les espèces compétitrices avec de fortes stratégies d'évitement[26], de tolérance[27] ou de résistance[28] au stress vont avoir tendance à dominer les communautés végétales, la diversité spécifique locale sera réduite et la communauté végétale sera homogénéisée (voir références dans Lefebvre 2016, Boulanger et al. 2018). Aussi, à forte pression d'herbivorie, les ongulés entraînent une forte diminution de la biomasse végétale pouvant engendrer des problématiques de conservation d'habitat et d'espèces animales (exemple de forts impacts sur la flore forestière, la strate arbustive ou les espèces d'arbres en régénération peuvent entraîner le déclin d'espèces d'oiseaux inféodées à l'habitat forestier, Gill et Fuller 2007).

Les effets indirects modifiant l'environnement peuvent être aussi importants que les interactions trophiques directes. En piétinant/retournant le sol et en modifiant les transferts de nutriments, ils influencent divers paramètres du sol : l'activité de la pédofaune, la compaction du sol, les conditions abiotiques, les communautés microbiennes, le cycle des nutriments, la germination de graines et la réactivation d'espèces présentes dans la banque de graines (*Brunet et al. 2016*) ; ces effets étant modulés par la densité d'ongulés (voir la partie précédente sur les processus d'ingénierie physique, chimique et trophique associés aux ongulés qui décrivent le sens des effets). Ces perturbations ont en retour un effet sur la composition et la structure des communautés végétales. Une forte densité d'ongulés combinée avec le piétinement et le retournement du sol entraîne donc directement des dommages sur les tissus végétaux et indirectement limitent la croissance de la végétation par la compaction des couches supérieures du sol (*Pellerin et al. 2006*). Cela limite la rétention de l'eau, l'aération du sol et les cycles de nutriments (*Lavelle et al. 1992, Hättenschwiler et al. 2005, Maillard et al. 2021*), ce qui en retour influence la composition et la structure des communautés végétales.

À plus large échelle, les phénomènes de zoochorie participent aussi à la modification des assemblages d'espèces, par exemple lorsque des ongulés utilisant à la fois des milieux ouverts et fermés transportent des graines entre ces deux compartiments (*Picard et Baltzinger 2012*). Dans le nord-est de la France, il a été montré qu'à long-terme, les ongulés avait permis par exemple l'expansion d'une espèce rare, le cynoglosse d'Allemagne (*Cynoglossum germanicum*), grâce à trois mécanismes complémentaires, l'épizoochorie, la non-consommation de cette plante due à sa toxicité ainsi que la perturbation du sol favorisant la germination (*Boulanger et al. 2011*).

Des détails sur la nature et les conséquences de la pression d'herbivorie (abroutissement pouvant mener à des problèmes de régénération, écorçage et frottis rendant plus sensibles les arbres aux organismes qui en dépendent pour se développer - par exemple les champignons

---

26. La stratégie d'évitement consiste à réduire la probabilité d'une plante à être trouvée et donc consommée par les herbivores. Il peut s'agir d'un évitement spatial, dans le cas où la plante pousserait dans un endroit inaccessible. Il peut aussi s'agir d'un évitement temporel par des modifications phénologiques, rendant inaccessibles les organes importants en termes de fitness (exemple fleurs) lorsque leurs consommateurs sont présents.

27. La stratégie de tolérance permet aux plantes de maintenir leur fitness suite à l'herbivorie. Par exemple, les plantes peuvent compenser la perte de masse engendrée par les herbivores par une élongation de leurs tiges, une augmentation du nombre de feuilles ou de leur activité photosynthétique.

28. La stratégie de résistance permet aux plantes de limiter la probabilité d'être consommées par les herbivores, grâce à la production de traits qui réduisent la préférence ou la performance des herbivores. Ces défenses peuvent être physiques (épines, trichomes, présence de silice, etc) ou chimiques (terpènes, composés phénoliques, alcaloïdes, etc).

saprophytes - et diminuant la qualité du bois) par les cervidés sur les essences forestières d'intérêt sylvicole sont donnés dans la section sur les dégâts sylvicoles (*chapitre 9*).

À l'échelle du paysage, les ongulés peuvent maintenir sous certaines conditions (taille et densité d'ongulés notamment) une hétérogénéité paysagère dans des systèmes qui seraient sinon constitués principalement de végétation ligneuse. Les ongulés sauvages ayant un régime alimentaire de type « intermédiaire » (mouflons, cerfs et daims) peuvent affecter les patrons de succession forestière, retarder la croissance des arbres et diminuer la couverture forestière (densité d'un ongulé par hectare dans *Tschöpe et al. 2011, Riesch et al. 2019*). Notamment, les cerfs peuvent limiter la croissance des espèces ligneuses et semi-ligneuses, ralentissant ainsi le développement de la forêt sur les prairies aux premiers stades de succession forestière. Ainsi, cela permet de maintenir des habitats ouverts, favoriser la diversité floristique de la strate herbacée, et maintenir une diversité d'habitats pour une grande variété de plantes et d'animaux (*Boulanger et al. 2018, Kowalczyk et al. 2021 et Gates et al. 2010* pour des exemples sur des bisons). Enfin, l'extinction massive de la mégafaune (> 44 kg) lors du Pleistocène peut être vue comme une expérience naturelle à large échelle montrant les impacts écologiques de la disparition des grands herbivores (Bakker et al. 2016). En Europe par exemple, des hypothèses suggèrent que la mosaïque hétérogène de structures de végétation entretenue par les mégaherbivores (*Vera 2000*) a été remplacée, après extinction de la mégafaune, par des communautés boisées plus fermées au début de l'Holocène (*Sandom et al. 2014*).

B) Des effets sur la diversité spécifique des communautés végétales

En plus d'influencer la composition des communautés végétales, les ongulés ont aussi un effet sur la richesse spécifique des communautés. L'hypothèse de la perturbation intermédiaire (*Connell 1978*) suggère qu'un maximum de diversité est atteint pour une intensité intermédiaire de perturbation (c'est-à-dire une relation unimodale – *figure 35-A*). Cette hypothèse de perturbation intermédiaire sur la richesse spécifique peut être étendue à d'autres paramètres de l'écosystème comme la productivité, la biomasse microbienne du sol, le cycle des nutriments, etc.

Appliqué à l'herbivorie, cela suggère qu'à pression d'herbivorie modérée permise par une densité intermédiaire d'ongulés, la consommation de plantes par les ongulés, le piétinement et la dispersion des graines permettrait de diversifier l'habitat et de libérer de l'espace pour la colonisation de nouvelles espèces, faisant augmenter la richesse spécifique. En l'absence de perturbation (c'est-à-dire pas ou peu de pression d'herbivorie), la composition de la communauté végétale serait régie par la compétition interspécifique entre plantes et par les conditions environnementales (*Chollet et al. 2021*), et la communauté serait dominée par un petit nombre d'espèces exploitant le milieu de manière optimale, empêchant l'implantation d'espèces moins compétitrices. À forte densité, les effets négatifs de la perturbation surpasseraient les effets positifs sur la richesse, et l'élimination d'espèces serait plus forte que l'implantation de nouvelles, favorisant une homogénéisation de la végétation, et dans les cas les plus extrêmes, une forte réduction de la biomasse végétale (exemple *Stockton et al 2005*).

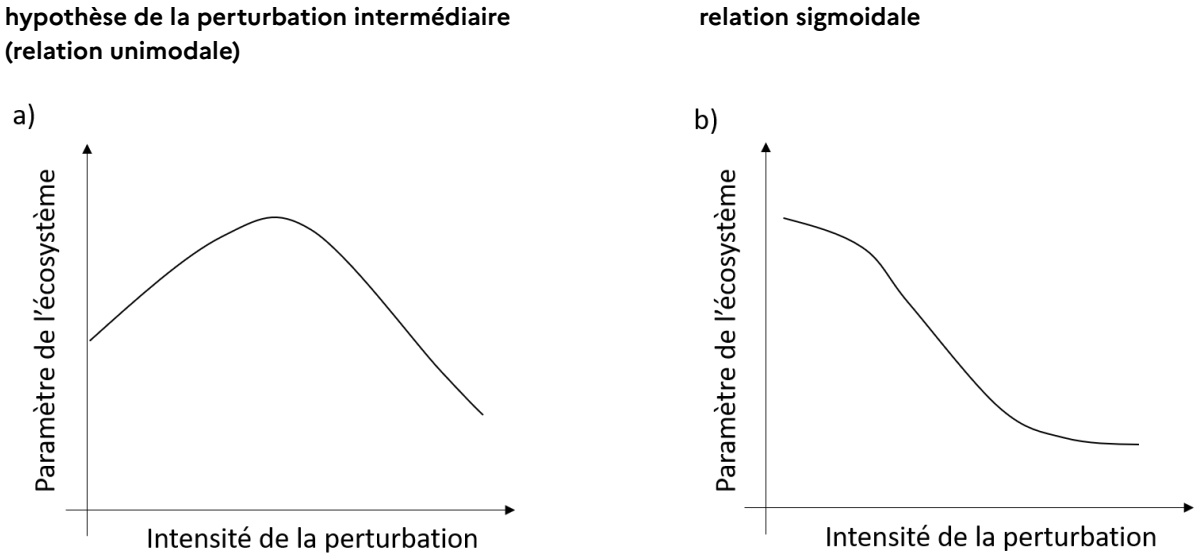
Plusieurs études individuelles conduites dans divers contextes (prairies alpines, forêts régulières et irrégulières) et pays (Italie, Amérique du Nord, Irlande, Japon) démontrent des effets concordants à cette hypothèse (voir références dans *Boulanger et al. 2018, Catorci et al. 2016*). Toutefois, d'autres études mettent en avant des formes de relations différentes. Par exemple, *Ramirez et al. 2018* montre dans une méta-analyse que la relation entre la densité et les paramètres des écosystèmes forestiers (régénération, structure, fonctionnement) serait plutôt sigmoïdale qu'unimodale *(figure 35-B*). Dans ce cas, il n'y a pas de densité optimale pour observer des effets positifs, mais plutôt un déclin graduel avec l'augmentation de densité.

L'hypothèse de perturbation intermédiaire suscite de nombreux débats (*Fox 2013*) et la forme de la relation entre la richesse spécifique et la densité d'ongulés peut varier en fonction de divers facteurs autres que la densité d'animaux uniquement. En effet, les conditions abiotiques (voir *Danell et al. 2006* pour des exemples), la productivité du milieu, le type d'habitat, la

composition floristique de la communauté, les strates de végétation ou encore les échelles spatiales et temporelles considérées, peuvent influencer la forme de la relation et la diversité des communautés végétales. Par exemple, *Boulanger et al. 2018* révèlent des effets contrastés de l'effet des densités d'ongulés sur la richesse spécifique selon que l'on s'intéresse à la strate herbacée ou arbustive en forêt : hors des exclos, les ongulés maintiennent une plus forte richesse spécifique dans la strate herbacée, alors que celle-ci est plus faible en strate arbustive. Dans les exclos (sans ongulés), la couverture arbustive augmente, souvent au bénéfice de la ronce. Dans la strate herbacée, l'herbivorie diminue la compétition pour la lumière par la consommation de la strate arbustive, ce qui favorise indirectement les espèces exigeantes en lumière de la strate herbacée, et participe ainsi à augmenter la richesse spécifique de cette strate en présence d'ongulés (*Boulanger et al. 2018*). Le régime alimentaire est également attendu comme facteur influençant la relation : de manière simplifiée, les paisseurs favorisant la quantité plutôt que la qualité augmenteraient la diversité spécifique en consommant les plantes dominantes, alors que les cueilleurs sélectionnant les plantes de haute qualité, mais en plus faible abondance auraient un faible effet sur la richesse spécifique à moins qu'ils soient présents en forte densité. Toutefois, pour un habitat donné, nous pouvons retenir que de fortes densités d'ongulés réduisent la diversité spécifique des communautés végétales (*Ramirez 2021*), ce qui diminue la complexité de l'écosystème et sa résilience suite à des perturbations. En forêt, la réduction de la couverture végétale et de la diversité peut par conséquent réduire la disponibilité en habitat pour d'autres animaux, et modifier en cascade le réseau trophique.

À cette complexité s'ajoute la question de l'effet d'un assemblage de différentes espèces d'ongulés sur la diversité d'un milieu. Des hypothèses supposent par exemple que des ongulés qui ont le même type de régime alimentaire ont des effets additifs sur la communauté, alors que les effets seraient plutôt compensatoires ou opposés si les ongulés consomment des ressources différentes (*Ritchie et Olff 1999*).

Figure 35 : représentation schématique des effets potentiels d'une perturbation sur un paramètre de l'écosystème (exemple richesse spécifique)

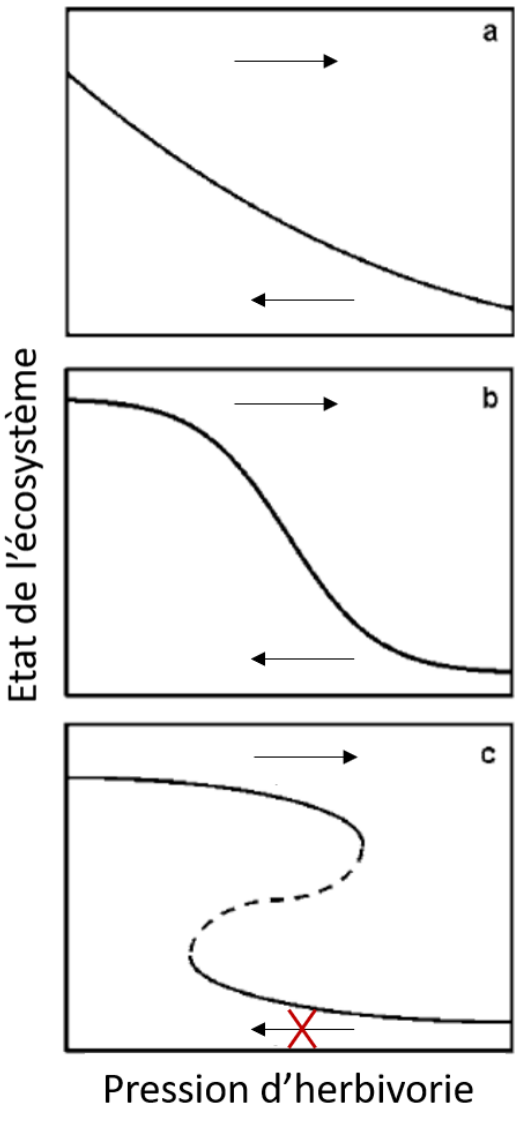


Source : *auteurs*

Se pose par la suite la question de la résilience des écosystèmes à la suite d'une diminution de l'intensité de la perturbation, comme la pression d'herbivorie ici, permise par exemple par une diminution de l'abondance des ongulés par la chasse ou la prédation. Dans certains cas, que les changements soient graduels ou brutaux, ils sont réversibles (*figures 36-A et B*) : une diminution de la pression d'abroutissement entraîne un retour à un état antérieur. Au contraire, certains changements drastiques entraînent le système dans un nouvel état d'équilibre, et les

changements sont alors irréversibles (il n'est pas possible de revenir à l'état antérieur) malgré une baisse de l'intensité des perturbations, autrement dit une baisse de la pression d'herbivorie dans notre cas (*figure 36-C*). C'est par exemple le cas en Nouvelle-Zélande où les fortes populations ont tellement impacté la végétation forestière que le retour vers un état avant l'introduction de cerfs paraît impossible (*Coomes et al. 2003*). Les ongulés étant impliqués dans de nombreux processus d'ingénierie et ayant des effets sur diverses fonctions écologiques des écosystèmes qui interagissent entre elles, prédire la capacité des écosystèmes à retrouver leur état antérieur si on abaisse les populations est complexe et nécessite de combiner diverses approches théoriques et empiriques (*Coomes et al. 2003*).

Figure 36 : trois relations hypothétiques entre la pression d'herbivorie et l'état d'un écosystème (exemple abondance d'une espèce végétale)



Note : a et b) changement reversible, c) changement irreversible, nouvel etat d'equilibre. Modifié de Cote et al. 2004.
***Source :** adapté de Côté et al. 2004*

3. Effets des ongulés sur la décomposition des litières et sur les cycles de nutriments

Dans les écosystèmes terrestres, plus de 90 % de la production primaire retourne au sol sous forme de litière (*Swift et al. 1979, Chapin et al. 2011*). Ce processus est essentiel au fonctionnement des écosystèmes puisqu'il alimente le cycle des nutriments et influence ainsi les services écosystémiques qui s'ensuivent tels que la productivité primaire ou le stockage du carbone (*Norby et Cotrufo 1998*). Par effets de cascade, les modifications évoquées dans les paragraphes ci-avant à l'échelle des plantes et des communautés végétales peuvent affecter la décomposition des litières et les cycles biogéochimiques qui en découlent. Nous aborderons ici les effets des herbivores sur la décomposition des litières et sur les cycles de nutriments.

A) Effets sur la décomposition des litières

Le processus de décomposition des litières dépend de quatre principaux paramètres : la qualité de la litière, les communautés d'organismes décomposeurs, les conditions microclimatiques du sol et la disponibilité en nutriments du sol (*Chapin et al. 2011, Ge et al. 2013 – figure 34*). Les herbivores, en influençant ces facteurs par leurs effets sur les plantes et sur la composition des communautés végétales, par le piétinement/retournement du sol et le transfert de nutriments, modifient ainsi le processus de décomposition des litières (*figure 34*).

La qualité des litières est étroitement liée à la qualité des plantes dont elles sont issues (Kurokawa et Nakashizuka 2008) et le taux de décomposition des litières dépend donc de la qualité des plantes. De façon simplifiée, une litière contenant des molécules de faible poids moléculaire facilement dégradables (exemple carbohydrates) sera facilement décomposable et sera donc dite de bonne qualité. À l'inverse, une litière riche en polymères peu dégradables (exemple lignine) sera récalcitrante à la décomposition et sera dite de mauvaise qualité (*Lefebvre et Gallet 2017*). En tant que consommateurs primaires, les ongulés herbivores peuvent modifier la qualité des litières (*Lefebvre et Gallet 2017, Chollet et al. 2020*) en altérant la composition chimique des plantes (exemple une augmentation de certains composés phénoliques tels que les tanins condensés ou la lignine peuvent ralentir la décomposition ; de fortes teneurs en azote, phosphore et potassium sont généralement corrélés positivement à la décomposabilité), en modifiant les proportions relatives des différents tissus de plantes (exemple la décomposabilité des feuilles est supérieure à celle des tiges et des racines), ou en changeant la composition spécifique des communautés végétales – en termes d'abondance ou d'assemblage de d'espèces – (exemple l'évitement des plantes avec des défenses chimiques peut mener à une communauté dominée par des espèces qui produisent de la litière récalcitrante à la décomposition – forts ratio C : N ou C : *P, Schmitz et al. 2008*). Ces trois processus peuvent, par effet de cascade, impacter la décomposabilité de la litière.

Les organismes décomposeurs jouent un rôle primordial dans la décomposition des litières (*Chapin et al. 2011*). Parmi eux (de manière simplifiée), les détritivores (collemboles, lombrics, acariens) assurent la fragmentation de la litière. Les micro-organismes décomposeurs (bactéries et champignons), quant à eux, transforment les molécules polymérisées (exemple la lignine) en molécules simplifiées (*Berg et McClaugherty 2003*). En modifiant les conditions abiotiques du sol et la disponibilité de ressources via le piétinement (*section 1.A du chapitre 4*), la bioturbation (*section 1.B du chapitre 4*), le dépôt d'excréments (*section 1.D du chapitre 4*), la modification de la qualité des litières et l'induction d'exsudats racinaires (*Lefebres et Gallet 2017* pour plus de détail), les ongulés influencent les communautés fauniques du sol (et in fine, la décomposition des litières) – (*figure 34*).

De manière générale, le climat influence la décomposition des litières (des températures élevées et des précipitations importantes favorisent la décomposition, *Chapin et al. 2011*). En modifiant les conditions microclimatiques du sol par le piétinement (*section 1.A du chapitre 4*) ou le prélèvement de biomasse aérienne conduisant à une augmentation de la température au

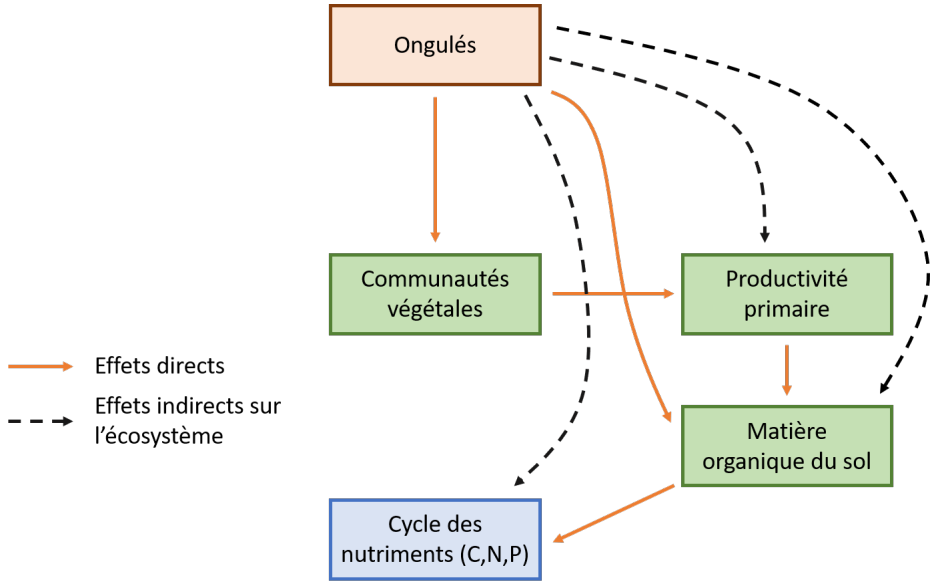
sol et une diminution de l'humidité au sol, les ongulés influencent une nouvelle fois le processus de décomposition des litières. Ce changement de conditions microclimatiques est souvent invoqué comme étant une cause probable de l'augmentation de l'activité des communautés microbiennes et de l'accélération du processus de décomposition des litières en présence d'herbivores (exemple *Stark et al 2000, Haynes et al 2014*).

B) Effets sur les cycles de nutriments

Les effets des ongulés sur les cycles de nutriments (carbone, azote, phosphore, *Daufresne 2021*) peuvent être directs quand ils excrètent des nutriments qui retournent au sol sous forme de matière organique, et indirects via la décomposition de la litière (expliqué dans la section précédente) – (*figure 37*). Ces différentes voies de recyclage des nutriments sont aussi caractérisées par leur vitesse. Les cycles rapides sont réalisés lorsque les ongulés excrètent une matière organique décomposable rapidement (fèces, urine) et dont les éléments chimiques peuvent être mobilisés par les plantes en une seule saison de végétation (flèches orange de la *figure 38*). Les cycles lents (flèches vertes de la figure 38) concernent la libération des nutriments par la litière sur plusieurs saisons de végétation. Les herbivores accélèrent ou ralentissent le cycle lent en fonction de la nature de leur choix alimentaire (voir références et exemples en Amérique du Nord dans Schmitz 2008). Lorsque les herbivores consomment des plantes qui produisent une litière qui se décompose lentement (c'est-à-dire de faible qualité nutritive), alors le cycle lent est accéléré, car l'abondance de ces plantes à décomposition lente est réduite dans la litière (*figure 38-B*). Les plantes à décomposition rapide constituent majoritairement la litière qui produit alors des nutriments exploités par ces mêmes plantes peu consommées. Au contraire, la consommation de plantes qui se décomposent rapidement ralentit le cycle lent (*figure 38-A*). La litière est alors, dans ce cas, composée de plantes à décomposition lente qui produisent une plus faible quantité de nutriments du fait de leur plus faible décomposabilité. Les changements dans les proportions de nutriments relâchés par les cycles rapides et lents modifient leur disponibilité pour les plantes, ce qui en retour affecte la productivité primaire et la composition des communautés végétales (*Daufresne 2021*).

Au-delà du régime alimentaire, l'accélération ou le ralentissement du cycle des nutriments dépend de la productivité de l'écosystème et de l'intensité d'herbivorie (*Bardgett et Wardle 2003, Wardle et al. 2004*), mais aussi de l'hétérogénéité spatiale des propriétés physiques et chimiques des sols et des activités biologiques associées, du type d'habitat, de l'échelle temporelle et spatiale considérée. La multiplicité de ces facteurs rend complexe la prédiction des effets d'une espèce d'ongulé sur le fonctionnement du sol dans un milieu donné (*Maillard 2019, Maillard et al. 2020*).

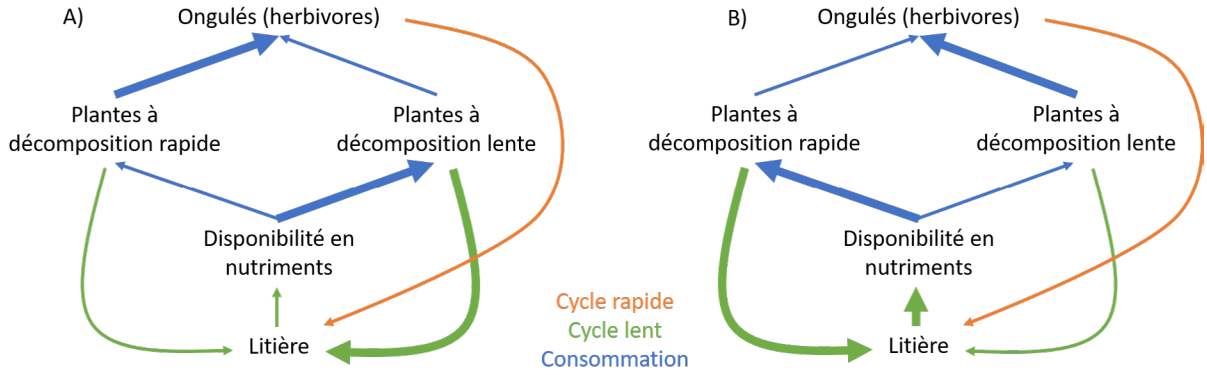
Figure 37 : conceptualisation de l'hypothèse du monde vert étendue aux fonctions des écosystèmes



Note : les herbivores impactent directement (flèche orange) la composition spécifique des communautés végétales à travers un nourrissage selectif. Ceci entraîne des modifications dans la composition chimique moyenne des tissus de la communauté végétale dû à une prépondérance des plantes non mangées. Ils impactent aussi directement la matière organique du sol via les dépôts d'excréments et d'urine. Les effets des herbivores se propagent ensuite de manière indirecte (flèche noire en pointillé) sur les propriétés et les fonctions de l'écosystème comme la productivite primaire, la qualité et la quantité de plantes entrant dans le pool de matière organique du sol qui est ensuite décomposé et minéralisé en nutriments. Issu de schmitz 2008.

Source : *Schmitz 2008*

Figure 38 : processus de modification des cycles de nutriments et de la productivite primaire par les ongulés herbivores



Note : l'épaisseur des traits reflète l'intensité de la consommation ou du cycle des nutriments. En orange : cycle rapide, en vert : cycle lent, en bleu : lien trophique.

Source : *issu de Belovsky et Slade 2000, appliqué aux ongulés*

4. Effets des ongulés sur les autres espèces animales

A) Effets directs

Les ongulés constituent une ressource alimentaire pour divers organismes. Les ongulés sauvages étant les principales proies des grands carnivores (*chapitre 5* sur les ongulés dans le conflit grands carnivores/pastoralisme, *chapitre 10*), la dynamique de population de ces derniers

est influencée par la présence des ongulés (*Jedrzejewksa et Jedrzejewski 2005*). Les carcasses d'ongulés tués par des carnivores, ou morts par d'autres causes, ainsi que les abats laissés par les chasseurs sur place, constituent une ressource cruciale pour divers vertébrés et invertébrés charognards (*Melis et al. 2004, 2007, Wikenros et al. 2013*). Les espèces de grande taille apportent notamment plus de nutriments aux charognards que les petites espèces, celles-ci étant généralement complètement consommées par les prédateurs (*Pereira et al. 2014*). Enfin, les déjections des ongulés constituent une ressource pour certains animaux qui s'en nourrissent occasionnellement ou y réalisent leur cycle de reproduction (*Milotić et al. 2019*). Les ongulés hébergent aussi un grand nombre d'ecto- et endo-parasites, ainsi que des bactéries, contribuant à la biodiversité globale (*annexe 10, Mysterud et al 2016, Teitelbaum et al. 2018, Figueiredo et al. 2020*). Les ongulés peuvent enfin influencer directement les oiseaux forestiers nichant au sol en prédatant les œufs dans les nids, les poussins, voire les oiseaux adultes (*Pietz et Granfors 2000* pour le cerf de Virginie, *Schley et Roper 2003* pour le sanglier).

B) Effets indirects

Les espèces d'ongulés peuvent éventuellement s'influencer via des interactions positives comme la facilitation ou négatives comme la compétition. Dans le premier cas, en modelant les paysages, les mégaherbivores (> 44 kg) peuvent ouvrir des milieux permettant aux mésoherbivores de s'installer (facilitation pour l'habitat), ou bien une espèce peut améliorer la composition d'une communauté végétale pour le régime alimentaire d'une autre (facilitation pour la ressource) (*Gordon 1988, Latham 1999, Arsenault et Owen-Smith 2002, Vavra et Riggs 2010*, exemples en Afrique dans *Ripple et al. 2015* où la facilitation a été beaucoup étudiée). Dans le second cas, la consommation de certaines ressources par une espèce d'ongulés peut en affecter une autre si leurs besoins sont similaires et si la ressource est limitante (compétition pour les ressources) ; ou bien la présence d'une espèce empêche l'autre d'accéder à un espace qu'elle aurait utilisé en étant seule (compétition par interférence) (*Stewart et al. 2002, Ferretti et al. 2011a*). Enfin, dans certains cas, les ressources étant en quantités suffisantes, les espèces vivant en sympatrie[29] ne modifient ni leurs ressources alimentaires, ni leur sélection d'habitat, ni leur rythme d'activité (cas du chamois et du mouflon dans les Alpes, Bison 2015, *Darmon et al. 2012, 2014*).

La réponse des plantes à l'herbivorie par les ongulés peut entraîner des modifications chimiques ou des modifications morphologiques des plantes qui modifient l'accès à la ressource pour d'autres herbivores. Les ongulés influencent aussi les interactions entre plantes et pollinisateurs en modifiant l'abondance relative de certaines fleurs (*Louthan et al. 2019, Wilkerson et al. 2013* pour des études en Afrique, pas de publications en France à notre connaissance sur ce sujet).

Les ongulés influencent indirectement la diversité et l'abondance d'autres taxons (*van Wieren et Bakker 2008*) en modifiant la composition et la structure physique des habitats ou en attirant de nouveaux prédateurs. Par exemple, les sangliers peuvent favoriser la présence d'amphibiens en créant des mares éphémères ou en maintenant de grandes mares grâce au piétinement ou en s'y roulant (*Baruzzi et Krofel 2017*). L'abroutissement des strates herbacées et arbustives par les cervidés en forêt modifie les habitats potentiels pour d'autres groupes taxonomiques tels que les insectes (*Allombert et al. 2005, Barrett et Stiling 2007*), les oiseaux (voir table 2 dans *Côté et al. 2004* pour une revue, *Allombert et al. 2005a, Chollet et Martin 2013, Baltzinger et al. 2016, Cocquelet et al. 2019*) et les rongeurs (*Ramirez et al 2021*). Par exemple, à forte abondance, les cerfs diminuent la densité de jeunes plants par l'abroutissement et le piétinement, ce qui indirectement diminue l'activité des rongeurs, ceux-ci étant plus exposés à des évènements climatiques et à la prédation (*Flowerdew & Ellwood 2001, Ramirez et al. 2021b*). Les ongulés peuvent modifier dans certaines conditions la diversité de certaines espèces animales (insectes, oiseaux, rongeurs, etc) associées aux milieux fréquentés par les ongulés, ce qui modifie par la suite le réseau d'interactions d'espèces d'un milieu donné.

29. Deux espèces phylogénétiquement proches vivant dans une même zone géographique.

Partie 2.
Services et enjeux patrimoniaux

L'évaluation des services écosystémiques et des contraintes liées aux ongulés sauvages s'inscrit dans le cadre conceptuel de l'Efese, qui lui-même s'inspire du cadre conceptuel de l'Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) décrivant différentes catégories de contribution, à la fois positives et négatives, de la nature aux humains (Nature Contribution to People, IPBES 2013).

En guise d'introduction, nous présentons sous la forme d'un tableau les différents services écosystémiques et contraintes qui seront abordés dans la suite de cette partie. Nous décrivons les aspects positifs et négatifs des services ou contraintes qui peuvent varier selon le point de vue des acteurs/entités (*tableau 3*), et selon le contexte socio-écologique (*voir Gilbert et al. 2021* pour les grands prédateurs).

Tableau 3 : effets des principaux types de services écosystémiques et contraintes liés aux ongulés sauvages pour la société

Type de service/contrainte	Aspect positif	Aspect négatif
SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES		
Régulation	Permet de réguler certains processus écosystémiques (exemple stockage de carbone, feux, etc.)	
Venaison	Nourriture de haute qualité nutritionnelle	Problèmes sanitaires si viande contaminée
Chasse	Régulation des populations, loisir, tourisme cynégétique	Une proportion du grand public voit cela comme moralement inacceptable, dérangement de la faune
Tourisme d'observation/ excursionnisme	Opportunité d'observer des animaux, loisir	Dérangement de certaines espèces par les humains
CONTRAINTES		
Dégâts		Perte économique pour les propriétaires forestiers/agriculteurs
Collisions		Pertes matérielles et de vies humaines, accidents
Maladies	Composantes des processus écologiques et de la biodiversité, régulation des populations d'ongulés	Possibilité de transmission aux animaux domestiques ou aux humains

Source : *auteurs*

Les ongulés sauvages contribuent, au travers des biens, services, éléments de patrimoine naturel et contraintes, à diverses dimensions du bien-être des populations locales et des visiteurs. Dans le cadre conceptuel de l'Efese, le bien-être est décrit selon cinq dimensions : les besoins économiques, la santé, les relations sociales, la qualité du cadre de vie et le besoin de sécurité physique (voir le cadre conceptuel d'Efese pour plus de détail). Nous aborderons dans chaque chapitre le lien entre les services ou contraintes et les composantes de la santé et du bien-être des populations humaines.

Chapitre 5 – Les services de régulation

Résumé

– Le rôle des ongulés sur les services de régulation reste mal compris et quantifié et est particulièrement complexe à étudier. Ils sont ainsi peu étudiés en France comme en Europe, et nécessiteraient davantage d'attention dans le contexte actuel de changements globaux où l'on observe une augmentation des évènements extrêmes comme les feux, la recolonisation des grands prédateurs, l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre, etc, et pour lesquels les ongulés pourraient jouer un rôle direct ou indirect dans leur régulation.

– Les ongulés sauvages jouent un rôle complexe et encore mal élucidé dans les interactions entre les prédateurs et les troupeaux domestiques. Ils sont les proies principales des grands prédateurs tels que le loup et le lynx et ont contribué en partie à leur recolonisation. Les relations entre le taux de déprédation sur les herbivores domestiques et l'abondance des proies sauvages sont multifactorielles. Le rôle des ongulés sauvages dans ces interactions pourrait ainsi être modulé par la disponibilité relative d'espèces-proie de différente vulnérabilité, l'hétérogénéité du paysage, les mesures de protection mises en place, les modes de conduite des troupeaux, les autres activités humaines récréatives, cynégétiques et sylvicoles, ainsi qu'à la structure sociale et à l'expérience des loups en présence. La façon dont la déprédation des troupeaux domestiques varie en fonction de la présence d'ongulés sauvages (et lesquels) reste à étudier dans le contexte européen.

– L'effet des ongulés sauvages sur le stock de carbone dans le sol est peu étudié. Il dépendrait notamment de l'abondance d'animaux (à forte abondance le stock de carbone dans le sol diminue) et du régime alimentaire des espèces en jeu.

– Dans les zones géographiques avec des risques d'incendie importants, des études en milieu africain ou méditerranéen montrent que les ongulés sauvages, lorsqu'ils sont suffisamment abondants, peuvent participer à la réduction de la probabilité de survenue ainsi que de l'intensité des feux en diminuant les quantités de plantes combustibles.

Les ongulés sauvages, principalement à forte densité, peuvent participer à la dynamique de la mosaïque paysagère et de la biodiversité associée, notamment par le maintien ou la création de milieux ouverts. Cet effet reste encore peu étudié dans les écosystèmes européens. Cependant, certaines initiatives européennes de conservation et de gestion des écosystèmes s'appuient sur ce rôle attendu des grands herbivores.

Les services de régulation désignent « les avantages qui résultent de la capacité des écosystèmes à réguler les cycles climatiques, hydrologiques et biogéochimiques, les processus de surface de la Terre et une variété de processus biologiques » (*Kervinio 2020*).

Les services de régulation par les ongulés sont les sujets les moins abordés dans la littérature, comme le montre la revue de *Velamazan et al. 2020* sur les services écosystémiques rendus par les ongulés dans les milieux méditerranéens où les services de régulation ne sont traités que dans 5.3 % des articles échantillonnés. Nous présentons ci-après les potentiels services de régulation fournis par les ongulés sauvages, tout en pointant pour certains un manque de connaissance ne permettant pas d'établir un rôle quantifiable en France.

1. Les ongulés comme moyen d'atténuation de l'impact des prédateurs sur le pastoralisme ?

Le rétablissement des populations d'ongulés sauvages en Europe au cours du XX^{e} siècle a précédé et facilité le retour des grands carnivores au milieu du siècle (*Chapron et al. 2014*). Les nombres de loups (Canis lupus) et de lynx (Lynx lynx) sont actuellement estimés respectivement à environ 17 000 et 9 000 individus en Europe (Linnell et Cretois 2018), bien que ces chiffres soient sûrement sous-estimés. Les ongulés sauvages constituent les proies principales de ces deux carnivores, mais la proportion de chaque espèce dans leur régime varie en fonction de la composition des communautés d'ongulés sauvages et de la disponibilité en ongulés domestiques et de proies alternatives (petits et moyens mammifères) dans le milieu (*Poulle et al. 1997, Espuno 2004, Capitani et al. 2004, Imbert et al. 2016, Sand et al. 2016*). Par exemple, dans le Mercantour, les chamois, mouflons et sangliers sont les principales proies sauvages du loup (*Poulle et al. 1997, Espuno 2004*), alors qu'en Ligurie (Italie), le loup se nourrit essentiellement de chevreuils et de sangliers (*Imbert et al. 2016*). Des ongulés domestiques sont aussi retrouvés dans les régimes alimentaires des loups et des lynx, dans des proportions variables selon l'espèce considérée, la saison, le contexte environnemental local et les moyens de protection des troupeaux (*Espuno 2004, Milanesi et al. 2012, Imbert et al. 2016*). La prédation sur le bétail constitue la principale cause de conflit entre humains et grands carnivores. La proportion de bétail dans le régime alimentaire du loup augmente en été et en début d'automne, au moment où les troupeaux domestiques sont mis en estive. Les moutons et les chèvres sont aussi largement plus consommés que les vaches, du fait de leur plus petite taille et de leur mode de gestion, ceux-ci étant souvent moins gardés et plus laissés en liberté (cela varie cependant selon les territoires). Bien que les vaches soient moins vulnérables - excepté les veaux – elles représentent une forte perte économique lorsqu'elles sont tuées.

Le rôle des ongulés sauvages dans les interactions grands carnivores/pastoralisme n'est pas encore complètement élucidé et reste à être plus largement étudié dans différents contextes. De forts taux de déprédation par les grands carnivores sur le bétail sont souvent liés à de faibles densités de proies sauvages (cas du lynx en Norvège - *Odden et al. 2013, Gervasi et al. 2014*, cas du loup en Italie - *Milanesi et al. 2012, Meriggi et al. 2015, Imbert et al. 2016, Janeiro-Otero et al. 2020*), mais il n'est pas démontré que de fortes densités de proies sauvages réduisent automatiquement la prédation sur les animaux domestiques. Des effets contrastés sont aussi observés à plus fine échelle, telle que l'échelle de la prairie. Certaines études ont montré que la présence de fortes densités locales de proies sauvages dans des zones de pâturage de moutons pouvait mener au contraire à de la déprédation sur le bétail simplement parce que cela attire les grands carnivores sur ces zones et ainsi augmente le risque de rencontres entre le bétail et les grands carnivores (cas du lynx – *Moa et al. 2006, Odden et al. 2008*). À large échelle, la présence des ongulés sauvages n'est pas le seul facteur permettant de réduire la déprédation sur les troupeaux domestiques. La présence de groupes de loups établis dans une zone (c'est-à-dire pas en dispersion), l'adoption de mesures de protection et prévention des attaques sur troupeaux, l'établissement de troupeaux domestiques dans des habitats moins préférés par les prédateurs, la proportion de forêts dans la zone, associés à l'abondance d'ongulés sauvages, sont autant de facteurs qui participent à la réduction de la prédation du loup sur le bétail (*Odden et al. 2008, Imbert et al. 2016*).

Au vu de la multiplicité des facteurs influençant la prédation par les grands carnivores sur le bétail, des conclusions contrastées selon l'échelle spatiale prise en compte, ainsi que du contexte spécifique à chaque zone, des études supplémentaires sont nécessaires pour apporter d'autres éléments de réponse sur le rôle des ongulés sauvages comme facteur régulateur dans le conflit grands prédateurs/pastoralisme. La difficulté à estimer correctement les abondances d'ongulés sauvages complexifie encore plus les études. Dans le cas français spécifiquement, aucune conclusion robuste ne peut être apportée ici du fait du manque d'études réalisées.

2. Stockage de carbone organique dans le sol

Face aux changements globaux, le potentiel du stockage du carbone dans la biosphère continentale a reçu une grande attention. Afin d'atténuer l'impact des gaz à effet de serre, outre la réduction des émissions, il a été envisagé de favoriser les fonctions de stockage prolongé de carbone que peuvent représenter les sols (*Houghton 2007*). Le stockage du carbone dans le sol est très variable spatialement et temporellement, et dépend étroitement du type de sol, du mode d'occupation des terres et de leur gestion, ce qui rend l'établissement de bilans corrects assez difficile. Ces évaluations de stockage de carbone dans le sol ont été explorées et synthétisées dans un rapport spécifique de l'Efese concernant la séquestration de carbone par les écosystèmes en France (*Kervinio et Rais Assa 2019*). Ici, nous nous intéressons à l'effet des ongulés sauvages sur cette fonction qui peut varier selon l'intensité d'herbivorie, les espèces en jeu ou la productivité de l'écosystème (*Wardle et al. 2004*). Par exemple, de manière simplifiée, un niveau d'herbivorie intermédiaire peut augmenter le carbone dans le sol à la suite d'une croissance compensatoire des plantes (qui influence alors le stock de carbone dans le sol via l'augmentation de la quantité de litière, *Tanentzap et Coomes 2012*) et de production racinaire (augmentant l'exsudation racinaire permettant le transfert de carbone des plantes vers le sol, *Frank et al. 2002*). À l'opposé, un surpâturage peut mener à des pertes de carbone à travers la réduction de la productivité des plantes et de l'apport en litière (*Conant et Paustian 2002, Mestdagh et al. 2006*) ou la mise à nu d'un sol favorisant la perte de carbone par érosion (*Evans 1997*). En se nourrissant de manière sélective sur certaines plantes et en évitant celles de moins bonne qualité, la présence en abondance d'herbivores peut induire une litière plus réfractaire à la décomposition qui est alors plus lente, et ainsi diminuer le stock de carbone dans le sol (*Tanentzap et Coomes 2012*). Un assemblage d'ongulés ayant des préférences alimentaires variées pourrait atténuer la pression sélective, si les abondances de chacune des espèces ne sont pas trop fortes. Ces résultats sont à moduler selon la productivité de l'écosystème (*Bardgett et Wardle 2003, Wardle et al. 2004*).

La plupart des études concernant les effets des herbivores sur le stockage organique du carbone dans le sol se focalisent sur les animaux domestiques (*Eze et al. 2018 et Byrnes et al. 2018* pour des revues, *Lopez-Diaz et al. 2017* – moutons, *Nüsse et al. 2017* – vaches – pour n'en citer que quelques-uns). Des effets positifs, négatifs ou neutres des herbivores domestiques sur le stockage de carbone dans le sol ont été relevés dans diverses méta-analyses et revues. Par exemple, *Zhou et al. 2017 et Eze et al. 2018* reportent respectivement une réduction de 10.3 % et de 15 % du stock de carbone dans le sol en réponse au pâturage. *McSherry et Ritchie 2013* montrent quant à eux que le pâturage peut causer des augmentations, des réductions, ou aucun changement dans le stock de carbone du sol, selon les caractéristiques du sol, du climat et de l'intensité d'herbivorie. Le programme européen GrazeLife[30] dont l'objectif est d'identifier les modèles de pâturages domestiques, semi-domestiques et sauvages les plus efficaces pour maximiser les services écosystémiques et minimiser les conflits entre l'humain et la faune sauvage en maintenant des écosystèmes stables et résilients, a déjà permis d'identifier la conséquente littérature liée au service de séquestration du carbone dans le sol (entre autres) par les animaux domestiques, travail réalisé dans le cadre de la thèse de Julia Rouet-Leduc.

Au contraire, relativement peu d'études s'intéressent au rôle des ongulés sauvages dans le cycle du carbone (*Schmitz et al. 2018*), et encore moins en Europe. Dans certains cas comme par exemple pour le renne en Europe du Nord (cette espèce est considérée comme semi-domestique), aucun effet significatif du pâturage n'est observé sur le stock de carbone dans le sol (expérience d'enclos/exclos, *Köster et al. 2013, 2015*). En Amérique du Nord, le stock de carbone organique dans le sol est significativement plus faible dans les zones colonisées depuis plus de 70 ans par les cerfs à queue noire (*Odocoileus hemionus sitchensis*) que dans les zones sans cerfs. Ceci est interprété comme résultant à la fois d'une plus faible arrivée de litière vers

30. https://grazelife.com

le sol suite à la consommation des plantes par les animaux, et d'une plus grande érosion du sol (*Chu et al. 2010*) suite à la diminution du couvert végétal (*Maillard 2019*). Malgré le faible nombre d'études sur le sujet chez les ongulés sauvages, il est tout de même admis que l'effet des herbivores sur le stockage de carbone dans le sol dépend de l'abondance d'animaux (c'est-à-dire à forte abondance le stock de carbone dans le sol diminue ; l'exclusion des ongulés augmente à court terme le stock de carbone - *Tanentzap et Coomes 2012, Schmitz et al. 2018, Lecomte et al. 2019*) et du régime alimentaire des espèces en jeu (*Bagchi et al. 2010*). Toutefois, le faible nombre d'études sur l'effet des ongulés sauvages sur la séquestration du carbone du sol, à la fois en France, mais aussi dans le monde, empêche de quantifier et de spatialiser, même grossièrement, la perte ou le gain de carbone dans le sol dus aux ongulés sauvages sur le territoire français. Au vu des augmentations de populations d'ongulés dans l'hémisphère nord, il apparaît donc important de s'intéresser plus amplement aux conséquences de ces changements sur le stock de carbone dans le sol et dans les écosystèmes tout entier (*Kristensen et al. 2021*).

3. Fertilité du sol et qualité des fourrages

Le rôle des ongulés sur les communautés végétales et les flux de nutriments sont décrits dans le *chapitre 2*. Nous nous intéresserons ici au fait que la modification de la structure et de la diversité des communautés végétales par les herbivores sauvages et donc de la décomposition des litières et des cycles biogéochimiques, peuvent dans certains cas affecter des services agronomiques tels (1) la fertilité du sol des systèmes exploités par l'humain et/ou (2) la qualité et la productivité du fourrage pour le pâturage domestique.

Les ongulés sauvages peuvent jouer un rôle direct dans la fertilisation des sols en accélérant – par le dépôt de fèces et d'urine (*Murray et al. 2013, Barthelemy et al. 2018*) – le retour d'azote et de phosphore assimilable pour les plantes, pouvant être directement utiles pour les activités humaines (agriculture, sylviculture). Notamment, les ongulés sont considérés comme des vecteurs de nutriments dans le paysage (*McNaughton 1988*) permettant de faire circuler l'azote et le phosphore entre patch forestiers et milieux ouverts et cultivées (*Abbas et al. 2012, Schütz et al. 2006*). Par exemple, il a été montré en Amérique du Nord que les cerfs de Virginie (*Odocoilus virginianus*) vivant dans un paysage majoritairement agricole pouvaient contribuer significativement à la fertilisation de la forêt (*Seagle 2003*). Sur l'approche de Seagle 2003, Abbas et al. 2012 montrent aussi que le chevreuil participe à la fertilisation des patchs forestiers dans un environnement majoritairement agricole, et que le niveau de fertilisation augmente avec la sélectivité du chevreuil pour les habitats forestiers (utilisation de la forêt plus fréquente qu'attendu). Sur le site étudié (Aurignac, France - LTER Côteaux de Gascogne), le modèle prédit que dans les zones les plus densément cultivées, les dépositions en nutriments par le chevreuil dans les forêts représentent près de 20 % de la déposition atmosphérique annuelle en azote, et augmentent de 13 % le stock global de phosphore en 100 ans (*Abbas et al. 2012*). Ces fertilisations peuvent avoir d'importantes conséquences sur la biogéochimie de la forêt, car l'azote et le phosphore sont essentiels, et peuvent potentiellement être limitants pour les arbres et plantes forestières. Généraliser ces résultats aux autres paysages européens n'est pas aisé, car la couverture forestière et les densités d'ongulés varient fortement à travers l'Europe. La sélectivité du chevreuil pour la forêt, à la fois pour se nourrir et excréter, peut aussi fortement varier selon les pratiques de chasse locales, la fragmentation du paysage, les densités d'ongulés présents (*Morellet et al. 2011, Bonnot et al. 2013*). En France et en Europe, les autres ongulés tels que les cerfs, chamois, mouflons peuvent constituer des vecteurs additionnels qui devraient être pris en compte dans de futurs calculs de transfert de nutriments (*Abbas et al. 2012*).

Dans certains systèmes productifs tels que les systèmes prairiaux et **à pression d'herbivorie intermédiaire (c'est-à-dire avec abondance d'ongulés modérée),** les ongulés peuvent aussi renforcer sur le long terme la fertilité du sol indirectement par le changement de composition et de qualité de la litière et par l'augmentation de l'activité microbienne accélérant le cycle de l'azote, ce qui bénéficie à la productivité des plantes à l'échelle de l'écosystème (*Bardgett et Wardle 2003, Singer et al. 2003*). Dans des systèmes exploités par l'humain, ces effets peuvent donc en retour

être bénéfiques, par exemple concernant la qualité du fourrage par les animaux domestiques. Les études sur les relations entre l'herbivorie par les ongulés sauvages et la qualité et la productivité du fourrage pour le pâturage domestique sur une zone donnée sont très peu présentes dans la littérature. En Norvège, le pâturage intensif par le renne (espèce semi-domestique) a des effets positifs sur la productivité de la végétation par des modifications de la composition de la végétation. Le passage d'une végétation arbustive à une communauté de graminoïdes est donc en retour bénéfique à ces mêmes rennes lors des pâtures estivales (*Olofsson et al. 2001*). En Afrique, lorsque des vaches et des ongulés sauvages partagent les mêmes ressources alimentaires, le gain en poids des vaches par jour diminue durant la saison sèche (compétition), mais augmente en saison humide (facilitation) par rapport à une situation de contrôle où les vaches sont seules (*Odadi et al. 2011*). Ceci est expliqué par une amélioration de la qualité du fourrage en présence d'ongulés lors de la saison humide, et une diminution en abondance de la plante principalement consommée par les vaches en saison sèche (*Odadi et al. 2011*).

À noter cependant qu'en cas de **fortes abondances d'ongulés**, des effets négatifs de l'herbivorie sauvage sont observés sur la qualité fourragère des prairies éventuellement occupées en été par des troupeaux domestiques (effets négatifs de l'herbivorie par de fortes densités de cerfs dans les Alpes italiennes dans *Catorci et al. 2016*), la quantité de biomasse fourragère disponible dans des prairies d'altitude (perte de 30 % de la récolte pour les agriculteurs des Hautes-Vosges, rapport Natura 2000), sur le stock d'azote dans le sol (*Pastor et al. 1993, Maillard 2019, Chollet et al. 2020* en Amérique du Nord) et donc sur la fertilité des sols (*chapitre 4.3*). Les effets négatifs des ongulés sur les peuplements forestiers et les zones agricoles sont abordés dans le *chapitre 9.1*.

Etant donné l'augmentation des populations d'ongulés en France et en Europe, mieux comprendre l'effet de fortes abondances d'ongulés sur la fertilité des sols (cycle et stock d'azote dans le sol), et les conséquences en retour sur les activités humaines telles que l'agriculture ou la sylviculture est d'un fort intérêt.

4. Prévention des feux

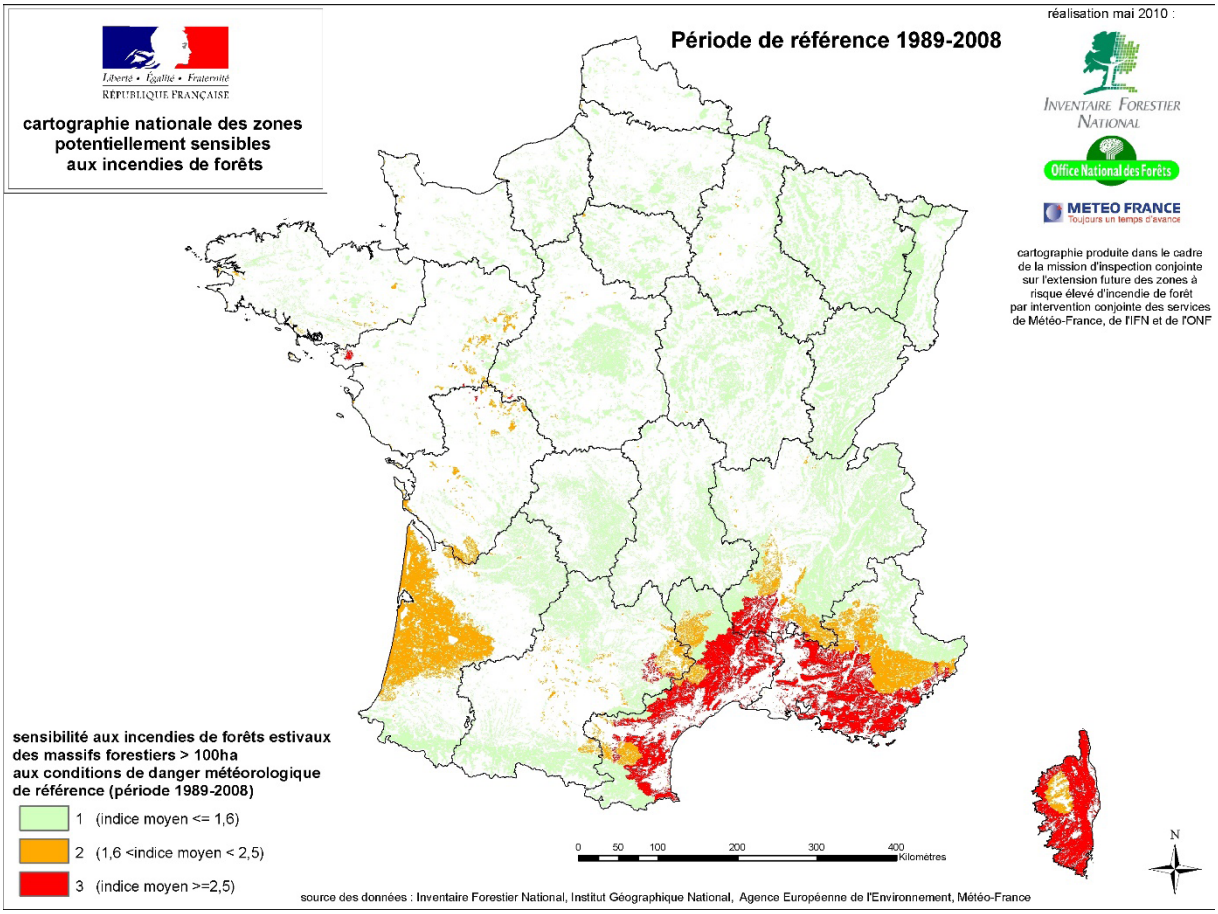
En France, le risque d'incendie concerne principalement les environnements méditerranéens, ce qui ne représente qu'une petite partie du territoire (*figure 39*). Cependant, les épisodes de sécheresse pourraient augmenter en fréquence, en intensité et en durée sur le reste du territoire (*IPCC 2021*). Dans les zones méditerranéennes, les herbivores, lorsqu'ils sont suffisamment abondants, peuvent participer à la réduction de la probabilité de survenue ainsi que de l'intensité des feux catastrophiques en diminuant les quantités de plantes combustibles. Ils peuvent aussi contribuer à créer des coupures de combustible. Par exemple, au Portugal, il a été montré que les cerfs élaphes et daims, qui sont habituellement associés à un effet négatif sur la régénération des arbres, peuvent aussi contribuer positivement à la survie des chênes (et donc maintenir le stockage de carbone dans le sol) et à la durabilité du système en réduisant la probabilité, l'expansion et l'intensité des feux, par la consommation d'arbustes hautement inflammables (*Lecomte et al. 2019*). Les résultats issus de modèles théoriques dynamiques qui incluent une description mécaniste de la dynamique des ongulés et un simulateur stochastique de feux de forêts montrent aussi que le pâturage réduit l'occurrence des feux en réduisant la charge de combustible et en altérant la structure verticale de la végétation (*Kramer et al. 2003*).

Des herbivores domestiques et semi-domestiques sont par ailleurs utilisés comme outil de gestion des feux (*Etienne 2001, Pardini et al. 2007, Jauregui et al. 2009, Ruiz-Mirazo et al. 2011, Leyton et al. 2012, Marino et al. 2014, Lovreglio et al. 2014* pour n'en citer que quelques-uns) et l'étude de leurs effets selon les modes de pâturage fait aussi partie du programme européen GrazeLife (*Rouet-Leduc et al. 2021*). Par ailleurs, il est possible de guider les herbivores sauvages pour optimiser la création de coupures de combustibles grâce à l'utilisation de points d'eau ou de minéraux qui augmentent fortement les densités d'ongulés sauvages dans des endroits stratégiques à la gestion des feux (*Velamazan et al. 2018*). Des connaissances supplémentaires

sur le rôle des ongulés sauvages comme régulateur des feux est toutefois à approfondir dans le contexte français et européen de manière plus générale.

Enfin, intégrer le rôle des ongulés comme agents dans les modèles d'évaluation de risque de survenue des feux en forêt serait donc à envisager dans le contexte du changement climatique.

Figure 39 : cartographie nationale des zones potentiellement sensibles aux incendies de forêts



Source : *Météo France*

5. Entretien de la végétation

En sélectionnant certaines espèces végétales qui concurrencent les essences d'intérêt sylvicole, les ongulés contribuent au contrôle de la végétation basse : herbacées, ronce, etc., ce qui peut, dans certains cas, faciliter le travail du sylviculteur. Par exemple, dans certains territoires, la présence des ongulés à densité modérée en forêt permettrait de maintenir la ronce à un niveau de recouvrement et de hauteur plus faible, réduisant la compétition pour les semis de chênes, leur permettant de se développer (*Saïd et al. 2019*).

Souvent l'héritage de pratiques pastorales très anciennes, les milieux ouverts contribuent à la mosaïque paysagère, cette diversité paysagère étant appréciée des humains (*Schirpke et al. 2018*). La diminution des pratiques d'élevage extensif (généralement de type « paisseur » en France) entraîne depuis quelques dizaines d'années la fermeture des milieux, posant des problèmes de conservation (*San Miguel-Ayanz 2010*). La question se pose alors de savoir si les populations d'ongulés sauvages, dont les abondances ont augmenté depuis les années 1980, pourraient substituer, jusqu'à un certain point, les fonctions de maintien des milieux ouverts fournies par les élevages extensifs (*San Miguel-Ayanz 2010*). Les types alimentaires variés des ongulés sauvages (allant de « paisseurs » à « cueilleurs », *annexe 4*) pourraient notamment être

plus adaptés pour prévenir la colonisation des arbres. *Tschöpe et al. 2011, Boulanger et al. 2018, Riesch et al. 2019 et Kowalczyk et al. 2021* montrent en effet que les perturbations physiques par les ongulés sauvages (herbivorie, piétinement, écorçage, frottis) permettent de contenir la colonisation des ligneux et d'entretenir les milieux ouverts. Aussi, les cerfs, en se nourrissant dans des pelouses d'altitude et dispersant par endozoochorie de manière prédominante des graines de pelouses d'altitude en comparaison de graines de milieux forestiers, participent au maintien des milieux ouverts à végétation basse et à forte richesse spécifique ayant un fort intérêt pour la diversité des habitats dans le paysage alpin (*Schütz et al. 2003, Iravani et al 2011*). Se pose ensuite la question des conséquences d'une charge suffisante d'animaux pour le maintien des milieux ouverts sur le fonctionnement des forêts adjacentes. À notre connaissance, très peu d'études se sont intéressées à cette question : *Takada et al. 2002* décrit par exemple une plus faible intensité d'herbivorie dans les forêts adjacentes à des champs agricoles, ces derniers étant plus utilisés par les cerfs (cerf sika, Japon). Les effets des ongulés sauvages sur la dynamique de la mosaïque paysagère et de la biodiversité associée restent donc peu étudiés dans les écosystèmes européens. Cependant, certaines initiatives de conservation et de gestion des écosystèmes s'appuient aujourd'hui sur ce rôle attendu des ongulés sur le maintien des milieux ouverts (exemple *Garrido et al. 2021 avec une expérimentation de type « rewilding* »).

Dans les milieux prairiaux, les herbivores (> 50 g) – donc incluant les ongulés, mais pas spécifiquement (revue de littérature intégrant des études sur six continents) – agissent comme une force opposée à la perte de richesse spécifique due à l'eutrophisation des milieux causée par l'addition d'azote par les activités humaines favorisant les plantes compétitives pour la lumière. En augmentant la quantité de lumière au sol, les herbivores empêchent l'exclusion des plantes peu compétitives pour la lumière et maintiennent une plus grande richesse spécifique (*Borer et al. 2014*).

Des études supplémentaires sur le rôle des ongulés sauvages sur le maintien de milieux ouverts ou l'ouverture de milieux dans différentes conditions (associations d'espèces d'ongulés, densités d'individus, stade de la succession végétale) seraient à mener plus largement. Les interactions entre les activités humaines (fauche) pour maintenir les milieux ouverts, et l'herbivorie sauvage et domestique devraient aussi être quantifiées.

6. Autres services de régulation

D'autres services de régulation par les ongulés sont évoqués dans la littérature. Cependant, du fait de la faible documentation sur certains de ces services, nous avons choisi de ne pas les décrire en détail ici, mais uniquement de les lister :

contrôle de maladies : bien que le lien entre augmentation des densités d'ongulés et augmentation de l'incidence de la maladie de Lyme portée par les tiques soit controversé du fait de conclusions opposées dans diverses études (voir par exemple *Martin et al. 2020*), nous abordons succinctement ce point ici, celui-ci étant repris dans le *chapitre 9.3*. Certaines études nord-américaines suggèrent qu'il pourrait exister un effet de dilution, soit qu'une diversité élevée de la communauté d'hôtes (ici les ongulés) limiterait la propagation de la maladie de Lyme. Cependant, la validité de cet effet est encore à explorer, notamment en Europe où l'hypothèse ne pourrait être valide que dans certaines conditions spécifiques (voir références dans *Takumi et al. 2019*). En effet, plusieurs études soulignent plutôt une augmentation des risques d'incidence de la maladie de Lyme avec l'augmentation des populations d'ongulés (voir références dans *Martin et al. 2020*, voir *chapitre 9.3*) :

- changement des communautés microbiennes du sol : le pâturage en milieux prairiaux d'altitude par des ongulés sauvages ou domestiques favorise les champignons dans le ratio fungi/bactéries du sol ce qui améliore la capacité de rétention des nutriments du sol et notamment le stockage du carbone (*Bagchi et al. 2017*).

Chapitre 6 – Les biens

Résumé

– La venaison, les trophées et les peaux sont des biens issus de la chasse des ongulés sauvages. En 2013-2014, la valeur « équivalent prix du marché » du gibier prélevé en forêt à cette période (1 160 000 cerfs, chevreuils et sangliers) a été estimée à 262 millions d'euros.

– En dépit de leur abondance, la transformation, la distribution, et la commercialisation de la venaison sont peu développées en France en comparaison de certains pays européens, la tradition restant le partage local de gibier entre chasseurs et avec leurs proches. Le développement de circuits de distribution est freiné, entre autres, par un manque d'ateliers de traitement à l'échelle des régions, par des normes sanitaires et de traçabilité très strictes, et par un manque de familiarité avec la consommation de viande de gibier.

– Le marché des trophées et des peaux est peu développé en France et la question de la collecte et du tri de ses éléments reste centrale.

Les ongulés sauvages constituent un service d'approvisionnement par les biens qu'ils fournissent : viande de gibier ou venaison, trophées, peaux. La viande de gibier constitue une activité économique qui est développée ci-après. Les tableaux de chasse présentés dans la partie précédente (figure 9) permettent d'estimer à l'échelle de la France le nombre d'animaux prélevés à la chasse et ainsi la quantité de gibier disponible pour les chasseurs et leur entourage qui en sont les principaux bénéficiaires directs. Par exemple, en 2018, 1 414 555 animaux, dont 65 275 cerfs élaphe, 58 6462 chevreuils, 747 367 sangliers, 12 407 chamois, 2 784 mouflons et 260 isards ont été prélevés à la chasse.

1. Commercialisation de la venaison

Le gibier est dans la majorité des cas auto-consommé par les chasseurs ou partagé avec ses connaissances (90 % des cas, *BIPE*[31] *2016*). Dans 5 % des cas (*BIPE 2016*), le gibier est mis sur le marché avec deux types de circuits possibles :

– Le circuit court : le chasseur vend directement à un consommateur final (aucun contrôle n'est exigé, mais le consommateur final doit être informé des risques de trichinellose pour le sanglier) ;

  ▪ le chasseur cède gracieusement ou vend son produit de la chasse de la journée, dans un rayon de 80 km autour du lieu de chasse, à un professionnel des métiers de bouche (boucher, charcutier, restaurateur) vendant par la suite directement au consommateur final. La carcasse doit être accompagnée d'une fiche d'examen initial du gibier et d'un résultat négatif du contrôle pour la trichinellose (sanglier).

– Le circuit long : le gibier est vendu à un atelier de traitement agréé dans le cadre de la réglementation européenne et française. La carcasse doit être accompagnée d'une fiche d'examen initial du gibier, et le test pour la trichinellose est réalisé par l'atelier de traitement lors des contrôles sanitaires.

  ▪ Les chasseurs réalisant l'examen initial de la venaison sont formés par des formateurs référents, lors de sessions organisées par les fédérations des chasseurs, dans le cadre de la réglementation du Paquet hygiène européen mis en place depuis 2008. Cette formation leur permet de reconnaître des anomalies sur les carcasses de gibier, empêchant, dans la majorité des cas, la mise sur le marché de la carcasse en question en dehors de tout avis vétérinaire.

31. Cabinet de conseil en analyse stratégique et prospective économique.

Aujourd'hui, 80 % de la vente de gibier commercialisée en France est importée, principalement d'élevage ou de grandes chasses commerciales de gibier d'Europe de l'Est et de Nouvelle-Zélande. La consommation de viande de gibier est saisonnière, avec un tiers du chiffre d'affaires se faisant aux périodes de Noël, influençant de ce fait les prix du marché (les prix au kg augmentent fortement en décembre, puis chutent à partir de janvier).

La vente de la viande issue de la chasse est donc très peu développée en France par rapport à certains pays européens (Ecosse, Autriche – *Winkelmayer & Paulsen 2008*, Belgique - les chiffres ne sont toutefois pas disponibles), et ceci en raison de la tradition de partage de gibier. Cependant, il existe une certaine disparité entre régions. La commercialisation de la venaison en circuit long via les sociétés de chasse est la plus répandue dans le nord et l'est de la France où les habitudes de chasse diffèrent des autres régions. Par exemple, dans certains territoires de ces régions (nord et est de la France), le chasseur qui souhaite avoir son morceau de venaison achète sa part de gibier tué dans le cadre de sa chasse. La commercialisation tombe donc sous le sens. Dans ces régions, la vente se fait principalement en circuit long, et la viande est vendue en France et exportée à l'international. Parallèlement, des zones regroupant de nombreuses chasses commerciales ou de grosses chasses privées, comme la Sologne ou la région parisienne sont aussi plus actives dans la commercialisation, puisqu'elles produisent beaucoup de carcasses de gibier, sans qu'il y ait forcément beaucoup de chasseurs.

Une grande marge d'amélioration sur la vente des produits en circuit court ou de proximité (valorisation locale, mais après passage en atelier de traitement) est possible. Divers projets de valorisation de la venaison sont en cours, comme par exemple la déclinaison plus locale de la marque « Gibier de chasse – Chasseurs de France », instaurée en 2008 pour valoriser la production chassée d'origine française, et la création de filières opérationnelles de proximité dans des régions porteuses de projet. Dans le massif des Pyrénées (Pyrénées Orientales et Hautes-Pyrénées) par exemple, des centres de collecte des carcasses de gibier ont été mis en place proches des associations de chasseurs. Les professionnels qui achètent font estampiller et découpent la venaison, puis la vendent à des artisans locaux (restaurateurs, bouchers charcutiers traiteurs) et pas uniquement à des grossistes nationaux et internationaux, permettant ainsi une valorisation du grand gibier localement et toute l'année.

Un autre projet, le « projet national de capitalisation d'expériences, d'information et d'appui pour le développement de filières de proximité de valorisation de viande de gibier pour les territoires ruraux de France » porté par la Fédération nationale des chasseurs est développé actuellement en partenariat avec divers organismes tels que le Centre national de la propriété forestière (CNPF), l'Assemblée permanente des chambres de métiers et de l'artisanat, les Parcs naturels régionaux de France, l'Office national des forêts (ONF), le Conservatoire du littoral.

Malgré ces tentatives pour valoriser la venaison, plusieurs problèmes subsistent. D'une part, la tradition de partage du gibier est la pratique la plus répandue en France. Elle ne favorise pas le développement du marché de la venaison, bien que dans certaines régions, les quantités de viande soient telles qu'une partie pourrait être valorisée auprès d'autres consommateurs. Ensuite, il manque des ateliers de traitements (circuits longs) à l'échelle de régions entières, et des professionnels possédant l'agrément pour traiter la viande de gibier (filière agroalimentaire peu développée, tout comme en Italie, *Marescotti et al. 2019*). Les coûts très faibles de la viande de gibier importée rendent aussi la viande française moins concurrentielle. Concernant les circuits courts, des problèmes réglementaires freinent les professionnels (bouchers, charcutiers). En effet, s'ils souhaitent vendre du gibier dans leur commerce, ils doivent récupérer la carcasse entière et la découper dans un endroit distinct de celui où ils découpent la viande d'élevage. Or, la plupart d'entre eux ne savent pas forcément valoriser tout l'animal, révélant un manque de connaissances et de formation des professionnels au traitement de la viande de gibier. Dans certains cas, les chasseurs ont l'habitude d'aider à dépecer l'animal, ce qui est pourtant illégal. L'instauration d'une dérogation pourrait rendre plus flexible le processus et favoriser les circuits courts. Ces lacunes dans l'organisation au niveau national de filières de traitement

et de valorisation du gibier, ainsi que les problèmes réglementaires, ne facilitent pas une commercialisation à grande échelle.

Un autre frein à la valorisation du gibier concerne le mauvais traitement des carcasses après le tir (éviscération tardive ou mal exécutée, pas de chambre froide pour le stockage des carcasses). Ainsi, depuis que les normes de contrôle vétérinaire en atelier de traitement se sont renforcées (normes sanitaires et de traçabilité très strictes), les refus (carcasses saisies par les services vétérinaires) sont beaucoup plus fréquents. En contrepartie, les ateliers ont gagné en qualité envers leurs clients. Il y a donc un effort à fournir sur la qualité des carcasses fournies par les chasseurs qui investissent peu dans l'aménagement de locaux pour l'éviscération ou le stockage des carcasses. En effet, le prix de vente souvent faible des carcasses (exemple 0,40 €/kg pour le sanglier correspondant au prix d'achat par les gros grossistes) n'encourage pas les associations de chasse à investir dans des installations qu'ils ne pourront pas amortir. Le gibier provenant d'élevage (en 2011, 717 établissements d'élevage de production de viande – principalement le cerf élaphe à destination bouchère, *Saint-Andrieux et al. 2012*) permet donc aujourd'hui de fournir une viande plus standardisée que le gibier fourni par les chasseurs. Une réflexion est à mener au sujet de la valorisation de la viande de chasse, pour plusieurs raisons : les effectifs d'ongulés en France continuent à augmenter, le nombre de chasseurs diminue et la question du prélèvement d'ongulés pourrait être amené à se professionnaliser (comme cela est déjà le cas dans certaines forêts dans lesquels des professionnels de l'environnement effectuent des prélèvements dans le cadre de battues administratives, ou bien en Angleterre où existent des corporations de chasseurs professionnels).

Enfin, les réticences du grand public vis-à-vis de la venaison pourraient évoluer et la demande pour ces produits augmenter (en 2004, près de 40 % des consommateurs français n'en consomment jamais et près de 50 % en consomment moins d'une fois par mois, *Cazes-Valette 2008*). Depuis quelques années, la popularité pour la viande issue de la chasse se développe (*Hoffman & Wilkund 2006, Goguen et al. 2018*). Ceci s'explique tout d'abord par sa haute qualité nutritionnelle (très bonne teneur en phosphore, fer, potassium, acides gras de très bonne qualité, *FNC-Ducluzeau 2004*), participant à une alimentation de qualité et donc à la santé des consommateurs. 60 % des chasseurs invoquent notamment des motivations sanitaires vis-à-vis de leur consommation de viande de gibier (*BIPE 2016*). Toutefois, les différentes espèces de gibier peuvent se retrouver exposées à des niveaux de contamination en éléments traces métalliques (cadmium, plomb) très hétérogènes en France et les munitions au plomb peuvent contaminer la viande (*Anses 2018*). Enfin, la provenance de la viande qui peut être locale, ainsi que le fait que les ongulés sauvages ne soient pas élevés dans de mauvaises conditions, participe à la popularité de la viande de gibier. Les études sur la consommation de gibier en Europe sont toutefois rares du fait de la part modeste qu'occupe la viande de chasse dans la consommation des ménages (moins de 6,5 % de la consommation de viande en France selon les données de la FAO, *Figuié et Malivel 2017*). À notre connaissance, en France, seules quelques études ponctuelles se sont intéressées à la perception et à la volonté de la consommation de viande de gibier par les Français, ainsi qu'au profil des consommateurs (stage de master 1 focalisé sur des individus anciennement ou actuellement consommateurs de viande de grand gibier dans l'Hérault - *Roudelle 2018* ; étude *BIPE 2016* sur les chasseurs ; *Cazes-Valette 2004*). Trois types de consommateurs de viande de grand gibier ont été mis en avant dans le rapport de Roudelle 2018 : les carnivores hédonistes (individus qui consomment de la viande régulièrement par plaisir personnel et pour qui le goût est la motivation première), les revendicateurs d'une alimentation saine, et les traditionnels (consommation pour des occasions particulières). *Cazes-Valette 2004* décrit dans son étude que les principaux consommateurs de viande de gibier sont souvent les chasseurs et des personnes qui ont un rapport positif à la chasse. Ce sont également plus souvent des hommes, vivant en milieu rural, agriculteurs, ou de catégories socio-professionnelles modestes. Les principales motivations recensées à consommer de la viande de gibier étaient le plaisir du goût, les bienfaits nutritionnels de la viande, sa qualité sanitaire, la projection des caractéristiques de l'animal mangé sur soi-même (force), l'idée d'une identité collective, la tradition et l'héritage

culturel, le rapprochement de la nature, une consommation qui a du sens (éthique) – (*Roudelle 2018*). Parallèlement, l'étude BIPE 2016 conduite auprès de chasseurs relève comme principales motivations à la consommation de viande de chasse le plaisir gustatif et émotionnel du « faire soi-même » ainsi que des motivations sanitaires (viande perçue comme naturelle et maigre). Bien que le stage de master 1 Roudelle 2018 se concentre sur les consommateurs de gibier, le gradient d'intensité de consommation dans la population échantillonnée ainsi que la présence d'une ancienne consommatrice convertie au végétarisme ont permis d'identifier certains freins à la consommation de viande de grand gibier, dont certains ont aussi été relevés par *Cazès-Valette 2004* : la perception d'un risque sanitaire (maladies transmissibles à l'humain, présence ponctuelle de métaux lourds - contamination au plomb via les munitions), l'auto-limitation des femmes à manger cette viande, le goût de la viande non apprécié, la perception de l'animal comme « trop sauvage » qui ne rentre plus dans l'ordre du mangeable, le refus de l'abattage de l'animal (quelle que soit sa forme), le choix d'une alimentation végétarienne en dehors de la viande de gibier. Le rapport Roudelle 2018 met en avant le ciblage de la catégorie des revendicateurs d'une alimentation saine comme stratégie pour développer la filière de la venaison, ceux-ci étant les plus enclins à l'achat régulier de viande de grand gibier. Afin de compléter ces études, il serait nécessaire d'étudier sur un plus grand échantillon la perception de la viande de gibier chez les consommateurs de viande ainsi que dans la population française en général, et pas uniquement chez celles et ceux qui consomment déjà du gibier. *Figuié et Marivel 2017* mettent aussi en avant la nécessité d'identifier comment la consommation de viande de chasse est affectée par les évolutions du monde de la chasse, ainsi que par les attentes et les demandes des consommateurs, tout en prenant en compte la saisonnalité, les spécificités régionales, les modes d'approvisionnement, etc.

Quelques études se sont intéressées à la perception des produits de la chasse dans d'autres pays européens (*Marescotti et al. 2019* en Italie, *Tomasevic et al. 2018* dans les pays de l'Est, *Ljung et al. 2012* en Suède, *Bodnar et al. 2010* en Hongrie). En Italie, *Marescotti et al. 2019* mettent en avant trois groupes de consommateurs, classés selon l'importance qu'ils apportent au bien-être animal/à la faune sauvage, ainsi qu'à leur perception quant à la viande de gibier et à la chasse. Le groupe intermédiaire – constitué d'individus ayant un plus haut niveau d'éducation que dans les autres groupes, avec une bonne situation financière, concernés par la faune sauvage et les droits des animaux, mais aussi ayant une attitude positive envers les produits de la chasse, mais négative envers la chasse en elle-même – serait le groupe à cibler dans les stratégies de marketing en Italie. Les auteurs soulignent l'existence d'un manque de connaissance sur la viande de gibier qui pourraient jouer en défaveur de sa consommation, et ainsi le besoin d'informer les citoyens sur la viande de gibier, mais aussi sur la chasse en général *Marescotti et al. 2019*. Les autres études montrent que le taux de consommation de viande de gibier est influencé par différents facteurs tels que le lieu de résidence, l'âge et le genre (exemple la consommation est plus élevée dans les pays européens du Sud-Est, et plus populaire chez les hommes et les consommateurs dont l'âge est supérieur à 34 ans, *Tomasevic et al. 2018*). La qualité nutritive de la viande et son goût prédominent dans le choix de consommer la viande de gibier *Tomasevic et al. 2018*. Les relations sociales (avoir des amis ou parents chasseurs) sont quant à elles associées à une vision positive de la chasse (*Suède, Ljung et al. 2012*). Enfin, la demande pour de la viande de gibier varie selon que les résidents vivent en ville ou en zone rurale, et les réticents à la viande de gibier sont en fait végétariens ou ceux qui refusent cette consommation pour des raisons émotionnelles (*Hongrie, Bodnar et al. 2010*).

2. Aspect économique de la venaison

La valeur « équivalent prix du marché » du gibier prélevé en forêt en 2013-2014 a été estimée à 262 millions d'euros pour le cerf, le chevreuil et le sanglier (total d'animaux prélevés estimé à 1 160 000 ; *Maaf-IGN 2016*). En 2018, cette valeur s'élevait à 336 millions d'euros (*tableau 4*). Cependant elle inclut la venaison autoconsommée (donc non commercialisée) et surestime donc la venaison issue d'animaux sauvages réellement vendue. De plus, les prix indiqués dans le

tableau 4 sont plus élevés que ceux pratiqués lors de l'achat direct de carcasses aux chasseurs par les professionnels des métiers de bouche. Par exemple, dans les Ardennes, les carcasses sans têtes et sans pattes de sanglier et de cerf sont vendues respectivement par les chasseurs à 0,40 €/kg et 2 €/kg (prix de vente du collecteur Villette viande). En Eure-et-Loir, les tarifs d'achat des ateliers de traitement aux chasseurs (2017/2018) s'élevaient à 3,5 €/kg pour le cerf, 3,30 à 4 €/kg pour le chevreuil, et 1 à 1,25 €/kg pour le sanglier selon le poids. Enfin, nous n'avons pas trouvé les prix de vente de Rungis pour le chamois, mouflon et daim sous-estimant ainsi la valeur totale.

Tableau 4 : valeur équivalent prix du marché en 2018

Espèce	Poids moyen de viande*	Nombre d'animaux prélevés en 2018	Prix au kg (Rungis 2018)**	Valeur (en euros)
Cerf	50 kg	65 275	9 €/kg	$29.4 * 10^6$
Chevreuil	12 kg	586 462	13.8 €/kg	$97.1 * 10^6$
Sanglier	35 kg	747 367	8 €/kg	$209.3 * 10^6$
TOTAL	**–**	**1 399 104**	**–**	**$335.8 * 10^6$**

*Note : *issu de Maaf IGN 2016 pour permettre la comparaison avec 2013-2014. En tenant compte de la méthode utilisée par la fédération allemande des chasseurs, le poids de la venaison consommable est de : 30.6 kg pour le cerf, 6.4 kg pour le chevreuil et 14.8 kg pour le sanglier ; ce qui donne un total de 158 millions d'euros.*
***les prix aux kg utilisés dans le tableau résultent de la moyenne des prix HT/kg des différentes pièces (cuissot, dos, épaule) par espèce. Les prix correspondent aux prix de vente des pièces de viande vendues par les grossistes aux professionnels artisans*[32].
***Source :** auteurs*

Le BIPE a quant à lui traduit l'avantage monétaire de la venaison en recourant à la méthode des coûts évités (calcul prenant en compte les économies réalisées par le consommateur par rapport à la dépense qu'il aurait engagé pour acheter une viande équivalente dans le commerce), estimant ainsi à 320 millions d'euros les avantages liés à l'approvisionnement en venaison (saison 2015-2016, *BIPE 2016*). Il serait toutefois nécessaire de soustraire les coûts liés à la chasse (transport, matériel de chasse, permis, etc) pour comparer le coût de la viande du commerce avec le coût de la viande issue de la chasse.

3. Valorisation des produits dérivés

Le marché des trophées et des peaux est peu développé en France et la question de la collecte et du tri de ses éléments reste centrale et pose question sur la rentabilité finale d'une telle filière. Cependant, plusieurs tanneries proposent des peaux de cerf, de daim ou de sanglier, à des prix variant de 130 à 200 euros pièce (*tableau 5*). Certaines fournissent aussi des cuirs de cerf pour les professionnels de la maroquinerie, notamment pour la confection de mocassins. De façon encore plus confidentielle, les peaux d'ongulés sauvages sont traditionnellement utilisées dans la fabrication de tambours. Un tambour en peau de cerf ou de daim est vendu à un prix variant entre 250 et 500 euros selon son diamètre et la décoration associée (*tableau 5*). Le bois de cerf peut quant à lui être vendu comme matière première (exemple pour de l'ameublement, coutellerie) autour de 15 euros/kg. Le marché des trophées retrouve actuellement un certain engouement, même au sein de personnes opposées à la chasse. Une étude plus avancée serait nécessaire pour évaluer l'importance économique de ces produits dérivés et de leur provenance. Les peaux d'animaux proposées sont probablement issues d'animaux d'élevage, le cerf, le daim et le sanglier pouvant être élevés en captivité.

32. https://rnm.franceagrimer.fr/prix?GIBIERS.

Tableau 5 : exemple d'arguments publicitaires de tanneries et de fabricants de tambour en peau

Peau de cerf	Tannerie Thuret : la peau de cerf est une pièce unique, idéale pour décorer votre salon ou salle-à-manger dans un esprit nature incomparable. Laissez-vous tenter et choisissez la peau de cerf, pour une décoration d'exception ! Les tailles varient beaucoup pour la peau de Cerf, n'hésitez pas à nous demander la taille souhaitée. C'est à l'appel des bois que vous répondrez en ajoutant cette jolie peau de cerf dans votre intérieur. Ses couleurs à la fois chaudes et profondes et sa très belle dimension sont autant d'atouts pour en faire une peau exceptionnelle Tannerie Dumas : les amoureux des hauts sommets seront séduits par cette belle peau de cerf ! Authenticité et évasion seront les maîtres mots de votre déco !
Peau de daim	Tannerie Thuret : la peau de daim est très originale. De belles dimensions (125 x 100 cm), elle marque par sa déclinaison de couleurs. Tachetée, elle a une très jolie présence dans un salon ou un bureau. Un produit atypique et de grande qualité ! La peau de daim est naturelle. Tannerie Dumas : optez pour cette magnifique robe tachetée aux nuances de marron… Elle apportera de la chaleur à votre ambiance.
Peau de sanglier	Tannerie Thuret : la peau de sanglier est idéale pour ceux qui recherchent une décoration aux couleurs d'automne et de chasse. Avec cette peau de sanglier, faites entrer tout le charme de la forêt chez vous ! La peau de sanglier est une peau d'exception. En effet, son poil dur résiste à de multiples utilisations. Superbe devant une cheminée elle apporte une touche d'originalité et d'authenticité incomparable Tannerie Dumas : les amateurs de chasse se laisseront séduire par cette peau de sanglier… Elle apportera une touche d'authenticité à votre salon !
	Un tambour chamanique représentant un cerf, en peau de daim (www.la-nuit-des-temps.fr/)
Tambour en peau de cerf	La peau la moins chère, assez fine avec un grain fin. C'est celle qui présente le plus de variations dans l'aspect. La couleur est plutôt claire, mais peut aller du presque blanc au miel foncé. (https://tambour-de-chamane.com/peau-tambour-chamanique/).

Source : *auteurs*

Une autre filière de valorisation des peaux, voire de restes de carcasses, est leur transformation en complément alimentaire pour animaux domestiques. Les peaux de cerfs, sangliers, chevreuils sont ainsi proposées pour « occuper » les chiens : « Les peaux de cerf sont compactées, puis séchées au four à air chaud pour former de délicieux rouleaux à mâcher. Leur haute résistance et leur appétence feront craquer les petits comme les plus grands. » (site de « canigourmand »). Enfin, certains sites vantent les bienfaits de « la corne de cerf » (terminologie démontrant un faible niveau de connaissance naturaliste), reprenant les préceptes de la pharmacopée traditionnelle chinoise, qui attribuent aux bois de cerfs de multiples bienfaits (*Wu et al. 2013*). La composition chimique des bois de cervidés est bien étudiée et est similaire à celle d'autres os (*Dobrowolska 2002, Chen et al. 2009*). Ces bois n'ont pas d'utilisation dans la médecine traditionnelle européenne, à notre connaissance.

Chapitre 7 – Les services culturels

Résumé

– Le tourisme d'observation des ongulés sauvages constitue un service récréatif sans prélèvement en pleine expansion, mais encore peu étudié. La prise de conscience croissante des questions environnementales par le grand public et la recherche de connexion avec la nature participent au développement du tourisme faunique dans le monde.

Différentes formes du tourisme d'observation des ongulés existent avec des sorties en milieu naturel de manière autonome ou encadrée, et des observations en parc animalier où les animaux sont en liberté contrôlée ou en semi-liberté.

À la différence du tourisme qui repose sur le fait de voyager, l'excursionnisme correspond au fait que de nombreux résidents ruraux prennent plaisir à observer les ongulés sauvages près de chez eux. Ce type d'interaction non-consommatrice entre humains et ongulés est largement sous-étudié et sous-quantifié.

– La chasse est un service récréatif avec prélèvement, pour lequel le nombre de pratiquants diminue malgré la forte disponibilité des ongulés chassables partout en France. L'identification des paramètres de recrutement et d'abandon des chasseurs serait nécessaire pour mieux comprendre leur déclin démographique.

La chasse étant en France une activité traditionnellement pratiquée localement, le tourisme cynégétique y est relativement peu développé au regard des journées de chasse locales effectuées par les pratiquants chaque année sur leur territoire.

Bien que la chasse soit définie comme un service culturel, celle-ci est perçue comme une contrainte pour une part importante de la société qui porte intérêt croissant pour l'écologie et la protection animale, mais aussi qui ressent un sentiment d'insécurité dans la nature en période de chasse.

– Les ongulés sauvages sont un groupe taxonomique important pour la recherche scientifique, notamment en écologie sur la dynamique des populations, les comportements, et les interactions biotiques, avec des retombées concrètes pour la gestion.

Le nombre annuel de publications les intégrant comme modèle d'étude a décuplé depuis la fin des années 1970.

La France se distingue par un réseau de dix sites de suivi à long terme (> 30 ans) d'individus capturés et marqués, concernant six espèces d'ongulés sauvages, dans des contextes socio-écologiques diversifiés.

Nous abordons dans cette partie les activités récréatives et touristiques « récréotouristiques » en lien avec la faune sauvage, et plus particulièrement avec les ongulés sauvages. En effet, les ressources fauniques constituent aujourd'hui une réelle richesse économique pour le développement régional, via la chasse ou le tourisme en lien avec les animaux sauvages.

1. Services récréatifs sans prélèvement : tourisme et observations naturalistes

Les services récréatifs sans prélèvements rendus par les ongulés sauvages sont conceptualisés comme la capacité des ongulés sauvages à constituer des sujets pour la pratique d'activités récréatives de plein air sans prélèvement (observation de la faune). La pratique de l'observation des ongulés sauvages nécessite que les humains se déplacent plus ou moins loin de leur lieu de

résidence dans le cadre d'activités touristiques (*voir partie A-Tourisme d'observation*) ou bien parcourent leur environnement proche pour y observer les espèces proches de chez eux (*voir partie B-Excursionnisme*).

À notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée au service récréatif sans prélèvement lié aux ongulés sauvages. Ceci s'explique par le fait que peu d'études sont spécifiques au tourisme et à l'observation des ongulés, excepté pour la partie sur les impacts du tourisme faunique sur les animaux. Ainsi, nous présentons des informations sur le tourisme faunique en Europe de manière générale et ajoutons quelques informations spécifiques aux ongulés lorsque nous en avons.

A) Tourisme d'observation/de vision

- **Contexte du tourisme d'observation de la faune sauvage**

Le tourisme d'observation de la faune est défini par l'Organisation mondiale du tourisme (OMT) comme « une forme de tourisme pratiquée pour observer la faune ou être en contact avec les animaux. Il recouvre exclusivement les formes respectueuses des ressources et les activités liées aux espèces sauvages, comme le fait d'observer, de photographier et parfois de toucher ou de nourrir les animaux, par opposition à d'autres formes de tourisme axées sur les espèces sauvages supposant le prélèvement des ressources, comme la chasse et la pêche ».

L'observation naturaliste, et le tourisme qui lui est associé, sont aujourd'hui promis à un bel avenir du fait du développement de la conscience environnementale et de la recherche, par le public, d'activités proches de la nature. Ce développement du tourisme d'observation (Tapper 2006) s'explique de plusieurs façons. Tout d'abord, l'amélioration des connaissances sur les animaux, combinée à l'éveil de la conscience environnementale, conduit à reconnaître la biodiversité comme patrimoine naturel. La biodiversité dans son ensemble devient ainsi support d'activités d'observation. Ensuite, le public est de plus en plus en recherche de connexions avec la nature (Curtin 2013, 2014), du fait de la construction d'une société urbanisée séparée de la nature et de ses processus naturels (*Gössling 2002*). Enfin, la quête d'émotions et de sensations étant au cœur de la demande touristique d'aujourd'hui, les activités liées à la faune sauvage apportent une expérience unique (*McIntosh et Wright 2017*). Ces activités s'accompagnent d'un devoir éthique de respecter les animaux, les habitats et les habitants, mais aussi d'une transmission de connaissances et d'un objectif de conservation (*Higginbottom et al. 2001*). Toutefois, selon *Gruas et al 2020*, peu d'études montrent qu'il y ait une prise de conscience par les usagers de l'impact qu'ils peuvent avoir sur la nature et la faune sauvage.

Le tourisme d'observation de la faune se chevauche avec la notion d'écotourisme, qui est une forme de tourisme basée sur des principes de participation active à la conservation et à la protection de l'héritage naturel et culturel, d'implication des communautés locales dans la planification du développement afin de contribuer à leur bien-être, et de communication de l'héritage naturel et culturel aux visiteurs (*Tapper 2006*). Ainsi, trois dimensions sont intrinsèques à l'écotourisme : le voyage doit être tourné vers la nature, la dimension éducative doit être importante et les pratiques doivent être durables (*Tardif 2003*). L'écotourisme se développe souvent dans des régions peu touristiques, et est ainsi particulièrement adapté aux petits groupes et aux voyageurs indépendants (*Tapper 2006*).

Le tourisme d'observation de la faune peut aussi inclure des activités touristiques de masse, comme par exemple la « Parade des manchots » en Australie qui attire plus de 425 000 visiteurs par année lorsque les manchots pygmées rejoignent leur site de nidification sur la plage tous les soirs. Le tourisme de vision compte ainsi un large panel de possibilités d'observation de la faune.

Concernant les ongulés, leur observation constitue un secteur touristique en pleine expansion en Europe avec des ongulés sauvages servant d'attraction dans des régions reculées. Par exemple, l'intérêt croissant pour les « safaris d'élans » en Norvège et en Suède montre le potentiel du maintien des ongulés sauvages pour les économies locales (*Margaryan et Wall-Reinius 2017*). La

présence du bœuf musqué en Norvège (animaux réintroduits dans les années 1950) apporte de nouvelles opportunités pour l'observation de la faune sauvage et pour les nouvelles entreprises de tourisme. En France, on peut citer le brame du cerf (Sologne, grands massifs forestiers, mais également dans des lieux d'observation en semi-liberté, comme le parc de Sainte-Croix en Lorraine, ou l'espace Rambouillet en région parisienne, le domaine de Chambord – *Yengué 2019*), l'observation des bouquetins, chamois et isards dans les massifs montagneux. Les espèces constituant un centre d'intérêt sont donc des espèces relativement faciles à observer de par leur grande taille ou leur comportement remarquable (exemple brame du cerf) (*Tremblay 2002*), des espèces charismatiques (voir *Ducarme et al. 2013, Albert et al. 2018* pour des études sur le charisme non-humain), ou encore des espèces plus localisées à l'échelle du territoire ou ayant une forte symbolique (exemple chamois, bouquetins).

- **Évaluation de la potentialité du service récréatif sans prélèvement**

Pour évaluer les potentialités biophysiques de ce service récréatif, il serait nécessaire de croiser – pour ne citer que quelques paramètres – des informations sur la « disponibilité » en ongulés sauvages d'un territoire, le potentiel attractif des espèces et des milieux qu'elles occupent, le consentement des visiteurs à se déplacer pour observer des ongulés, et enfin l'offre touristique proposée (observation en extérieur lors d'une randonnée, ou lors d'un stage photo, etc.). Aucune étude de ce type n'a été menée en France. Les seules informations dont nous disposons actuellement sont les cartes issues des tableaux de chasse permettant de donner une idée de la variabilité inter-départementale du nombre d'individus chassés (comme proxy de l'abondance des populations, bien que ceci soit discutable – *chapitre 3*) par espèce en France (*figure 10*) ainsi que leur répartition spatiale (*figures 11 à 29*), et donc de la « disponibilité » en ongulés à l'échelle départementale pour l'observation de la faune. La richesse spécifique des ongulés en France permettrait aussi de mettre en avant les territoires éventuellement plus attractifs par la diversité des ongulés observables – d'autant plus observables dans les territoires sans chasse (réserves naturelles) ou face à des espèces non chassées (exemple bouquetin) – (*figure 30*). La hiérarchisation du potentiel attractif des espèces en elles-mêmes serait aussi à intégrer dans l'analyse, en se basant par exemple sur le statut de protection des espèces, leur symbolique, leur rareté, ou leur caractère remarquable.

Ceci serait aussi à croiser avec un indice du potentiel récréatif et attractif du milieu occupé par ces espèces, qui pourrait varier selon les catégories de visiteurs (voir partie suivante). Pour les amateurs par exemple, le potentiel attractif d'un milieu pourrait éventuellement être la combinaison d'une estimation du degré de naturalité des espaces et de la proportion d'espaces protégés. Par ailleurs, le consentement des visiteurs à se déplacer pour observer telle ou telle espèce d'ongulés pourrait être étudié via des enquêtes telles que celle réalisée dans l'étude sur les services récréatifs en forêt (*Abildtrup et Garcia 2020*) ou sur l'exemple norvégien de l'analyse des trajets effectués par les chasseurs pour prélever différentes espèces (*Mysterud et al. 2020*).

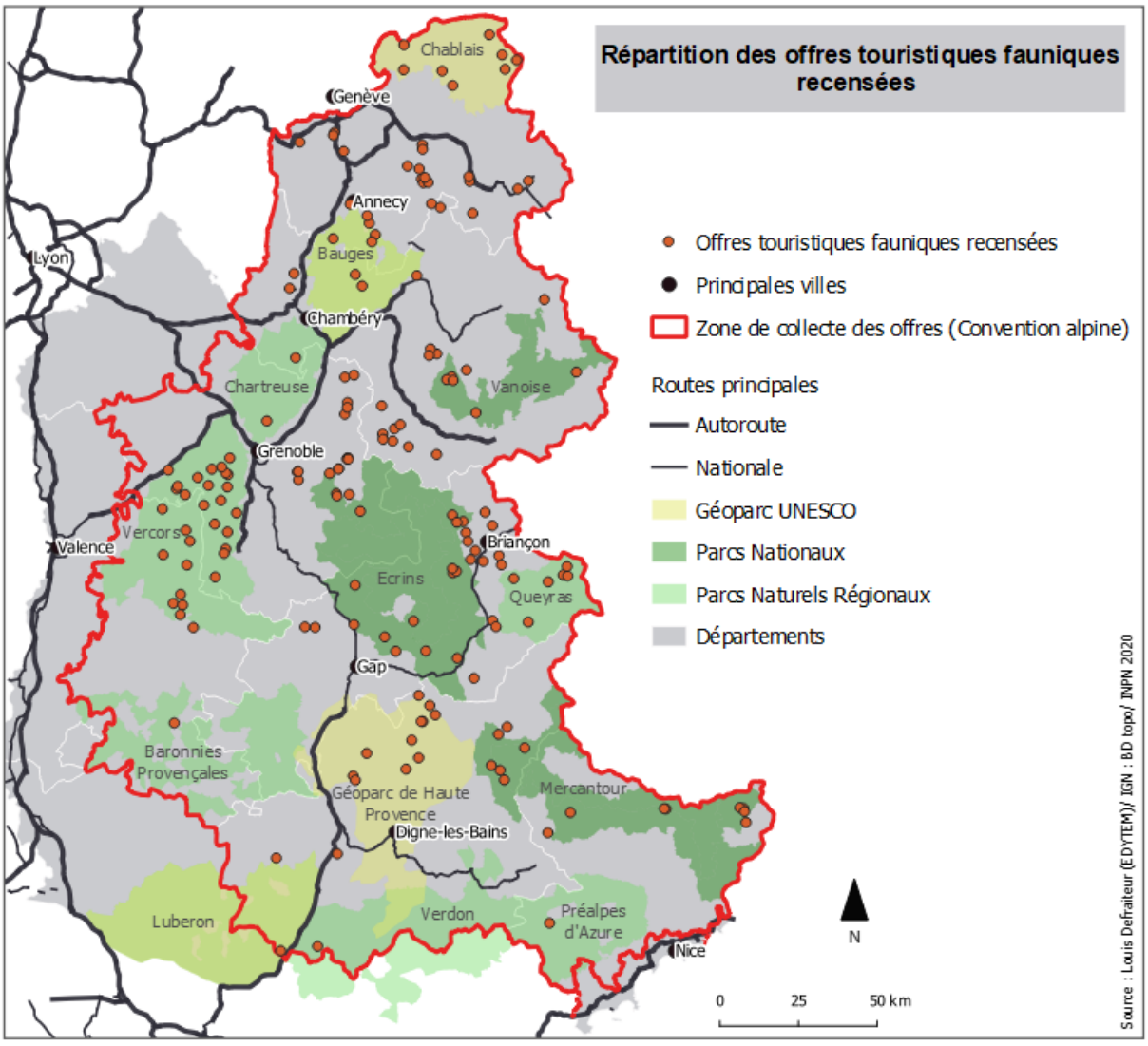
Enfin, il serait nécessaire d'avoir une base de données recensant les offres touristiques liées aux ongulés sauvages en France ainsi que leur fréquentation pour évaluer ce qui existe actuellement. Comme évoqué précédemment, peu d'études en France ont été menées sur le tourisme faunique lié aux ongulés sauvages, ce qui ne permet pas d'avoir une image du tourisme lié aux ongulés sauvages sur la France entière, ni des critères les plus importants pour les visiteurs dans le choix de leur lieu d'observation des ongulés.

À ce jour, nous avons eu accès à deux études portant sur le tourisme faunique en France : l'une réalisée à Chambord et l'autre dans les Alpes (*doctorat en cours au laboratoire EDYTEM par Louis Defraiteur*). Pour la première, le travail a consisté en l'étude du cerf comme outil de développement du tourisme de nature dans le domaine national de Chambord. Il a été mené dans le cadre d'un programme de recherche scientifique (*projet COSTAUD – Contribution des ongulés sauvages au fonctionnement de l'écosystème et aux services rendus à Chambord, 2016-2019*). Cette étude met en avant une multiplication et un renforcement de l'offre de nature

(liée à la forêt, mais aussi au cerf qui en est l'espèce emblématique) et de culture à Chambord, pour répondre à la demande des consommateurs de typicité, unicité et authenticité, tout en se démarquant des pratiques de masse (*Yengué 2019*). En s'adressant à des publics de novices et d'initiés au patrimoine naturel et culturel, cette étude montre que l'offre proposée par le domaine de Chambord est le résultat d'une stratégie plus globale visant à positionner le domaine de Chambord dans le tourisme durable (*Yengué 2019*).

Dans les Alpes, le tourisme d'observation de la faune sauvage constitue actuellement un sujet de thèse au laboratoire EDYTEM ayant débuté en automne 2019 (Université Savoie Mont Blanc, « Tourisme d'observation de la faune dans les Alpes Françaises », Louis Defraiteur). Ce travail a déjà permis de recenser 173 offres touristiques liées à la faune sauvage dans les Alpes (Defraiteur, com. pers., *figure 40*). Ces offres concernent principalement la faune de montagne de manière générale (24,4 %), suivi par le chamois (19,2 %). Elles sont proposées en majorité par des guides accompagnateurs (63%), le reste des offres étant proposées par des parcs animaliers – ceci étant à la marge de ce qui peut être proposé comme du tourisme de nature (9,2 %), des agences touristiques (6,4 %), des musées (5,2 %), des associations (2,9 %), ou autres structures (12,7 %, offices du tourisme, office de la station).

Figure 40 : cartographie des offres touristiques liées à la faune sauvage dans les Alpes



Source : *Defraiteur l., com. pers.*

- **Segmentation de la demande**

Mieux connaître le public permettrait aussi de décliner le potentiel attractif des régions selon les catégories de visiteurs afin de mieux évaluer les potentialités de ce service récréatif. Plusieurs segmentations de la clientèle du tourisme d'observation faunique ont été réalisées par divers auteurs (*voir par exemple Curtin 2005* pour une revue). Nous présentons ici l'une des typologies qui segmente les visiteurs en quatre catégories (*Curtin 2010, Godlewski 2016*), mais une quantification plus précise en France serait nécessaire :

– les passionnés viennent observer telle ou telle espèce pour lesquelles ils possèdent une très bonne connaissance. Ils sont souvent équipés d'un bon matériel d'observation et d'un bon appareil photo et réalisent cette activité seule ou avec des guides ;
– les amateurs possèdent une bonne culture générale concernant l'écosystème et les espèces concernés. Leur intérêt pour la faune sauvage est marqué, mais s'accompagne de la volonté de découvrir le territoire (culture locale, rencontre avec les habitants), seuls ou avec des guides ;
– les curieux sont sensibles à la nature et aux animaux, mais cela ne constitue pas le cœur de leur voyage qui est en général rempli d'activités touristiques traditionnelles (baignade, sport, visites culturelles, …). Ils font majoritairement appel à des guides pour s'assurer de bien profiter de l'expérience ;
– les « consommateurs » sont retrouvés dans les destinations touristiques de masse, et leur curiosité se limite généralement à la vue ou prise en photo d'un animal sans effort (réserves et parcs zoologiques). Ils font généralement appel à des offres touristiques structurées et encadrées allant à l'essentiel ;
– une autre classification selon que la faune est un moteur de la visite ou simplement une activité complémentaire détermine aussi le type de tourisme de vision. Dans le premier cas, les sorties sont directement liées à la faune (zoos, sorties nature, etc.) alors que dans le second, la faune est un élément de l'offre touristique venant s'ajouter à d'autres activités (randonnée, vtt). Dans le domaine national de Chambord par exemple, se retrouvent ces deux types de tourisme. Le brame du cerf, en période de reproduction, peut constituer l'intérêt principal de la venue des visiteurs. Au contraire, la vision de la faune est mise au second plan si les touristes sont plutôt venus découvrir l'environnement forestier du domaine (découverte de la gestion forestière, de l'histoire du patrimoine forestier, des espèces présentes en forêt, des suivis scientifiques réalisés, etc.).

- **Les différentes formes d'observations de la faune sauvage**

Observation en milieu naturel

L'observation des animaux dans leur milieu naturel se fait par affût ou par approche. L'affût consiste à rester dans un lieu donné pour observer sans être vu et sans déranger les animaux. L'approche consiste à parcourir à pied ou en véhicule motorisé l'habitat des animaux recherchés pour aller à leur rencontre. Quelle que soit la technique d'observation, il convient de disposer d'un matériel adéquat : jumelles, lunette ou longue-vue, appareil photo, caméra ou fiches d'identification. Dans les Alpes, parmi les offres proposant au moins une observation d'ongulés (32 % des offres – chamois, bouquetin, cerf, chevreuil ou mouflon), la plupart des observations se font par approche (88 %), principalement via la randonnée à pied ou en raquettes ou par l'intermédiaire d'un stage photo ou vidéo, permettant ainsi de découvrir le paysage environnant et de s'imprégner de l'environnement de l'animal.

L'observation des animaux sauvages dans leur milieu naturel peut être pratiquée de manière autonome ou encadrée. Dans les Alpes, pour les offres proposant au moins une observation d'ongulés, 80 % des sorties sont proposées avec des accompagnateurs apportant des explications sur l'habitat et les espèces. La pratique encadrée permet d'optimiser l'expérience des touristes, en augmentant considérablement leur chance d'observer les animaux. Elle permet aussi de satisfaire les règles de bon respect de l'environnement et de la faune sauvage (*Godlewski 2016*). Il est aussi important de garder en tête que l'accompagnateur doit gérer le

risque de déception suite à la non-observation d'une espèce à cause de conditions adverses (météo, hasard, dérangement) – (*Godlewski 2016, Margaryan et Wall-Reinius 2017*). Cependant, il a été montré qu'une visite par des guides de haute qualité, une bonne gestion des attentes des visiteurs en amont et pendant la sortie, l'observation d'autres animaux du milieu, des expériences secondaires assurées, permettaient de maintenir les visiteurs satisfaits de leur sortie, même si aucun animal d'intérêt n'avait pu être observé (exemple de l'observation des ours polaires au Canada et au *Svalbard/Spitzberg, Dysband 2020*). Nous n'avons pas pu trouver d'informations quantitatives ou qualitatives sur les touristes (passionnés ou amateurs) pratiquant seuls l'observation des animaux sauvages. Pourtant, cette catégorie plus connaisseuse de la faune sauvage n'est probablement pas négligeable.

Dans les Alpes, parmi les offres proposant au moins une observation d'ongulés, 7 % dans un géopark, 16 % sont proposées dans un parc national, 20 % dans un parc naturel régional, et 58 % dans un territoire autre. Nous ne possédons pas ici d'informations sur les différences d'attractivité des territoires pour le tourisme faunique. Cependant, il a été montré que les observations d'animaux en milieu naturel dans un cadre touristique sont généralement plus attractives lorsqu'elles sont proposées dans des parcs naturels ou nationaux et que le statut de protection influence la décision de visiter une zone (Wall-Reinius et Fredman 2007 – Suède).

Observation en parc animalier

Dans le cas des parcs animaliers, la question du sauvage se pose de nouveau et différents niveaux peuvent être mis en avant, allant d'individus dont la liberté est restreinte à ceux issus d'élevage et donc plus apparentés aux animaux domestiques. Nous donnons ci-après quelques exemples de parcs situés sur ce gradient.

L'observation des animaux sauvages dans leur milieu naturel étant une activité soumise à de nombreux aléas (météo, comportement des animaux), les réserves et parcs animaliers permettent d'assurer des observations par les visiteurs. Pour cela, les animaux peuvent être présentés en liberté « contrôlée » (les animaux vivent en autonomie alimentaire dans un vaste espace clos ou isolé) ou en semi-liberté (les animaux vivent dans de vastes espaces clos où la ressource alimentaire naturelle est complétée par des apports de l'humain, avec gestion des populations animales) – (*Godlewski 2016*). L'animal y est mis en scène dans son environnement naturel pour satisfaire le visiteur.

C'est par exemple le cas du domaine national de Chambord qui comprend un château et un parc de 5 440 hectares, ceint de 32 km de murs (présentant tout de même certaines brèches régulièrement réparées). Les ongulés (cerfs, sangliers, chevreuils et mouflons) y sont présents en liberté contrôlée et les densités de cerfs et sangliers sont maintenues à un niveau relativement élevé (gestion cynégétique) pour assurer l'observation par le public. Le parc propose diverses prestations, payantes ou non, en lien plus ou moins direct avec les ongulés sauvages, et notamment le cerf qui en est l'espèce emblématique (visite du domaine en 4x4 ou en bus, écoute du brame du cerf, sentiers pédestres de découverte du domaine) – (*Yengué 2019*). Des suivis scientifiques sont par ailleurs réalisés depuis plus de 30 ans sur ce site, et des captures de cerfs au filet « panneautage » sont régulièrement effectuées à des fins scientifiques (*Chaban 2016*). Par ailleurs, le parc de Sainte-Croix en Moselle, où les animaux sont en semi-liberté, permet aussi d'observer et d'écouter le brame du cerf, phénomène qui est facilement audible, mais pour lequel les animaux sont souvent peu visibles en milieu naturel. Ce parc animalier créé en 1980 porte, au-delà de la simple observation animalière, des projets pédagogiques, scientifiques et évènementiels (*Leroux 2016*). Le parc animalier des Pyrénées ou le parc de Merlet dans le massif du Mont-Blanc permettent par exemple aussi de voir des animaux – dont des ongulés – de près en semi-liberté (*Francou 2016*).

Les parcs animaliers d'Autrèche - Réserve de Beaumarchais - (Indre et Loire) ou le domaine du Ciran (Sologne) sont quant à eux constitués d'individus d'élevage.

Les zoos constituent une autre catégorie de parcs, où les animaux sont gardés en captivité, et sont considérés comme des espaces de divertissement, bien qu'ayant désormais l'obligation d'avoir une fonction éducative et scientifique (protection, conservation, génération de connaissances) – (*Reiser 2016*).

En 2011, la France comptait 112 parcs de vision ou zoos permettent d'observer des ongulés sauvages en espace clos (*Saint-Andrieux et al. 2012a*). Afin d'évaluer les potentialités récréatives de l'observation en condition contrôlée, il conviendrait de réaliser une cartographie à jour des différents parcs animaliers et zoos en France proposant des observations d'ongulés, et d'étudier le profil sociologique, les motivations des visiteurs, et l'économie associée à cette forme de tourisme animalier.

Missions participatives

L'implication des citoyens dans différentes missions liées à la faune sauvage (protection et/ou observation de diverses espèces) est une autre facette du tourisme animalier. Concernant les ongulés en France, il est par exemple possible de participer à des comptages via des associations (exemple FNE Environnement). Ce type d'activités contribue ainsi à la valorisation de la faune sauvage et du territoire (*Godlewski 2016*).

De même que précédemment, il conviendrait de réaliser un recensement des différentes missions participatives en lien avec les ongulés sauvages en France et une analyse des participants, de leur motivation et du bénéfice qu'ils retirent de leur participation à ces programmes.

- **Impact du tourisme d'observation**

Le tourisme faunique peut favoriser la protection et la conservation des espèces, en sensibilisant le public aux problématiques environnementales, et/ou en réalisant des bénéfices reversés à de la restauration d'habitat, de l'instauration de mesures de protection, ou encore à des programmes de recherche scientifique. Beaucoup d'aires protégées visent donc à préserver la biodiversité, mais aussi promouvoir des activités récréatives. Cependant, ces objectifs peuvent entrer en conflit si les activités humaines engendrent un dérangement de la faune (*Gruas et al. 2020*). Ainsi, bien que le tourisme d'observation ne soit pas consomptif (consommation d'animaux par prélèvement comme à la chasse), il peut affecter le comportement des ongulés, leur utilisation de l'habitat, leur niveau de stress, leur reproduction (*Duchesne et al. 2000, Papouchis et al. 2001, Creel et al. 2002, Pelletier 2006, Stankowich 2008*) ; ces effets variant selon le type d'activité humaine (marche, vélo, voiture, …), l'espèce, le sexe, la saison, l'habitat, etc. (*Stankowich 2008*). Aussi, le tourisme de vision peut avoir un impact écologique du fait de pratiques touristiques nécessitant parfois une logistique sophistiquée pour observer les animaux dans leur milieu (*Chanteloup 2013*).

- **Évaluation Économique**

Aucune évaluation économique liée au tourisme d'observation des ongulés n'a été réalisée à l'échelle de la France entière. Dans les Alpes, le prix moyen des offres touristiques (encadrées ou non) pour observer des cerfs s'élève à environ 140 euros par personne en moyenne par jour (séjours habituellement de deux jours ou plus), 112 euros pour des bouquetins (1/2 journée), 45 euros pour des chamois (journée) (*Louis Defraiteur, com. pers.*). Nous rappelons toutefois que ces chiffres sont indicatifs et qu'ils peuvent fluctuer selon les éléments annexes ajoutés ou non aux prestations (location de matériel, repas, etc.).

Cependant, l'évaluation économique du tourisme d'observation lié aux ongulés ne se limite pas au tarif des prestations et il serait nécessaire d'inclure la fréquentation des sites (nombre de visiteurs par an par exemple), les recettes touristiques (transport, hébergement, prestations de services) et les retombées secondaires en termes de création d'emploi, de structures d'accueil, d'attractivité touristique, etc. Enfin, dans des zones ne proposant pas encore ce type de tourisme d'observation, mais où le potentiel de développement serait envisageable, il pourrait

être réalisé une étude sur le consentement à payer pour observer des ongulés en association ou non avec des offres touristiques déjà présentes (voir la méthode du rapport Efese sur la mise en valeur du vautour dans les parcs naturels régionaux du Vercors et des Baronnies provençales - *Kervinio et al. 2021*).

B) Excursionnisme

Au-delà du tourisme, qui repose sur le fait de voyager, de parcourir pour son plaisir un lieu autre que celui où l'on vit habituellement, de nombreux résidents ruraux prennent plaisir à observer les ongulés sauvages près de chez eux. Ces interactions non-consommatrices entre humains et ongulés, qui relèvent de l'excursionnisme, restent largement sous-étudiées et sous-quantifiées. De manière plus globale, l'observation de la faune ou de la flore constitue l'une des principales activités pratiquées par les Français en forêt pour se divertir proche de chez soi, qui peut être liée à l'activité promenade ou non (*Peyron et al. 2002, Cordellier et Dobré 2015, Abildtrup et Garcia 2020*). Par ailleurs, le consentement[33] à se déplacer en forêt augmente de 25 à 36 km s'il y a la possibilité d'observer certaines espèces emblématiques comme le cerf (*Abildtrup et Garcia 2020*), révélant ainsi l'intérêt des résidents pour la faune sauvage.

Les cartes d'abondance d'animaux prélevés à la chasse par département (*figure 10*) ainsi que les cartes de répartition spatiale permettent de donner une idée de la potentialité biophysique de l'excursionnisme en France spécifiquement pour les ongulés sauvages. Cependant, des données à plus fine échelle seraient nécessaires pour mettre en avant des variations intra-départementales. Par ailleurs, une carte de l'accessibilité des zones (exemple en montagne, cela pourrait consister en l'extraction des sentiers de randonnées sur le site camptocamp, la distance entre les forêts et les zones urbaines les plus proches, etc.) et du consentement des individus à se déplacer pour observer différentes espèces d'ongulés permettrait d'affiner les potentialités de ce service (le rapport sur les services récréatifs en forêt pour un exemple de méthode).

C) Les motivations à l'observation de la faune (Tourisme et Excursionnisme)

Que ce soit dans un cadre touristique ou de loisir personnel, les motivations à l'observation de la faune sont diverses et peuvent varier avec le temps (*Curtin 2010*). Nous pouvons en citer quelques-unes, bien que cette liste ne soit pas exhaustive :

- recherche d'authenticité ;
- connexion avec la nature et recherche d'expériences extraordinaires qui ont du sens (*Curtin 2013, 2014*) ;
- échappatoire, nouveauté ;
- combinaison avec des activités telles que la photographie et la vidéo ;
- apport de connaissances (dans un cadre touristique avec accompagnateur) ;
- curiosité ;
- études scientifiques (dans le cadre de missions participatives) ;
- interactions directes avec la faune sauvage (toucher, nourrissage).

Une étude sur les motivations à l'observation des ongulés, mais aussi les paramètres de satisfaction des visiteurs et les prédicteurs des expériences réussies, serait utile pour mieux évaluer le service culturel lié à l'observation des ongulés en France.

D) Le tourisme d'observation et l'excursionnisme comme composante du bien-être

Le tourisme d'observation ou l'excursionnisme participent à la santé et au bien-être psychologique des pratiquants et des visiteurs tout en accentuant leurs émotions et leur attachement au lieu (*Curtin 2005, Bullock et al. 2018*).

---

33. Terme utilisé dans le rapport Efese 2020 – Les usages récréatifs des forêts métropolitaines.

2. Services récréatifs avec prélèvement : chasse

Les services récréatifs avec prélèvements rendus par les ongulés sauvages sont conceptualisés comme la capacité des ongulés sauvages à servir de support à l'activité de chasse.

La chasse caractérise « tout acte volontaire lié à la recherche, à la poursuite ou à l'attente du gibier ayant pour but ou pour résultat la capture ou la mort de celui-ci » (*Guilbaud 1999*). Le code de l'environnement (article L.425-1) précise que ce sont des « activités à caractère environnemental, culturel, social et économique », qui « contribuent au maintien, à l'amélioration et à la mise en valeur du domaine national ».

Le récréotourisme de chasse comprend à la fois les activités de chasse locale (sur son territoire), et de tourisme cynégétique (tourisme de chasse réalisé proche de chez soi ou bien lors d'un voyage), connu aussi sous le nom de chasse sportive, qui est un mode de chasse où le(s) chasseur(s) prélèvent des animaux principalement pour l'aspect récréatif ou le plaisir, par la recherche du trophée ou le goût du sport et non pas pour la récolte de la venaison ou le contrôle démographique (*Chardonnet et al. 1995, Leader-Williams 2009*).

A) Chasse locale

- **Rappel sur le régime national de chasse**

Après la Révolution française, le droit de chasse était lié au droit de propriété du sol permettant à chacun (1) d'exercer personnellement la chasse chez lui sous réserve de l'obtention d'un permis de chasser, (2) de faire apport de son fonds à une libre association de chasseurs, ou (3) interdire la chasse sur ses terres. Instaurée en 1964, la loi Verdeille remet en cause ce régime général à une période où la multiplication des petites propriétés privées rendait la chasse difficile. Elle permet ainsi aux chasseurs de chasser sur les propriétés privées des autres en-deçà de 20 hectares (sauf si elle est clôturée). Elle est à l'origine des associations communales de chasse agréées (ACCA). Là où se crée une ACCA, tout propriétaire foncier devient d'office membre de l'association et doit faire un apport forcé de son terrain au domaine de chasse communal. Les propriétaires fonciers possédant plus de 20 eces(ha) d'un seul tenant en plaine et bois (cette surface est parfois variable selon les départements, dans les Landes c'est par exemple 60 ha) et plus de 100 ha en montagne peuvent faire opposition à l'intégration de son fonds à l'ACCA pour garder leur droit de chasse exclusif. Cependant, une modification de la loi en juillet 2000 permet aujourd'hui à un opposant à la chasse de demander, à certaines conditions[34], le retrait de son terrain de l'ACCA quelle que soit sa superficie, mais doit le faire lors d'un multiple de cinq anniversaires de création de l'ACCA. Par ailleurs, la loi Verdeille impose qu'au minimum 10 % du territoire de chaque ACCA soit classé en réserve de chasse (zones interdites à la chasse). Les ACCA ont la responsabilité de gérer les activités cynégétiques sur leur territoire de chasse comme par exemple la constitution des équipes de chasse, la séparation des bracelets, les règles de sécurité, la création de réserves de chasse pour le gibier, l'organisation de l'effarouchement hivernal, etc. La loi Verdeille s'applique uniquement dans les départements où les conseils généraux ont adopté le système Verdeille (*figure 41*).

En plus des ACCA et des domaines privés, l'ONF dans les forêts domaniales est aussi détentrice du droit de chasse. Elle peut louer, pour une période donnée, son droit de chasse sur la propriété désignée par le contrat à un particulier ou à plusieurs personnes regroupées sous la forme d'une association. La chasse (location ou tourisme, *voir ci-après*) n'est pas la principale activité de l'ONF. Cependant, elle est pratiquée sur 1,5 millions d'hectares de forêts domaniales en métropole, excepté en réserves biologiques intégrales (RBI), soit 9 % de la forêt française

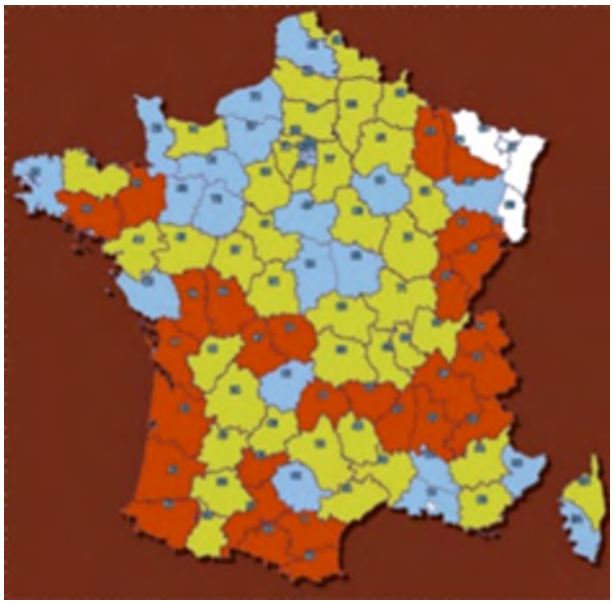
34. www.fedechasseurslandes.com/Documents-de-synthese,94.html.

métropolitaine ce qui représente 4 % du territoire chassé (plaine et bois)[35]. Elle accueille 100 000 chasseurs chaque année.

Enfin, les groupements d'intérêt cynégétique (GIC) sont des associations qui regroupent des détenteurs de droit de chasse (privée ou associative) en vue de la gestion en commun d'une ou plusieurs espèces de faune sauvage ou d'un territoire. Ces GIC permettent ainsi de gérer les espèces à l'échelle biologique des populations animales et non des communes. Des tiers peuvent intégrer ces GIC, telles que les Fédération départementale des chasseurs (FDC) qui apportent un appui technique ou administratif intéressant. Toutefois, chaque territoire demeure autonome pour la chasse.

Aujourd'hui, l'article L420-1 du code de l'environnement définit les chasseurs comme des gestionnaires des populations fauniques et de leurs habitats, dont l'action ne se limite pas à prélever des animaux mais vise à garantir l'équilibre entre le gibier, les milieux et les activités humaines en assurant un véritable équilibre agro-sylvo-cynégétique. Comme le montre cet article du code de l'environnement, les termes « chasse » et « développement durable » sont de plus en plus souvent associés, mettant en avant une écologisation de la chasse (*Scherrer 2002, Ginelli 2012*). Il existe donc une volonté de justifier et légitimer cette pratique qui se retrouve aujourd'hui dans un déficit d'image et d'usage, et qui souhaite correspondre à de nouveaux référentiels sociaux (*Guyon 2013, Defraiteur 2019*). Bien que l'idée à véhiculer aujourd'hui soit celle de la chasse durable, il existe une pluralité de profils de chasseurs oscillant entre chasse « sportive » (chasse à l'approche plus particulièrement exigeante en termes de condition physique en montagne, mais également pratiquée en tout autre lieu), « traditionnelle » (mise en avant de l'aspect collectif et convivial, par exemple lors des chasses en battue) et « chasse gestion » (gestion des populations) (*Defraiteur 2019*). Enfin, en plus d'être considérés comme des gestionnaires des populations, les chasseurs sont aussi représentés comme des acteurs de la la vie sociale et culturelle des territoires (*BIPE 2016*).

Figure 41 : les associations communales de chasse agréée (ACCA) en France



Note : blanc : droit local, bleu : pas d'ACCA, vert : ACCA ponctuelle, rouge : ACCA obligatoire.
***Source :** auteurs*

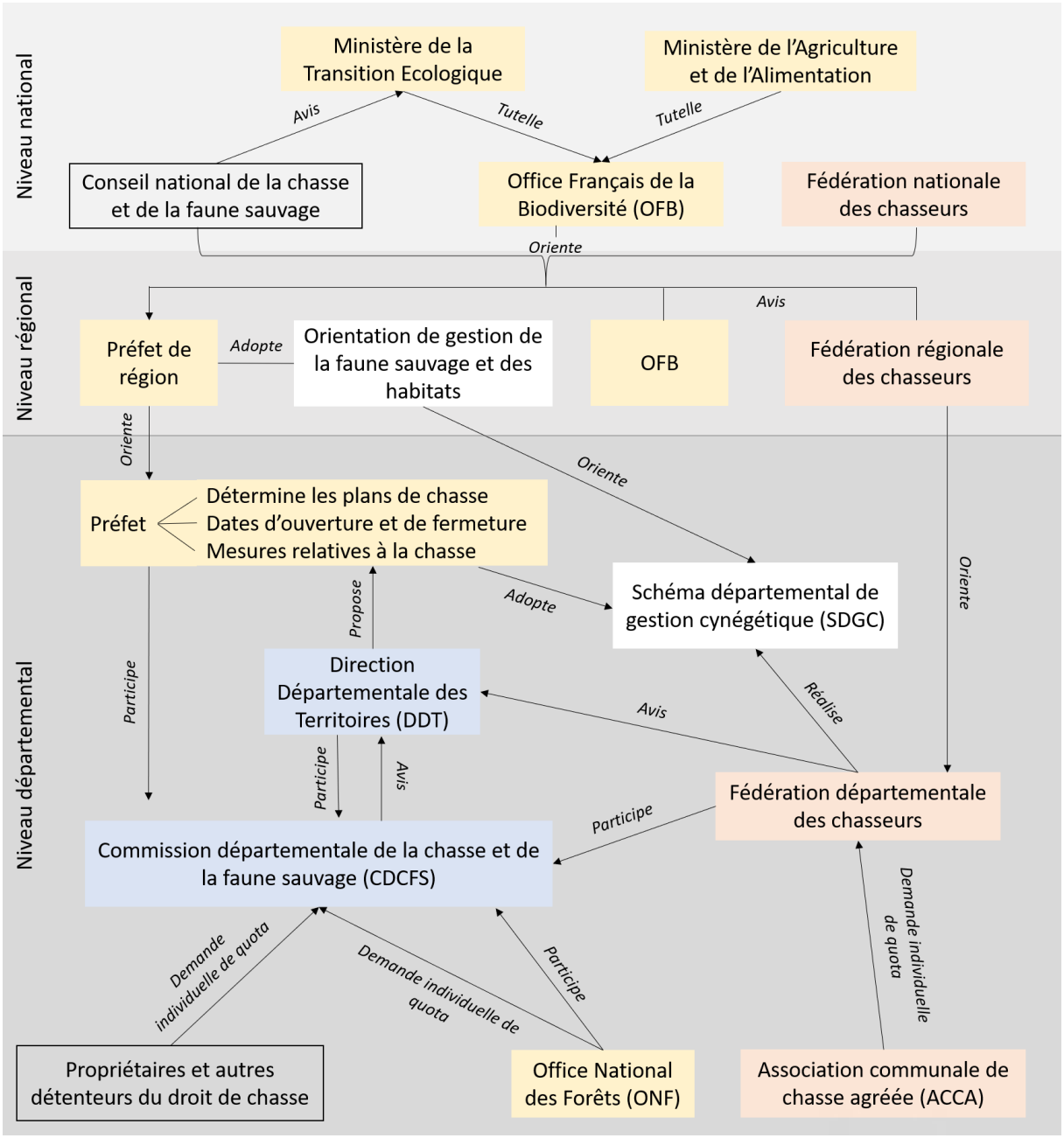
35. www.onf.fr/onf/recherche/+/62::envie-de-chasser-en-foret-domaniale-avec-le-bail-de-chasse.html.

Deux études commandées par la Fédération nationale des chasseurs (FNC) au cabinet de conseil en analyse stratégique et prospective économique (BIPE) ont été menées pour valoriser la chasse auprès des pouvoirs publics et de la population française. Une première étude « BIPE 1 » portait sur l'évaluation de l'impact économique et social de la chasse (BIPE 2014-2015). L'étude « BIPE 2 », regroupant près de 10 000 répondants, a étudié les services écosystémiques rendus par la chasse en France (*BIPE 2016*). Des résultats de ces études sont présentés plus loin, cependant, nous invitons les lecteurs à lire les rapports[36] et à visiter le site internet de la FNC pour plus de précisions. Bien que ces études puissent être critiquées du fait de la commande par la FNC[37], elles sont à ce jour, les seules abordant l'aspect économique de la chasse dans sa globalité en France.

36. www.chasseurdefrance.com/wp-content/uploads/2020/03/BIPE_1.pdf. www.chasseurdefrance.com/wp-content/uploads/2020/03/BIPE_2.pdf. http://docs.chasseurdefrance.com/FNC_BIPE_Rapport_Final_2016.pdf.

37. https://chasse.bipe.fr/.

Figure 42 : gestion de l'activité de chasse en France



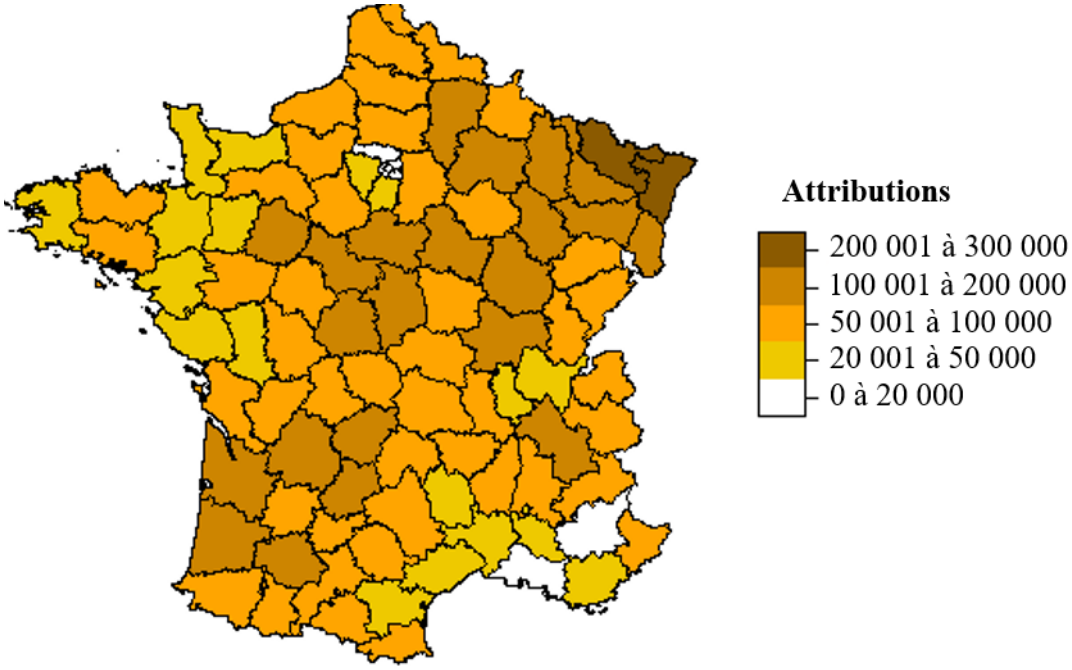
Note : au niveau national, la chasse relève du ministère de la Transition écologique et du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. Les décisions prises au niveau national portent principalement sur les grandes orientations adoptées en matière cynégétique et sur la gestion des espèces protégées comme les grands prédateurs. L'OFB, indiqué dans ce schéma au niveau national, est un organisme présent également en région et au niveau des départements. L'OFB se charge des études et recherches en matière cynégétique et de gestion de la faune sauvage et assure la police de l'environnement. Au niveau régional, le Préfet de région adopte les orientations de gestion de la faune sauvage et des habitats qui sont des lignes directrices pour l'établissement de schémas départementaux de gestion cynégétique (SDGC). Pour autant, la gestion de la chasse en France se fait principalement au niveau départemental. L'ensemble des mesures relatives à la chasse sont adoptées par le Préfet. Notamment, le Préfet détermine les plans de chasse. Cette décision est mise en œuvre après consultation des représentants des intérêts cynégétiques, agricoles et forestiers, au sein de la commission départementale de la chasse et de la faune sauvage (CDCFS).

Source : *légende issue de Chanteloup 2013*

- **Évaluation de la potentialité du service récréatif chasse locale**

L'évaluation des potentialités de ce service récréatif avec prélèvement dépend dans un premier temps, tout comme pour le tourisme d'observation et l'excursionnisme, de la disponibilité en ongulés sur le territoire, qui elle-même dépend de la capacité des milieux à fournir des ressources et des habitats pour les différentes espèces, ainsi que des interactions interspécifiques. À cette disponibilité « naturelle » s'ajoute la disponibilité effective d'animaux chassables définie par les plans de chasse. Nous avons pu récupérer le nombre d'attributions par département depuis 1975 (*chapitre 2* sur l'état et les tendances d'évolution des populations d'ongulés). De 2010 à 2019, les départements où les attributions sont les plus importantes, toutes espèces confondues, sont : le Bas-Rhin (263 786 attributions), la Moselle (207 920 attributions) et la Dordogne (199 063 attributions) (*figure 43)*.

Figure 43 : nombre d'attribution, toutes espèces confondues, par département, de 2010 à 2019



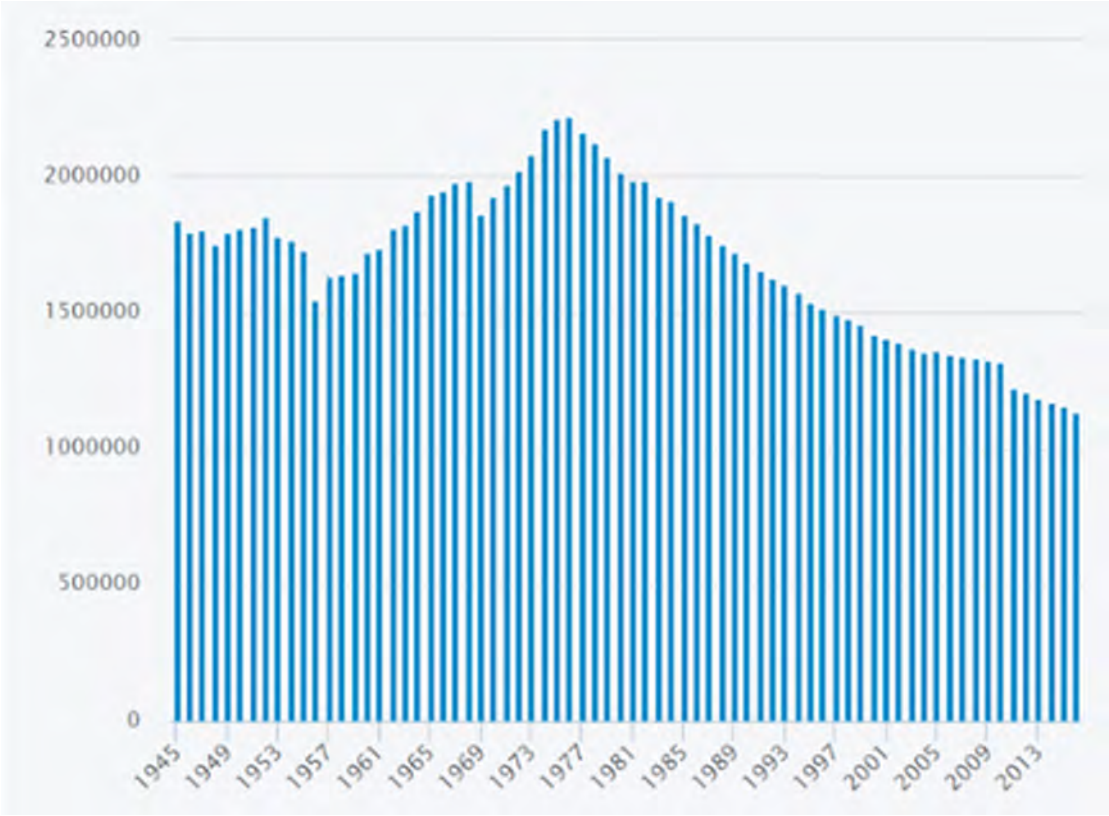
Source : *auteurs, données issues de l'OFB*

Malgré cette augmentation des attributions (*figure 9*), la pratique de la chasse est en déclin puisque le nombre de chasseurs a été divisé par deux en une quarantaine d'années (1975-2016, *figure 44*). En pourcentage de la population, cela a diminué encore plus, puisque la population française a augmenté. Des études réalisées avant 2002 mettaient en avant que les principales causes d'abandon de la chasse par les chasseurs étaient d'ordre sociologique (résidence en ville, regards critiques de l'extérieur, autres activités sportives, etc.), mais aussi liées au déclin du petit gibier sédentaire et enfin au vieillissement de la population de chasseurs (*Scherrer et al. 2002*). Une nouvelle étude sur les causes actuelles du déclin démographique des chasseurs serait à mener en France pour mieux comprendre les paramètres de recrutement et d'abandon des pratiquants à ce jour.

Il y a aujourd'hui 1,03 millions de pratiquants en France, dont 25 750 sont des femmes (site web FNC[38]). Parmi ceux-ci, 55 % sont dans la vie active et 47 % ont moins de 55 ans. Parmi les 55 % actifs, 39 % sont des cadres/profession libérale, 21 % sont des employés, 15 % des ouvriers et 25 % regroupent les artisans/commerçants, professions intermédiaires et agriculteurs.

38. https://chasse.bipe.fr/#/Chasseurs.

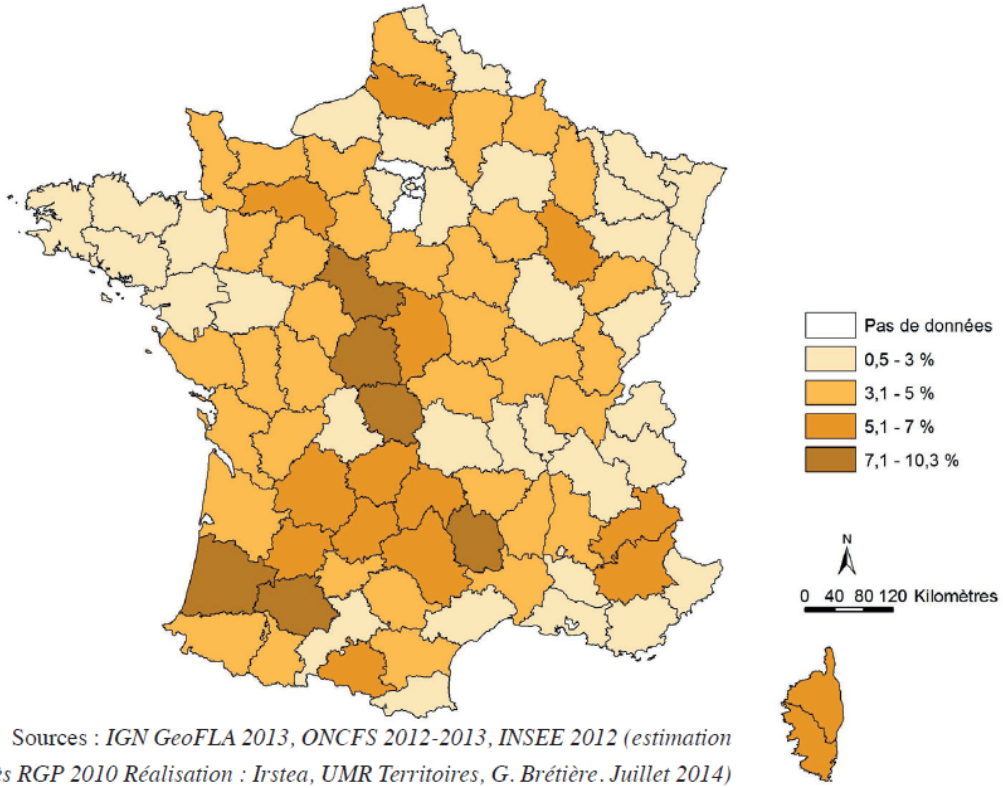
Figure 44 : nombre de permis validés depuis la fin de la seconde guerre mondiale



Note : l'annee indiquée correspond à la campagne débutée à l'automne.
Source : *FNC dans le monde*

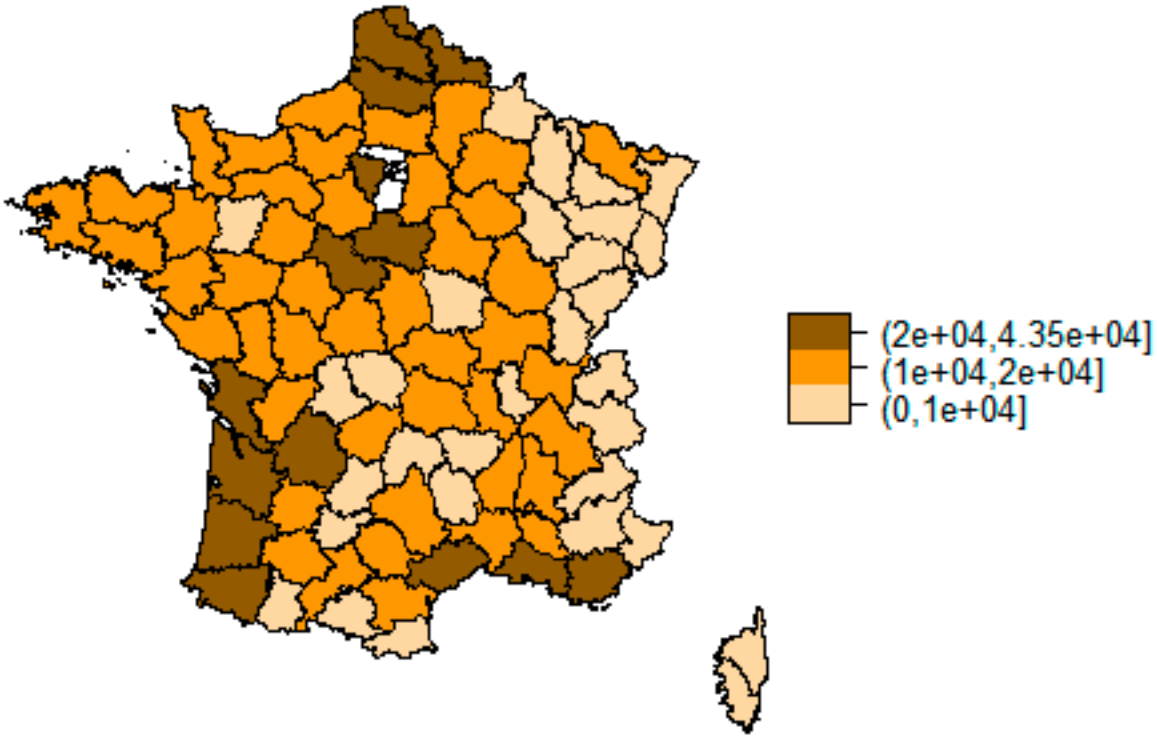
La proportion de chasseurs varie fortement entre départements (*Vollet et Vial 2018, figures 45 et 46*). Les chasseurs sont cependant répartis sur presque toute la France avec une surreprésentation dans le sud-ouest et le centre de la France, en termes de pourcentage par rapport à la population de plus de 15 ans (*Vollet et Vial 2018, figure 45*). Lorsque l'on s'intéresse au nombre de chasseurs, ce sont le sud-ouest, une partie du pourtour méditerranéen, le nord de la région Centre-Val de Loire et le nord de la France qui présentent le plus grand nombre de chasseurs (*figure 46*). L'impossibilité de récupérer via la FNC le nombre de permis de chasse (national ou départemental) ainsi que les timbres grand gibier vendus en 2020 par département ne nous a pas permis de construire une carte plus récente. À noter que depuis 2019, la baisse du coût de la validation annuelle du permis de chasser national l'a rendu plus accessible aux chasseurs, augmentant ainsi les possibilités de pratiquer la chasse sur l'ensemble du territoire national. Ainsi, une étude plus fine sur les lieux de chasse des chasseurs permettrait de mieux comprendre les variables influençant les choix d'un chasseur pour son lieu de chasse (abondance d'animaux, espèce, milieu, lieu de résidence du chasseur, principal mode de chasse local, catégorie socioprofessionnelle du chasseur, Mysterud et al. 2020 qui aborde l'étude du mouvement des chasseurs en Norvège) et son consentement à se déplacer pour aller chasser selon les espèces d'ongulés, et donc les potentialités du service récréatif chasse lié aux ongulés. Il faudrait pour ce faire revoir l'organisation des bases de données, afin de pouvoir facilement relier pour chaque chasseur sa commune de résidence, les espèces chassées, et les lieux de prélèvements.

Figure 45 : validation des permis de chasse par département (en % par rapport à la population de plus de 15 ans, en 2012-2013



Sources : *IGN GeoFLA 2013, ONCFS 2012-2013, INSEE 2012 (estimation d'après RGP 2010 Réalisation : Irstea, UMR Territoires, G. Brétière. Juillet 2014)*

Figure 46 : nombre de chasseurs par département en 2016



Source : *FNC*

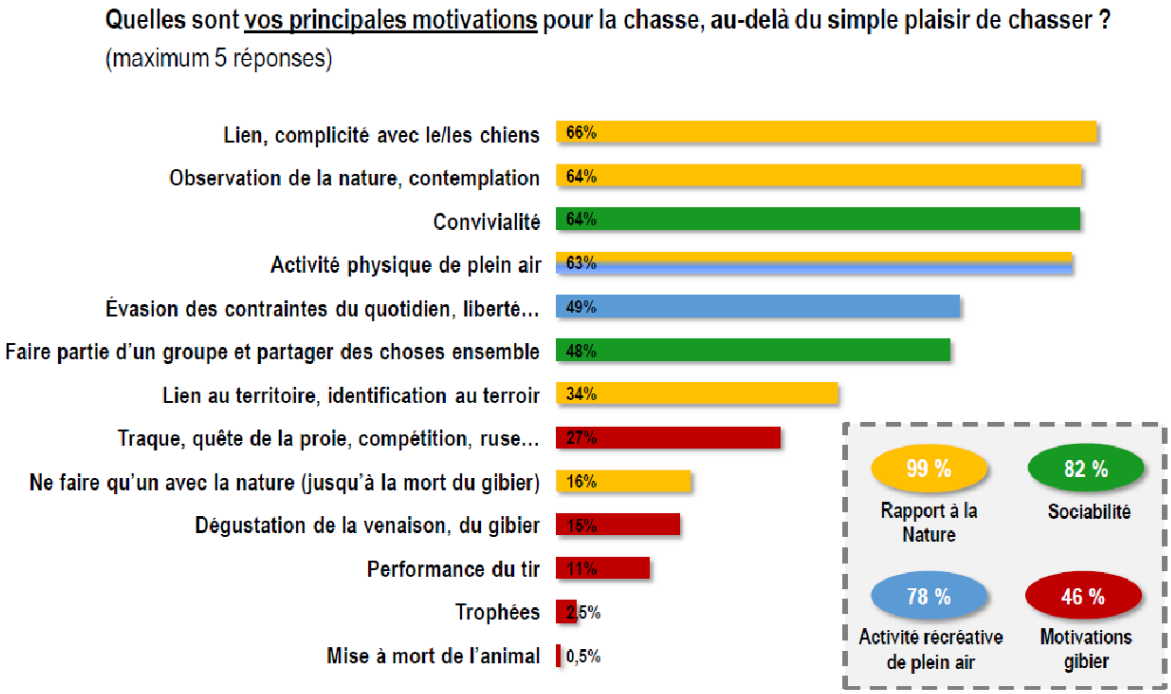
En France, 82 % des chasseurs chassent le petit gibier sédentaire (exemple lièvre, perdrix, faisan, etc), 79 % le grand gibier (cerf, chevreuil, sanglier, etc), 54 % les migrateurs terrestres (bécasse, pigeon, etc), 37 % le gibier d'eau (fuligule, canard, etc), 4 % le petit gibier de montagne (gélinotte, lagopède, etc) et 7 % le grand gibier de montagne (chamois, mouflon). 84 % des chasseurs chassent munis d'une carabine ou d'un fusil (chasse à tir), et les 16 % restants pratiquent la chasse traditionnelle (tendelle, tenderie), la vénerie, la chasse à l'arc et la chasse au vol (fauconnerie)[39]. Les modes de chasse varient fortement entre régions du fait des influences culturelles et historiques locales (*Scherrer 2002*).

- **Motivations pour la chasse**

Mieux connaître les motivations pour la chasse permet aussi de mieux comprendre les potentialités du service récréatif avec prélèvement, ainsi que les avantages retirés par les chasseurs. Selon l'étude du BIPE 2016, les quatre principales motivations pour la chasse, au-delà du simple plaisir de chasser, sont le lien et la complicité avec le/les chiens (66 %), l'observation de la nature (64 %), la convivialité (64 %) et l'activité physique de plein air (63 %) - (*figure 47*). Combiner ces informations avec les causes du déclin démographique des chasseurs, ainsi que les sources de satisfaction des chasseurs (toutes deux nécessitent des études approfondies) pourrait éventuellement permettre de proposer de nouvelles modalités de chasse plus adaptées aux participants selon les régions. En Norvège, à la suite d'enquêtes réalisées auprès de chasseurs, *Andersen et al. 2014* conseillent aux propriétaires et gestionnaires de territoires avec de trop fortes densités de cerfs d'adapter différentes stratégies selon les zones et selon la typologie des chasseurs de la localité. Ceci pourrait par exemple consister en la location de logements à moindre coûts pour les chasseurs venant de loin, ajuster les frais de la chasse (exemple le coût du permis), séparer les zones de chasse dans le temps ou dans l'espace selon les typologies de chasseurs de façon à augmenter leur satisfaction, etc. Cela leur permettrait notamment d'atteindre les quotas de cerfs qui aujourd'hui ne sont réalisés qu'à 63 % en moyenne sur le territoire norvégien (*Andersen et al. 2014*).

39. Ces données sont extraites du site web de la FNC et du site dédié aux résultats du BIPE (www.chasseurdefrance.com/decouvrir/les-chasseurs-aujourdhui/, https://chasse.bipe.fr/).

Figure 47 : enquête auprès de 10 000 chasseurs sur leurs principales motivations pour la chasse, au-delà du simple plaisir de chasser



Source : *enquête BIPE FNC-2016 - Impact écosystémique de la chasse*

- **Évaluation économique**

Apprécier la valeur de la chasse est un exercice complexe étant donné qu'il ne se mesure pas uniquement par des biens matériels, mais aussi au travers des différentes dimensions qui font le plaisir de chasser (rapport à la nature, convivialité, partage des repas, etc.). Le rapport du *BIPE 2016* a estimé la valeur de la chasse par deux approches : (1) une méthode mixte des dépenses et efforts d'usage (temps passé par les chasseurs à l'aménagement des structures et installations de chasse) qui révèle les coûts consentis pour la pratique de la chasse, (2) la méthode du dédommagement à recevoir en cas d'impossibilité annuelle de chasser.

La valeur de la chasse pour une année est estimée, par la méthode mixte des dépenses et efforts d'usage par les chasseurs, à 2,9 milliards d'euros pour la France métropolitaine sur la base des données de la saison de chasse 2013-2014, soit une moyenne d'environ 2 200 euros par chasseur et par an[40]. Avec la deuxième méthode, le consentement à recevoir en dédommagement du préjudice moral subi du fait de l'arrêt de la chasse pour une année s'élève à 5 milliards d'euros, soit près du double des dépenses et efforts d'usage.

Les chasseurs sont des bénévoles et sont impliqués dans différentes missions sur le territoire. Ainsi, l'effort consenti en bénévolat pour les aménagements des milieux (comme l'entretien de zones humides, de chemins ou la prévention des dégâts agricoles) et de gestion des populations (exemple la participation à des actions sanitaires, comptages, opérations de repeuplements) est estimé à près de 30 000 ETP (équivalents temps plein) soit 360 millions d'euros pour la France métropolitaine (hors Corse, *BIPE 2016*). L'effort consenti en bénévolat pour les aménagements dédiés à la pratique de la chasse (exemple postes de tirs, miradors) est quant à lui estimé à 13 913 ETP soit 167 millions d'euros (hors Corse, *BIPE 2014*). Par ailleurs, la chasse garantit 28 000 emplois permanents sur le territoire national. Une analyse de l'impact économique sur

40. www.chasseurdefrance.com/decouvrir/les-chasseurs-aujourdhui/.

l'emploi local en France montre que la chasse peut être considérée comme une activité motrice du développement durable des territoires (*Vollet 2013*).

« Les dégâts évités du fait de l'engagement des chasseurs, car ils contribuent à la limitation des dégâts de grand gibier » sont estimés à 8,2 millions d'euros par an (*BIPE 2016*). Cependant, 50 millions en moyenne par an sont versés aux agriculteurs pour les indemniser des dégâts et protections aux cultures[41], mais ceci varie selon les années avec le cours des récoltes (*chapitre 9 sur les dégâts agricoles*).

Un aspect qui nous semble important à préciser dans l'évaluation économique de la chasse concerne la location des baux de chasse par les propriétaires forestiers (ONF, propriétaires privés) aux associations de chasseurs (ACCA), à des sociétés de chasse ou encore à des particuliers. Les baux peuvent être annuels ou bien avoir une durée de 3, 6, 9 ou 12 ans, et à chaque bail est associé un contrat cynégétique et sylvicole qui fixe les objectifs à atteindre (notamment en matière d'impact du grand gibier sur le milieu forestier) et les modalités de suivi, de contrôle pour l'atteinte de ces objectifs[42]. À l'année, les revenus liés aux locations de baux de chasse avoisinent les 45 millions d'euros par an en forêt domaniale (ONF) (1.75 millions d'hectares, y compris l'outre-mer), et 44 millions d'euros en forêt privée (1.4 millions d'hectares) (par comparaison, les revenus liés à la production de bois sont chiffrés à 250-300 millions d'euros par an). Ces chiffres sont en légère baisse, conséquence de la baisse d'attractivité du loisir « chasse » et de la répercussion des frais occasionnées par l'indemnisation des dégâts de grand gibier aux cultures agricoles (*Maaf, IGN 2016*). À l'échelle d'un territoire, le revenu de la location varie selon la richesse cynégétique, la superficie du domaine chassé, la présence ou non de bâtiments d'accueil, etc., faisant ainsi varier les tarifs de location de 5 à 100 euros/ha. À noter que les tarifs de location sont stables dans le temps alors que les tableaux de chasse augmentent. La location de forêt pour la chasse représente une source de revenus immédiate pour les propriétaires forestiers sans effort particulier de gestion (*Sebastien & Ferment 2001*), comme cela a été montré dans le massif du Cosson (*Ballon et al. 2009*). La prédominance de l'intérêt porté par les propriétaires aux baux de chasse au détriment de la gestion sylvicole dans certaines régions, comme en Sologne, induirait selon *Ballon et al. 2009* une dégradation de la qualité sylvicole des surfaces boisées.

B) Tourisme cynégétique

Le tourisme cynégétique, s'est historiquement développée en Afrique et en Asie où les voyages de chasse étaient utilisés pour la promotion et la découverte des territoires exotiques lors de la colonisation, puis en Amérique du Nord où les personnalités politiques aimaient partager leur passion commune pour la chasse et la pêche (*Chanteloup 2013*). Bien que le tourisme cynégétique soit aujourd'hui développé internationalement, il occupe une niche spécialisée souvent mal perçue par le grand public. En effet, si la chasse alimentaire peut être comprise, le fait de tuer un animal dans un but de loisir fait controverse dans les pays développés (*Kellert 1979*), menant parfois à la création de mouvements en faveur de l'arrêt de la chasse. *Newsome et al. 2005* considèrent d'ailleurs que la chasse de loisir ne devrait pas être identifiée comme du tourisme animalier. Au contraire, certains soutiennent que le tourisme de chasse pourrait s'apparenter à de l'écotourisme si différentes conditions sont réunies, telles qu'une surveillance effective du gibier, la possibilité de suspendre la chasse si elle n'est pas nécessaire, l'assurance que l'habitat est suffisant, et enfin que le tourisme génère des fonds pour les activités de gestion (*Foote et Wenzel 2007, Lovelock 2007*).

Du fait de la faible visibilité de ce tourisme et du débat concernant sa place dans le secteur touristique, peu de chercheurs se sont intéressés à cette activité pourtant largement développée à l'international (*Chanteloup 2013, Guyon 2013*).

---

41. www.chasseurdefrance.com/decouvrir/les-chasseurs-aujourdhui/.
www.onf.fr/produits-services/+/62::envie-de-chasser-en-foret-domaniale-avec-le-bail-de-chasse.html.

En France, le tourisme cynégétique est peu développé au regard des journées de chasse locales effectuées par les pratiquants chaque année sur leur territoire. Ceci peut en partie être expliqué culturellement par le fait que la chasse est plutôt une activité locale culturellement ancrée dans les territoires (Chanteloup 2013). Il existe toutefois divers acteurs proposant diverses offres de « séjours » cynégétiques de durées variables allant d'un à plusieurs jours : les ACCA qui ont l'obligation légale d'accepter 10 % de chasseurs dits « étrangers », l'ONF (*voir ci-après*), les domaines de chasse privés (exemple France Safaris qui propose des « trophées d'exception » dans une « vie de château[43] », les sociétés de chasse, les guides de chasse professionnels, les organisateurs de séjours (exemple Esprit sauvage pour des séjours de chasse[44]), les hébergeurs (exemple l'hôtel-restaurant des sources de la Nive au Pays-Basque qui propose des sorties de chasse à la palombe[45]), etc. (*Ponsar, com. pers., Guyon 2013*). Dans le cas des ACCA, les chasseurs dits « étrangers » sont toutefois souvent des habitants des communes voisines ou de résidences secondaires (*Chanteloup 2013*).

Pour ce rapport, nous ne pouvons pas apporter d'informations quantitatives sur l'évolution du tourisme cynégétique en France, car aucun recensement des offres et des demandes n'a été réalisé à l'échelle de la France à ce jour. Cela nécessiterait par exemple de contacter les agences, guides de chasse et autres acteurs proposant ce type de séjours. Cependant, malgré les volontés des acteurs économiques et politiques de développer cette activité, des auteurs soulignent le faible essor du tourisme cynégétique en France, soulignant l'existence de freins sociaux et culturels (*Chanteloup 2013, Guyon 2013*).

Les objectifs du tourisme cynégétique sont multiples et dépendent des acteurs. Ils peuvent être économiques (revenus professionnels, remboursement des dégâts de gibier), sociaux et/ou constituer des objectifs de gestion. En effet, dans certaines régions le tourisme cynégétique permet de compenser la diminution du nombre de chasseurs et ainsi de réaliser les plans de chasse plus sereinement (cas du mouflon chassé par des chasseurs d'autres régions dans le Caroux-Espinouse, ou pour tirer des cerfs très nombreux en Haute-Garonne et Hautes-Pyrénées, *Chanteloup 2013*). Par ailleurs, cela permet à certaines ACCA de financer des sociétés de gestion de l'environnement pour maintenir des paysages ouverts par exemple, et ainsi maintenir l'habitat pour des ongulés occupant ces milieux. Enfin, les revenus liés au tourisme de chasse permettent de payer une partie des dégâts de gibier et le prix de certaines locations de terrains privés (par exemple pour maintenir la continuité du territoire de chasse qui serait sinon morcelé par des propriétés privées d'une superficie de plus de 100 ha pour lesquelles les propriétaires ne souhaitent pas mettre leur terrain en gestion de chasse commune au sein de l'ACCA).

Afin d'avoir une vision nationale des séjours de chasse (permettant de chasser ailleurs que sur son territoire habituel) proposés en France, nous avons contacté la plateforme « Journée de chasse[46] » qui recense les offres déjà disponibles (domaines de chasse ouverts et guides de chasse professionnels) et accompagne les nouveaux acteurs (ACCA, propriétaires privés) dans la construction et la diffusion de leurs offres. C'est à ce jour le site le plus représentatif de la diversité des modes de chasse et des territoires en France[47]. Ce site, créé à l'automne 2019, compte plus de 700 offres en ligne (classées en trois catégories : journées de chasse, bracelets de chasse, actions de chasse) et de 5 à 20 réservations par jour. 90 % d'entre elles concernent les grands ongulés. Les territoires qui proposent le plus de journées de chasse sont la Gironde, le Cher, l'Aude et la Somme, et les territoires les plus demandés sont quant à eux l'Ardèche, la Gironde et les Landes, l'Hérault, le Var et la Bretagne. Concernant l'évolution de la demande pour les séjours de chasse, le site – via ses différents supports (Facebook, Instagram, Newsletter, #journeedechasse, etc.) – montre une forte augmentation en termes de visites,

43. www.francesafaris.com/index-fr.php.

44. www.espritsauvage.fr/.

45. www.hotelsourcesdelanive.com/chasse-pays-basque/.

46. www.journeedechasse.com/.

47. Les informations ci-dessous ont été fournies par P. Ponsar, fondateur de la plateforme « Journée de chasse ».

de nombre de mentions par les utilisateurs sur les différentes plateformes, du nombre de questions posées sur le site. Du fait de la jeunesse du site, nous ne pouvons cependant pas en conclure que cette augmentation est directement liée à la demande pour les séjours de chasse, mais éventuellement en lien avec la communication qui est primordiale lors des premières années de lancement. Le site touche majoritairement une clientèle jeune (30,4 % ont entre 21 et 30 ans, et 26,2 % ont entre 31 et 40 ans) et masculine (93,5 % sont des hommes). La majorité des chasseurs sont, par ailleurs, prêts à faire de longues distances pour un séjour de chasse. En effet, plus de 80 % d'entre eux font plus de 200 km pour aller sur le lieu de l'expérience réservée, avec généralement un à deux jours de chasse montrant ainsi un fort intérêt pour leur activité.

Comme abordé plus haut, le tourisme cynégétique est aussi développé par l'Office national des forêts (ONF) avec des chasses en licence dirigée et des chasses guidées à la journée, dans les forêts domaniales (qui font partie du domaine privé de l'État). Les territoires proposés à la chasse par l'ONF sont souvent des territoires emblématiques du fait de leur patrimoine cynégétique. Les chasses en licence dirigée sont des chasses collectives ou des battues organisées par les guides de chasse de l'ONF. Les chasses guidées sont quant à elles des chasses individuelles réalisées à l'affût ou à l'approche et sont encadrées de manière permanente par un guide de chasse de l'ONF. Alors que les chasses collectives en licence dirigée attirent plutôt un public de locaux venant découvrir un territoire proche de chez eux dans des conditions organisées et sécurisées, les chasses guidées attirent quant à elles des chasseurs d'autres régions, notamment pour aller chasser des espèces emblématiques telles que le gibier de montagne (chamois, mouflon) – (*F. Klein, com. pers.*). Une enquête réalisée dans les Bauges montre que les trois principales motivations à venir chasser en stage ONF sont de chasser dans un environnement montagnard, chasser entre amis/famille, et chasser un trophée (*Defraiteur 2019*). Nous n'avons pas trouvé de cartes recensant les offres de chasse par l'ONF, mais une liste est disponible sur leur site web[48].

- **Évaluation économique**

Aucune étude ne s'est intéressée à l'évaluation économique des séjours de chasse en France. Cependant, la plateforme « Journée de chasse » permet d'apporter quelques chiffres informatifs, bien que ceux-ci ne couvrent pas toute l'activité en France et ne soient pas certifiés. En moyenne, une expérience sur « Journée de chasse » (en moyenne 1 ou 2 jours) coûte 100 euros auxquels il faut ajouter 200 euros pour le trajet, le logement et la nourriture, amenant donc à un total de 300 euros pour un séjour de chasse. À noter que cette moyenne gomme cependant de fortes différences de tarifs entre régions, entre espèces chassées et entre acteurs proposant des séjours de chasse (ACCA, ONF, société de chasse, guides de chasse, etc). En supposant que tous les chasseurs ayant un permis de chasse avec validation nationale ou bi-départementale (soit 600 000 chasseurs) réalisent un tel séjour de chasse dans l'année (à raison de 300 euros pour un séjour de chasse), alors les séjours de chasse en France entraîneraient des dépenses à hauteur de 180 millions d'euros par les chasseurs sur une année. Ce chiffre est cependant hypothétique, mais permet d'avoir une idée du marché que pourrait représenter cette activité.

À l'année, les revenus des chasses en licence dirigée et les chasses guidées par l'ONF avoisinent les 2 millions d'euros (*F. Klein, com. pers.*). Pour donner une idée de tarifs de stages de chasse payants, dans les Bauges, l'ONF propose différents formats de sortie avec des stages de 2 à 5 jours allant de 880 à 2 960 euros (*Defraiteur 2019*). Le séjour peut s'accompagner d'une taxe de prélèvement de 200 euros pour un chamois de première année et pouvant aller jusqu'à 1 800 euros pour un mâle adulte de plus de 5 ans (de même pour les mouflons avec 1 900 euros pour un mâle de plus de 5 ans). Les stages sont complets chaque année (28 personnes par an réparties dans les trois stages) – (*Defraiteur 2019*). En parallèle, l'ONF des Bauges propose aussi des stages jeunes chasseurs non payants pour les personnes ayant eu les meilleurs résultats au permis de chasse de l'année (12 chasseurs par année) – (*Defraiteur 2019*). Aussi, 16 jeunes

48. www.chasse.onf.fr/domaines/.

chasseurs nationaux ont un stage offert par leurs fédérations respectives, et 24 guides ONF (issus de toute la France) viennent faire une formation sur l'accompagnement en montagne et finissent la formation par un tir en réserve.

Ainsi, bien que le tourisme cynégétique soit encore peu développé, il génère tout de même des flux financiers, étant donné que certains chasseurs sont prêts à dépenser de grosses sommes d'argent pour leur passion. La ressource faunique représente alors une activité intéressante sur le plan économique (*Chanteloup 2013*).

C) Chasse commerciale

Les chasses commerciales sont pratiquées par des entreprises inscrites au registre du commerce et suivent une réglementation de chasse spécifique. Ces établissements proposent de chasser en enclos de chasse ou en parc de chasse (*voir Saint-Andrieux et al. 2012* pour une description de ces entités). Ils peuvent notamment avoir des dérogations pour chasser au-delà des dates de fermeture. En 2011, ceux-ci représentaient respectivement 485 et 587 établissements en France, soit 14.4 % et 17.4 % des structures abritant des ongulés sauvages en captivité (*Saint-Andrieux et al. 2012*). Les ongulés les plus chassés en parc de chasse sont le sanglier, le chevreuil et le cerf sika.

D) Chasse et tourisme d'observation, une combinaison possible ?

À priori, pratique de chasse et tourisme d'observation s'opposent car elles ne reposent pas sur les mêmes philosophies/motivations (prélèvement versus conservation d'animaux) (*Chanteloup 2013*). Cependant, ces deux activités peuvent avoir lieu sur les mêmes territoires afin d'accroître l'attractivité, comme c'est le cas au Québec dans la réserve faunique de Matane, où ces activités sont temporellement complémentaires avec un tourisme de chasse qui prend la suite du tourisme d'observation en septembre (*Chanteloup 2013*). Combiner spatialement et temporellement ces deux activités est donc envisageable étant donné que la chasse n'est pas ouverte toute l'année. De plus, les chasseurs québécois prennent plaisir à réaliser du tourisme d'observation avec leur famille pour leur montrer les espèces qu'ils chassent à l'automne. Enfin, ces pratiques se rejoignent aussi sur leurs motivations initiales et les valeurs mobilisées. Bien qu'aujourd'hui, les espaces protégés soient soutenus par les protecteurs de la nature, c'est le monde de la chasse qui a participé à l'origine à la mise en œuvre de certains d'entre eux (exemple des parcs nationaux, réserves de chasse) pour la conservation des espèces d'ongulés après la seconde guerre mondiale, lorsque leurs populations étaient au plus bas (*Mauz 2002a*). Les pratiques de chasse et de tourisme d'observation ne sont donc pas aussi radicalement opposées qu'elles n'y paraissent. Toutefois, le service culturel « chasse » peut affecter les opportunités offertes au service culturel « observation » en prélevant des animaux, mais surtout en affectant leur comportement (animaux plus craintifs et nocturnes). La relation entre les deux est asymétrique même si ponctuellement les touristes de vision peuvent interférer avec une chasse en cours ou en dérangeant les animaux ponctuellement.

Ce type de combinaison « chasse/tourisme » est spécifique au territoire et à l'image qu'il veut donner. Il est donc important d'étudier spécifiquement le territoire d'intérêt pour déterminer la trajectoire à emprunter (*Chanteloup 2013*).

E) La chasse comme composante du bien-Être

L'activité de chasse procure des bénéfices psychologiques à ses pratiquants et contribue au lien social et à l'attachement au lieu (*BIPE 2016*). La pratique de la chasse en montagne en particulier, qui nécessite un minimum de condition physique, est susceptible de participer au renforcement du système cardio-vasculaire de ses participants. Toutefois, il a été montré que l'augmentation actuelle du nombre d'ongulés (cas du sanglier dans l'étude de *Blanco et al. 2021*) qui s'accompagne d'une obligation de résultats incombant aux chasseurs (pour limiter les dégâts agricoles notamment) introduisait une obligation de rentabilité qui pouvait nuire au

plaisir éprouvé lors de la chasse par certains chasseurs (*Blanco et al. 2021*). Il existerait donc un seuil au-delà duquel l'augmentation des ongulés ne s'accompagne pas d'une amélioration du service écosystémique culturel de la chasse.

Du fait de la multiplicité des facteurs influençant la santé d'un individu, les bénéfices procurés par la chasse sur la santé des chasseurs français restent difficiles à établir de manière probante et la question mériterait des études plus approfondies (*BIPE 2016*).

F) La chasse comme contrainte

Alors que les paragraphes précédents décrivent le service culturel « chasse », il nous semble important de noter que la chasse peut être perçue comme une contrainte par tous ceux qui ont une appréciation différente de la place des humains dans la nature et son emprise sur l'animal sauvage (opposants à la chasse ou protecteurs de la nature) – (*Scherrer 2002*). En effet, selon des sondages réalisés par Ipsos en 2018 et Ifop en 2017, la chasse souffre d'une image négative pour une part importante de la société. Ces sondages mettent en avant un intérêt croissant pour l'écologie et la protection animale, mais aussi, entre autres, un sentiment d'insécurité dans la nature en période de chasse (*Ifop 2017, Abildtrup & Garcia 2020*). Pour donner quelques exemples, le sentiment d'insécurité est passé entre deux sondages Ifop de 54 % en 2009 à 71 % en 2017 « Vous sentez-vous en sécurité lorsque vous vous promenez dans la nature en période de chasse ? » ; 82 % des français seraient favorables à ce que le dimanche devienne un jour non chassé toute l'année ; 84 % des français sont contre la chasse à courre ; 79 % sont favorables à la réduction de la période de chasse. La santé et les conditions psychologiques des promeneurs sont donc affectées négativement par l'activité de chasse. En effet, les promeneurs peuvent ressentir du stress lorsqu'ils se promènent un jour de chasse ou lorsqu'ils sont au cœur d'un incident. Cela peut décourager les promeneurs d'aller se balader ou pratiquer une activité sportive en pleine nature, et ainsi réduire les bénéfices psychologiques d'être en plein air. Alors qu'une étude en 2002 démontrait une amélioration de l'image de la chasse et du chasseur entre 1989 et 2002 (*Scherrer 2002*), il conviendrait de réitérer les mêmes sondages qu'à l'époque pour étudier l'évolution à long terme de la vision de la chasse dans la société.

Par ailleurs, même du point de vue des chasseurs, les bénéfices de la chasse sont en balance avec les risques d'accidents (exemple balle perdue, chute, blessures) ou de maladies si les conditions sanitaires ne sont pas respectées lors de la manipulation des carcasses (transmissions de maladies, contaminations) – (*BIPE 2016*).

Le BIPE considère, dans son évaluation du service écosystémique chasse les contraintes liées à la chasse comme le coût des incidents et accidents survenus lors de la chasse pour les chasseurs (118 millions d'euros en 2014/2015 pour les accidents mortels et non mortels), la chasse comme source de nuisances pour les promeneurs non-chasseurs, etc.

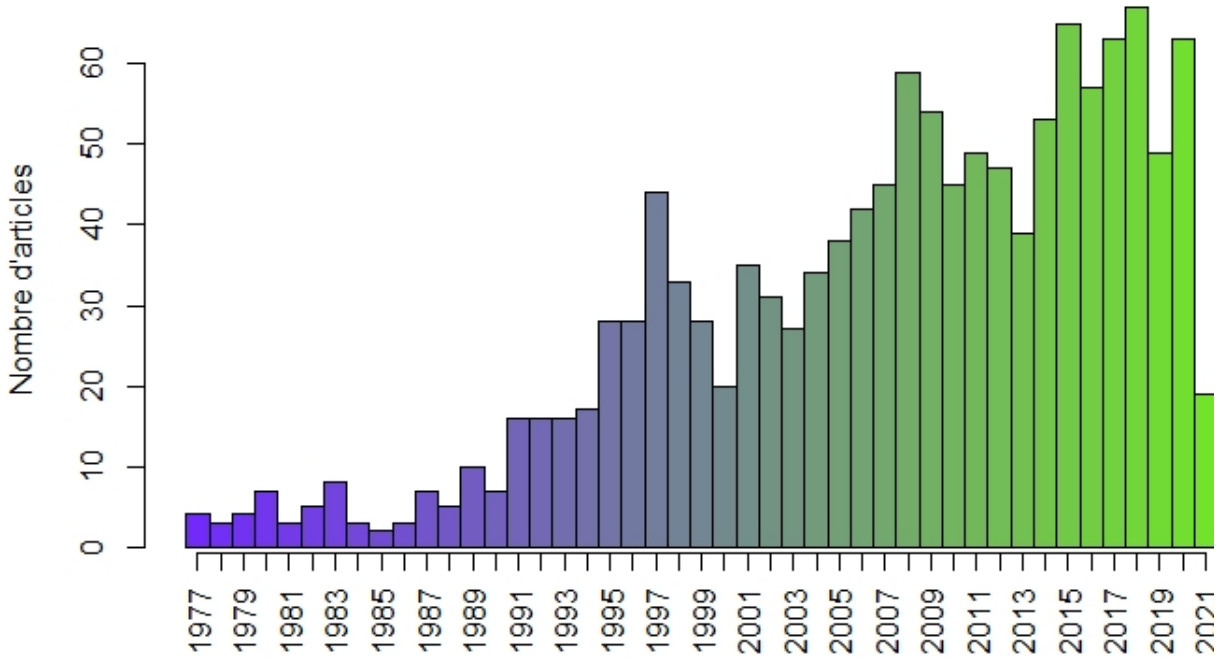
Pour conclure, comme évoqué dans le début de ce rapport, la chasse peut être perçue comme un service culturel lié aux ongulés par certains acteurs, et comme une contrainte pour d'autres du fait des conflits d'intérêt et d'usage qu'elle peut susciter.

3. Éducation et connaissances : support aux activités de recherche

Les ongulés sauvages offrent un support pour la recherche scientifique en raison de leur rôle-clé dans les écosystèmes, mais également parce que les individus peuvent être marqués individuellement et suivis sur le long terme. Ils constituent donc de bons « modèles » en écologie comportementale et évolutive, ainsi qu'en démographie. Sans chercher l'exhaustivité, en utilisant comme mots-clés les noms vernaculaires et latins correspondant aux espèces cerf, chevreuil, chamois, bouquetin et mouflon, sanglier, ainsi qu'une adresse au moins parmi les auteurs en France dans Web of Science, on obtient (à la date de mi-avril 2021) environ 1 300 articles publiés dans des revues internationales entre 1874 et 2021 (cette année n'étant pas complète) dans

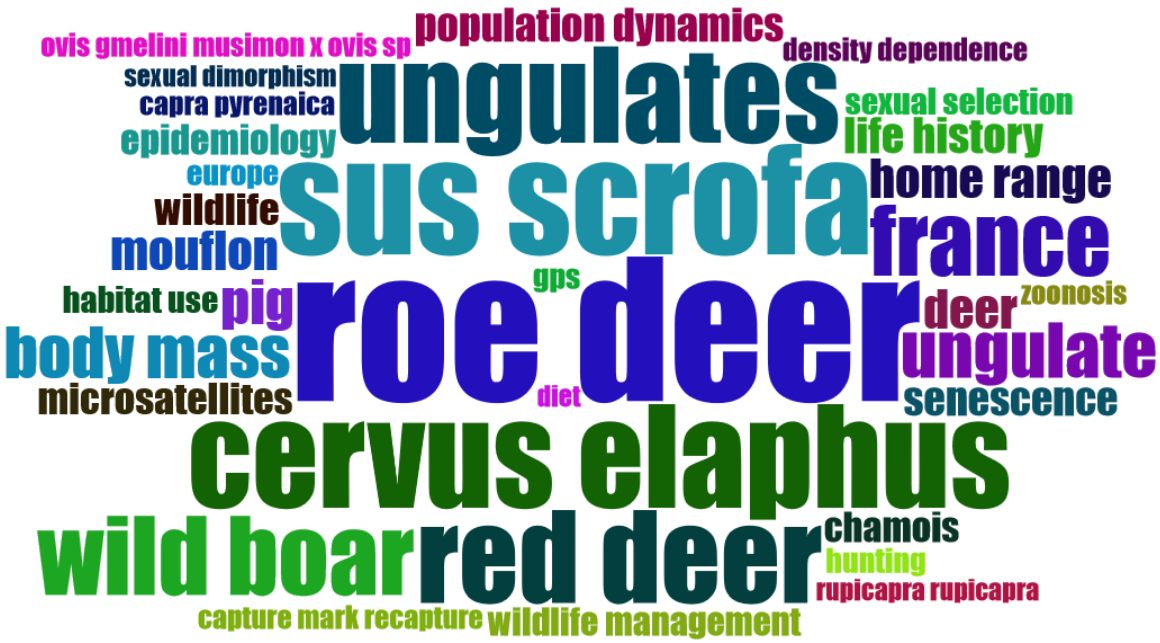
le domaine de l'écologie (*figure 48*). Les 40 mots-clés les plus fréquents reflètent les thèmes et les espèces qui reviennent le plus souvent dans les publications (*figure 49*). On y retrouve le chevreuil, le sanglier et le cerf, et des études majoritairement sur la dynamique des populations (et méthodes associées), la gestion « hunting », « wildlife management », le comportement spatial « home range », « habitat use », « GPS » et les questions sanitaires « epidemiology », « zoonosis ». Il est à noter qu'on ne retrouve pas dans ces mots-clés les plus courants, dans des travaux plutôt centrés en France, ceux liés à la prédation, ni ceux relevant des contraintes autres que les maladies (collisions, impact sur la sylviculture).

Figure 48 : nombre d'articles publiés concernant les ongulés sauvages entre 1977 et 2020, et pour lesquels au moins un auteur à une adresse en France



Source : *auteurs*

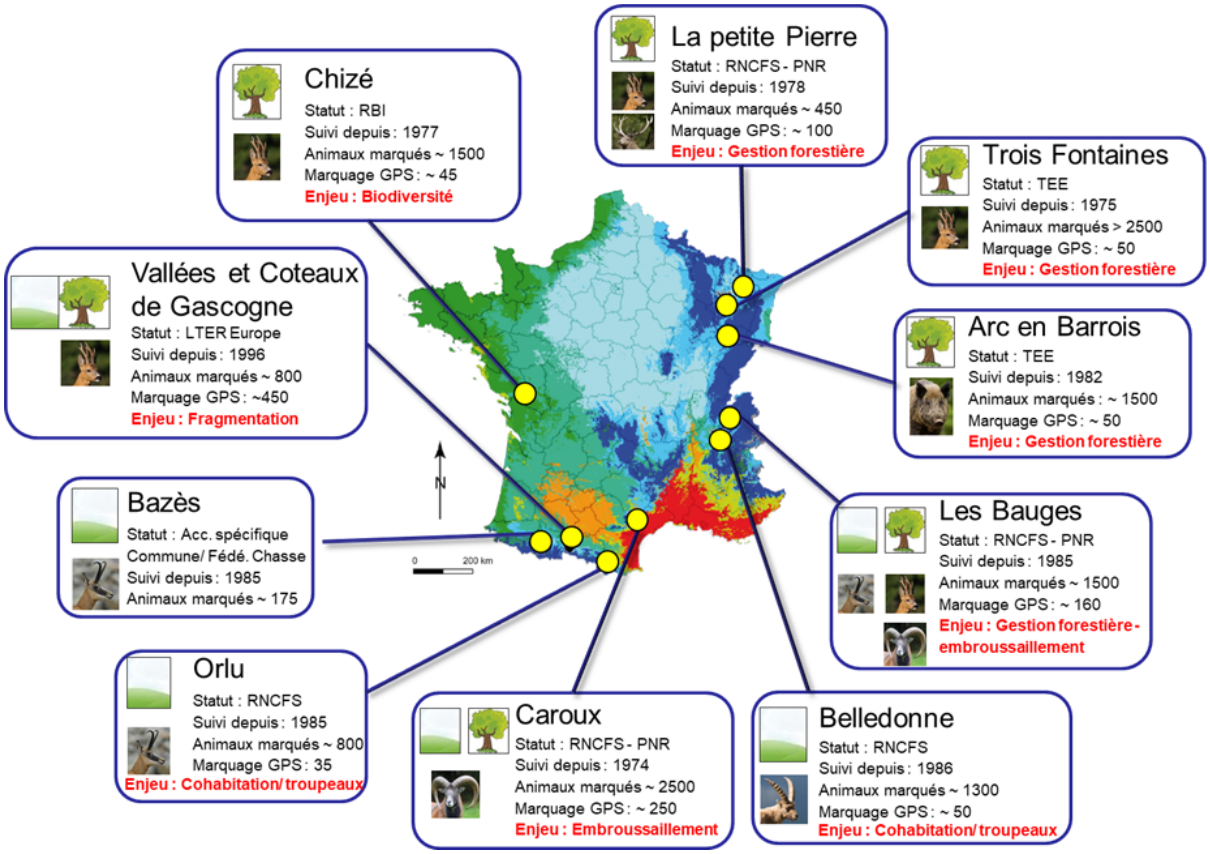
Figure 49 : les 40 mots-clés les plus fréquents dans les publications lies aux ongulés



Source : *auteurs*

Du fait du rôle clé des ongulés sauvages dans les écosystèmes, des suivis à long-terme des espèces sont réalisés dans plusieurs pays. La France se distingue notamment par un réseau de dix sites de suivi à long-terme (> 30 ans) d'individus capturés et marqués (*figure 50*). Six espèces d'ongulés sont ainsi suivies dans des contextes socio-écologiques diversifiés, permettant notamment de mieux comprendre les processus démographiques qui régissent les dynamiques de populations de ces animaux.

Figure 50 : réseau de sites de suivi à long terme des ongulés en France



Source : *auteurs*

Chapitre 8 – Le patrimoine naturel

Résumé

– Les ongulés sauvages constituent un patrimoine naturel et culturel, comme en témoigne leur présence dans la littérature, l'art, les religions, les expressions et la toponymie. Aucune étude académique n'a cependant été menée sur ce groupe taxonomique et sur les différences de symbolisme associé à chacune des espèces, et à leur évolution temporelle.

– Toutes les espèces d'ongulés semblent toutefois ne pas avoir le même statut : le cerf, associé entre autres à la noblesse est l'espèce la plus représentée, suivie du sanglier, porteur d'une symbolique plus ambiguë, puis du chevreuil et du chamois. Les mouflons et bouquetins sont quant à eux beaucoup moins représentés dans les œuvres culturelles.

1. Les ongulés comme patrimoine naturel

Encadré 2 - Les catégories de patrimoine et d'ongulés dans l'histoire

La notion de patrimoine et d'ongulés sont des termes et des catégories récentes. La relecture de l'histoire selon ces deux prismes, c'est-à-dire des politiques de conservation qui sont le cœur du patrimoine et la catégorie d'ongulés, implique de reprendre les catégories historiques pour comprendre l'imaginaire et les pratiques qui y sont liés.

L'Encyclopédie de Diderot et d'Alembert propose plusieurs définitions du terme qui se rejoignent autour de l'idée que le patrimoine est un héritage, un bien familial que l'on se transmet.

C'est au XIX^{e} siècle que se constitue la notion de patrimoine tel que nous l'entendons aujourd'hui, à savoir un héritage commun à préserver et à valoriser (avec la création du muséum central du Louvre en 1793 ou la création des Monuments historiques en 1837). Le patrimoine naturel entre sous le Second Empire officiellement dans cette dynamique. C'est Napoléon III qui fait classer une partie de la forêt de Fontainebleau en série artistique, puis émerge l'idée de parc national et de réserve à la fois dans les métropoles et dans les colonies.

Les espèces ont fait l'objet de politiques de conservation depuis le Moyen Âge. Les nombreuses lois sur le gibier ou sur les animaux utiles ou nuisibles à l'agriculture, documentent des préoccupations très anciennes autour des ongulés. Ainsi dès le règne de Charles VI, le cerf est approprié par le roi dans le royaume de France et ce jusqu'à la Révolution française, et il est interdit de le chasser sous peine de mort jusqu'au règne de Louis XIV. Dans les années 1900 des oiseaux comme le pic sont également protégés par la loi, car jugés utiles à l'agriculture et inversement les rapaces ou les carnivores sont définis comme nuisibles. La loi de 1976 sur les espèces protégées actualise le droit animal et revendique un nouveau statut pour ces espèces, qui deviennent un patrimoine à conserver et à préserver, tel que le bouquetin des Alpes. Les réserves de faune sauvage ont notamment joué un rôle dans la conservation et le repeuplement des ongulés, le cas de Chambord en fournit l'exemple le plus convaincant autour du cerf et du mouflon.

L'État associe aujourd'hui différentes communautés dans la gestion patrimoniale de la faune sauvage depuis la patrimonialisation d'une partie des espèces (1976) et l'application des plans de chasse dans les années 1960-1980. Les chasseurs sont associés à la gestion, comme acteurs et financeurs des politiques cynégétiques, tandis que la faune sert de support à des politiques de mise en tourisme, dans divers espaces tels que les parcs de visions, associant le patrimoine comme bien à une forme d'être et de vivre la faune sauvage en France.

Au début des années 1990, sous l'influence des préoccupations relatives à la biodiversité, la notion de patrimoine naturel a connu un intérêt grandissant (Mauz 2012). L'ensemble du vivant est aujourd'hui considéré comme patrimoine naturel, et des structures telle que l'UMS PatriNat (OFB, CNRS, MNHN) sont chargées de diffuser la connaissance sur les espèces animales, végétales et de la fonge, les milieux naturels, les espaces protégés et le patrimoine géologique via l'inventaire national du patrimoine naturel (INPN). Cependant, bien que tout le vivant soit patrimonialisable, les entrepreneurs de patrimonialisation (= acteurs qui désignent ce qui mérite d'être constitué en patrimoine) continuent tout de même à distinguer certaines espèces plus que d'autres selon certains critères, accentuant ainsi les valeurs sociales et culturelles déjà attribuées à certaines espèces.

Selon l'Efese, le patrimoine naturel est constitué des « éléments des écosystèmes et de leur fonctionnement auxquels sont attachés des valeurs patrimoniales. Le processus de reconnaissance peut se traduire par l'attribution d'un statut particulier à travers, par exemple, des mesures de protection réglementaire ou des labels ». Or, les multiples mesures de protection réglementaire, labels et définitions de la valeur patrimoniale rendent complexe l'établissement d'une seule liste d'espèces d'intérêt patrimonial valable pour toutes les définitions. Nous avons donc choisi de décrire ci-dessous quatre définitions relatives au patrimoine naturel permettant d'identifier les espèces d'ongulés d'intérêt patrimonial.

Selon l'INPN, le patrimoine naturel évoque une « notion de valeur intrinsèque et une notion de besoin de conservation, voire de gestion restauratoire. Le patrimoine naturel concerne la biodiversité et le patrimoine géologique ». La valeur intrinsèque est une « valeur inhérente d'une entité, indépendamment de toute expérience ou évaluation humaine. Une telle valeur n'est pas attribuée ou générée par des agents externes. Dans le cadre de l'Efese, les valeurs intrinsèques restent opérantes et deviennent des valeurs patrimoniales dès lors qu'elles sont exprimées par les communautés humaines comme par exemple, dans le préambule de la Convention sur la diversité biologique » (Rapport de première phase de l'Efese). Cette notion de « valeur intrinsèque » apparaît particulièrement importante aux yeux de la communauté scientifique, car elle permet de considérer toutes les espèces d'ongulés comme d'intérêt patrimonial, étant donné que celles-ci font partie des écosystèmes.

Concernant l'aspect conservatoire et restauratoire, l'INPN définit une espèce patrimoniale comme une « notion subjective qui attribue une valeur d'existence forte aux espèces qui sont plus rares que les autres et qui sont bien connues. Par exemple, cette catégorie informelle (non fondée écologiquement) regrouperait les espèces prises en compte au travers de l'inventaire ZNIEFF (déterminantes ZNIEFF), les espèces Natura 2000, beaucoup des espèces menacées… ». Selon cette définition, trois espèces d'ongulés protégées peuvent donc être concernées : le bouquetin des Alpes, le bouquetin ibérique et le mouflon de Corse.

Dans la liste hiérarchisée d'espèces pour la conservation en France (Savouré-Soubelet et Meyer 2018), la responsabilité patrimoniale « correspond en théorie à la proportion de l'effectif de l'espèce hébergée sur le territoire de référence, soit la métropole en l'occurrence. Dans la pratique, elle peut aussi être estimée par la proportion de la surface occupée par une espèce sur le territoire d'étude comparée à la surface mondiale occupée par cette même espèce (*Schmeller et al. 2008*). Plus cette proportion est forte, plus la responsabilité du territoire d'étude pour la conservation de l'espèce est engagée (*Gauthier et al. 2009*), ceci en admettant que la densité des individus est homogène dans l'aire de distribution de l'espèce (*Cheylan 1991*). Dans le cas particulier d'une espèce endémique d'un pays, la responsabilité est alors maximale ». Aucun des ongulés de France métropolitaine ne ressort particulièrement par rapport à cette approche.

Ensuite, les espèces d'intérêt communautaire (définition juridique) concernent les « espèces en danger, vulnérable, rare ou endémique énumérée soit à l'annexe II de la directive « Habitats, Faune, Flore » et pour lesquelles doivent être désignées des zones spéciales de conservation, soit aux annexes IV ou V de la directive « Habitats, Faune, Flore » et pour lesquelles des

mesures de protection doivent être mises en place sur l'ensemble du territoire ». En France métropolitaine sont alors concernés le bouquetin des Alpes, le bouquetin ibérique, le cerf de Corse, le mouflon de Corse, l'isard et le chamois.

Alors que certains auteurs s'intéressent, malgré la subjectivité de la notion, aux valeurs permettant d'identifier ce qu'est un patrimoine naturel, d'autres cependant étudient la façon dont les acteurs justifient leur action de patrimonialisation et comment ils font évoluer leurs justifications pour continuer à distinguer l'espèce qui leur importe spécifiquement (*Mauz 2012*). Le bouquetin des Alpes constitue un bon exemple de l'évolution des justifications des acteurs pour maintenir son statut d'espèce patrimoniale. En 1962, Marcel Couturier (naturaliste, alpiniste et chasseur) se prend de passion pour cette espèce qui est alors très rare en France et pour laquelle les quelques individus restants se trouvent en Haute-Maurienne et Haute-Tarentaise, à la frontière avec l'Italie. À l'instar du parc national du Grand Paradis en Italie, son idée est de créer un parc national en France pour protéger et reconstituer les populations de cette espèce. D'autres projets très différents contribuent à faire avancer ce projet de parc national de la Vanoise qui est alors créé en 1962. L'intérêt pour cette espèce prend de l'ampleur au sein du parc et des lâchers[49] sont faits pour renforcer la population. Les agents du parc s'accordent à considérer ces animaux comme magnifiques, rares et virtuoses d'un milieu réputé difficile (*Mauz 2012*). Son statut d'espèce patrimoniale se voit encore renforcé quand les projets de construction de stations de sports d'hiver entraînent des conflits entre les promoteurs et les défenseurs du bouquetin (*Mauz 2012*). Au fur et à mesure du temps, l'abondance des bouquetins a fortement augmenté, de façon à rendre sa présence aujourd'hui banale dans le parc. La patrimonialisation de cette espèce a aussi eu une influence sur son comportement autrefois fuyant et maintenant habitués à la présence humaine grâce à l'absence de chasse favorisant leur observabilité. La relation humain/bouquetin est aussi transformée suite à sa protection. Lorsqu'ils étaient rares, ils aiguisaient la curiosité et suscitaient l'admiration ou la sympathie, alors qu'aujourd'hui, de par leur nombre, ils soulèvent moins d'intérêt localement, voire même l'hostilité des agriculteurs et des chasseurs (*Mauz 2012*). Face à ces changements inattendus, les raisons de la patrimonialisation ont changé. La rareté de l'espèce et l'émotion procurée par son observation sont des raisons de patrimonialisation qui ont été mises de côté, alors que le caractère menacé n'a pas été abandonné du fait du risque d'épizooties pouvant mener à une diminution drastique de la population (*Mauz 2012*). À cela s'ajoute aujourd'hui de nouvelles raisons de patrimonialisation telles que sa valeur touristique, scientifique, symbolique de la protection de la nature, mais aussi la notion d'espèce parapluie qui lui a été attribuée, dont la protection assure celle de nombreuses autres espèces du fait de l'étendue de son territoire (*Mauz 2012*).

2. Héritage historique et culturel

Les ongulés constituent un héritage historique et un patrimoine culturel important de par l'histoire de la chasse (exemple le musée de la Fondation François Sommer est notamment dédié à la chasse et à la nature à Paris[50]), leur place dans les contes et récits, leur influence dans l'art, dans les traditions religieuses, dans les expressions ou encore dans les noms de lieux. À notre connaissance, il n'existe pas à ce jour d'études qui ont été menées sur l'héritage historique et culturel porté par les ongulés sauvages. Aussi, nous avons choisi d'apporter des éléments sur l'ubiquité des ongulés dans l'histoire et de témoigner l'intérêt que revêtent les ongulés depuis la Préhistoire. Beaucoup d'exemples sont notamment relatifs au cerf (*Cervus elaphus) qui porte une forte symbolique*.

49. www.montagnes-magazine.com/videos-video-preservation-bouquetin-les-nuls.
50. www.chassenature.org/.

A) Les ongulés dans les écrits

Parmi les très nombreux ouvrages dédiés à ces animaux, il faut retenir trois types d'écrits : la littérature, l'histoire naturelle devenue ensuite biologique et écologique, mais aussi la littérature cynégétique.

Une recherche sur Gallica[51] (bibliothèque numérique de la bibliothèque nationale de France) des manuscrits, livres et revues/presse comportant les mots « cerf », « chevreuil », « sanglier », « bouquetin », « chamois », et « mouflon » a permis de hiérarchiser les animaux selon leurs occurrences dans les documents. Les cerfs sont les premiers cités avec 75 000 occurrences, suivis par les sangliers (44 000 occurrences), les chevreuils (28 000 occurrences), les chamois (22 000 occurrences), les mouflons (6 000 occurrences) et les bouquetins (5 000) occurrences. À titre de comparaison, le mot « loup » est présent 175 000 fois.

- **La littérature**

Les ongulés sont présents dans de nombreux récits (« Folklore de France » de Paul Sébillot réédité sous le nom de « Croyances, mythes et légendes des pays de France »), contes (contes de Grimm, les aventures et mésaventures du baron de Münchhausen), fables (*Martin-Sisteron 2007*) et légendes (légende de St Hubert, légende d'Actéon). Les fables de la Fontaine (1 668) mettent en lumière différentes espèces d'ongulés comme « L'aigle, la laie et la chatte », « Le cerf et la vigne », « Le cerf se voyant dans l'eau » ou encore « Le cerf malade ». Les ongulés sont aussi ponctuellement évoqués dans divers poèmes et chansons. En l'absence d'études académiques sur le sujet (qu'il reste donc à mener), nous avons recherché de façons ad hoc quelques sites amateurs de poésie et de chansons en ligne (par exemple: www.poesie-francaise.fr/ ; www.poetica.fr/) de façon à fournir quelques exemples de symbolique des espèces les plus communément trouvées sur Gallica. Le cerf apparaît au travers de plusieurs analogies comme celles de la biche (ou du faon) représentant une jeune fille souvent poursuivie par un mâle en rut. Cependant, la composante maternelle de la biche semble aussi être invoquée, comme l'illustre le poème « Voilà que je me sens… » de Cécile Sauvage, poétesse du tournant XIX^{e}-XX^{e} siècle. Les yeux de la biche, qui symbolisent la bienveillance maternelle, fournissent un thème récurrent, plus souvent associé à la séduction féminine, particulièrement dans les chansons de la deuxième moitié du XX^{e} siècle (exemple « Biche, Ma Biche » de Frank Alano ; « Les biches » de Jacques Brel). Le chevreuil peut lui aussi symboliser une certaine forme d'amour porté à l'être aimé (exemple Chant de Suzanne au bain par Alfred de Vigny ; L'amour, le dédain et l'espérance d'Apollinaire). Par contre, quand il s'agit d'invoquer le combat avec la nature, c'est la mise à mort du cerf ou du sanglier (exemple « La curée » d'Auguste Barbier) qui semble représenter la brutalité des actions de chasse et des chasseurs. La biche, le faon, ou le chevreuil, apparaissent aussi comme symbole de la nature et comme source d'émerveillement (exemple « Je prendrai par la main les deux petits enfants » de Victor Hugo, « Sieste » de Théodore de Banville). Comme observé dans la recherche sur Gallica, il est plus difficile de trouver des poèmes et des chansons portant sur le chamois, mais dans les quelques poèmes trouvés, son symbolisme convoque la beauté et la rudesse de la montagne (exemple « Les yeux bleus de la montagne » de Théophile Gautier ; « Dicté en présence du glacier du Rhône » de Victor Hugo ; « Les monts » d'Albert Samain). On retrouve aussi les ongulés dans des livres plus récents comme le « Guetteur d'ombre » de Pierre Moinot (1 979), « l'Anthologie du cerf » de Jean-Paul Grossin et Antoine Reille (1 987), « La Haute quête du chamois. Récits de Chasse en montagne » de Jacques Puthod (2009). Enfin, les ongulés sont aussi présents dans la culture populaire, comme par exemple dans Astérix avec les pantagruéliques festins de sangliers. *Michel Martin-Sisteron 2007* analyse les changements du répertoire des signifiants attribués aux différents animaux au cours des siècles, sans focus particulier sur les ongulés sauvages européens. De façon intéressante, il argumente que les métaphores et allégories animales se raréfient dans les fables et la littérature au XIX^{e} siècle,

51. https://gallica.bnf.fr/accueil/fr/content/accueil-fr?mode=desktop.

lorsque les connaissances naturalistes s'améliorent et que la distinction fondamentale entre les humains et l'animal s'estompe à la faveur de l'acceptation de l'idée de la théorie de l'évolution et de la sélection naturelle. Des études portant spécifiquement sur les ongulés sauvages français dans la littérature, la poésie et la chanson restent toutefois à mener.

- **L'histoire naturelle**

L'histoire naturelle est aussi un patrimoine écrit qui permet de suivre l'évolution des pensées et des savoirs scientifiques sur les ongulés depuis l'Antiquité, si l'on se réfère aux premières histoires naturelles de Pline l'Ancien ou du Moyen Âge avec Albert le Grand. C'est au XVIII[e] siècle que se développe ce courant, avec le travail de Louis Jean-Marie Daubenton et Georges Leclerc de Buffon, notamment avec *L'histoire naturelle*. Plus récemment, Marcel Couturier, un naturaliste de renommée mondiale, a aussi publié des œuvres scientifiques très importantes sur le chamois (1938), le bouquetin des Alpes (1962) et d'autres espèces de montagne.

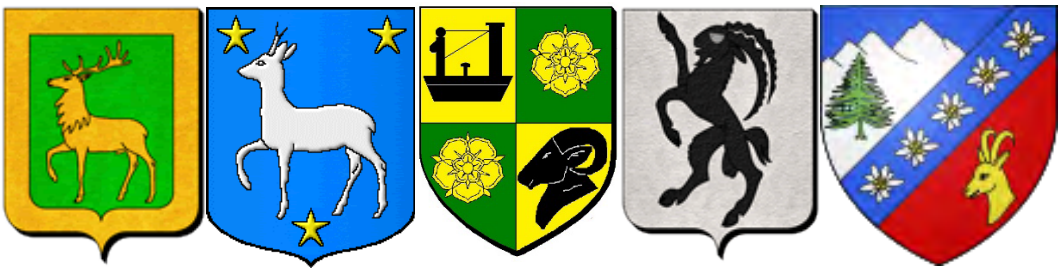
- **La littérature cynégétique**

Au-delà des œuvres mettant en scène les ongulés dans les situations contées par leurs auteurs, d'autres productions sont quant à elles dédiées à la littérature cynégétique. Par exemple, des traités de vénerie dédiés aux connaissances liées à la chasse (Livre de chasse de Gaston Phébus en 1387-1389, Traité de vénerie de Jacques d'Yauville en 1788, Traité de vénerie et de chasses de Goury de Champgrand au XVIII[e] siècle) sont parus régulièrement, permettant de suivre l'évolution des savoirs en matière de chasse des ongulés, avec une explosion des productions d'ouvrages au XIX[e] et XX[e] siècle. Le « Grand livre de la chasse » de Gaston Phébus, comte de Foix, au XIV[e] siècle évoque notamment la relative abondance du bouquetin dans les Pyrénées au Moyen Âge. Par la suite, des écrits au XVIII[e] et XIX[e] siècle soulignent le déclin déjà très avancé de l'espèce à l'époque.

B) Les ongulés dans l'art

Les ongulés sont des animaux très représentés durant la Préhistoire sur les parois des grottes comme celles de Lascaux, Niaux ou Chauvet en tant qu'animaux de chasse (cervidés, bisons, chevaux), mais aussi probablement comme animaux symboliques. Comme le reprend Corinne Tzanavaris (2007), « Le cerf est associé à l'arbre et à la main. Dans la grotte, il occupe l'entrée, les passages et le fond. Il est très souvent représenté avec des mains. Pour Leroi-Gourhan (1992), c'est un animal masculin qui symbolise les rythmes de la croissance et la fécondité. Il serait annonciateur de lumière et de renouveau (Sa ramure se renouvelle annuellement). Il serait aussi un médiateur entre la Terre et le Ciel et guiderait les âmes des morts. Le cerf mégacéros de Lascaux possède des ramures qui ont systématiquement cinq embranchements, d'où son association avec la main, qui représente le pouvoir, la vie et la mort, mais aussi la clairvoyance et l'illumination (Philibert 1991) ».

Figure 51 : exemples de blasons représentant des ongulés



Note : de gauche à droite, cerf dans le blason du marquis de Briges (Languedoc), chevreuil dans le blason de la Charente, mouflon sur le blason de la commune de Rosis (Herault), bouquetin sur le blason des Grisons (Suisse), chamois sur le blason de Chamonix.
Source : *web*

Dans l'Antiquité, les cerfs étaient représentés sur divers objets et pierres par les Scythes (ensemble de peuples indo-européens d'Eurasie). Au Moyen-Âge, les cerfs sont particulièrement présents dans des miniatures et enluminures de traités de vénerie (*Gaston Phébus*). Les ongulés se retrouvent aussi dans les sculptures et l'art médiéval (tapisseries). On retrouve aussi les ongulés sur divers blasons (*figure 51*).

Les peintres ont également abondamment représenté les ongulés, dans divers contextes, notamment dans le cadre des chasses royales. La peinture de l'Ancien Régime n'accepte que certains sujets jugés nobles et qui sont autorisés à être représentés. L'ongulé chassé entre dans cette catégorie devenant, par la chasse, lié au roi et à la monarchie. Dans le cadre de cet art officiel de cour, il faut mentionner Jean-Baptiste Oudry (1686-1755) et François Desportes (1661-1743) par exemple. Avec le XVII^{e}-XVIII^{e} siècle, l'histoire naturelle fait apparaître de nouvelles méthodes, où l'ongulé est représenté avec le plus de fidélité possible pour devenir un objet scientifique. Cet art scientifique se poursuit au XIX^{e} siècle, époque à laquelle se développent également des courants artistiques qui s'autorisent des thèmes moins officiels. Le naturalisme incarné par Gustave Courbet, et ses fameuses toiles de chevreuils et de cerfs de Franche-Comté permet de suivre la construction de ces nouvelles représentations des ongulés qui sortent de l'art officiel. Pour suivre ces différentes productions artistiques, il serait nécessaire de suivre les œuvres produites et conservées aujourd'hui dans les différentes collections des musées nationaux, du Louvre, au Quai Branly, jusqu'aux muséums d'histoire naturelle et des musées sur l'histoire de la chasse. Il faudrait s'intéresser à la production contemporaine, en particulier autour de la programmation du musée de la chasse et de la nature de Paris qui propose des artistes et des œuvres liées à la faune et aux ongulés sauvages.

Le cerf est particulièrement présent dans ces œuvres. On le retrouve dans de nombreuses peintures, comme par exemple le « Trophée de chasse » de Diego Vélasquez en 1626, « Le débuché cerf » de François Desportes en 1718 ou encore « L'hallali du cerf » de Gustave Courbet en 1867 ; de sculpture comme « Cernunnos » le dieu gaulois aux bois de cerf, la « Diane au cerf » de Jean Goujon vers 1549 ou la galerie des cerfs au château de Fontainebleau ; mais aussi dans des fictions actuelles (Bambi, Harry Potter et le prisonnier d'Azkaban, L'école buissonnière, etc.) ; ou encore dans des œuvres musicales (« La Chasse du cerf » XVIII^{e} siècle, Orchestre chambre Jean-François Paillard). Enfin, les cerfs, chamois/isards et mouflons sont représentés sur de nombreuses monnaies modernes, de même que sur des blasons de différents clubs sportifs ou de villes et de villages.

Les ongulés constituent donc une source d'inspiration pour les arts et la littérature, témoignant des bénéfices psychiques de la présence de ces espèces ayant un statut patrimonial ou non.

C) Les ongulés dans la mythologie

Dans la mythologie grecque, on retrouve le sanglier d'Érymanthe qui est un sanglier aux proportions gigantesques qui vivait sur les pentes boisées du mont Érymanthe et qui fut pourchassé et capturé par Héraclès lors de son quatrième travail (*Hercule chez les Romains*). Auparavant, lors de son troisième travail, Héraclès avait capturé la biche Cérynie, l'animal sacré d'Artémis.

D) Les ongulés dans la religion

On retrouve les ongulés dans l'Ancien Testament (Lévitique, reprise dans le Deutéronome), lequel classifie les animaux selon leur pureté. Les interdits restent une affaire religieuse, plutôt que sanitaire ou morale (*Savouré-Soubelet et al. 2021*).

> Les animaux purs et impurs (Lévitique, *chapitre 11*)
>
> « Vous pourrez manger de tout animal qui a le sabot fendu ou le pied fourchu et qui rumine. En revanche, vous ne mangerez aucun de ceux qui ruminent seulement ou qui ont seulement le sabot fendu. Ainsi, vous ne mangerez pas le chameau, qui rumine, mais n'a

> pas le sabot fendu ; vous le considérerez comme impur. Vous ne mangerez pas le daman, qui rumine, mais n'a pas le sabot fendu ; vous le considérerez comme impur. Vous ne mangerez pas le porc, qui a le sabot fendu, le pied fourchu, mais ne rumine pas ; vous le considérerez comme impur. Vous ne mangerez pas leurs viandes et ne toucherez pas leurs cadavres ; vous les considérerez comme impurs ».
>
> Loi sur les animaux purs et impurs (Deutéronome, *chapitre 14*)
>
> « Tu ne mangeras rien d'abominable. Voici les animaux que vous pourrez manger : le bœuf, la brebis et la chèvre ; le cerf, la gazelle et le daim ; le bouquetin, le chevreuil, la chèvre sauvage et la girafe. Vous pourrez manger de tout animal qui a le sabot fendu ou le pied fourchu et qui rumine. En revanche, vous ne mangerez pas de ceux qui ruminent seulement ou qui ont seulement le sabot fendu ou le pied fourchu. Ainsi, vous ne mangerez pas le chameau, le lièvre et le daman, qui ruminent, mais n'ont pas le sabot fendu ; vous les considérerez comme impurs. Vous ne mangerez pas le porc, qui a le sabot fendu, mais ne rumine pas ; vous le considérerez comme impur. Vous ne mangerez pas de leurs viandes et vous ne toucherez pas leurs cadavres ».

Cette dualité entre les animaux est aussi retrouvée dans le *Livre de la Chasse* de Gaston Phébus qui oppose les créations du diable (les bêtes noires comme le sanglier, le loup, le renard, etc.) et les créations de Dieu (les bêtes rouges comme le cerf, le daim, le chevreuil) — (*Callou et al. 2021*).

Enfin, le cerf est un symbole constant dans l'iconographie chrétienne, pour lequel le renouvellement des bois tous les printemps constitue une source de vie permanente. Il symbolise ainsi la fécondité, le renouveau, la renaissance. Présenté comme l'ennemi mortel des serpents (Pline et Isidore de Séville content que les cerfs détruisent les serpents en les mangeant), il devient progressivement un attribut du Christ qui pourchasse le mal (Savouré-Soubelet et al. 2021). De par cette association christique, les rois souhaitant démontrer leur piété choisissaient ainsi le cerf (généralement représenté en blanc) comme emblème personnel, dans leur armoiries, ou dans les tapisseries, manuscrits et décors monumentaux.

Le chamois, quant à lui, apparaît ponctuellement dans la Bible : « [Dieu] me donne l'agilité du chamois » (psaumes 17, 34), « aux chamois, les hautes montagnes » (psaumes 103, 18).

E) Les ongulés et les expressions

On retrouve aussi des expressions dont l'origine est liée à la chasse et en particulier à la chasse aux ongulés comme :

« prendre les idées à contrepied » où le contrepied désigne le parcours effectué par les chiens qui suivent par erreur le chemin inverse de celui de la fuite de l'animal (de façon intéressante, les études récentes sur le comportement des ongulés et des chiens en période de chasse étudiées par colliers GPS, notamment des cerfs, confirment que certains individus laissent passer la traque ou reviennent dans leur aire d'origine, sans que les chiens ne s'en aperçoivent, *Chassagneux et al. 2020*) ;

- « être sur la bonne voie » où la voie correspond à ce qui trahit le passage de l'animal chassé comme les empreintes ou les odeurs ;
- « être aux abois » où les abois correspondent au moment où un animal chassé se trouve encerclé par une meute de chien de chasse ;
- « donner le change » qui correspondait au fait qu'un cerf avait été tué à la place d'un autre (les études récentes citées ci-dessus montrent que le comportement des cerfs peut facilement conduire à cette confusion).

F) Les ongulés et les lieux, zootoponymie

Certains noms de lieux font aussi référence aux ongulés (zootoponymie, autremet dit noms de lieux formés à partir d'un nom d'animal) comme le clos aux biches, le Bois du Cerf (*Saint-Sulpice-*

des-landes), Chevril, Castelbouc, le Pas de la Mule, La Chevrolière (*Gendron 2010*), ou encore les évoquent indirectement comme « fausse-repose » dans les Yvelines. En montagne, des refuges reprennent les noms d'ongulés, tels que « refuge du chamois » dans les Alpes, « refuge des bouquetins » en Suisse, ou encore « refuge de la Chapelle de l'Isard » dans les Pyrénées.

3. La compétition culturelle des espèces d'ongulés

Tous les ongulés n'ont pas la même place dans l'héritage historique et culturel. Comme nous l'avons vu précédemment, le cerf prend une place prépondérante dans les différents domaines alors que le sanglier est aussi régulièrement retrouvé, mais selon un angle de vue plus ambigü. Les chevreuils, chamois, mouflons et bouquetins sont quant à eux sous-représentés.

A) Le cerf comme symbole identitaire de l'Occident chrétien

Selon Michel Pastoureau, c'est l'Église médiévale qui construit la culture du cerf en Occident[52]. En détournant la noblesse des chasses aux sangliers, aux ours et aux loups, l'Église puis la monarchie font du cerf le roi des animaux de l'Occident.

Le cerf devient le roi de l'imaginaire chrétien, chevaleresque, et aristocratique. À partir de Charles VI, l'animal fait l'objet d'une appropriation royale, qui perdure jusqu'à la Révolution. L'Église et la monarchie se servent notamment de la légende de Saint Hubert pour diffuser les mœurs catholiques, le Saint ayant vu apparaître lors d'une chasse un crucifix entre les bois du cerf qu'il chassait. Le cerf est ainsi associé au Christ tout au long de la période médiévale. Les princes continuent à se réserver le cerf comme gibier royal. On nomme d'ailleurs le cerf de dix cors, le cerf royal, et sa chasse devient même *La chasse royale* (c'est le titre du traité de Charles IX) par excellence dans les traités des XVII^{e} et XVIII^{e} siècle. Les seigneurs ne dédaignent pas la chasse des autres ongulés : les sangliers, cerfs, chevreuils et daims sont chassés dans toute l'Europe à courre et à tir ; ainsi que les chamois, isards, mouflons et bouquetins dans les montagnes.

Les princes du XIX^{e} siècle, Napoléon I^{er}, Charles X et Napoléon III tentent de faire revivre ce culte du cerf et de la chasse du cerf, mais les mœurs ont changé. Si la vénerie tombe dans une relative désuétude dans l'opinion publique depuis la fin du Second Empire (1852-1870), on peut dire que la culture du cerf s'est transmise aux sociétés occidentales par l'intermédiaire de la vénerie du cerf et que cette pratique a joué le rôle de vecteur d'imaginaire, malgré l'antagonisme qui peut exister sur ce sujet aujourd'hui. De plus, la chasse à courre est secondée puis remplacée par la chasse à tir comme pratique aristocratique : la chasse à l'approche de l'ongulé devient un rite prestigieux des élites européennes tant en contexte métropolitain que colonial.

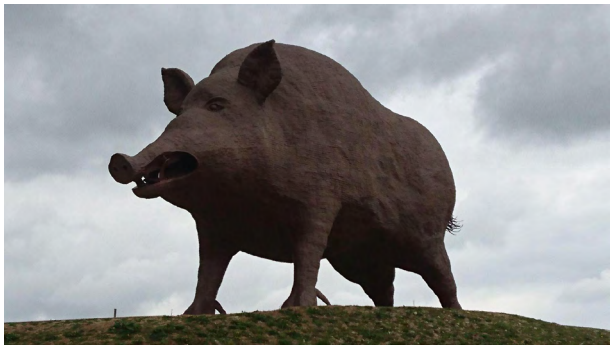
B) Le sanglier, porteur d'une symbolique plus ambiguë

Selon les écrits ou les lieux, le sanglier porte des symboliques opposées. Dans certains cas, le sanglier est un animal qui suscite le désintérêt, voire même du mépris. Son image s'est ternie à partir du Moyen Âge en parallèle de la consécration du cerf comme roi des animaux. Si bien que c'est le sanglier qui incarne le groupe des *bêtes noires*, avec son pelage sombre qui reflète ses méfaits : il ravage les cultures, mange le petit gibier, attaque les chiens et il a le malheur de se défendre violemment en cas d'attaque. Depuis l'émergence du tourisme et de l'automobile, c'est au tour des promeneurs et des automobilistes d'entretenir un imaginaire sur la bête noire, lui octroyant de nouveaux méfaits. À l'opposé, le sanglier est aussi symbole de force et de fertilité, et revêtait une dimension spirituelle et sacrée chez les Celtes. Dans les Ardennes, le sanglier est un animal mythique et constitue l'emblème du territoire (*Woinic, figure 52*).

---

52. Pastoureau Michel, *Une histoire symbolique du Moyen Âge occidental, Paris, Seuil, 2004.*

Figure 52 : Woinic, le colosse des Ardennes



Note : sculpture de sanglier géant réalisée par le sculpteur ardennais éric sléziak entre le 1er janvier 1983 et le 15 décembre 1993, installée aujourd'hui sur une aire d'autoroute dans le département des Ardennes.
***Source :** © christophe baltzinger*

Partie 3. Contraintes

Chapitre 9 – Dégâts

1. Dégâts agricoles

Résumé

– Les dégâts agricoles causés par les ongulés sauvages sont principalement dus au sanglier, et dans une moindre mesure au cerf.

– Les dégâts liés au sanglier sont concentrés spatialement sur des zones dites de « points noirs » (centre de la France, pourtour méditerranéen, Sud-Ouest), 10 % des communes totalisant 75 % des > 45 millions d'euros indemnisés annuellement.

– l'année 2019 constitue une année « record » de surfaces détruites pour le maïs (environ 13 000 ha), le blé (environ 6 000 ha) et les prairies (environ 10 000 ha) par le sanglier.

Pour réduire ces dégâts, les solutions proposées aujourd'hui reposent essentiellement sur la réduction des effectifs de sangliers et ponctuellement, sur la mise en œuvre de mesures de prévention, comme par exemple l'installation de clôtures électriques et l'usage de répulsifs ou d'effarouchement. L'agrainage dissuasif est encore préconisé localement sous des conditions d'applications particulièrement strictes. La mise en application de la réduction des effectifs, mesure la plus efficace, se heurte toutefois à des réticences locales des acteurs du monde cynégétique pour prélever certaines catégories d'âge, de poids ou de sexe.

Bien que les ongulés sauvages aient un rôle-clé dans les processus écosystémiques (*voir partie 2 sur les fonctions écologiques*) et soient à l'origine de nombreux services écosystémiques (*voir chapitres 5, 6 et 7*), ils peuvent être source de conflits et de contraintes pour les humains. Nous aborderons dans cette partie la problématique des dégâts agricoles et sylvicoles, les collisions routières et ferroviaires, et enfin les transmissions de maladies aux humains et au bétail. En l'absence de mesures de prévention et de protection adaptées, ces contraintes peuvent avoir des conséquences économiques substantielles pour différentes catégories d'acteurs tels que les agriculteurs, les propriétaires forestiers, les gestionnaires des transports, les éleveurs et la société de manière globale.

Face à l'absence de réponse de la Fédération nationale des chasseurs (FNC) à notre demande d'accès aux données de bases de données sur les dégâts agricoles causés par les ongulés sauvages, nous ne pouvons pas transmettre d'informations quantitatives, ni spatialisées sur la contribution de chaque type de dégâts, sur les surfaces détruites, sur les ongulés en jeu ou encore sur les indemnisations des agriculteurs par les fédérations de chasse. Seule une présentation de la FNC transmise par le MTECT nous a permis d'avoir des informations quantitatives sur les dégâts à l'échelle de la France. Sur internet, des rapports faisant état de l'évolution de l'intensité des dégâts de sangliers et cervidés par département ont été trouvés, mais ceux-ci ne concernent que la période 2006-2016.

A) Rappel sur les systèmes agricoles en France

En France métropolitaine, les écosystèmes agricoles couvrent 54 % du territoire (surface agricole utile), répartis entre 62 % de terres arables, 34 % de surfaces toujours en herbe et 4 % de cultures pérennes (vignes et vergers) – (*Therond et Tichit 2017)*.

B) Contexte

Depuis une soixantaine d'années, les pratiques agricoles se sont intensifiées dans les parcelles les plus favorables à l'agriculture, bien que des évolutions récentes vers une PAC plus « durable »

se mettent en place. La réduction en nombre et l'augmentation en surface des exploitations ont été accompagnées d'un aménagement des parcelles de façon à être mécanisables (drainage, dérochage, c'est-à-direle fait de retirer les cailloux) et d'une volonté par l'État d'augmenter les rendements (*Blanco et al. 2021, Perea et Cardoux 2019*). Ceci a fortement impacté les écosystèmes agricoles avec un développement des monocultures, la disparition des haies, une forte mécanisation, l'utilisation de produits phytosanitaires, l'utilisation maximale des surfaces et le développement de l'irrigation (*Perea et Cardoux 2019*). Ces changements de pratiques se sont alors accompagnés d'une augmentation du prix des productions agricoles. Les dégâts des ongulés étant indemnisés en fonction du prix de vente, les coûts liés aux dégâts (principalement de sangliers comme exposé dans la suite du rapport) sont devenus particulièrement élevés (*Blanco et al 2021*), d'autant plus qu'en parallèle, les populations d'ongulés ont augmenté. Les dégâts sont aujourd'hui indemnisés par la fédération nationale des chasseurs, mais certaines fédérations ne peuvent déjà plus faire face à l'indemnisation des dégâts et demandent à ce que cette charge soit partagée, ce qui dans certains cas entraîne de fortes oppositions entre le monde de la chasse et le monde agricole (*Perea et Cardoux 2019*).

C) Nature des dégâts agricoles

Les dégâts agricoles dus aux sangliers, cerfs et chevreuils peuvent être de différents types (*Carnis et Facchini 2012, Perea et Cardoux 2019*) :

- consommation de la récolte (grains, racines, fruits) ;
- destruction des semis par consommation directe des semences ;
- destruction des semis par consommation des résidus de la récolte précédente ;
- destruction de la culture en végétation par consommation des tiges, feuilles et bourgeons ;
- piétinement des cultures ;
- retournement des cultures (spécifique au sanglier) ;
- les prairies temporaires ou permanentes sont aussi touchées, principalement par le prélèvement alimentaire de fourrage et le retournement en raison de la recherche par le sanglier de bulbes, de racines, de vers de terre[53], ou de réserves de graines faites par les micromammifères dans le sol.

Les dégâts dus aux ongulés sauvages occasionnent des pertes de revenus suite à la destruction des semis et des cultures, mais ont aussi des effets indirects. Par exemple, le retournement du sol par les sangliers dans les cultures de type herbage fait remonter les racines qui peuvent entraîner la casse du matériel lors du fauchage, faire diminuer la croissance des plantes et la quantité de biomasse disponible (*Gatel et al. 2010*) pour les troupeaux domestiques ultérieurement. Les boutis peuvent toutefois améliorer la qualité du fourrage en favorisant la repousse de jeunes plantes de meilleure qualité (plus fort contenu en azote, meilleur digestibilité), comme cela a été montré dans le Vercors, mais l'amélioration de la qualité nutritionnelle ne compense pas la perte quantitative (*Gatel et al. 2010*). Ceci resterait toutefois à être étudié plus amplement sur divers sites d'études. Le retournement des sols par les sangliers pourrait avoir des effets positifs sur certaines composantes de la biodiversité, en favorisant certaines plantes et certains invertébrés, et en favorisant la germination de certaines graines remises en surface (exemple de *Schaetzen et al. 2018*). Ces effets ne sont cependant que très peu documentés dans la littérature française ou internationale (*Barrios-Garcia et Ballari 2012*), ne permettant pas d'identifier si, dans certaines circonstances et certaines conditions, le retournement du sol dû aux sangliers pourrait être en fait perçu à moyen terme comme un bénéfice.

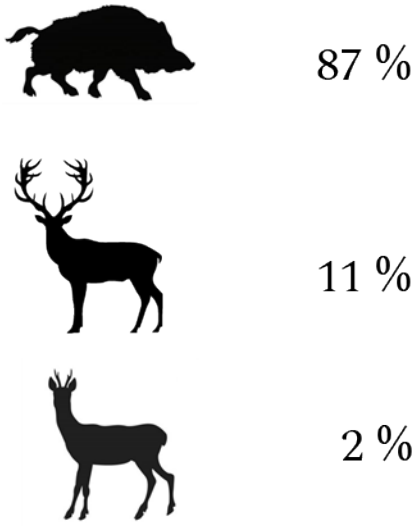
---

53. Les connaissances disponibles montrent que la relation de cause à effet entre la présence de vers de terre et de dégâts n'est pas si simple : la consommation de vers de terre ne nécessite pas forcément le retournement du sol et n'est donc pas automatiquement synonyme de dégâts dans les prairies. En effet, la consommation de vers de terre par les sangliers semble augmenter avec leur disponibilité à la surface du sol, et les sangliers n'auraient donc pas forcément besoin de retourner la terre pour se nourrir de ceux-ci (*Baubet et al. 2009*).

D) Dégâts selon les espèces d'ongulés

En Europe comme en France, les dommages agricoles sont principalement causés par le sanglier (87 % des montants indemnisés en France – *figure 46, Putman et al. 2011, Barrios-Garcia et Ballari 2012*), suivis par le cerf (11 % des montants indemnisés en France – *figure 53*), et enfin par le chevreuil (2 % des montants indemnisés en France – *figure 53*).

Figure 53 : répartition des dégâts par espèce



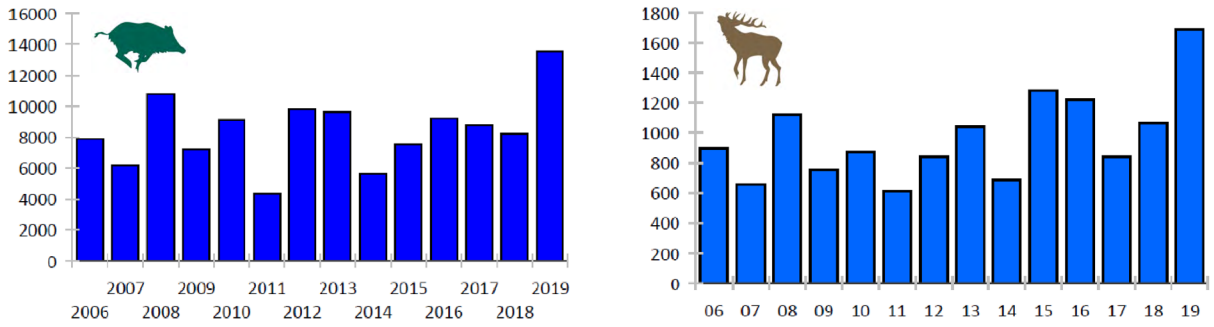
Source : *issu du bilan des dégâts de grand gibier en France en 2020*

De fortes fluctuations interannuelles sont observées concernant les dégâts des cultures de maïs, de blé, de prairies et de vignes par les sangliers (*figures 54 à 57*). L'année 2019 constitue cependant une année « record » de surfaces détruites pour le maïs (environ 13 000 ha), le blé (environ 6 000 ha) et les prairies (environ 10 000 ha) par le sanglier (*figures 54, 55 et 57*).

Les cerfs causent jusqu'à 10 fois moins de dégâts que ceux causés par les sangliers (figures 54 à 57). Bien que le chevreuil soit l'une des espèces d'ongulés les plus abondantes en Europe, les dommages agricoles causés par cette espèce ne sont pas considérables. Pourtant, le chevreuil occupe aussi bien les milieux boisés (landes, fourrés, bois, forêt) que non boisés comme les grandes cultures de zones agricoles en Europe (*Hewison et al. 1998, Savouré-Soubelet et al. 2021*). La relative faible contribution aux dégâts agricoles par le chevreuil peut être expliquée par sa masse corporelle (les besoins énergétiques par individu sont 4 fois plus faibles que celui du cerf), son régime alimentaire centré sur des végétaux ligneux, et son organisation sociale (les individus étant solitaires ou vivants en petits groupes - parfois des groupes plus importants en plaine - en été et en début d'automne, les dommages sur les cultures apparaissent dilués dans le temps et l'espace) – (*Bleier et al. 2012*).

Figure 54 : surfaces de maïs détruites par les sangliers et les cerfs

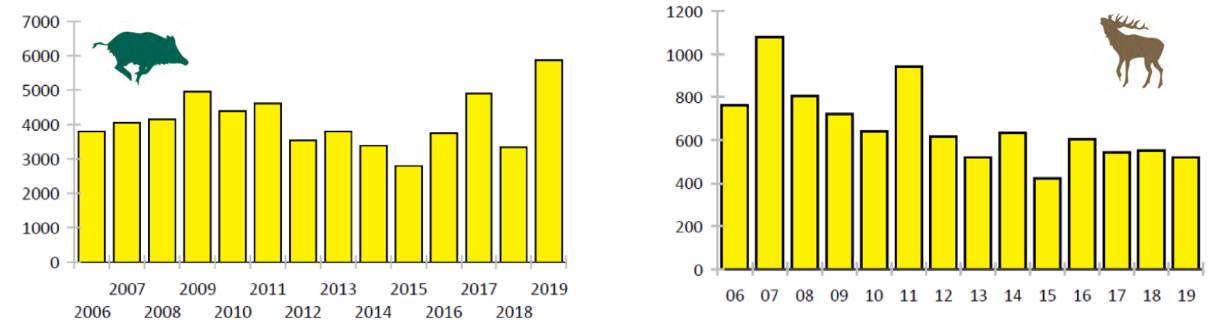
En hectares



Note : pour la lecture des graphiques, faire attention à l'ordre de grandeur de l'axe des ordonnées qui n'est pas le même pour le sanglier et le cerf.
Source : *issu du bilan dégats france 2020*

Figure 55 : surfaces de blé tendre detruites par les sangliers et les cerfs

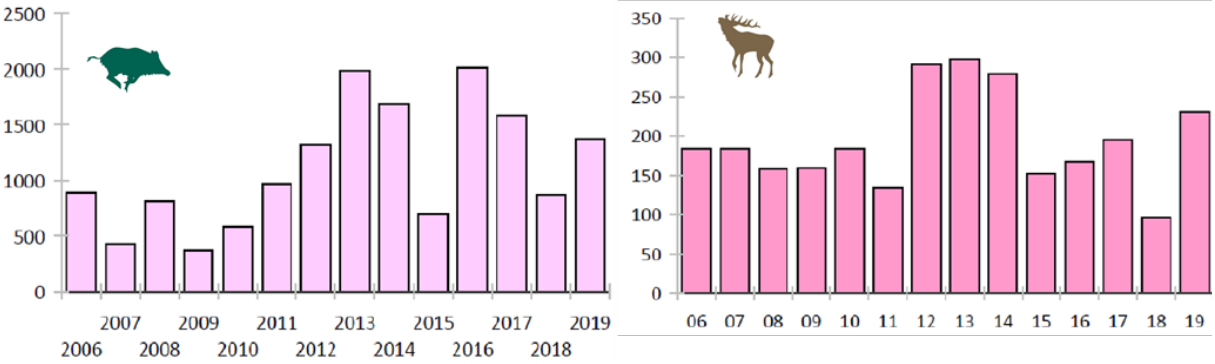
En hectares



Note : pour la lecture des graphiques ci-après, faire attention à l'ordre de grandeur de l'axe des ordonnées qui n'est pas le même pour le sanglier et le cerf.
Source : *issu du bilan dégats france 2020*

Figure 56 : quantite de vignes détruites par les sangliers et les cerfs

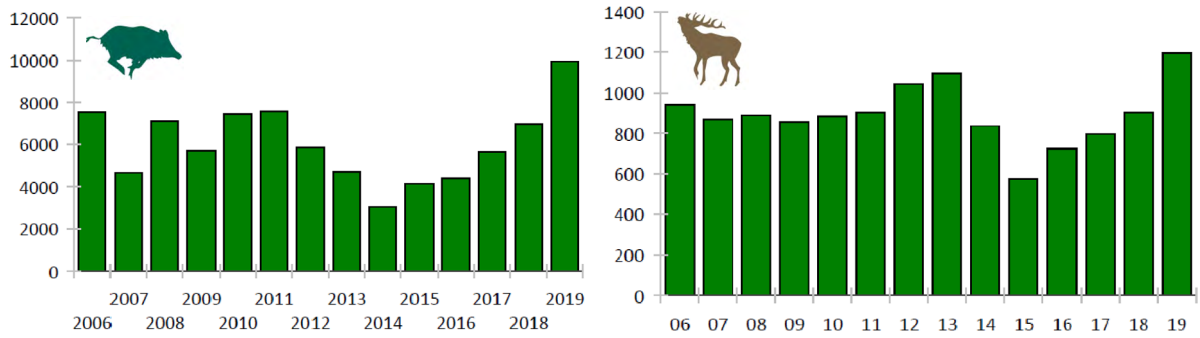
En tonnes



Note : pour la lecture des graphiques ci-après, faire attention à l'ordre de grandeur de l'axe des ordonnées qui n'est pas le même pour le sanglier et le cerf.
Source : *issu du bilan dégats France 2020*

Figure 57 : surfaces de prairies détruites par les sangliers et les cerfs

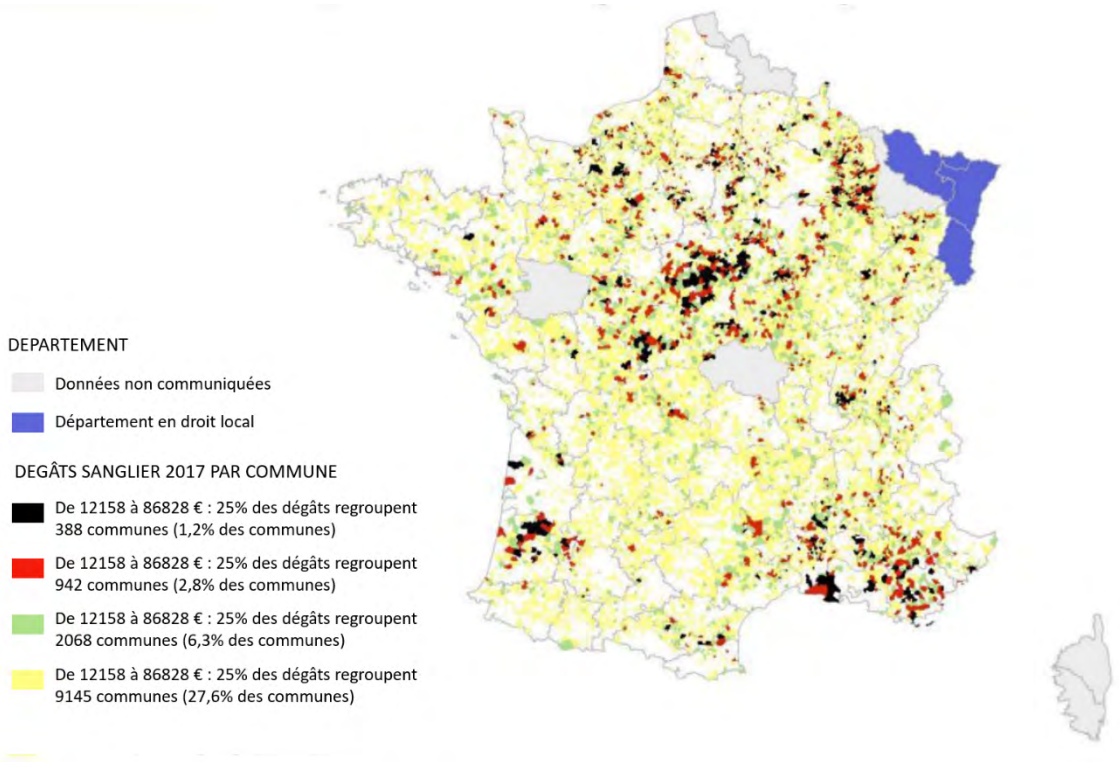
En hectares



Note : pour la lecture des graphiques ci-après, faire attention à l'ordre de grandeur de l'axe des ordonnées qui n'est pas le même pour le sanglier et le cerf.
Source : *issu du bilan dégats france 2020*

Au-delà des fortes variations interannuelles concernant les dégâts sur les cultures, de fortes disparités départementales et communales sont aussi observées. Par exemple, les dégâts de sangliers sont extrêmement concentrés (10 % des communes concentrent 75 % de la totalité des ontants des dégâts indemnisés, *figure 58*) sur des zones dites de « points noirs » (centre de la France, pourtour méditerranéen, Sud-Ouest). Cette disparité dans le temps et l'espace pose la question des déterminants de l'intensité des dégâts par les sangliers, qui sont à chercher à la fois dans l'abondance des populations, mais également dans des facteurs liés à l'habitat (composition, fragmentation et structure du paysage), à la productivité - souvent variable dans le temps - de leurs ressources naturelles, et aux mesures de gestion mises en place localement.

Figure 58 : montant des dégâts indemnisés de sangliers par commune



Note : campagne de 2017.
Source : *Guibert 2013*

Ainsi, dans le cas des populations françaises de sangliers, plusieurs hypothèses ont été mises en avant pour expliquer ces « points noirs » (*figure 58, Guibert 2013, site web ONCFS, Gamelon, com. pers.*) :

- les cultures à fortes valeurs ajoutées où des sangliers peuvent commettre parfois de très importants dégâts ;
- les territoires non chassés : « la loi chasse » du 07 mars 2012 devrait à terme répondre aux attentes des fédérations en la matière d'obligation de régulation et, à défaut, de participation au financement des dégâts par les propriétaires de ces territoires ;
- la « déshérence cynégétique » qui est à l'origine d'une pression de chasse insuffisante pour permettre la régulation attendue du sanglier. Des réflexions, internes au réseau fédéral, sur l'accueil des chasseurs « étrangers » devraient permettre des prélèvements accrus. Par ailleurs, le mode de chasse (traques, races de chiens, présence ou non de chiens, nombre de journées de chasse, etc) influence aussi le prélèvement. Tous ces paramètres peuvent varier d'une unité de gestion à l'autre ;
- la topographie est un paramètre qui peut rendre le prélèvement plus compliqué par endroits (Vajas et al. 2021) et expliquer la présence de « points noirs » ;
- la présence de ressources (par exemple fruits forestiers tels que que les glands, faines et châtaignes) favorise la croissance démographique des populations de sangliers via la reproduction et peut expliquer la présence de « points noirs » dans certaines zones ;
- Le « productivisme cynégétique », qui favorise la concentration d'animaux par de l'agrainage à but cynégétique non autorisé.

À l'heure actuelle, une étude scientifique combinant des données sur les dégâts à une résolution spatiale aussi fine que possible, et des données supplémentaires sur les habitats en surface agricoles, les paramètres paysagers (fragmentation, composition des habitats, urbanisation) et les modes de gestion, reste à mener dans le contexte français, pour comparer les situations locales et aller au-delà des constats et des hypothèses.

Enfin, au-delà des dégâts agricoles, les sangliers causent de nouveaux dégâts en milieu urbain/périurbain, notamment dans les jardins ou les golfs. Les villes françaises étant peu « vertes » (surface en jardins et parcs relativement faible par rapport à d'autres grandes métropoles européennes), la colonisation des sangliers est probablement plus lente que dans d'autres pays. Cependant, la cohabitation entre sangliers et humains en ville et milieux périurbains, et la gestion des problèmes que cela occasionne sont certainement amenées à devenir des questions de plus grande ampleur en France, à l'instar d'autres métropoles européennes (*Conejero et al. 2019, Castillo-Contreras et al. 2021*). Celle dans laquelle le problème est particulièrement prégnant est Berlin, l'Allemagne étant le pays dans lequel de nombreuses études ont été menées (*Kotulski et al. 2008, Stillfried et al. 2017, Stillfried et al. 2017a*), tout autant sur l'écologie du sanglier en milieu urbain que sur les questions de cohabitation humain-animal.

E) Facteurs influençant les dégâts

Plusieurs facteurs peuvent influencer les dégâts : les densités d'animaux, la structure de l'habitat et la disponibilité alimentaire.

- **Densités d'animaux**

De manière générale, il a été montré que les dégâts agricoles sont corrélés à la densité de cerfs et de sangliers (*Bleier et al. 2012 en Hongrie, Spitz et Lek 1999, Schley et al. 2008*). Pour le cerf de Virginie (Amérique du Nord), les dommages sont d'autant plus importants que les groupes sont grands et rassemblés sur des champs de faible surface (*Vecellio et al. 1994*). On peut faire l'hypothèse qu'il en va de même pour le cerf élaphe.

- **Structure de l'habitat**

La structure de l'habitat est aussi un facteur important dans la contribution aux dégâts agricoles. En effet, l'effet lisière de la forêt a été démontré pour le sanglier (*Calenge et al. 2004* dans des vignes, *Thurfjell et al. 2009* dans des champs de blé, seigle et avoine, *Bleier et al. 2012* dans des champs de maïs, blé, tournesol et autres) et le cerf (*Bleier et al. 2008*), les dommages agricoles diminuant avec la distance à la forêt (*DeVault et al. 2007, Bleier et al. 2016*). Ainsi, plus les forêts utilisées par les cerfs et les sangliers sont fragmentées, plus les lisières sont importantes et les zones agricoles proches de ces lisières exposées aux dégâts (*Bleier et al. 2012).*

- **Disponibilité alimentaire**

Dans une zone agricole donnée, la proportion relative de maïs cultivé est corrélée positivement aux dégâts de sanglier. La disponibilité d'autres ressources alimentaires (telles que les ressources disponibles en forêt) diminue aussi l'intensité de la consommation/dégât dans les cultures, notamment par le cerf (*Bleier et al. 2012*).

F) Mesures de prévention des dégâts

Une gestion des populations intégrant la réduction des dégâts agricoles suppose la combinaison de plusieurs mesures de prévention (*voir le Plan national de maitrise du sanglier*[54]), ainsi que l'implication de différents acteurs (agriculteurs, chasseurs, administrations) à l'échelle des unités de gestion.

La principale solution proposée aujourd'hui est la maîtrise des effectifs de sangliers par une pression de chasse adaptée à l'échelle populationnelle et selon le contexte local (comme par exemple des tirs sélectifs sur certaines classes de poids, et notamment les plus grosses laies les plus productives en termes démographiques – *Servanty et al. 2010, Gamelon et al. 2012, Cappa et al. 2021*). Cette mesure de réduction des effectifs, à ce jour la plus efficace pour faire diminuer les populations de sangliers et donc les dégâts agricoles, se heurte toutefois à des réticences locales de la part des chasseurs.

D'autres mesures de prévention combinées à la pression de chasse sont ponctuellement mises en œuvre telles que l'agrainage dissuasif, l'installation de clôtures électriques, l'implantation de cultures à gibier, l'usage de répulsifs ou d'effarouchement (visuel ou auditif, mais ceci nécessite de plus amples études pour tester leur efficacité). D'autres propositions de gestion telles qu'une gestion forestière favorisant la présence d'arbres fruitiers fournissant des fruits forestiers secs ou à pulpe, avec un spectre annuel de production le plus large possible (les sangliers montrent une forte tendance à être frugivores) sont à tester (*Brandt et al. 2006*). L'hypothèse derrière cette stratégie serait donc que la forte diversité spécifique d'arbres fruitiers permettrait de réduire les années sans production qui conduisent les sangliers à aller chercher leur nourriture hors des zones forestières. Cette hypothèse est toutefois à mettre en regard avec le fait qu'une plus forte disponibilité alimentaire de fruits pourrait favoriser les dynamiques de population de sanglier. Ces questions restent ouvertes et nécessitent des études et expérimentations supplémentaires. Enfin, des actions indirectes telles que la réflexion sur l'emplacement de la parcelle sensible (plus ou moins proche de la forêt, voire la sous-partie Facteur influençant les dégâts - Structure de l'habitat), sur sa taille ou sa composition (variété plantée), sont des paramètres sur lesquels l'exploitant peut jouer.

Dans le cas des dégâts agricoles, la question de l'agrainage dissuasif comme mesure de prévention soulève beaucoup de questionnements. Nous avons donc décidé de nous focaliser ci-après sur ce sujet.

---

54. https://www.marne.gouv.fr/content/download/18 217/120 998/file/PNMS.pdf

La méthode d'agrainage de dissuasion (maïs-grain), réglementée au niveau départemental par le schéma départemental de gestion cynégétique (SDGC), est préconisée comme une des techniques de prévention des dégâts vis-à-vis du sanglier et s'applique pour différents types de cultures (céréales, vignobles, pour des exemples : *Calenge et al. 2004, Vassant et al. 1994*). Ceci est rendu possible par le caractère monophasique du sanglier dans sa manière de s'alimenter (il s'alimente souvent sur une source de nourriture principale, dans sa prise alimentaire quotidienne), mais également du fait que le maïs-grain est l'un de ses mets préférés, après les fruits forestiers et le maïs en lait (*Vassant et al. 1987*). L'agrainage doit s'effectuer durant la période de vulnérabilité des cultures (la période de vulnérabilité correspond à la période des semis pour le maïs, ou à la période avant la récolte pour les céréales et la vigne) de façon à ce que les sangliers se nourrissent principalement de cette ressource, limitant ainsi la part qu'ils iraient prélever dans les cultures environnantes (*Brandt et al. 2006*). L'agrainage de dissuasion doit aussi respecter certaines contraintes techniques, c'est-à-dire proscrire les postes fixes d'agrainage pour privilégier un épandage en traînée loin des lisières et à l'intérieur des massifs forestiers, permettant un accès libre à la ressource pour la grande majorité des individus, et augmentant le temps de recherche de la nourriture (*Vassant 1997*). L'agrainage est notamment utile lors des années où la fructification forestière (glands, faines) est faible, ces fruits représentant une part importante du régime alimentaire des sangliers (*Brandt et al. 2006*). Le principe de l'agrainage de dissuasion est donc d'apporter une alimentation de substitution lors des années de faible glandée/faînée, qui sera utilisée comme source d'alimentation principale plus prisée par le sanglier que la culture dommageable du moment (*Vassant 1997*). Par la suite, dès la récolte de ces cultures, l'agrainage de dissuasion doit cesser. Toutefois, des dérives vers une utilisation abusive existent et discréditent cette pratique dans de nombreux secteurs.

Une étude en Suisse ne montre quant à elle aucun effet de l'agrainage de dissuasion sur la prévention des dégâts (*Geisser et Reyer 2004*). Cependant, plusieurs hypothèses expliquent cela : la densité de stations d'agrainage dans le canton étudié est deux fois plus importante et la distance aux cultures est plus faible que les valeurs recommandées dans la littérature scientifique et dans les fiches techniques relatives à la chasse (*Vassant 1997*, note agrainage OFB[55]). Ainsi, la forte densité des stations attirerait des sangliers qui ne fréquenteraient pas ce site sinon. Aussi, à cause de la faible distance entre les postes d'agrainage et les cultures, les sangliers visiteraient les cultures plus souvent qu'en l'absence de ces stations de nourrissage. Leurs résultats montrent donc que la densité et la localisation des stations d'agrainage doit être planifiée et coordonnée avec attention pour obtenir les effets escomptés (*Geisser et Reyer 2004*).

Des études supplémentaires sur l'effet de l'agrainage de dissuasion, et des autres méthodes de prévention telles que les clôtures et l'usage de répulsifs ou d'effarouchement, sur les dégâts agricoles sont nécessaires.

G) Agrainage et dynamique des populations

La question de l'effet de l'agrainage sur la dynamique des populations de sanglier est récurrente et nous avons décidé de faire un point sur ce qui est connu ou non sur ce sujet. Tout d'abord, le type d'agrainage (de dissuasion ou à but cynégétique) est le premier paramètre à préciser lorsqu'on aborde ce sujet, car leurs objectifs ne sont pas comparables. Nous aborderons ainsi dans un premier temps la contribution de l'agrainage de dissuasion à la dynamique des populations de sangliers, puis dans un deuxième temps, nous traiterons de l'agrainage à but cynégétique.

55. https://www.wildschwein-sanglier.ch/pdf/agrainagedissuasif_f.pdf

- **Agrainage de dissuasion**

L'agrainage de dissuasion fait débat, car il pourrait contribuer à « doper » la dynamique des populations de sangliers en augmentant la disponibilité des ressources alimentaires (*Vassant 1997*). Cependant, ce possible effet dopant n'est pas aussi systématique qu'il n'y paraît. En effet, ses conséquences sur la dynamique des populations pourraient être limitées, car l'agrainage a principalement lieu au printemps et en été (*Pépin 1991*), alors que la reproduction des sangliers dépendrait plutôt de la disponibilité des ressources à l'automne (*Touzot 2020*). Par ailleurs, le sanglier n'est pas partout, ni toutes les années, limité par l'abondance des ressources, auquel cas, l'agrainage n'aurait que peu d'effet sur la dynamique de ses populations (*Touzot 2020*). Par contre, dans les milieux pauvres, des études menées aux Pays-Bas et en Estonie suggèrent que l'agrainage participe à la prise de poids des laies, favorise le taux de reproduction (*Groot Bruinderink et al. 1994 aux Pays-Bas*), diminue la mortalité et augmente la fécondité (*Oja et al. 2014 en Estonie*). Cependant, il ne convient pas d'appliquer les résultats de ces études réalisées dans des contextes particuliers (milieux pauvres) à la France où les ressources sont en général abondantes : le rôle de l'agrainage sur la dynamique des populations serait surtout variable suivant les années et suivant le contexte local. Il nécessiterait donc d'être étudié bien plus en détail qu'il ne l'est actuellement, en tenant compte des fluctuations des ressources naturelles, de la densité-dépendence et d'autres facteurs à même d'influencer l'utilisation relative des ressources d'agrainages et des ressources naturelles (par exemple, la distribution spatiale des ressources au sein des caractéristiques paysagères des populations). Qu'il ait des conséquences ou non sur la dynamique des populations, l'agrainage constitue une source d'alimentation facilement disponible et à ce titre, lors des expériences d'arrêt brutal de l'agrainage, un report sur les cultures plutôt que sur les ressources alimentaires naturelles a été observé à court terme (Vassant 1997 et pour un exemple dans les Vosges, *Daucourt et Gaudy 2018*). Nous manquons d'études précises à long terme sur l'effet de l'agrainage et de son arrêt sur les dynamiques de populations de sangliers et les dégâts qu'il occasionne sur les cultures en France. Le fait que ni les zones d'agrainage, ni les quantités distribuées ne soient aujourd'hui répertoriées en France rend de telles études particulièrement difficiles à mener dans des conditions naturelles.

- **Agrainage à but cynégétique**

L'agrainage du sanglier à but cynégétique a pour objectif quant à lui de maintenir artificiellement des populations importantes, souvent incompatibles avec la gestion durable. Dans ce cas, on parle alors de « nourrissage intensif ». Il participe à la création de concentrations importantes d'animaux très sédentaires, que les chasseurs n'arrivent plus toujours à contrôler localement. D'une part, cet agrainage vise donc à augmenter la capacité d'accueil du milieu en apportant une nourriture supplémentaire durant toute ou une partie de l'année pour entretenir un plus gros effectif de sangliers que ne le permettent les ressources naturelles de l'habitat. D'autre part, il vise à cantonner les animaux sur un territoire restreint en vue d'augmenter les résultats des actions de chasse. Ce type d'agrainage est très fortement réglementé, voire interdit, notamment dans les zones de « points noirs » (*figure 58*) et toutes les zones potentiellement sensibles. Dans les départements où ce type d'agrainage est toléré, la chasse du sanglier à l'affût sur des places d'agrainage n'est pas une réponse adaptée pour réduire les densités de populations, car elle conduit à un tir sélectif très fortement orienté sur les mâles et les animaux jeunes (donc inefficace pour réduire les effectifs). Par ailleurs, pour maintenir une chasse « attractive », les prélèvements ne sont souvent pas suffisamment nombreux pour impacter de manière efficace la démographie des effectifs (*Baubet E., com. pers.*).

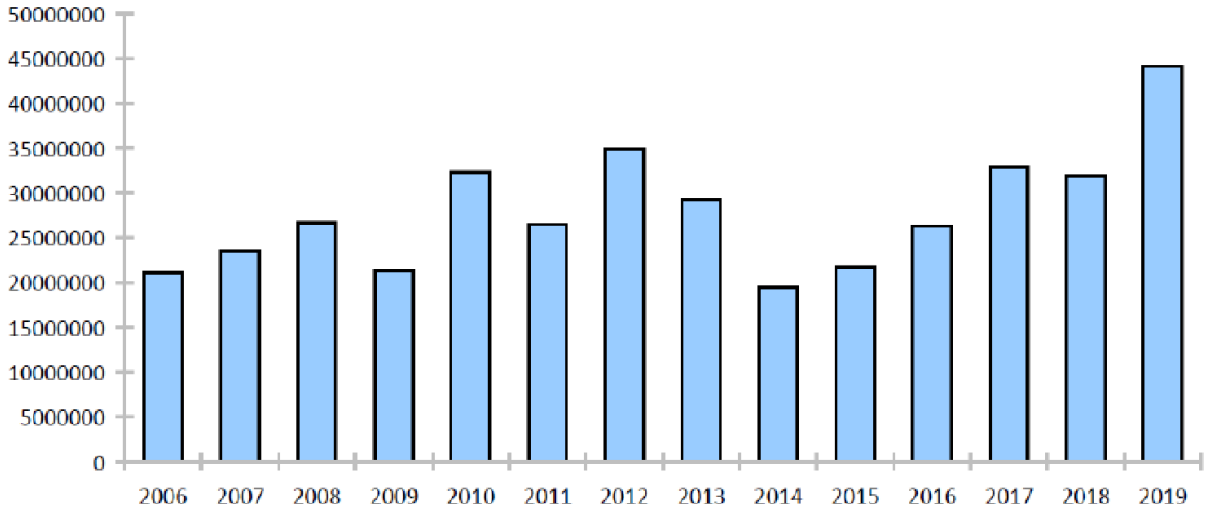
H) Aspect économique

En France, la compensation des dommages agricoles est sous la responsabilité légale des fédérations départementales des chasseurs. Selon que les dégâts sont occasionnés sur les cultures arrivées à maturité, sur les semis, sur les vergers ou prairies utilisées à des fins

agricoles, les modalités de calcul diffèrent (*voir le guide d'indemnisation des dégâts de grands gibiers 2014, Carnis 2012*). Ainsi, le montant indemnisé par année varie selon les surfaces et types de récoltes détruites, mais aussi selon le cours des récoltes. À noter que l'indemnisation ne concerne que les pertes directes sur la récolte et non les dégâts portant sur du matériel endommagé par le grand gibier par exemple (guide d'indemnisation des dégâts de grands gibiers 2014). N'ayant pas réussi à obtenir les montants d'indemnisation par la FNC, nous ne pouvons pas communiquer d'informations précises ici.

De manière plus globale, il existe une variation interannuelle des montants indemnisés pour les dégâts agricoles dus aux ongulés. Cependant, comme évoqué précédemment, cela ne reflète pas uniquement l'évolution de l'intensité des dommages par les ongulés, mais aussi les variations interannuelles des prix des denrées. En France, en 2019, le montant indemnisé directement pour les dégâts avoisinait les 46 millions d'euros (*figure 59*). Au-delà des indemnisations, les dégâts occasionnés par le gibier engendrent aussi des frais de fonctionnement (25,4 millions d'euros), et des coûts de prévention (6 millions d'euros), totalisant ainsi un budget de 77,4 millions d'euros pour le « dossier dégâts agricoles » en 2019.

Figure 59 : montant (en euros) indemnisé par année en France



Source : *issu du bilan des dégats france 2020*

2. Dégâts sylvicoles

Résumé

– L'enjeu de la sylviculture est la gestion durable des forêts. Dans un contexte d'incertitudes liées au changement climatique et aux risques sanitaires, le renouvellement des peuplements forestiers, qui est une étape-clé de la production ligneuse, n'est pas toujours suffisant au regard des objectifs sylvicoles. La présence, lorsqu'ils sont abondants, des ongulés en forêt accentue ces problèmes de renouvellement, qui contraignent les acteurs à mettre en place des solutions de gestion telles que des prélèvements par la chasse ou la protection des arbres ou des parcelles.

– L'article L425-4 du code de l'environnement prescrit aux gestionnaires cynégétiques et sylvicoles d'assurer un compromis, qualifié « d'équilibre sylvo-cynégétique », entre la rentabilité économique des forêts (issue de la production de bois et de la location des baux de chasse) et le maintien d'une faune diversifiée. En pratique, le diagnostic sur l'état de cet « équilibre sylvo-cynégétique » est défini localement par un dialogue entre les acteurs cynégétiques et sylvicoles, et ne repose que partiellement sur des indicateurs de pression ou de dégâts.

– Les indicateurs existants destinés à évaluer cette pression des ongulés sur la flore et son impact sur la régénération forestière restent en grande partie à valider par des études à long terme dans la diversité des contextes rencontrés en France (type de peuplements forestiers, espèces d'ongulés sauvages, régime climatique). Leur validation et leur mise en oeuvre se heurte de surcroît aux difficultés liées à la complexité de la relation entre le renouvellement des peuplements, la pression d'abroutissement/frottis/écorçage et l'abondance des ongulés, ainsi qu'au manque d'acteurs formés et de moyens humains et financiers, à la multiplicité des acteurs sylvicole et cynégétique, au défi de définir des objectifs de gestion partagés, et à l'appropriation par les acteurs des indicateurs validés.

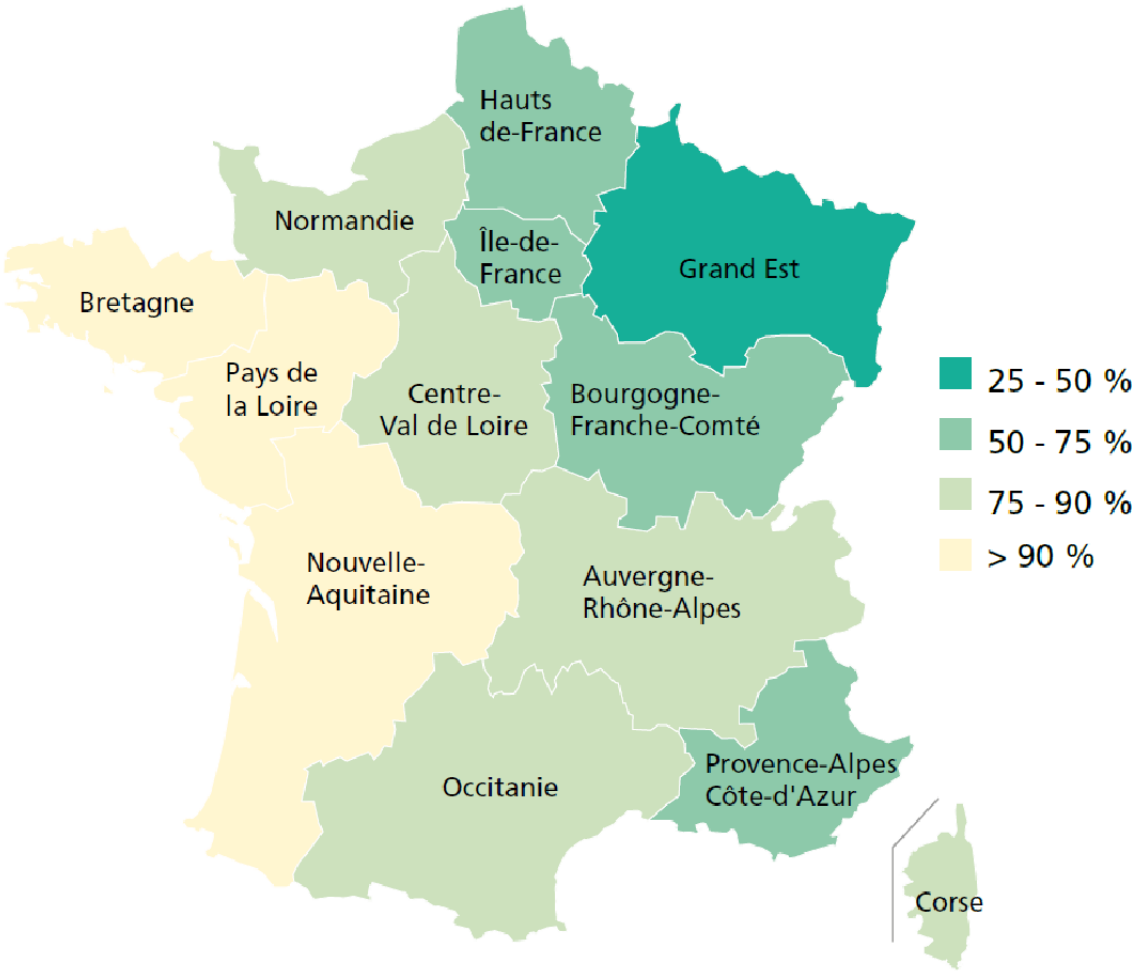
– La mise en commun des données obtenues à partir d'indicateurs validés ou en cours de validation sur des plateformes partagées et accessibles à tous les acteurs est un préalable indispensable à la mise en place de mesures de gestion concertées et à l'évaluation de l'applicabilité et de la pertinence de ces indicateurs. Dans une démarche de gestion adaptative, il reste également à mettre en place des dialogues entre acteurs sylvicoles, cynégétiques, et autres permettant compromis et consensus entre acteurs.

Dans cette partie, nous ferons tout d'abord un rappel rapide sur la forêt en France, puis nous reviendrons sur la nature et les conséquences de la pression des ongulés sauvages sur les peuplements forestiers, la notion de dégâts forestiers, sur les mesures d'évaluation des dégâts et enfin sur les suivis de l'équilibre sylvo-cynégétique.

A) Éléments de rappel sur la forêt en France

En 2021, la forêt française métropolitaine couvre environ 31 % du territoire, soit près de 16,9 millions d'hectares, avec une répartition à 74 % de forêts privées (dont 5,8 millions de plus de 25 ha d'un seul tenant) et 26 % de forêts publiques (dont 9 % de forêts domaniales et 17 % d'autres forêts publiques – essentiellement des forêts communales). Cette superficie augmente de 0,7 % par an depuis 1985. Dans l'ouest de la France, la part de la forêt privée est nettement plus élevée que la moyenne nationale et dépasse 90 % pour les régions Bretagne, Nouvelle-Aquitaine et Pays de la Loire (*figure 60*). La région Grand-Est est la seule région où la forêt privée est minoritaire (44 %, IFN 2019).

Figure 60 : part de la surface forestière privée par région administrative



Source : *IFN 2019*

- **Diversité des peuplements forestiers**

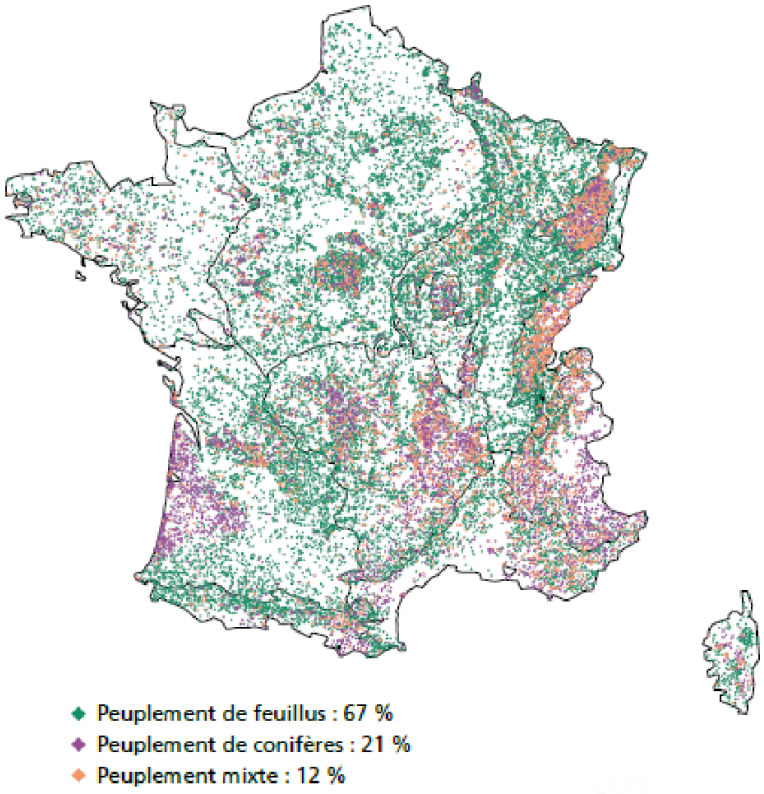
Plus de 190 espèces d'arbres sont présentes en France métropolitaine. La forêt française est diversifiée et composée à part quasi-égale des peuplements purs (7.3 millions ha, *figure 61*, IFN 2019) et mélangés (7.4 millions ha). Les forêts du nord-est de la France et du Massif central sont les plus diversifiées (*figure 62*). À l'opposé, le massif landais est un grand massif de peuplements essentiellement monospécifiques de pin maritime (*IFN 2019*).

- **Composition des peuplements**

La forêt française métropolitaine est composée majoritairement de feuillus[56], qui représentent 67 % de la superficie forestière, soit 11.3 millions d'hectares (*figure 63, IFN 2019*). Ils sont majoritairement présents en plaine ou à moyenne altitude. Les conifères, quant à eux, se trouvent dans les zones montagneuses, dans le massif landais et dans les plantations assez récentes de l'ouest de la France. Les peuplements mixtes[57] se rencontrent souvent en moyenne montagne ou dans les massifs forestiers accueillant les deux autres types de peuplements (Sologne, Dordogne, Bretagne) (*IFN 2019*).

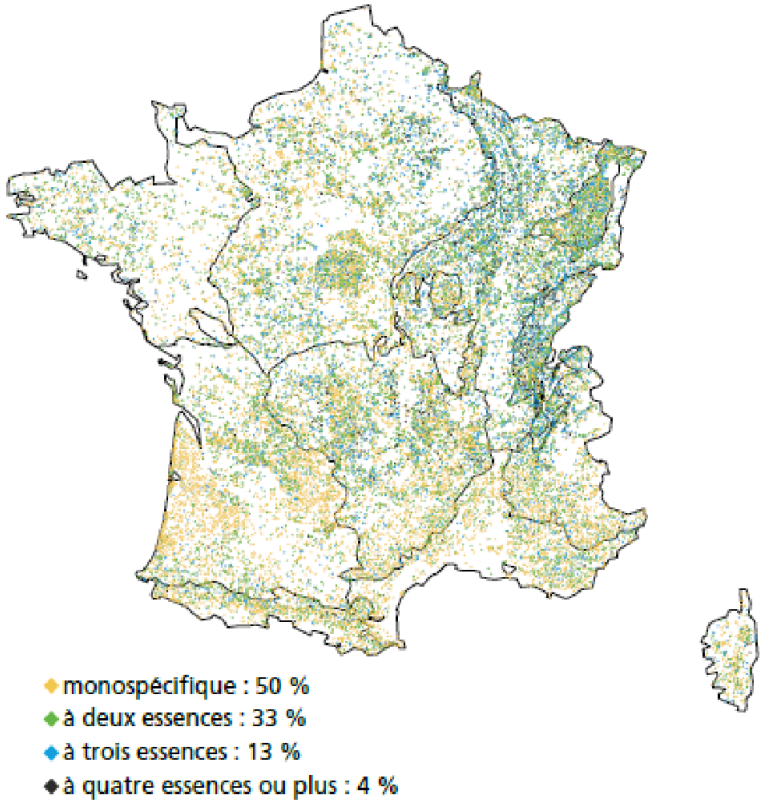
56. Dans les peuplements de feuillus, les feuillus représentent au moins 75 % du couvert du peuplement (*IFN 2019*).
57. Les peuplements mixtes sont un mélange de feuillus et de conifères dans lequel aucun des deux n'atteint 75 % (*IFN 2019*).

Figure 61 : répartition de la composition des peuplements



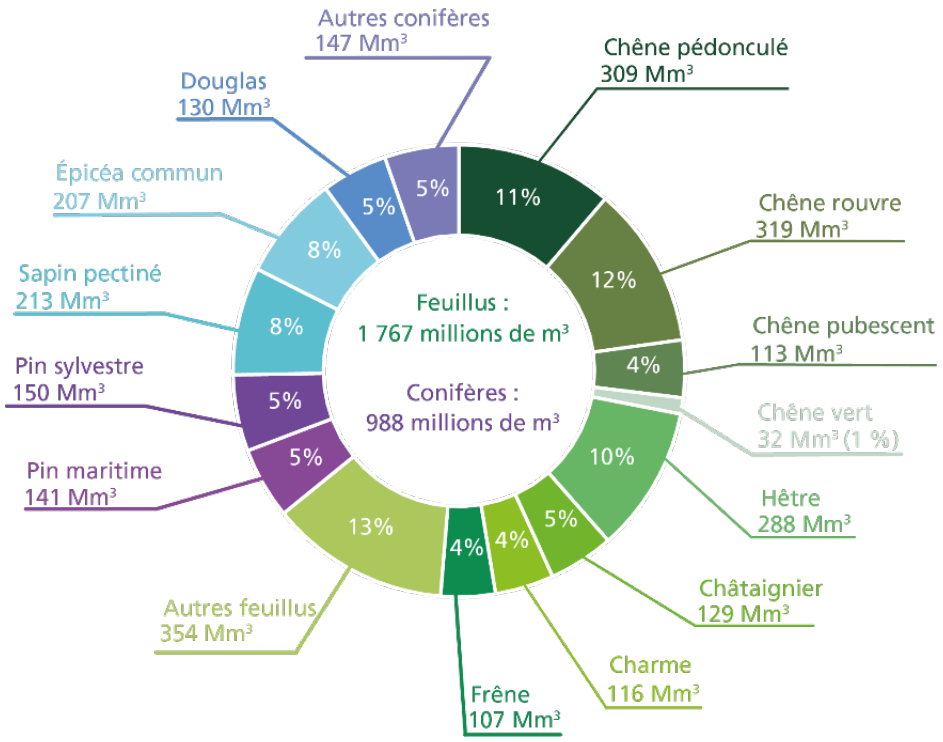
Source : *IFN 2019*

Figure 62 : répartition de la diversité des peuplements en France métropolitaine



Source : *IFN 2019*

Figure 63 : répartition du volume de bois vivant sur pied par essence



Source : *IFN 2019*

B) Contexte

Suite à la politique volontariste de renouvellement de la forêt après la seconde guerre mondiale grâce au Fond forestier national visant à protéger les forêts métropolitaines pour maintenir l'approvisionnement en bois de la société, la forêt française continue de voir son stock de bois sur pied augmenter très significativement (doublement du volume en 55 ans, *Dorioz et al. 2018*). Toutefois, malgré l'augmentation régulière de la surface forestière en France (+ 0,6 %/an en 40 ans), des problèmes de renouvellement des peuplements sont notés sur divers territoires (*Dorioz et al. 2018*). L'enjeu de gestion durable de la forêt, pour laquelle le renouvellement des peuplements constitue une étape incontournable, est important du fait des retards de renouvellement accumulés et des dépérissements liés aux changements climatiques (déficit hydrique, augmentation des températures, incendies, tempêtes, etc.) et aux risques biotiques (ravageurs, maladies) (*Dorioz et al. 2018*). Face aux catastrophes naturelles (exemplesécheresses, attaques de scolytes), l'État subventionne depuis 2020, via un plan de relance[58] de 200 millions d'euros, le renouvellement des forêts françaises et le soutien à la filière bois. Avec pour objectif de contribuer à l'atténuation du changement climatique (une des composantes du rôle environnemental des forêts, *voir Dorioz et al. 2018*) et de soutenir la filière économique du bois (rôle de production des forêts), cette aide est dédiée à la reconstitution de peuplements dégradés ou dépérissants, et incite à diversifier les essences plantées. Sur certains territoires la mise en place de protections des jeunes arbres, en plus de la régulation de la pression d'herbivorie par le prélèvement d'animaux, est nécessaire pour assurer le succès de renouvellement de ces peuplements - par régénération naturelle ou plantation. Le coût de ces dispositifs de protection a un fort impact sur le bilan économique des forêts, et peut même remettre en question les

58. https://agriculture.gouv.fr/francerelance-le-renouvellement-forestier-est-lance
https://agriculture.gouv.fr/reboiser-les-forets-francaises-poumons-verts-de-notre-territoire

objectifs sylvicoles[59] de ces massifs. Cette nécessité de régulation de la pression d'herbivorie mise en avant par les gestionnaires forestiers sur certaines zones s'est traduite en 2020 par une charte d'engagement[60] sous l'égide du ministère de l'agriculture, dans laquelle les chasseurs s'engagent à agir aux côtés des propriétaires forestiers pour adapter la pression cynégétique à l'effort de reboisement.

Les ongulés s'imposent donc comme une contrainte pour les propriétaires forestiers lorsque les niveaux de populations provoquent des dégâts incompatibles avec les objectifs sylvicoles, malgré le fait que ceux-ci leur fournissent parfois un revenu complémentaire avec la chasse (*chapitre 7*). Bien que les préoccupations des propriétaires et gestionnaires forestiers soient réelles[61], il reste difficile d'évaluer la part des ongulés sauvages dans le contexte plus global du problème de régénération des forêts en France. Cela avait notamment été souligné dans le rapport Efese concernant les forêts qui faisait état d'un besoin d'indicateurs standardisés et validés applicables à l'ensemble des peuplements et de données à acquérir sur le long terme (*chapitre 6.4.2 et annexe 5 dans Dorioz et al. 2018*). Le message-clé traitant des problèmes dus aux ongulés sauvages en forêt avait néanmoins fait l'objet d'un manque de consensus entre les acteurs où la nécessité d'évoquer les problèmes de déséquilibre sylvo-cynégétique (*encadré 3*) avait été soulignée.

Les pratiques sylvicoles font aussi face aux questions de perception par le grand public ; notamment, les protections des plantations vis-à-vis des ongulés par des clôtures ou des engrillagements constituent une gêne paysagère (inesthétique) pour qui vient en forêt pour se ressourcer et pratiquer des activités récréatives (*Dorioz et al. 2018 ; Abildtrup et Garcia 2020*). En outre, les matériaux utilisés (métal, plastique) contrarient l'image du milieu naturel recherché par le public. Parallèlement, les modes de gestion en futaie régulière (peuplement constitué d'arbres d'âge très proches) et les coupes à blanc (plus commodes pour l'exploitation et la conduite des chantiers) font l'objet de multiples controverses (*Dorioz et al. 2018*). Les forêts bénéficiant d'un mode de traitement irrégulier « répondent davantage à la demande de loisir en forêt dans la mesure où les travaux sylvicoles qui s'y déroulent sont peu envahissants ». (*Dorioz et al. 2018*). Dans ce mode de traitement sylvicole les conséquences de l'abroutissement, du frottis et de l'écorçage par les ongulés (*voir ci-dessous État des connaissances sur l'herbivorie en forêt*) sont plus difficilement identifiables du fait de leur dilution dans l'ensemble des peuplements. Ceci peut alors entraîner une forme de myopie sur des problèmes de régénération qui se révèleront des années plus tard puisque plus diffus, moins concentré sur des zones de renouvellement bien identifiées.

La gestion sylvicole fait alors face à des objectifs multiples qui ne sont pas aisément compatibles, avec d'une part le souhait de valoriser les rôles sociaux et environnementaux de la forêt et d'autre part, la nécessité de faire appel à des pratiques de gestion mal acceptées par les citoyens (types de coupes, protection des plants, chasse) pour atteindre les objectifs de production.

Dans ce contexte forestier à multiples enjeux, nous aborderons (1) l'état des connaissances sur le rôle des ongulés sur les peuplements forestiers, (2) l'évaluation française de l'herbivorie en forêt, et (3) les mesures de gestion face à la pression d'herbivorie.

---

59. Les objectifs sylvicoles correspondent à une densité de tiges attendues à un stade de développement du peuplement. Ils dépendent des peuplements et sont définis par différents critères tels que la densité de semis au premier dépressage, la densité de tiges à la première éclaircie, la densité de tiges viables à la récolte, etc. Ces objectifs sont fixés par les gestionnaires forestiers et doivent suivre les exigences sylvicoles définies par les orientations régionales forestières. La densité de tiges viables doit garantir l'avenir du peuplement.

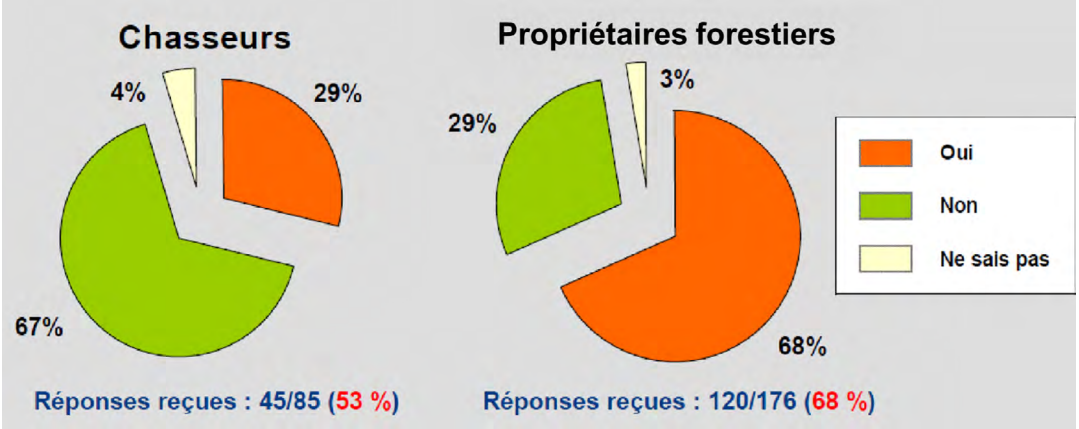
60. https://franceboisforet.fr/wp-content/uploads/2021/01/Charte-engagement-foret-bois_signee.pdf

61. À l'échelle de l'Europe, Requardt et al. 2007 montrent, dans le cadre d'une enquête sur les niveaux d'inquiétude des gestionnaires face à différentes menaces pesant sur les forêts, que la menace que représentent les trop fortes abondances de cervidés arrive en troisième position juste après les insectes et les tempêtes.

Encadré 3 - Équilibre sylvo-cynégétique

Dans de nombreuses situations, l'insuffisance de données quantitatives sur le suivi des populations d'ongulés et de leur impact sur la forêt rendent difficile un constat partagé par tous les acteurs du territoire, ce qui est essentiel pour mettre en place une gestion concertée. Une étude menée dans le Tarn en 2000 par l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation, et l'environnement (INRAE) illustre bien la divergence de point de vue entre chasseurs et sylviculteurs quant à la perception des niveaux de dégâts (Ballon et al. 2004, figure 64). Ainsi, 67 % des chasseurs interrogés considèrent que les dégâts de cervidés sont inexistants dans leur département tandis que 68 % des propriétaires forestiers pensent le contraire.

Figure 64 : réponse des chasseurs et des propriétaires forestiers



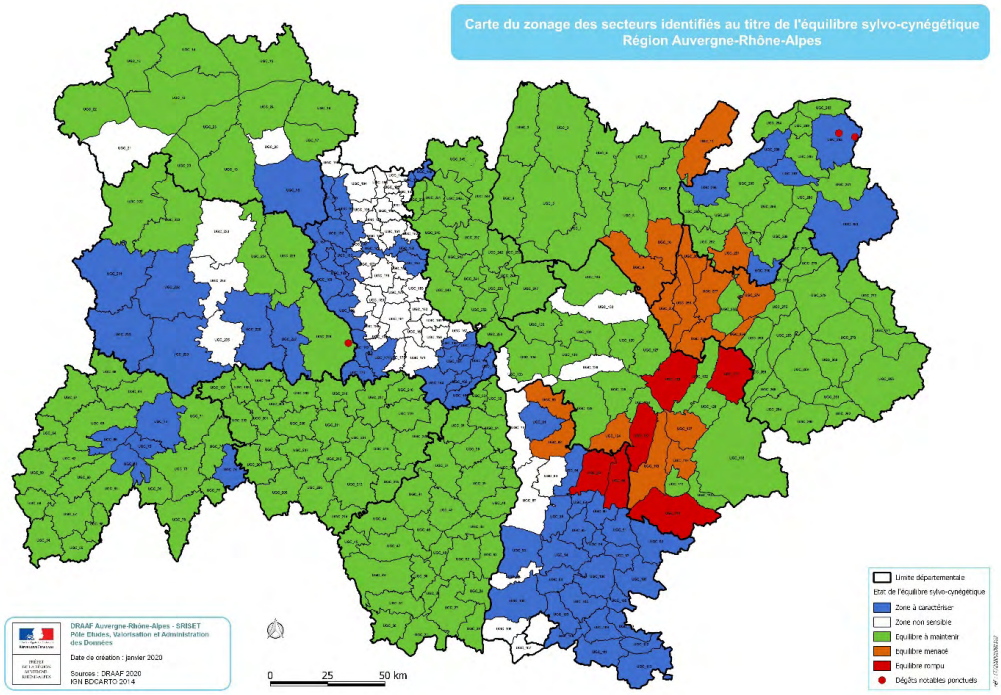
Note : réponse à la question « Pensez-vous qu'il existe des problèmes de dégâts de cervidés en forêt sur votre secteur ? » pour une enquête réalisée dans le tarn en 2000.

Source : *résultats issus de ballon et al. 2004 et présentés par JP Hamard en 2019 à la journée nationale des groupes de progrès*

Face à la divergence des points de vue concernant les dégâts sylvicoles et aux demandes parfois contradictoires des gestionnaires cynégétiques et sylvicoles, l'article L425-4 du code de l'environnement (voir ci-dessous) impose aux différents acteurs d'assurer ensemble un équilibre sylvo-cynégétique (figure 65), soit le maintien d'une faune diversifiée compatible avec la rentabilité économique des activités sylvicoles (issues de la production de bois et de la location des baux de chasse). L'équilibre sylvo-cynégétique correspond à un état à rechercher, à l'échelle du massif (et non de la propriété forestière), qui peut être dynamique et dépend fortement du contexte, et notamment des objectifs sylvicoles et cynégétiques. Sa définition étant difficilement dissociable de la notion de consensus entre les acteurs du territoire concerné, il doit être défini de façon concertée. Il n'existe donc pas un seul équilibre sylvo-cynégétique, mais diverses possibilités qui dépendent chacune de l'unité spatiale en question et des objectifs de gestion qui lui sont associés, et qui reflètent la multiplicité des parties prenantes impliquées dans l'utilisation de ressources communes (essentiellement les propriétaires forestiers et les chasseurs). Des instances telles que l'Office français de la biodiversité (OFB) ou l'INRAE proposent qu'un dialogue soit mis en place en toute transparence entre forestiers et chasseurs pour trouver un consensus approprié à chaque unité spatiale, permettant de décider ensemble d'orientations de gestion partagées et de tendre vers un équilibre sylvo-cynégétique. Plusieurs programmes de suivi ont ainsi été mis en place afin d'améliorer le dialogue et les prises de décision entre les différents acteurs (tableau 6).

L'atteinte de l'équilibre sylvo-cynégétique de chaque territoire nécessite des indicateurs permettant de construire un constat partagé (*tableau 6*). Pour cela, ces indicateurs doivent être acceptés par les acteurs pour qu'ils ne soient pas remis en cause, d'où l'intérêt de choisir des indicateurs reconnus et validés scientifiquement. Enfin, le suivi de ces indicateurs et l'animation de cette concertation demande des moyens humains et financiers importants, bien souvent manquants, sans lesquels il est très compliqué de mener à bien un tel processus.

Figure 65 : carte du zonage des secteurs identifiés au titre de l'équilibre sylvo-cynégétique en aura



Note : janvier 2020, d'autres cartes sont présentées en annexe 9.
Source : *Draaf 2020*

Des formations sur l'équilibre sylvo-cynégétique (incluant la gestion adaptative) sont dispensées entre autres par l'OFB (pour le ministère de l'agriculture et de l'alimentation) ou l'INRAE, et sont destinées aux personnes impliquées dans les plans régionaux forêt bois (PRFB) qui peuvent être des acteurs de la gestion ou de l'administration. Ces formations font intervenir divers organismes tels que l'INRAE, l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), l'Office national des forêts (ONF), le Centre régional de la propriété forestière (CNPF), l'Association nationale des chasseurs de grand gibier (ANCGG), la Fédération nationale des chasseurs (FNC), etc.

Ainsi, maintenir ou restaurer l'équilibre sylvo-cynégétique souhaité par les gestionnaires nécessite quatre prérequis complémentaires. Le premier a trait au choix de l'échelle spatiale de gestion. En effet, les propriétaires et gestionnaires forestiers et chasseurs ne partagent pas forcément les mêmes échelles de gestion. Alors que la gestion par la chasse se réalise à l'échelle d'une population animale, les opérations forestières sont faites à des échelles dictées par les stratégies de gestion des peuplements (exemple les massifs ou propriétés foncières). Les plans de gestion sont ensuite déclinés par secteur et conduisent à des opérations sur des parcelles (ou autre unité de gestion sylvicole). Le second nécessite d'identifier les objectifs de gestion des acteurs concernés par ce périmètre et de définir un état d'équilibre attendu avec des objectifs partagés. Il est nécessaire dans un troisième temps d'apprécier et de suivre l'état d'équilibre escompté à partir de données fiables obtenues selon des méthodes rigoureuses et validées (*tableau 6*). Il est également souhaitable d'identifier et de tracer toutes les sources d'informations connexes susceptibles d'alerter sur l'émergence d'écarts à l'équilibre recherché. Enfin, il convient de réunir régulièrement les parties prenantes (acteurs cynégétiques et forestiers) afin de faciliter le dialogue, mieux partager les informations disponibles et permettre d'établir un constat partagé. Ainsi, la notion d'équilibre sylvo-cynégétique combine des aspects écologiques, sociaux et économiques. Ceci requiert d'ouvrir le débat et la communication avec d'autres acteurs de la société civile

pour exposer la nature des objectifs de gestion et expliquer les moyens nécessaires à leur mise en œuvre.

Extrait de l'article L425-4 du Code de l'environnement

« L'équilibre agro-sylvo-cynégétique consiste à rendre compatibles, d'une part, la présence durable d'une faune sauvage riche et variée et, d'autre part, la pérennité et la rentabilité économique des activités agricoles et sylvicoles.

Il est assuré, conformément aux principes définis à l'article L. 420-1, par la gestion concertée et raisonnée des espèces de faune sauvage et de leurs habitats agricoles et forestiers.

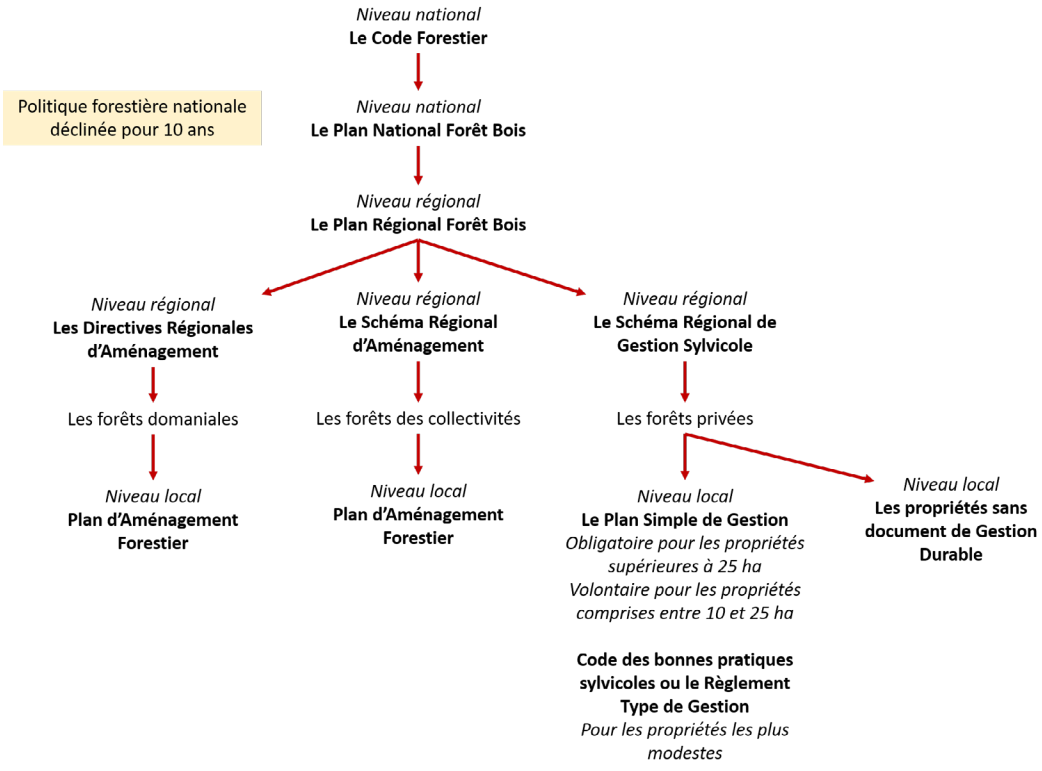
L'équilibre agro-sylvo-cynégétique est recherché par la combinaison des moyens suivants : la chasse, la régulation, la prévention des dégâts de gibier par la mise en place de dispositifs de protection et de dispositifs de dissuasion ainsi que, le cas échéant, par des procédés de destruction autorisés. La recherche de pratiques et de systèmes de gestion prenant en compte à la fois les objectifs de production des gestionnaires des habitats agricoles et forestiers et la présence de la faune sauvage y contribue. L'indemnisation mentionnée à l'article L. 426-1 peut contribuer à cet équilibre.

L'équilibre sylvo-cynégétique tend à permettre la régénération des peuplements forestiers dans des conditions économiques satisfaisantes pour le propriétaire, dans le territoire forestier concerné. Il prend en compte les principes définis aux articles L112-1, L121-1 à L121-5 du nouveau code forestier ainsi que les dispositions des programmes régionaux de la forêt et du bois mentionnés à l'article L. 122-1 du même code ».

Encadré 4 - Niveaux nationaux, régionaux et locaux de définition des objectifs de gestion sylvicole

Les objectifs de gestion sont définis au niveau national (plan national de la forêt et du bois - PNFB) puis régional (plan régional de la forêt et du bois - PRFB) (*figure 66*). En forêt privée, les itinéraires de gestion par type de peuplement et par essence sont décrits au niveau régional dans le schéma régional de gestion sylvicole (SRGS). Au niveau local, les propriétés de plus de 25 ha doivent avoir un plan simple de gestion (certaines propriétés n'ont pas de document de gestion durable). De la même manière, au niveau régional, les itinéraires en forêt publique sont décrits dans les directives régionales d'aménagement (DRA pour les forêts domaniales) et schémas régionaux d'aménagement (SRA pour les forêts des collectivités). Au niveau local, ce sont les plans d'aménagement forestier qui fixent les objectifs.

Figure 66 : l'organisation de la forêt en France



Source : *issu du guide brossier/pallu*

ÉTAT DES CONNAISSANCES GÉNÉRALES SUR L'HERBIVORIE EN FORÊT

- **Nature et conséquences de la pression des ongulés sauvages sur les peuplements forestiers**

Les effets des ongulés sauvages sur les peuplements forestiers sont multiples et peuvent influencer la régénération, la vitesse de croissance, la forme des tiges ou encore la qualité du bois de plusieurs façons, mais aussi la diversité floristique, la structure et le fonctionnement des peuplements forestiers, et engendrer des effets en cascade sur différents taxons associés

aux peuplements forestiers (*Ramirez et al. 2019*). Les effets des ongulés sur la composition et le fonctionnement des écosystèmes forestiers ont fait l'objet de diverses études. Nous évoquons déjà dans *la partie 2 - Fonctions écologiques des ongulés sauvages* leurs effets sur les différents compartiments des écosystèmes. Dans cette partie orientée sur les dégâts sylvicoles, nous avons choisi de rappeler les effets des ongulés sur les paramètres de régénération, croissance et de qualité des peuplements exploités, étant donné que l'aspect économique prévaut dans la notion de dégâts. Nous ne mentionnerons donc plus les effets des ongulés sur la diversité floristique, sur la composition des communautés animales associées aux forêts, sur les flux de nutriments dans le sol, sur les flux de graines, etc.

Les ongulés exercent diverses pressions sur les peuplements forestiers tant au niveau écologique qu'économique, pour lesquelles les conséquences varient selon la densité d'animaux, l'intensité d'herbivorie, leur régime alimentaire, les conditions biotiques et abiotiques locales, et les pratiques sylvicoles appliquées sur le peuplement (*Gill 1992a, Gill 1992b*). Parmi les pressions que les ongulés exercent directement sur les arbres, nous pouvons citer l'abroutissement, le frottis et l'écorçage :

- l'abroutissement correspond à la consommation de bourgeons, feuilles ou jeunes pousses (semis) dans un but alimentaire. Les semis ou plantules peuvent aussi être arrachés ou sectionnés. La section est mâchonnée par les ruminants et la blessure est horizontale alors qu'elle est clairement sectionnée par les rongeurs et la blessure est oblique. Il est cependant impossible de différencier un abroutissement entre un cerf et un chevreuil, sauf si des indices supplémentaires persistent (traces, crottes), ou que la blessure est trop haute pour que le chevreuil y ait eu accès (1,20 mètre en plaine, ceci n'est plus valable dans les zones à fort enneigement) – (*Saint-Andrieux 1994*). Cependant, on peut aujourd'hui identifier l'espèce en prélevant les tiges broutées afin d'effectuer des analyses d'ADN sur la salive laissée par les herbivores (*Nichols et al. 2012*). Cette technologie n'est pour l'instant applicable que dans le cadre d'études scientifiques ;
- le frottis est réalisé par les cerfs et les brocards qui frottent leur bois sur les végétaux pour marquer un territoire, mais aussi débarrasser leurs bois des velours qui ont permis leur repousse. Le frottis affecte les tiges ligneuses de faible diamètre (1 à 3 cm pour le chevreuil) jusqu'à des tiges de 10 cm et plus pour le cerf. À savoir qu'exceptionnellement et de manière très localisée dans des zones de brame, les peuplements adultes peuvent subir des dégâts de type frottis par le cerf lors de la période de rut ;
- l'écorçage correspond à la consommation d'écorce par les cerfs, généralement sur des arbres (jeunes ou adultes) de 15 à 30 cm de diamètre. L'écorçage pourrait traduire un trouble physiologique du cerf dû à un déséquilibre, voire une carence, dans le régime alimentaire herbacé de cette espèce (*Hamard et al. 1992, Verheyden et al. 2006*), consisterait en une action de vermifugation par les tanins (*Decors 2005, Saint-Andrieux et al. 2009*) ou de facilitation de la digestion (*Saint-Andrieux et al. 2009*).

Les ongulés comme le cerf et le sanglier consomment aussi les graines (glands, faines, châtaignes, etc.) diminuant ainsi la disponibilité de graines pour le renouvellement forestier. Les semis peuvent aussi être déterrés par les sangliers qui retournent le sol (labour) pour rechercher de la nourriture, et les plants de chênes peuvent être arrachés pour accéder aux glands ou aux racines. Le piétinement par des hordes de sangliers entraîne aussi la destruction de parcelles de jeune régénération.

Alors que de fortes abondances d'ongulés pourraient compromettre la régénération et la croissance des peuplements forestiers (*voir paragraphe suivant*), des effets bénéfiques pour les arbres et les peuplements sont observables dans certains contextes forestiers avec des niveaux de populations d'ongulés faibles ou modérés. Par exemple, un abroutissement modéré peut favoriser une croissance compensatoire et augmenter le taux de croissance des tiges (*Gill 1992a*, effet positif de l'abroutissement sur la croissance des semis de pin maritime dans *Ballon et al. 1991*). La dispersion des graines par endo et épizoochorie permise par les déplacements sur de longues distances des ongulés est un effet des ongulés sur les peuplements à ne pas oublier. Bien que la dispersion des plantes d'intérêt sylvicole n'ait pas été directement démontrée, on peut noter la dispersion de plantes de la strate arbustive (exemple la ronce) ou herbacée

(exemple le plantain) qui constituent des ressources alimentaires alternatives (*Pellerin et al. 2016*). Enfin, le retournement du sol par le sanglier pourrait réactiver la banque de graines du sol forestier et ainsi être bénéfique pour l'installation de semis d'arbres, dans les cas où une épaisse couche de litière ou de végétation herbacée est un obstacle pour la germination.

Une forte consommation de graines, un fort abroutissement sur les jeunes plants, le frottis ou le déchaussement des plants lié à de **fortes densités ou concentrations locales**[62] de cervidés peuvent compliquer ou compromettre la régénération et la croissance des peuplements forestiers (*Gill 1992a, Gill 1992b, Fuller 2001, Hamard et al. 2003, Côté et al. 2004*). Ces effets néfastes pour les activités des sylviculteurs sont observés sur divers territoires en France : forêts de Chaux dans le Jura et le Doubs, de Mormal dans le Nord, de Gérardmer ou le massif du Donon dans les Vosges, le massif du Cosson en Sologne, forêt autour de Vierzon et Vouzon au sud-est de la Sologne dans le Cher et Loir-et-Cher, entre autres. Par exemple, dans le massif du Donon, le diagnostic sylvicole (*voir encadré 5* – Diagnostic des dégâts sylvicoles en France) fait apparaître des difficultés pour régénérer les peuplements forestiers dans près de 90 % des peuplements sensibles, l'abroutissement par cerf ayant été mis en cause dans 70 % des cas (*Flament et Hamard 2011*). Parallèlement, l'observatoire national des dégâts mis en place en 1999/2000 dans cinq départements (Landes, Oise, Sarthe, Tarn, Vosges) a mis en évidence une très grande variabilité de l'ampleur des atteintes en forêt à toutes les échelles étudiées *(Ballon et al. 2005*). Ce sont les départements des Vosges et de l'Oise qui présentaient les plus importants dégâts (abroutissement, frottis, écorçage). À noter que des variations géographiques notoires y étaient observées, parfois même au sein d'une unité de gestion, où l'intensité des dégâts pouvait varier d'un peuplement à l'autre en dépit d'une faible distance (*Ballon et al. 2005*).

L'abroutissement du bourgeon terminal peut aussi entraîner la fourchaison de la tige principale (*Gill 1992a*) et ainsi diminuer sa qualité sylvicole, voire remettre en question la valeur économique des résineux. Les frottis sur les jeunes plants peuvent aussi entraîner un retard de croissance, de la mortalité ou des déformations et déficiences de la tige principale. Enfin, un fort écorçage peut mettre en péril des peuplements adultes et entraîner de la pourriture qui compromet la qualité du bois, et qui ne sera souvent visible qu'au moment de la coupe, soit des décennies plus tard. Selon le taux d'écorçage des tiges et la qualité de la cicatrisation (variable d'une essence à l'autre), le nombre de tiges viables est impacté (*voir guide pratique d'évaluation des dégâts en milieu forestier*). Notamment, il n'y a parfois pas assez de tiges viables pour constituer un peuplement. Enfin, la destruction ou l'arrachage de plants ou semis par les sangliers lors des phases de renouvellement peut compromettre l'avenir du peuplement si ceux-ci sont récurrents.

Au-delà des problèmes de régénération, du ralentissement de la croissance des arbres et de la diminution de la valeur économique des peuplements, les fortes densités d'ongulés diminuent la diversité spécifique, l'abondance de certaines espèces végétales et animales ou modifient les fonctions de protection de la forêt (exemple contre les avalanches, les glissements de terrain, l'érosion, les crues) – (*Reimoser 2003, Zürcher-Gasser et Frehner 2019*).

La quantification des effets à long terme de l'abroutissement, du frottis et de l'écorçage sur des peuplements forestiers est très peu présente dans la littérature. En effet, ces effets sont difficiles à quantifier du fait des décalages temporels entre les différentes pressions d'herbivorie qui interviennent dans le temps et la réponse des essences à ces pressions. Dans un travail bibliographique en cours, Boulanger et collaborateurs relèvent qu'uniquement 32 références en 30 ans (1983-2013) s'intéressent aux effets à long terme de ces pressions et que seulement 17 d'entre elles en réalisent une quantification. Ils relèvent par exemple que suite à de l'abroutissement, le chêne peut perdre de 40 cm à 1,50 m de croissance en hauteur en 10 ans, soit un retard de croissance de 1 à 5 ans. Le hêtre peut présenter aussi des réductions de croissance qui peuvent aller jusqu'à 56 % de hauteur en 12 ans de croissance. L'abroutissement

62. Par exemple à cause des pratiques sylvicoles générant des grandes trouées attractives pour les animaux, Kuijper et al. 2009, Barrère et al. 2021.

sur le sapin peut entraîner un retard de croissance qui peut atteindre jusqu'à 15 ans et une mortalité d'environ 50 %. L'épicéa peut quant à lui enregistrer des retards de croissance dus à l'abroutissement jusqu'à 8,5 ans et des défauts de forme conséquents. Ainsi, les effets varient selon les essences qui ont différents niveaux de tolérance (capacité des plantes à faire face à la pression par les herbivores en mettant en place des mécanismes et structures pour remplacer les parties affectées) et de résistance (capacité des plantes à faire face à la pression par les herbivores en produisant des métabolites secondaires ou des barrières physiques) à l'abroutissement, au frottis et à l'écorçage. Notamment, les semis et plants sont particulièrement sensibles à l'abroutissement de par leur petite taille (*Bernard 2018*). Pour une essence donnée, la sensibilité des plants issus de pépinière est supérieure à celle des semis naturels du fait de leur plus forte appétence (*Ballon et al. 1999*).

À long-terme, un déficit de régénération ou un retard de croissance peuvent entraîner une diminution de densité du peuplement voire sa disparition et/ou le remplacement d'une essence très consommée par une autre moins appétente (blocage de régénération par le développement du noisetier peu consommé, hêtre favorisé par rapport au sapin ou au chêne, sapin progressivement remplacé par l'épicéa dans les Vosges (*Bernard et al. 2017*). Les cervidés peuvent donc modifier durablement l'aspect des peuplements forestiers (*Kuijper et al. 2010, Kuijper et al. 2010a*), allonger la durée des phases de renouvellement voire changer les patrons de succession forestière (*van Wieren et Bakker 2008*).

Ainsi, de **fortes densités ou concentrations locales** d'ongulés peuvent conduire à l'échec de renouvellement forestier et entraîner la dévalorisation du bois. Dans les cas de plantations issues de pépinières, les impacts des cervidés peuvent aussi être considérables sans pour autant être en présence d'une forte densité d'animaux (exemple les plantations de douglas sont très sensibles au frottis du brocard, mais les plants ont cependant une forte capacité de cicatrisation sans infection ce qui permet leur survie). Les retards et ralentissements de la régénération d'un peuplement modifient ainsi les prévisions et objectifs du gestionnaire forestier. Cette situation impose des surcoûts considérables (protections, entretiens accrus, exemple du doublement du coût d'une plantation pour du chevreuil et triplement pour du cerf, (*Pillon S., com. Pers*), ajournement des interventions sylvicoles et retard dans les objectifs de protection) et des risques pour les propriétaires, qui renoncent parfois à mobiliser le bois des parcelles qu'ils ne sont pas certains de pouvoir régénérer (*PNFB 2016-2026*). Dans le cadre des aides aux reboisements des peuplements sinistrés du plan de relance, les protections contre les ongulés sont aujourd'hui financées. Ce n'était pas le cas jusqu'à présent des aides exceptionnelles au reboisement.

Autres facteurs influençant la régénération forestière

Dans le *paragraphe* précédent, nous avons évoqué que de fortes densités ou concentrations locales d'ongulés pouvaient compromettre la régénération des peuplements forestiers. Ces échecs de régénération peuvent avoir des conséquences dramatiques pour la diversité des essences et des animaux qui en dépendent, pour l'économie dans le cas de peuplements exploités et pour les services écosystémiques associés aux forêts. Cependant, il ne convient pas de réduire dans tous les cas l'absence de régénération forestière à l'unique surabondance des ongulés. En effet, **plusieurs autres raisons de ces échecs peuvent être invoquées** : le changement d'usage des terres, l'altération des régimes de perturbation, le changement climatique, les pathogènes, la perte de graines dispersées par les animaux, la concurrence par la végétation interférente, des conditions abiotiques modifiées, les attaques imputables aux lagomorphes et aux rongeurs, le pâturage par les animaux domestiques, les pratiques sylvicoles inappropriées/erreurs de gestion forestière, etc. (*Terborgh et al. 2008, Lindbladh et Foster 2010, Tomback et Achuff 2010, Brunet et al. 2014, Schulze et al. 2014, Bradshaw et Waller 2016*). La liste est longue et ces facteurs interviennent à différentes phases dans le processus de régénération. Souvent, le problème des dégâts par les ongulés sauvages s'ajoute à ces autres facteurs, et à un stade ultérieur quand la régénération a déjà subi un certain nombre d'autres difficultés. Dans ce sens, les ongulés peuvent être le facteur qui fait basculer le système vers l'échec (et

les ongulés sont définis à tort comme la cause principale), mais **en réalité le problème est multifactoriel** et il est donc important d'en identifier les causes. Bien que ces facteurs aient été démontrés comme ayant un impact dans des conditions spécifiques, leur importance, leur impact et leurs interactions à l'échelle du paysage ne sont encore pas bien compris (*Petersson et al. 2019*) et l'influence unique des ongulés est parfois conclue trop hâtivement. Les processus écologiques liés aux forêts s'étendant sur des temps longs, leurs études sont en effet difficiles à mettre en œuvre, qui plus est à de grandes échelles spatiales. En Suède, l'inventaire forestier national (IFN) réalisé depuis 1953 a permis notamment d'étudier une partie de ces effets sur la régénération forestière. Ainsi, la faible dynamique de régénération des chênes (pédonculés et sessiles) dans le sud de la Suède est due en partie à des sous-bois plus sombres du fait d'une forêt plus dense et à la surabondance de cerfs (*Petersson et al. 2019*). Ces deux causes sont respectivement issues d'un changement de gestion forestière et des populations d'animaux. Dans le premier cas, l'abandon des pratiques de gestion ancienne, telles que le pâturage, les coupes sélectives et les feux de faible intensité maintenant des habitats relativement ouverts (*Vera 2000, Abrams 2003, Kirby et Watkins 2015*), ont mené à une densification des forêts, inadaptée au renouvellement des chênes (*Nilsson 1997, Abrams 2003*). Ce processus est aussi renforcé par le changement climatique qui, dans les climats tempérés, accélère la production nette et indirectement augmente le volume de bois sur pied (*Boisvenue et Running 2006, Gold et al. 2006*). Par conséquent, la régénération des espèces dépendantes de la lumière et des perturbations peuvent être réduites (*Petersson et al. 2019, Borderieux et al. 2021*). Dans le second cas, nous avons vu plus haut dans le rapport que le changement de gestion de la chasse avait favorisé l'augmentation des populations d'ongulés, mais aussi que les changements d'usage des terres affectant la disponibilité en nourriture et les hivers plus doux participaient aussi à cette augmentation (*Lavsund et al. 2003, Apollonio et al. 2017*). Cette étude montre donc que dans ce cas, ce sont deux causes combinées (forêt plus dense et abondance d'ongulés), et pas uniquement l'effet des ongulés qui affectent la régénération.

Vulnérabilité des forêts à la pression d'herbivorie

Les forêts présentent différents degrés de vulnérabilité à la pression d'herbivorie qui dépendent de divers facteurs. Alors que la densité d'ongulés est généralement identifiée comme un des facteurs positivement reliés au taux d'abroutissement (*Nikula et al. 2021*), il apparaît que l'effet de la densité peut être modulé par le climat régional et les attributs du paysage (*Spake et al. 2020*). La gestion de ces attributs dans certaines régions pourrait jouer sur l'attractivité du site, même quand les ongulés sont à forte densité. La susceptibilité à la pression d'herbivorie dépend aussi de la nature des essences forestières et du mode de régénération qui jouent un rôle majeur dans la sensibilité[63] d'un peuplement donné (*Gill 1992a, Ballon et al. 2005*). Dans d'autres cas, les caractéristiques forestières (âge du peuplement, nourriture alternative de bonne qualité, proportion de jeunes plants) ont aussi leur importance sur la pression d'herbivorie (*Nikula et al. 2020*).

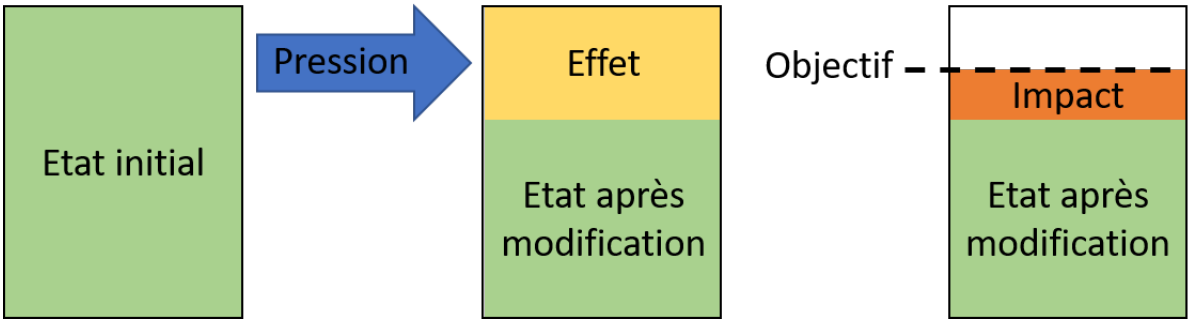
- **Notion de dégâts forestiers et causes**

Les termes « dégât » et « impact » sont souvent confondus avec les termes « pression » et « effet » (*figure 67*). Or, ces notions sont très différentes et doivent être correctement utilisées lorsque l'on parle des relations entre les ongulés et la forêt. Ainsi, les pressions correspondent à l'action qu'ont les ongulés sur le système. Dans le cas des arbres, ce sont par exemple l'abroutissement, le frottis, l'écorçage (*voir nature et conséquences de la pression d'herbivorie*). Ces pressions

63. La sensibilité d'une essence dépend de l'attrait des ongulés pour celle-ci (appétence de l'essence) et de leur représentativité dans le peuplement. La sensibilité dépend aussi de l'âge de l'essence : en-dessous d'1,5 m pour le chevreuil et de 2 m pour le cerf, les arbres sont sensibles à l'abroutissement et au frottis. Enfin, la sensibilité d'une essence dépend des conséquences de la blessure, et de son aptitude à y réagir. Le sapin pectiné est considéré comme une essence sensible à l'abroutissement, car particulièrement appétent et dont les conséquences de la blessure sont graves. Le douglas et l'épicéa ont au contraire une faible appétence et une meilleure aptitude à réagir à une blessure, les rendant peu sensibles. Le douglas est par contre sensible au frottis et à l'écorçage.

peuvent par exemple être mesurées par des relevés de traces d'abroutissement. Ensuite, les effets correspondent à la réponse du système à ces pressions (*voir Nature et conséquences de la pression d'herbivorie*). Par exemple, les herbivores, à densité intermédiaire, peuvent favoriser la richesse spécifique d'un milieu. Enfin, la notion de dégâts correspond à un impact : elle suppose que l'état du système après modification ne permet pas d'atteindre un objectif (économique ou autre). Du fait de la confusion entre ces notions, des dégâts sont souvent présumés quand les observateurs enregistrent de lourdes pressions. Par exemple, de manière très simplifiée, l'abroutissement de 1 000 semis/ha n'est pas considéré comme un dégât si la parcelle compte 10 000 semis/ha et que le besoin s'élève à 2 500 semis/ha. Cet exemple est cependant à prendre avec précaution, car les valeurs moyennes en régénération naturelle n'ont pas nécessairement de sens, car la distribution spatiale des semis et la hauteur de régénération jouent aussi un rôle déterminant. Dans beaucoup de cas, l'abroutissement est considéré de fait comme un dommage sans que soit pris en compte le niveau d'abroutissement, l'impact sur les tiges, le type et la répartition spatiale des tiges impactées et les objectifs sylvicoles assignés au peuplement forestier considéré (*voir les préconisations du guide pratique d'évaluation des dégâts en milieu forestier, Hamard et Ballon 2009*). La notion de dégâts forestiers s'exprime donc par rapport à des objectifs de gestion clairement définis. À noter qu'il existe aussi un effet de diffusion des dégâts : si les dégâts sont concentrés dans une zone, le peuplement peut localement être non viable, alors que si les dégâts sont diffus et peu fréquents, il est possible d'évacuer les tiges dégradées lors des opérations d'éclaircie durant les premiers stades de croissance, sans que les conséquences économiques soient trop fortes étant donné que les petits bois sont destinés à un usage industriel ou énergétique.

Figure 67 : pression, effet et impact



Source : *INRAE*

ÉVALUATION FRANÇAISE DE L'HERBIVORIE EN FORÊT

- **Suivi de l'équilibre sylvo-cynégétique : les outils d'aide à la décision**

Suivre l'équilibre sylvo-cynégétique à partir d'un seul protocole, simple mais fiable, peu coûteux, scientifiquement valide et statistiquement représentatif, n'existe pas. À ce jour, plusieurs approches peuvent être combinées pour évaluer l'équilibre et prendre des décisions, chacune comprenant des atouts et limites (*tableau 6, issu d'Algoët 2019* et de la synthèse des outils d'aide à la décision). Ces approches fournissent des données de nature et de qualité diverses et sont échantillonnées à des échelles temporelles, foncières et spatiales variées. Tous les indicateurs ne sont pas validés scientifiquement et les données doivent donc être utilisées avec précaution. Ces multiples approches nécessitent de mobiliser des moyens spécifiques pour les suivis et de mettre en place une coordination/un pilotage afin de combiner les différentes approches.

Le Parc national des Cévennes constitue un bon exemple à ce titre. Un observatoire de l'équilibre agro-sylvo-cynégétique a été mis en place concrètement en 2017 et combine une partie des approches décrites dans le *tableau 6*.

La combinaison de ces informations obtenues à partir des différents outils de diagnostic, de suivi et de concertation à différentes échelles spatiales et temporelles permettrait de mettre en place une gestion adaptative dans chaque territoire. Ces outils permettraient ainsi de surveiller dans le temps les effets des mesures de gestion mises en place (adaptation des plans de chasse, prévention des dégâts par la mise en place de dispositifs de protection par exemple), puis d'évaluer la nécessité ou non de les ajuster pour en maintenir les effets dans les limites prédéfinies. Selon l'évolution, il faudrait ensuite juger s'il est nécessaire de revenir sur les objectifs ou les actions. La gestion adaptative n'est aujourd'hui pas mise en application pour les ongulés en France.

Tableau 6 : approches, atouts et limites des différentes méthodes de suivi de l'équilibre forêt-gibier et d'aide à la décision

Catégorie	Approches	Atouts	Limites
Outils de diagnostic			
Impact sylvicole	Guide pratique d'évaluation des dégâts de cervidés en milieu forestier (*Hamard et Ballon 2009, INRAE) – (voir encadré 5*)	Évaluation objective tenant compte des objectifs sylvicoles en futaie régulière	Résultats valables à l'échelle d'un peuplement en futaie régulière, non extrapolables à l'échelle d'un massif forestier ni en futaies irrégulières sauf si des échantillonnages supplémentaires sont réalisés (*voir Diagnostic des dégâts sylvicoles ci-dessus*) Formation minimale à acquérir par les opérateurs Protocole « lourd » en particulier pour le diagnostic des régénérations naturelles.
Pression	Guide pratique de l'équilibre forêt-gibier (*CRPF Bretagne, Brossier et Pallu 2016*)	Favorise le dialogue entre propriétaires et gestionnaires forestiers et chasseurs, outils de communication et de diagnostic de la relation forestier-chasseur Constatation sur la base de relevés d'inventaire Rapide et donc très peu coûteux à mettre en œuvre	Nécessité d'un minimum d'entente entre les parties, et besoin d'un maître d'œuvre neutre et d'une équipe restreinte accompagnatrice Quantification des pressions d'herbivorie et non des dégâts Pas de différence faite entre le taux d'abroutissement absolu d'une plantation et d'une régénération naturelle Résultats non extrapolables à l'échelle d'un massif forestier ni en futaies irrégulières.

Catégorie	Approches	Atouts	Limites
Impact sylvicole à dire d'expert	Observatoire des dégâts par les forestiers (*voir partie 3 – chapitre 9.1.B*)	Dispositif participatif valorisant les connaissances des forestiers (Parc des Cévennes[64] ; Nouvelle-Aquitaine – GIP ATGeRi[65]) Facilité d'utilisation par télédéclaration Géolocalisation et enregistrement de photos Identification des secteurs à enjeux	Méthode subjective non basée sur des protocoles standardisés, et résultent de l'avis des propriétaires forestiers (méthode subjective) Résultats incomplets, car tributaires du taux de retour Hétérogénéité qualitative et quantitative des informations Chronophage, car nécessite parfois de réaliser des « échanges » avec le déclarant.
Sensibilité des peuplements	Cartographie des peuplements forestiers sensibles aux dégâts de cervidés - *Approche satellitaire en cours de développement*	Proportion et répartition spatiales des peuplements sensibles aux dégâts - indicateur de sensibilité Taux de renouvellement	Recensement et cartographie complexes à mettre en œuvre ; test d'une approche différente sur la télédétection satellitaire (voir encadré 6).
Sensibilité des peuplements	Base de donnée « régénération » (ONF)	Identifier et quantifier les peuplements en régénération selon leur classe de hauteur Identification des peuplements potentiellement dégradables par abroutissement et frottis Surveillance avec stratégie d'échantillonnage	Problème d'hétérogénéité spatiale des données
Impact sylvicole à dire d'expert		Notation de l'avenir des parcelles en renouvellement par rapport à des objectifs sylvicoles	Données à dire d'expert Problème d'hétérogénéité spatiale et de qualité des données
Outils de suivi			
Équilibre ongulés-milieu	Indicateur de changement écologique (ICE) (*voir partie 2 – chapitre 2*)	Suivi objectif de l'équilibre biologique entre les ongulés sauvages et leur environnement	Impact économique sur les peuplements non pris en compte au regard des objectifs sylvicoles Suivis annuels nécessitant un investissement humain et financier important, continu et durable dans le temps
Tableaux de chasse	Suivi des attributions et réalisations (*voir partie 2 – chapitre 2.3.C*)	Données collectées par les FDC	Non strictement corrélé aux évolutions de populations, car lié aux décisions de gestion
		Enquêtes du réseau ongulés sauvages	Périodicité annuelle, quinquennale ou variable selon le type d'enquêtes

64. https://oeasc.cevennes-parcnational.net/front/#/
65. https://gipatgeri.fr/les-metiers/observatoires-et-outils-danalyse/observatoire-territoires-gibiers/

Catégorie	Approches	Atouts	Limites
Pression	Dispositif d'enclos/exclos (*Boulanger 2016, ONF*)	Comparaison de l'état d'un milieu sans ongulés (enclos) à celui du milieu environnant où circule la faune sauvage (exclos) pour mesurer l'impact des ongulés sur la végétation et le renouvellement des essences	Dispositif à durée de vie définie en un lieu donné Nécessité d'un échantillonnage minimal pour utiliser cette méthode comme suivi (sinon, plutôt à vocation démonstrative/outil pédagogique)
		Réseau d'enclos/exclos démarré en 2015/2016 (ONF)	Échantillonnage non aléatoire, car dépend des propriétaires forestiers qui souhaitent investir des moyens financiers et du temps dans ce dispositif
Pression	Fréquence d'abroutissement, et présence/absence de frottis et écorçage (IGN)	Mesures sur la végétation ligneuse dans son ensemble et pas uniquement sur les parcelles en renouvellement Plan d'échantillonnage robuste et couverture nationale	Interprétation à l'échelle départementale ou plus large
Régénération	Indicateur de potentiel de régénération basse et haute pour compléter les ICE - *En cours de test*	Utilisable en traitement irrégulier Focalisé sur les essences sylvicoles objectifs	
Initiatives de concertation			
Concertation	Sylvafaune, ReForest, PN Cévennes, Bretagne, PNR Aubrac, Guide Brossier/Pallu	Démarche de concertation entre gestionnaires cynégétiques, sylvicoles et l'administration reposant sur l'utilisation d'outils de diagnostic (diagnostics sylvicoles, enquête, cartographie des peuplements sensibles) et de suivi (ICE) de l'équilibre sylvo-cynégétique, afin de définir des objectifs de gestion communs et à mettre en place	Nécessite plusieurs années de travail en commun entre les différents partenaires Besoin d'un animateur

Source : *issu d'Algoët 2019 et de la synthèse des outils d'aide à la décision*

Encadré 5 - Diagnostic des dégâts sylvicoles en France

Lorsqu'un peuplement est dégradé et en fin de sensibilité[66], il est important de réaliser un diagnostic pour quantifier le problème et en évaluer la cause : l'échec de régénération est-il réellement dû aux cervidés ou peut-il être expliqué par d'autres facteurs (exemple attaque parasitaire, effet de la grêle ou du gel) ? En France, un catalogue de méthodes d'évaluation des dégâts en milieu forestier a été proposée par l'INRAE (ex-CEMAGREF) en 2009 (*Hamard et Ballon 2009*). Cette méthode de diagnostic très complète a été validée scientifiquement pour les peuplements réguliers, que leur régénération soit obtenue par plantation ou par voie naturelle. Cinq protocoles distincts adaptés aux caractéristiques des parcelles à expertiser y sont proposés. Chacun d'entre eux est assorti d'un utilitaire informatique de saisie et d'analyse des données collectées. Leur finalité consiste à évaluer à un instant donné si l'objectif sylvicole d'une parcelle est atteint ou non, et le cas échéant à déterminer la gravité du problème et son origine (ongulés, autres causes, causes multiples). Le principe général de la démarche consiste à établir une comparaison entre la proportion de tiges viables (qu'elles soient endommagées ou non par les cervidés) et la proportion de tiges souhaitées par les normes sylvicoles à un stade de développement prédéfini (1ère éclaircie pour les peuplements sensibles à l'abroutissement, coupe définitive pour les peuplements écorçables). Les diagnostics ainsi formulés se déclinent selon trois éventualités : (1) peuplement dont l'avenir sylvicole semble assuré (absence de problèmes), (2) peuplement dont l'avenir sylvicole est jugé incertain, (3) peuplement dont l'avenir sylvicole est considéré compromis. Cette méthode est cependant lourde à mettre en œuvre sur de grandes surfaces, car elle demande un investissement humain important. Les résultats ne sont pas extrapolables à l'échelle d'un massif, car les peuplements peuvent y être hétérogènes en termes d'essences et de types de gestion. Pour l'étape de transposition, il est nécessaire de passer par des phases complémentaires d'inventaires exhaustifs des peuplements (parcelles) potentiellement dégradables[67] à l'échelle d'un massif, d'un département,… À la suite de ces inventaires, une stratégie d'échantillonnage fondée sur la nature des essences, les modes de régénération, la distribution spatiale, la nature foncière des forêts, est indispensable. C'est notamment ce qui a été réalisé dans le cadre de l'observatoire national des dégâts de cervidés en forêt en 1999/2000 (cinq départements : Landes, Oise, Sarthe, Tarn, Vosges) avec environ 200 diagnostics par département et pour le massif du Donon en 2010 et en 2015 avec à chaque fois 250 diagnostics réalisés. Ainsi, cet outil de diagnostic met en lumière des situations ponctuellement préoccupantes du point de vue sylvicole.

66. Fin de période où les essences sont particulièrement sensibles. Une régénération compromise par les ongulés a parfois la possibilité de se reconstituer des années plus tard. Par exemple, une diminution de la pression d'abroutissement, associée aux capacités de résilience d'une essence comme le chêne peut susciter une amélioration de la situation initiale. Aussi, est-il recommandé de réserver la mise en application des protocoles d'évaluation des dégâts (guide pratique) sur des peuplements en fin de sensibilité aux dommages et pour lesquelles une réelle incertitude menace leur devenir (*Hamard 2013*).

67. Les « peuplements (potentiellement) dégradables » regroupent les peuplements forestiers dont les caractéristiques les rendent (potentiellement) sensibles aux dommages générés par les cervidés.

Figure 68 : bilan non exhaustif du nombre de diagnostics sylvicoles réalisés sur la base du guide pratique d'évaluation des dégâts en milieu forestier (2009)

Note : par département en 2017.
Source : *INRAE*

Sous réserve de financement, un guide de diagnostic de dégâts pour les sylvicultures irrégulières pourrait être créé par l'INRAE. Un premier rapport décrivant une étude de cas, et une production d'outils de suivis et de diagnostics en sylviculture irrégulière (*Hamard et Ballon 2014) servirait de base à ce travail.*

Encadré 6 - Cartographie des peuplements forestiers sensibles aux dégâts de cervidés

Prendre en compte les caractéristiques forestières des territoires, et cartographier la proportion et la répartition spatiale des peuplements sensibles principalement aux abroutissements (c'est-à-dire en phase de renouvellement) est un paramètre essentiel dans la description de l'équilibre sylvo-cynégétique.

L'approche « classique » de recensement et de cartographie des peuplements dégradables est complexe et lourde à mettre en œuvre. Par exemple, dans le massif du Donon (75 000 ha dont 75 % de forêts publiques), l'inventaire a nécessité pour chaque campagne de 2010 et 2015 une année de chargé de mission. En forêt publique, l'Office national des forêts constitue le seul interlocuteur de référence ce qui simplifie les procédures d'enquêtes. En forêts privées, différentes sources d'informations sont, suivant les contextes locaux, à privilégier : les propriétaires, les syndicats des propriétés forestières, les centres nationaux de la propriété forestière (CRPF), les directions départementales des Territoires (DDT), voire les coopératives forestières. Les contacts sont pris, là également, par voie d'enquêtes expliquant les retours fragmentaires et biaisés dont il est difficile d'apprécier la pertinence. Ces enquêtes ne sont jamais exhaustives, leur précision et fiabilité sont variables et de plus, leurs enseignements ne sont valables qu'à un instant donné.

Une nouvelle approche, proposée par l'INRAE (UR EFNO et UMR TETIS) dans le cadre de deux projets (ReForest et RSEOM), permet d'identifier les peuplements dégradables à partir de télédétection satellitaire. Elle s'appuie sur une adaptation de la méthode de détection et cartographie des coupes rases développée par l'UMR TETIS (*Ose et Deshayes 2015*). Elle repose sur le calcul d'indices de végétation à partir d'images optiques (*Sentinel-2*) et la possibilité d'améliorer la qualité des détections par le traitement complémentaire d'images radar (*Sentinel-1*). Pour l'instant la méthodologie est en cours de développement afin de tester sa pertinence et de pallier aux problèmes d'identification dus à des phénomènes climatiques (sécheresse et gelées tardives) ou sanitaires (maladies, insectes) qui génèrent parfois des réponses spectrographiques similaires à celles des interventions sylvicoles. Elle repose en outre sur l'utilisation d'images satellitaires libres et gratuites proposées dans le cadre du programme Copernicus porté par l'agence spatiale européenne. Il s'agit d'images de haute résolution sur des cycles globaux de répétition de l'ordre de six jours. Cette opportunité ouvre la voie à la proposition d'indicateurs sylvicoles annuels évalués sur l'ensemble de la forêt de France métropolitaine.

Une cartographie des peuplements potentiellement sensibles[68] aux dégâts d'ongulés est un prérequis pour pouvoir suivre et évaluer les dégâts sur les peuplements en phase de renouvellement. Elle permet, par ailleurs, d'apprécier localement les efforts de renouvellement de la forêt et d'identifier, en particulier, des zones géographiques à hauts risques (exemple reboisements isolés). La méthodologie proposée contribue, à cet effet, à la détection des peuplements à grandes échelles (parcelles de quelques ares) quelle que soit la nature foncière des forêts (publique vs privée). L'objectif poursuivi consiste à bâtir des indicateurs sylvicoles et à actualiser des bases de données pour construire des échantillonnages robustes de peuplements à visiter dans le cadre d'une gestion adaptative. In fine, il s'agit donc de faciliter la mise en place, sur le terrain, de protocoles de suivi afin d'effectuer des observations pour mieux expliquer les dégâts causés par les ongulés sauvages et d'identifier les actions de gestion susceptibles de les atténuer de manière efficace.

68. Peuplement dont la sensibilité aux dommages n'est pas encore avérée, mais qui pourraient l'être. C'est par exemple le cas de peuplements jeunes composés d'essences appétentes dans un environnement où les abondances d'ongulés sont fortes.

La détection satellitaire des peuplements forestiers sensibles aux dégâts des cervidés présente toutefois des limites et l'approche nécessite d'être encore développée et testée pour qu'elle soit utilisable de manière robuste. De plus, dans le cas des peuplements irréguliers, la régénération y est diffuse spatialement (trouées de l'ordre de l'are) et temporellement. De ce fait, tous les types de dommages peuvent se côtoyer simultanément sur une même unité de gestion dont notamment les écorçages qui, selon les essences, concernent les stades gaulis, perchis voire bois moyens. Pour ces différentes raisons, les détections en traitement irrégulier semblent beaucoup plus complexes à valider qu'en traitement régulier.

- **Recensement des données selon les protocoles**

Les outils de diagnostic et de suivi de l'équilibre sylvo-cynégétique listés dans le *tableau 6* présentent des échelles d'échantillonnage variables, et sont accompagnés ou non de bases de données issues de suivis *(tableau 7*).

Parallèlement, des données sur les caractéristiques forestières et sylvicoles sont disponibles, entre autres le taux de boisement dans la BDForêt de l'IGN, le taux de peuplements de feuillus via l'inventaire de l'occupation des sols (Corine Land Cover), le type de sylviculture et le mode de régénération via l'IGN, l'ONF et le CNPF. Étant donné que l'impact des cervidés, à densité égale, dépend du contexte forestier, pouvoir mobiliser ces informations est particulièrement utile pour connaître les caractéristiques du milieu et savoir comment la forêt est gérée.

Tableau 7 : échelle d'échantillonnage et existence de bases de données pour chacune des méthodes présentées dans le tableau 6

Objectif	Échelle d'échantillonnage	BDD existante ?
Évaluation des dégâts de cervidés en milieu forestier avec le guide d'INRAE (*Hamard et Ballon 2009*) (*voir encadré 5*)	Parcelle en traitement régulier Forêts publiques et privées	Non Le ministère de l'agriculture et de l'alimentation prévoit cependant de mettre à jour en 2021 un utilitaire de saisie et d'analyse des mesures faites en futaie régulière dans le cadre du diagnostic d'INRAE. En effet, un bilan en 2017 totalise environ 2 000 diagnostics réalisés dans différents départements (*figure 68*) et distribués sur une période de 20 ans, mais les résultats de ces diagnostics n'ont jamais été rassemblés et compilés dans une même base de données.
Évaluation des dégâts à dire d'expert via l'observatoire des dégâts par les propriétaires forestiers (*voir partie 3 – chapitre 9.1.B*)	Parcelle en traitement régulier et irrégulier Forêts privées	Oui Des plateformes de signalement de dégâts sylvicoles sont disponibles, entre autres en Nouvelle-Aquitaine (GIP ATEGeRI)69 et dans le Parc national des Cévennes70.

69. https://gipatgeri.fr/les-metiers/observatoires-et-outils-danalyse/observatoire-territoires-gibiers/
70. https://oeasc.cevennes-parcnational.net/front/#/

Objectif	Échelle d'échantillonnage	BDD existante ?
Évaluation de la pression d'herbivorie avec le guide pratique de l'équilibre forêt-gibier (CRPF Bretagne, *Brossier et Pallu 2016*)	Parcelle en traitement régulier et irrégulier, et en régénération naturelle Forêts privées	Non
Évaluation de l'équilibre entre une population et son environnement via les indicateurs de changement écologique (ICE) (*voir partie 2 – chapitre 2*)	Population animale	Base de données regroupant les données de suivi des sites OGFH Chaque organisme (FDC, parc) réalisant des ICE possède sa propre base de données
Suivi des attributions et réalisations (*voir partie 2 – chapitre 2.3.C*)	Communale, départementale, nationale	Oui
Évaluation de l'effet des cervidés sur l'écosystème forestier via le dispositif d'enclos/exclos	Parcelle en traitement régulier et irrégulier Forêts publiques et privées	Inconnu
Identification des peuplements sensibles aux dégâts de cervidés par cartographie	Département Peuplement régulier Forêts publiques et privées	Non
Base de données « régénération » (ONF)	Parcelle en traitement régulier et irrégulier Forêts publiques (ONF)	Base de données en cours d'uniformisation
Estimation visuelle de la fréquence d'abroutissement, et présence/absence de frottis et écorçage (IGN)	Parcelle en traitement régulier et irrégulier Forêts publiques et privées	Oui
Suivi du potentiel de régénération via un nouvel indicateur ICE - *EN COURS DE TEST*	NA	Non

Source : *auteurs*

En 2021 une plateforme nationale forêt-gibier sera créée. Elle regroupera les partenaires suivants : Fransylva, CNPF, ONF, Experts forestiers de France, Union nationale des coopératives forestières (UCFF) et la fédération nationale des communes forestières de France (FNCOFOR). Elle permettra de regrouper l'ensemble des données relatives aux pressions d'herbivorie et aux dégâts. Les diagnostics seront réalisés par les professionnels qui devront indiquer le protocole utilisé (*Brossier-Pallu*, guide de l'INRAE...).

- **Dispositifs expérimentaux**

En France, plusieurs dispositifs et projets de thèses existent pour mieux comprendre l'impact des différentes espèces d'ongulés sur la régénération des peuplements forestiers selon des conditions abiotiques et de pression d'herbivorie variables (*tableau 8*). Sur le long terme, ces études permettront de mieux comprendre l'importance relative des différents facteurs influençant la faible régénération des peuplements forestiers observée aujourd'hui, et adapter au mieux la gestion forestière et les populations d'animaux.

Tableau 8 : quelques dispositifs expérimentaux pour l'étude à long terme des forêts

Dispositif	Thématique	Organisme	Année de mise en place du dispositif
EFFORT[71] : Effet des ongulés sur le renouvellement forestier	Suivre les effets des ongulés (et des facteurs édaphiques/sol) sur le renouvellement forestier (régénération forestière et diversité végétale)	ONF, OFB	2014
RENECOFOR[72] : Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers	Détecter d'éventuels changements dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers et comprendre les raisons de ces changements	ONF	1992
REGEBLOC[73] : Régénération naturelle en situation de blocage	Étudier les blocages à la régénération naturelle des peuplements forestiers et tester des solutions mécaniques pour lever les contraintes	ONF, IRSTEA, OFB	2016
OPTMix[74] : Oak Pine Tree Mixture	Étudier les conséquences de la composition (chêne sessile, pin sylvestre, mélange), de la densité (nombre d'arbres/ha), et de la présence d'ongulés sauvages (sanglier, cerf, chevreuil) sur le fonctionnement de la forêt (bilan hydrique, régénération, biodiversité, croissance du peuplement)	IRSTEA, ONF	NA
ARD SyCoMore[75]	Anticiper les aléas climatiques pour protéger les zones boisées	Partenaires académiques et socio-économiques	2021

Source : *auteurs*

MESURES DE GESTION FACE À L'HERBIVORIE

- **Protection contre les dommages liés aux ongulés et mesures de gestion**

Pour tendre vers l'équilibre sylvo-cynégétique souhaité dans un territoire concerné, les solutions principalement utilisées par les gestionnaires concernent les deux composantes du système ongulés/forêt, soit les prélèvements par la chasse ou la mise en place de protections des plants. Le volet faunistique est le plus rapide et le plus accessible à mettre en œuvre, étant donné que la dynamique des populations d'ongulés est plus rapide que la dynamique forestière. Le plan de chasse est le principal outil qui permet au gestionnaire d'intervenir sur les populations d'ongulés. En s'appuyant sur les ICE mis en place, le gestionnaire fixe ainsi les modalités de gestion en adéquation avec les objectifs retenus par les acteurs sylvicoles et cynégétiques (*Darmon 2016*).

La chasse n'est toutefois pas le seul levier à actionner. La mise en œuvre de **pratiques sylvicoles** spécifiques peut également permettre une diminution de la pression voire des impacts dus à la présence de la grande faune, et notamment de permettre la régénération de la forêt (naturelle ou artificielle). Dans la mesure du possible, les différentes solutions consistent à favoriser la mosaïque d'habitats en conservant des espaces ouverts au sein des forêts au sein desquels une végétation

71. https://professionnels.ofb.fr/sites/default/files/pdf/RevueFS/FauneSauvage322_2019_Art4.pdf, https://www6.inrae.fr/in-sylva-france/Services/In-Situ/Reseau-EFFORT-EFFet-des-Ongules-sur-le-Renouvellement-forestierT

72. www.onf.fr/onf/+/2ff::renecofor-reseau-national-de-suivi-long-terme-des-ecosystemes-forestiers.html

73. https://www6.inrae.fr/renfor/Reseaux-d-experimentation/REGEBLOC

74. https://optmix.inrae.fr/?page_id=25, https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01281083/document

75. www.fibois-cvl.fr/recherche-et-developpement/sycomore/

herbacée, appréciée des cervidés se développe (accotements de pistes forestières, emprises de lignes électriques, clairières…) ; diversifier les traitements sylvicoles à l'échelle d'un massif (taillis, futaie, plantations) ; conserver le sous-bois (arbustes, ronces…) en limitant l'entretien au strict nécessaire autour des plants dans les reboisements ; reconsidérer les taillis jugés improductifs, en les conservant et en les coupant régulièrement, car l'offre alimentaire permise par la repousse des cépées se maintient pendant quatre ou cinq ans ; favoriser dans la mesure du possible des essences adaptées à la station, peu sensibles aux ongulés et diversifiées, tout en tenant compte des réalités stationnelles, économiques et climatiques ; réaliser des éclaircies dynamiques pour faciliter le développement d'une végétation herbacée et arbustive permettant de limiter les dégâts sur les essences forestières ; etc. (*PNFB 2016-2016, Darmon 2016*).

Des données montrent par exemple que la création de trouées par des coupes à blanc suivies par des plantations - pratique commune en foresterie - concentre les ongulés et leur activité d'herbivorie, et augmente leur taux de visite en comparaison des zones forestières non coupées à blanc (*Kuijper et al. 2009* en Pologne). Une telle concentration d'ongulés dans les patchs ouverts peut donc mener à une augmentation des dégâts sur les arbres plantés dans ces trouées (*Kuijper et al. 2009*). Entre autres recommandations, les auteurs suggèrent par exemple de réaliser des coupes sélectives de quelques arbres pour réduire la concentration des ongulés dans les trouées, étant donné que le taux de visite augmente avec la taille des patchs (*Kuijper et al. 2009, Velamazan et al. 2018*). Ces coupes à petite échelle permettent alors d'augmenter la diversité structurelle de la forêt et l'hétérogénéité de la végétation de sous-étage (*Velamazan et al. 2018*).

Ensuite, augmenter la disponibilité alimentaire naturelle en développant des essences alternatives de haute qualité (*Herfindal et al. 2015*) ou la végétation en sous-étage permet de diminuer l'abroutissement et l'écorçage des plants (*Gill 1992, Ward et al. 2008*), sous réserve d'un contrôle des populations animales et de la végétation. En effet, lorsque la végétation d'accompagnement est abondante, attractive et disponible, l'impact des ongulés sur les essences forestières d'intérêt (disponible et attractive) serait moindre (hypothèse d'attractivité-leurre[76]) (exemple une hypothèse donnée pour le cas du chêne en France et qui reste à confirmer dans *Barrère et al. 2021*). L'inverse est toutefois envisageable, car favoriser des espèces appétentes pourrait rendre le patch alimentaire plus attractif et augmenter le risque de dégâts aux essences forestières. Toutefois, une plantation sur sol nu est extrêmement vulnérable même si l'essence est peu attractive (*Saint-Andrieux 1994*). Face à ces hypothèses opposées, il apparaît le besoin d'étudier plus en détail l'effet de la végétation d'accompagnement sur l'intensité des dégâts par les ongulés pour identifier dans quelles conditions la disponibilité alimentaire constitue une protection des jeunes peuplements contre la pression d'herbivorie.

Le développement d'arbustes en végétation d'accompagnement est aussi une alternative qui permettrait dans certains cas le développement de jeunes plants de chênes par dissimulation d'abord puis par effet de dilution (*Jensen et al. 2012, Velamazan et al. 2018*). Cependant, un développement trop important de la végétation basse comme la ronce (*Saïd et al. 2019*) ou la présence d'essences comme le charme ou le noisetier pourrait au contraire entraîner un étouffement des plants de chênes pour lesquels la croissance serait plus lente sur les sols moins favorables aux chênes. Dans ce dernier contexte, la présence des ongulés à des densités modérées permettrait donc de maintenir la ronce à un niveau de recouvrement et de hauteur plus faible, permettant aux semis de chênes de se développer (*Saïd et al. 2019*). Ces effets restent cependant à être testés sur de plus longues périodes, à diverses échelles spatiales et sur des sites ayant des conditions biotiques et abiotiques variées.

Ces résultats démontrent la nécessité d'expérimenter ces diverses méthodes sur de grands territoires grâce à des suivis à long-terme, mais aussi de repenser les pratiques sylvicoles qui permettraient un fonctionnement plus naturel des écosystèmes forestiers (*Kuijper et al. 2011*), tout en gardant en tête le problème sous-jacent de rentabilité économique. Des auteurs

76. « Attractant-decoy hypothesis »

suggèrent par exemple que les approches de gestion sylvicoles ne visent pas uniquement le contrôle des populations animales, mais aussi influencent le comportement de nourrissage des ongulés en modifiant les pratiques sylvicoles qui favorisent leur concentration sur des sites (*Kuijper et al. 2009*).

Enfin, lorsque l'investissement forestier est important et risqué (cas des plantations) ou lorsque le renouvellement de la forêt est compromis (cas des régénérations naturelles), des protections peuvent être mises en place :

- les protections globales consistent en la mise en place de clôtures autour des parcelles en régénération composées d'essences forestières très sensibles à l'abroutissement (guide « Réussir sa plantation forestière » 2015). Cette méthode est très coûteuse (entre 10 et 20 euros du mètre linéaire selon la situation et le type de sol) et lourde à mettre en œuvre. Elle nécessite de « vider » la parcelle de gibier, et requiert la surveillance et la maintenance pour garantir l'imperméabilité de la clôture. L'engrillagement est aussi mal accepté par le grand public. Enfin, engrillager les parcelles est perçu comme un échec pour le propriétaire ou le gestionnaire forestier (incapacité à assurer l'équilibre sylvo-cynégétique), et conduit à soustraire une offre alimentaire importante pour les cervidés ;
- les protections individuelles sont réservées aux plantations. Elles sont classées en deux catégories selon qu'elles protègent tout le plant (protection totale, comme le manchon en grillage) ou une partie seulement (protection partielle, manchette en plastique sur le bourgeon terminal avant l'hiver, puis déplacé chaque année). Ces protections peuvent multiplier le coût d'une plantation par deux ou trois et doivent être retirées lorsque le plant est hors de danger (> 1,5 à 2 m de hauteur).

Les répulsifs sont parfois utilisés pour protéger les semis. Il en existe deux sur le marché commercial (Trico et elafsolution). L'ONF lance actuellement une enquête interne pour connaître toutes les pratiques mises en place dans les forêts domaniales. L'objectif est ensuite de faire des tests d'efficacité et surtout de chiffrer les coûts réels de ces méthodes. Il n'existe à ce jour aucune base structurée sur ces différentes méthodes, car elles sont toujours mises en œuvre au coup par coup, localement, en fonction des opportunités des forestiers sur le terrain. La mise en œuvre des différentes solutions dépend en effet du contexte local : type de forêt, topographie, ongulés présents, densité d'ongulés, essence d'arbre....

En France, les mesures de gestion mises en place face à l'herbivorie comprennent les protections individuelles des plants, les clôtures en cas de sylviculture régulière, l'utilisation de répulsifs, le développement d'une offre alimentaire alternative pour les ongulés, etc. Bien que les gestionnaires s'interrogent sur les possibles innovations sylvicoles qui permettraient d'atténuer les impacts des ongulés, il existe toujours le problème sous-jacent de rentabilité économique, mais aussi le fait que les fortes abondances d'ongulés sur certains territoires ne permettent pas d'obtenir les résultats escomptés. Ainsi, aujourd'hui, la stratégie est d'abord de réduire les populations d'ongulés quand elles sont en trop forte abondance pour atteindre les objectifs de gestion sylvicole - en l'occurrence quand il n'est plus possible de faire pousser un arbre sans protection. Puis, lorsque les dégâts sont gérables, la réflexion porte sur la meilleure façon de les gérer, c'est-à-dire les rendre compatibles avec les objectifs de renouvellement des peuplements (en qualité et en quantité). Dans bien des cas, les pratiques sylvicoles actuelles sont issues d'héritages culturels ou ont été conçues pour s'adapter aux enjeux écologiques, sociaux et économiques ; mais rappelons que les modèles économiques de la gestion forestière dégagent une faible valeur ajoutée, ainsi toute dépense supplémentaire ou dégât peut mettre en péril l'équilibre économique du système.

- **Aspect économique**

Les aspects économiques se déclinent en termes de pertes de volumes, de diversité et retards de croissance engendrés par les dégâts aux peuplements et plus généralement en surcoût et perte de rentabilité des itinéraires sylvicoles dû à la pose de protections et à l'entretien accru des parcelles.

Les dégâts sylvicoles ne faisant pas l'objet d'indemnisations du fait de conditions très limitatives (*encadré 7*), il n'est donc pas possible d'évaluer aisément et directement leur impact économique.

Idéalement, il faudrait pouvoir travailler sur des données réelles et avoir des placettes d'expérimentation où l'on pourrait faire varier la pression d'herbivorie et les espèces d'ongulés, ainsi que les essences d'intérêt et leur mode de renouvellement. Cela permettrait d'estimer les effets des dégâts sur divers peuplements à différentes périodes (peuplement jeune, adulte et phase de récolte), et définir pour chaque cas le seuil de tolérance au-delà duquel la fréquence des abroutissement, frottis et écorçage induisent une perte de production. Cela nécessite des suivis conséquents sur des dizaines d'années (120 ans pour le hêtre par exemple, recul d'au moins 20 ans disponible aujourd'hui pour certains diagnostics) et souligne l'intérêt d'assurer une traçabilité des diagnostics sylvicoles pour lesquels les objectifs de gestion ont été parfaitement définis et pour lesquels les parcelles sont référencées géographiquement. Étant donné la diversité des facteurs écologiques susceptibles d'influencer l'évolution d'une parcelle, il serait illusoire d'espérer appliquer un modèle à tous les cas de figures à partir d'expérimentations sur un petit nombre de parcelles, soulignant aussi l'intérêt de l'échantillonnage sur grandes échelles spatiales et dans diverses conditions.

Modélisation économique des dégâts causés par les ongulés

Pour contourner le problème et réaliser une évaluation économique des dégâts causés par les ongulés, il est possible de faire appel à de la scénarisation et de la modélisation en alimentant les modèles d'informations issues de la littérature. Une thèse soutenue en 2009 portait sur l'analyse et la modélisation de la gestion du grand gibier dans la région Aquitaine, et apportait une estimation quantitative des dégâts sylvicoles causés par le chevreuil et le cerf (*Rakotoarison 2009*). Les résultats indiquent que sur les pins maritimes du massif landais, la perte économique liée à l'abroutissement sans réparation peut aller de 13,6 à 46,7 millions d'euros sur 50 ans, ceci variant avec la taille des populations d'ongulés, la gestion sylvicole et la chasse appliquée. Si les sylviculteurs décident de réparer les tiges présentant un bourgeon terminal fourchu, les pertes calculées vont de 0,1 à 3,8 millions d'euros sur 50 ans. Concernant l'écorçage, les pertes estimées vont de 3,3 à 16,4 millions d'euros sur 50 ans. Ces chiffres sont à utiliser avec précaution, car les modèles montrent des fortes incertitudes sur les évaluations des pertes économiques liées aux dommages forestiers. Cependant, cela permet tout de même d'apporter des premiers éléments de réponse sur les pertes économiques liées aux dégâts sylvicoles. Plus récemment, des modèles d'évaluation économique des dégâts pour le sapin et l'épicéa en forêt domaniale de Gérardmer (2013) et un modèle pour le chêne (2017) ont été réalisés par l'ONF. Pour cela, les chercheurs ont d'abord modélisé un scénario de référence, correspondant à la conduite d'un itinéraire sylvicole sans dégâts de gibier. Cela leur a permis d'obtenir en sortie les volumes commercialisés, le volume unitaire moyen, la circonférence et le nombre de tiges ; permettant par la suite de calculer des indices liés aux bénéfices. Ensuite, l'objectif est de modéliser des itinéraires modifiés en raison de différents types et intensités de dégâts de gibier. Ces modifications peuvent intervenir sur divers paramètres de l'itinéraire : diminution du nombre de tiges/ha, allongement de la révolution (nombre planifié d'années séparant la formation ou la régénération d'un peuplement forestier et le moment où ce même peuplement est abattu aux fins de récolte) causée par un retard de croissance ou de régénération, modification des volumes causés par la mortalité de tiges, dépréciation des prix par altération de la qualité du bois, augmentation des coûts de protection, de travaux et de main d'œuvre pour protéger et entretenir le peuplement. En comparant les résultats de ces différents scénarios avec l'itinéraire de référence sans dégâts (n'incluant pas les moyens de prévention, c'est-à-dire le coût de clôture préventive), dans trois classes de fertilité différentes, il est ainsi possible de chiffrer le coût économique des dégâts. Dans le contexte de 2012, ils montrent que, dans le cas de mortalité de tiges de sapins en futaies régulières dans la forêt de Gérardmer, la substitution par l'épicéa améliore la rentabilité du peuplement, car l'épicéa se vendait alors à des prix unitaires supérieurs à ceux du sapin (c'est devenu faux ces dernières années sous l'effet de la crise des scolytes). Les autres scénarios impliquant un retard de croissance, la pose de clôture avant régénération ou

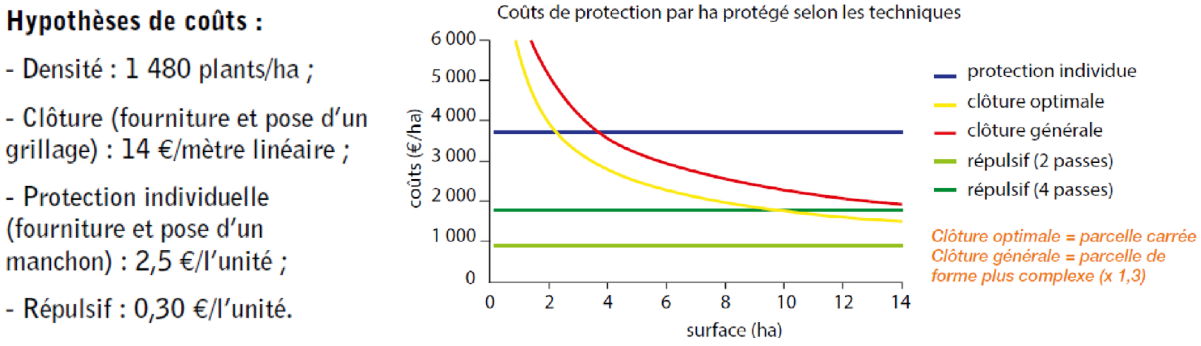
des travaux de regarni (plantation de compensation) font chuter la rentabilité économique et rapidement le bilan devient négatif (= les dépenses > gains). Concernant les plantations d'épicéas, la dépréciation de la qualité du bois due à la fourchaison et surtout aux dégâts d'écorçage, mais également les retards de croissance ont aussi des conséquences économiques négatives. Si les tiges fourchues sont éliminées précocement, l'impact économique peut être maîtrisé et rester faible, mais cela requiert un suivi assez fin par les sylviculteurs (non chiffré dans l'étude). En contrepartie, les écorçages constituent pour l'épicéa un dommage rédhibitoire en condamnant l'intérêt économique de la grume. Ces modélisations sont cependant à interpréter avec précaution. Par exemple, un retard de croissance dû à un abroutissement lors des premières années de l'arbre n'engendre pas forcément de pertes économiques si le retard est rattrapé une fois que le semi aura terminé sa phase d'installation (*Ballon et al. 1991*). De plus, les modèles de croissance des peuplements sont limités aux peuplements monospécifiques réguliers alors que la moitié de la forêt de Gérardmer est traitée en irrégulier. Bien que ces résultats doivent être encore approfondis avec l'apport de données quantitatives sur les dégâts ainsi que sur leurs effets à long terme sur la dynamique forestière, mais aussi sur la relation entre densité d'ongulés et taux de dégâts, ils informent sur les possibilités de modélisation économique et permettent d'apporter des éléments de réflexion.

Coûts de protection

Des analyses spécifiques aux coûts de protection ont aussi été réalisées (Pitaud 2019). À partir des hypothèses de coûts émises dans la figure 69, et sans tenir compte des effets bénéfiques ou secondaires par rapport aux impacts du gibier, la pose d'un enclos grillagé est plus intéressante que celle d'une protection individuelle au-delà de 2,5 ha si la parcelle est carrée. Pour une parcelle de forme plus complexe, cela ne deviendrait compétitif qu'à partir de 4 ha. Aux coûts d'achat et de pose de grillage ou protections individuelles, il faudrait y ajouter les modalités de transport, de stockage, de vitesse d'installation, de matériel nécessaire pour l'installation (tracteur), de tenue dans le temps (rigidité, pourriture), de surveillance et d'entretien réguliers, de réparations ou remises en place, d'impacts sur les arbres (incrustation dans le tronc, fragilisation, pourriture), d'impacts visuels et environnementaux, d'acceptation locale (chasse, promenade), de dépose, de recyclage et de transport/évacuation en déchetterie (Beaudesson 2020). Pour une densité de peuplement de 1 480 plants/ha, l'achat et la pose des protections individuelles coûtent presque 4 000 euros/ha quelle que soit la surface. Le répulsif coûte quant à lui 1 000 ou 2 000 euros/ha selon le nombre de passages. Enfin, l'achat et la pose de clôture représentent un budget de 2 000 à 6 000 euros/ha. L'entretien et la dépose des protections doublent cette valeur. Il a été estimé que les grillages et protections individuelles pouvaient ainsi doubler les coûts de plantation (Beaudesson 2020, *figure 70*).

En forêts domaniales en 2019, les dépenses de protections contre les dégâts de gibier s'élevaient à 2,7 millions d'euros (engrillagements, répulsifs, protections individuelles). Nous n'avons pas pu trouver d'évaluation des coûts relatifs à la protection des peuplements en forêts privées.

Figure 69 : simulation des coûts entre un enclos et une protection individuelle



Source : *issu de pitaud et al. 2019*

Figure 70 : estimation des coûts pour quelques types de protection

Estimation des coûts pour quelques types de protections

	Protection	Coût HT (achat et pose)*	Observations
Collective	Engrillagement	Produit (3,5 €/ml) + piquets et pose (11,5 €/ml) = 15 €/ml	Efficace. Coût diminuant avec la surface protégée. Le démontage et l'évacuation sont onéreux
	Clôture barbelés	Barbelés 6 fils (0,90 €/ml) + piquet (2 €/ml) + pose (4,7 €/ml) – 7,60 €/ml	6 fils barbelés, 2 m de haut, piquet tous les 2,5 m. Ne protège pas contre les chevreuils
Individuelle	Gaine chevreuil	1 tuteur (0,75 €) + gaine (0,72 €) + pose (0,9 €) – 2,37 €/plant Dépose (1,1 €)	Contre l'abroutissement, frottis et écorçage des lagomorphes et chevreuils. Nécessite 1 ou deux tuteurs.
	Gaine cerf	2 échalas (2x1 €) + gaine (2 €) + pose (1,3 €) = 5,3 €/plant Dépose (1,4 €)	Contre l'abroutissement, frottis et écorçage.
	Spirale	Spirale (1,5 €) + pose (0,4 €) = 1,9 €/ arbre Dépose (0,6 €)	Contre le frottis et écorçage sur grand plant feuillu dépourvu de branches latérales basses. Pose aisée, absence de tuteur.
	Arbre à fer	Arbre de fer (1 €) + pose (0,5 €) – 1,5 €/plant Dépose (1,2€)	Contre le frottis du chevreuil. Nécessite un suivi rigoureux et une dépose obligatoire. Réutilisable.
	1 piquet bois	1 tuteur (0,61 €) + pose (0,45 €) = 1,06 €/plant	Pas de dépose nécessaire. Le bambou est moins onéreux (0,17 €)
	Pince protège-bourgeon	Achat (0,24 €) + pose (0,2 €/an x 3 an) – 0,84 €	Protège les bourgeons des résineux pendant l'hiver. Nécessite un repositionnement à l'automne suivant.
	Répulsif Trico	Produit (0,1 €) + pose (0,2 €) = 0,3 €/plant	Compétitif, mais pour une pression du gibier modérée. A renouveler plusieurs fois. La pulvérisation du Trico en pépinière se fait pour 0,15 €/plant
	Scarification ou rabotage	Réalisation (0,8 €)	Contre l'écorçage des épicéas, sapins et douglas. Réalisation en période de montée de sève sur tige d'avenir élaguée. Attention aux blessures aux arbres.
	Griffage	Réalisation (0,45 €)	
	Incision d'écorce	Réalisation (0,35 €)	
	Système D, Branchage, répulsifs divers (laine de mouton, savon…)	Du temps à y passer…	Non fiable, beaucoup de temps à y consacrer.

Source : *issu de Beaudesson 2020*

Revenus liés à la location des baux de chasse

À l'année, les revenus liés aux locations de baux de chasse avoisinent les 45 millions d'euros par an en forêt domaniale (ONF) (1.75 million d'hectares, y compris l'outre-mer), et 44 millions d'euros en forêt privée (1.4 million d'hectares) (par comparaison, les revenus liés à la production de bois sont chiffrés à 250-300 millions d'euros par an). Plus de détails sur les revenus liés à la location des baux de chasse sont donnés dans le *chapitre 7* - Services récréatifs avec prélèvement.

Ainsi, si les ongulés ont un intérêt économique, ils engendrent aussi des coûts, surtout à cause des dommages qu'ils peuvent causer à forte densité. En effet, leur impact sur la rentabilité économique des forêts de production peut être élevé, à cause de difficultés de renouvellement, de la diminution de la productivité forestière, substitution d'essences ou de la nécessité de mettre en place des mesures de protection qui augmentent les coûts de renouvellement. La rentabilité de la gestion forestière est alors fortement impactée, voire compromise dans certaines situations (*Darmon 2016*).

Encadré 7 – Indemnisation dégâts sylvicoles

Jamais aucune indemnisation des dégâts sylvicoles par les ongulés sauvages n'a été réalisée en France. Pourtant depuis 2005 (Loi DTR de février 2005 et décret d'application du 16 mars 2008), la législation prévoit que, sous certaines conditions, le propriétaire forestier, victime de dégâts sylvicoles, pourrait en obtenir réparation de la part du détenteur du droit de chasse concerné (article L. 425-12). Or, les conditions de prise en compte des dégâts sylvicoles sont très difficiles à atteindre rendant ainsi presque impossible l'indemnisation. En effet, les textes considèrent que les conditions ci-dessous doivent être simultanément remplies :

(1) Il faut un propriétaire forestier qui possède une forêt gérée durablement avec des documents de gestion agréés (documents d'aménagement, plan simple de gestion, règlement type de gestion, code de bonnes pratiques sylvicoles) ;
(2) Il faut que ce propriétaire ne tire aucun revenu de la chasse. Les textes réglementaires ont d'ailleurs défini que seuls les propriétaires dont les terrains sont inclus dans une association communale de chasse agréée (ACCA), une association intercommunale de chasse agréée (AICA), ou le ban communal en Alsace-Moselle, sont éligibles au dispositif. Tout propriétaire forestier qui n'est donc pas dans ces quelques cas ne pourra pas prétendre obtenir une indemnisation par application de ces dispositions ;
(3) Il faut que ce propriétaire soit en mesure de présenter des dégâts sylvicoles significatifs, ou de prouver l'existence d'un déséquilibre sylvo-cynégétique avéré ;
(4) Il faut que le détenteur du droit de chasse, en l'occurrence l'ACCA, l'IACA, ou le locataire du ban communal en Alsace-Moselle, n'ait pas réalisé le minimum du plan de chasse qui lui a été attribué ;
(5) Il faut enfin que le propriétaire fasse une demande circonstanciée auprès du détenteur du droit de chasse concerné.
Si toutes ces conditions sont remplies simultanément, alors le bénéficiaire du droit de chasse est tenu de :

- soit rembourser le montant de tout ou partie des dépenses de protection indispensables que le propriétaire forestier a engagées pour assurer la pérennité des peuplements ;
- soit, si le peuplement forestier a été endommagé de façon significative par une espèce de grand gibier soumise à un plan de chasse, verser une indemnité forfaitaire dont le montant à l'hectare est fixé par arrêté préfectoral pris après avis de la commission départementale compétente en matière de chasse et de faune sauvage, dans le respect d'un barème interministériel défini conjointement par les ministres chargés de la chasse et de la forêt.

Chapitre 10 – Collisions

Résumé

– Les collisions routières et ferroviaires avec les ongulés sauvages ont des impacts sur la société notamment en termes de vies humaines (11 morts sur les routes en 2019), de personnes accidentées (300 blessés sur les routes en 2019), de coûts économiques et de questions de souffrance et de mortalité animale.

– Le nombre de collisions a augmenté depuis les années 1980, ceci étant expliqué par l'augmentation du trafic et du réseau routier et ferroviaire en parallèle du nombre et de la distribution des populations d'ongulés. Il n'est pas possible de fournir la valeur exacte de cette augmentation étant donné que les protocoles de suivi ont régulièrement changé (collisions routières) et que les données ne sont pas toutes informatisées (collisions ferroviaires.

– Parmi les ongulés, les chevreuils et sangliers sont les espèces les plus impliquées dans les collisions routières et ferroviaires. Il existe un pic de collisions chez les cervidés en avril-mai chaque année, et d'octobre à février chez le sanglier.

– Les mesures d'atténuation des collisions les plus connues et les plus efficaces mises en place sont les clôtures empêchant les animaux de passer, et les passages supérieurs et inférieurs. Peu de données robustes sont toutefois disponibles sur l'efficacité des multiples dispositifs anti-collisions. De même, l'analyse coût/bénéfice des dispositifs anti-collisions reste à faire.

La présence d'un important réseau d'infrastructures de transport (routières et ferroviaires) combinée à de fortes abondances d'ongulés en France entraînent des collisions routières et ferroviaires fréquentes. Les collisions avec la faune sauvage ont des impacts sur la société en termes économique (dommages liés aux accidents et indemnisation consécutive), éthique (bien-être/souffrance animale) et sociaux (environnement de travail des agents des routes et des conducteurs de train, blessés et morts dus aux collisions). Des impacts écologiques négatifs sur la faune (mortalité, fragmentation du paysage causée par les infrastructures entraînant un isolement des populations et modifiant les déplacements des animaux) sont aussi démontrés. Les collisions peuvent être spatialement agrégées (Clevenger et al. 2003, Coelho et al. 2008, Rogeon & Girardet 2012). Ces agrégats sont les témoins de zones potentiellement dangereuses pour les humains et pour la faune. Ainsi, étudier la répartition spatiale des collisions faune/véhicules de transport et comprendre les facteurs qui les influencent permet de matérialiser les zones à risque et tenter d'identifier les mesures adaptées pour prévenir ou limiter les collisions. Nous nous intéresserons ici aux collisions routières et ferroviaires, et décrivons les connaissances actuelles, les bases de données disponibles sur le sujet et enfin l'aspect économique de ces collisions. Étant donné que les collisions routières et ferroviaires sont traitées indépendamment dans la littérature et que les gestionnaires diffèrent, nous les aborderons l'une à la suite de l'autre. En fin de partie, nous aborderons d'autres conséquences liées aux collisions et le besoin d'évaluation du coût des mesures de prévention.

1. Collisions routières

Ces dernières années, le trafic et le réseau routier ont fortement augmenté en parallèle du nombre et de la distribution des populations d'ongulés (*Milner et al. 2006, Massei et al. 2015*), engendrant une augmentation dramatique de la fréquence des collisions des véhicules avec la faune sauvage dans beaucoup de pays européens et nord-américains (*Langbein et al. 2010*). Le risque pour la sécurité humaine (accidents graves et mortels) et les coûts associés aux dégâts matériels et humains transforment les collisions en un fort enjeu socio-économique et un

problème majeur dans la sécurité routière (*Groot Bruinderink et Hazebroek 1996*). Les collisions peuvent générer aussi des conséquences marquées dans les populations animales (*Forman et al. 2003, Putman et al. 2011, Rytwinski and Fahrig 2015*) du fait de la mortalité. Elles constituent aussi des problèmes de bien-être animal étant donné qu'une proportion inconnue d'ongulés sont blessés et non retrouvés après les accidents. En Norvège, par exemple, le nombre de collisions de véhicules avec des élans est au moins deux fois plus élevé que le nombre d'élans morts dans ces accidents. Enfin, des infrastructures implantées pour réduire les risques de collisions, telles que les clôtures, participent à la fragmentation de l'habitat et limitent le déplacement des animaux, pouvant provoquer leur isolement géographique et génétique, et ainsi impacter le maintien des populations et leurs fonctions écologiques dans leur environnement. Dans la suite de cette partie, nous présentons les protocoles de suivis mis en place pour recenser les collisions routières ainsi que quelques-unes de leurs limites, les données disponibles actuellement sur ce sujet, quelques résultats issus des rapports de l'UMS PatriNat ainsi que des études réalisées en France. Pour finir, nous aborderons les informations disponibles sur l'aspect économique des collisions routières.

B) Protocoles de suivis en France

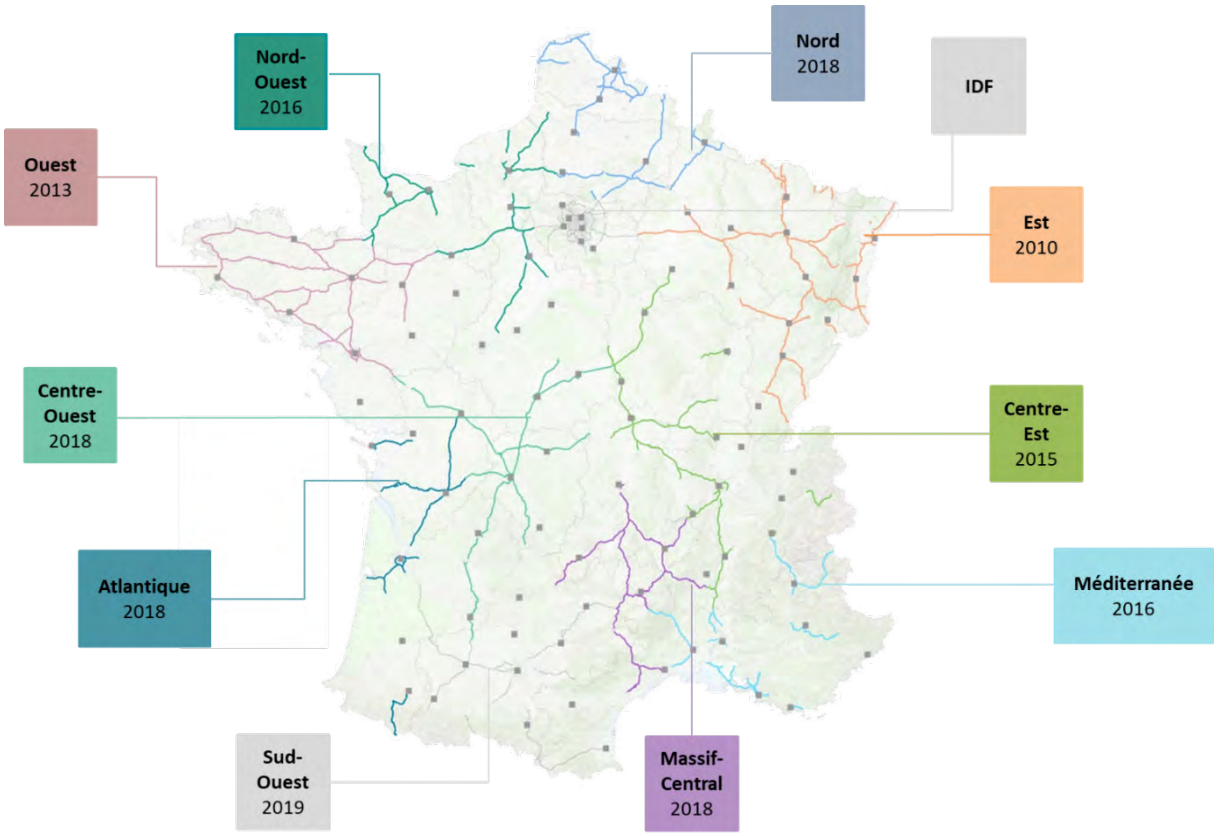
- **Relevés des collisions routières**

Entre 2006 et 2010, les données des collisions avec la faune étaient récupérables via le Fond de garantie des assurances obligatoires de dommage (FGAO). En effet, pendant cette période, c'est le FGAO qui remboursait une partie ou la totalité des dommages causés aux véhicules et aux personnes suite aux accidents. Après cette date, le FGAO n'a plus indemnisé les dégâts matériels dus aux collisions avec la faune sauvage, mais uniquement les dommages corporels. Les données de collisions n'étaient alors plus disponibles via le FGAO. Actuellement, les assurances n'indemnisent les dégâts matériels que si les conducteurs sont assurés tous risques. En parallèle, certaines fédérations de chasse réalisaient aussi le suivi des collisions. Aujourd'hui, les inventaires de collisions entre la faune sauvage et le trafic routier, sur le réseau routier public national (hors autoroutes à péages) et départemental, sont gérés par les directions interdépartementales des routes (DIR) qui sont des services déconcentrés du ministère de la Transition écologique (*figure 71*). Le réseau routier de chaque DIR est divisé en districts, qui regroupent des centres d'entretien et d'intervention (CEI). Ils assurent le maintien de la viabilité du réseau, la surveillance et la sécurité en cas d'accident, l'entretien du réseau et l'organisation de chantiers de maintenance et de réparations. Ce sont les agents en charge du réseau routier qui réalisent, lors de leurs patrouilles quotidiennes sur le réseau routier, le suivi des collisions avec la faune sauvage. Ces missions sont basées sur le volontariat et le suivi n'est donc pas systématique ni répertorié.

Un premier protocole de recensement des collisions a été mis en place en 2009 pour la DIR Est et en 2013 pour la DIR Ouest (*Rogeon & Girardet 2012, Bretaud 2013*). Ce protocole a été adapté en 2015 conjointement avec la DIR Centre-Est, et testé pour pouvoir être étendu aux autres DIR volontaires, en proposant un socle commun minimal (*Billon et al. 2015*). Actuellement, 10 DIR sur 11 mettent en œuvre le protocole collisions.

Concernant le réseau concédé, les sociétés privées (Vinci, Eiffage, etc) qui gèrent les autoroutes font également des suivis de collisions, mais leurs données ne sont pas accessibles, pour éviter les risques juridiques liés aux accidents de la route.

Figure 71 : réseau routier national non-concédé et DIR participant au protocole



Note : pour les réalisations et les données collisions « enquêtes 1983 et 1993 », les données sont issues du Réseau ongulés sauvages de l'OFB.
Source : *UMS PatriNat*

Lors des patrouilles, les agents relèvent les carcasses d'animaux sauvages présents sur la chaussée à l'aide d'une fiche terrain, en format papier ou informatisée. Ils notent l'espèce (si elle est identifiable), ou en cas d'incertitude le groupe d'espèces, la date et la localisation du cadavre. À noter que le nombre d'animaux relevés morts sur la route sous-estime le nombre réel de collisions étant donné que (1) certains animaux peuvent uniquement être blessés et s'en aller, ou bien mourir ailleurs que sur la route, (2) des particuliers peuvent ramasser les animaux percutés et (3) les agents n'identifient pas forcément tous les individus (et la probabilité de détection est donc inférieure à 1). De plus, selon leurs tailles, certains cadavres peuvent également être rapidement dégradés ou plus difficiles à détecter, mais ce problème ne concerne pas les ongulés.

La centralisation, les synthèses et les analyses descriptives des données de collisions routières ont été jusque fin 2020 réalisées par l'UMS PatriNat. C'est le Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (Cerema) qui reprend cette gestion pour 2021, mais rien n'est encore acté pour le plus long terme. Un bilan sur le protocole collision, réalisé par le Cerema a démarré début 2021 (sans interruption de la collecte des données collisions faune-trafic). L'objectif principal est de dresser un inventaire des données collectées, d'évaluer l'efficacité de ce protocole pour un ajustement éventuel pour les années suivantes et de créer une base de données nationale d'ici 2022-2023.

- **Sciences participatives**

En Auvergne-Rhône Alpes (AURA), le programme de science participative VigiFaune mis en place depuis 2017 et financé par la région AURA permet de compléter les recensements faits par les Directions interdépartementales des routes (DIR). Chaque citoyen peut ainsi compléter son

observation sur le site internet[77] ou sur l'application dédiée. À l'échelle d'AURA, les données de VigiFaune sont ensuite analysées conjointement avec les données de collisions de la Ligue pour la protection des oiseaux (LPO) et les données de la DIR. En Occitanie, c'est le projet ViaFauna qui permet au grand public de localiser la mortalité de la faune sauvage sur les routes[78].

De manière générale, ces programmes de sciences participatives permettent l'acquisition de nombreuses données à un coût limité et sont efficaces dans la détection de patrons généraux dans la répartition des collisions (*Seiler et al. 2014, Heigl et al. 2016, Periquet et al. 2018 dans rapport Guinard 2019*). L'implication de non-professionnels dans l'échantillonnage de données est une approche prometteuse pour générer des bases de données conséquentes, mais aussi pour sensibiliser le public aux problèmes sociétaux et aux questions environnementales. Cependant, bien que cela soit attractif pour les chercheurs et les citoyens, cette approche soulève de nombreux défis. Les participants n'ont pas forcément de formation scientifique et de connaissances naturalistes, et cela soulève donc des questions de fiabilité et de biais dans les données qu'il est nécessaire de prendre en compte dans des analyses ultérieures. Par exemple, il y a beaucoup de confusions entre cerfs et biches et l'espèce identifiée par le citoyen n'est donc pas forcément la bonne (fiabilité). Aussi, par exemple, certains participants comme ceux de la LPO pourraient être plus efficaces que les citoyens dans la détection des espèces sur la route et dans leur identification de par leurs expériences d'observations, posant ainsi des problèmes de biais. La saisie sur l'application par les citoyens peut aussi entraîner des erreurs non intentionnelles, mais qui devraient pouvoir être repérées lors des analyses. Enfin, du fait de l'absence de standardisation dans l'échantillonnage spatial de données, les données de sciences participatives sont difficiles à utiliser à des échelles spatiales fines, et des corrections doivent être apportées dans les modèles (par exemple certaines routes sont beaucoup plus fréquentées que d'autres, ce qui peut mener à un plus grand nombre de collisions reportées qui ne traduit pas forcément la réalité). Ces données peuvent toutefois apporter des informations complémentaires utiles si elles sont adossées à des données issues d'études protocolées. Elles ne doivent pas être négligées d'autant plus qu'une sélection de participants fiables passant toujours sur les mêmes tronçons routiers peut permettre de réduire ces biais inhérents aux sciences participatives.

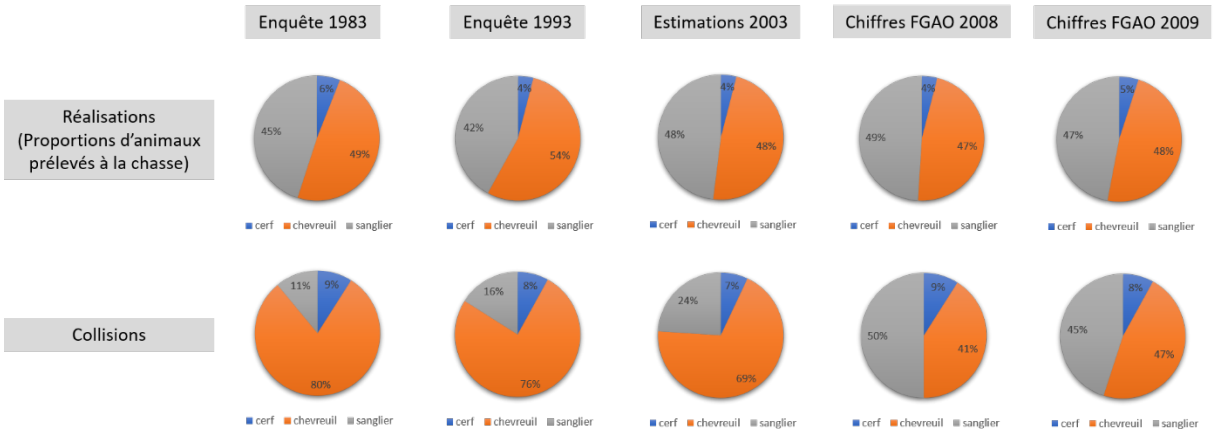
C) Tendances temporelles des collisions

Avant 2010, bien que les protocoles d'échantillonnage des données et les observateurs variaient selon les périodes, les données indiquaient une augmentation des collisions, passant d'environ 3 700 lors du recensement national en 1984-1986 à 23 500 estimées en 2003 (*Vignon & Barbarreau 2008a*), puis environ 35 000 en 2008 et 60 000 en 2009 (*Saint-Andrieux, OFB com. pers.*, données issues des indemnisations par le FGAO à l'échelle nationale, *tableau 9*), ces chiffres étant cependant largement sous-estimés du fait de l'impossibilité à recenser tous les accidents. Ces augmentations sont expliquées principalement par l'augmentation des densités d'ongulés et l'augmentation du trafic routier. Cependant, bien que les proportions des trois principaux ongulés tués à la chasse soient relativement stables dans le temps (grossièrement 50/50 pour le chevreuil et le sanglier, *figure 72*), les proportions d'animaux percutés lors des collisions changent fortement en 2008 et 2009 avec le passage de 69-80 % de chevreuils et 11-24 % de sangliers percutés avant 2003, à 41-47 % de chevreuils et 45-50 % de sangliers percutés en 2008-2009 (*figure 72*). La combinaison du développement du sanglier en zone péri-urbaine du fait d'une chasse moins intense dans ces zones, associé à une moindre vigilance de la part des conducteurs aux abords des villes pourrait expliquer l'augmentation de la proportion des collisions avec le sanglier, mais ceci reste à explorer plus en détail (*Saint-Andrieux, com. pers.*).

77. www.vigifaune.com/

78. www.chasse-nature-occitanie.fr/biodiversite-et-observatoire/viafauna.php

Figure 72 : comparaisons des repartitions des réalisations et collisions selon les espèces et les années



Note : pour les réalisations et les données collisions "enquêtes 1983 et 1993", les données sont issues du réseau ongulés sauvages OFB-FNC-FDC.
Source : *OFB*

Tableau 9 : nombre de collisions par espèce et par année en France

	2008	2009
Sanglier	16 678	26 665
Cerf	2 896	4 762
Chevreuil	13 786	27 991
Total	**33 360**	**59 418**

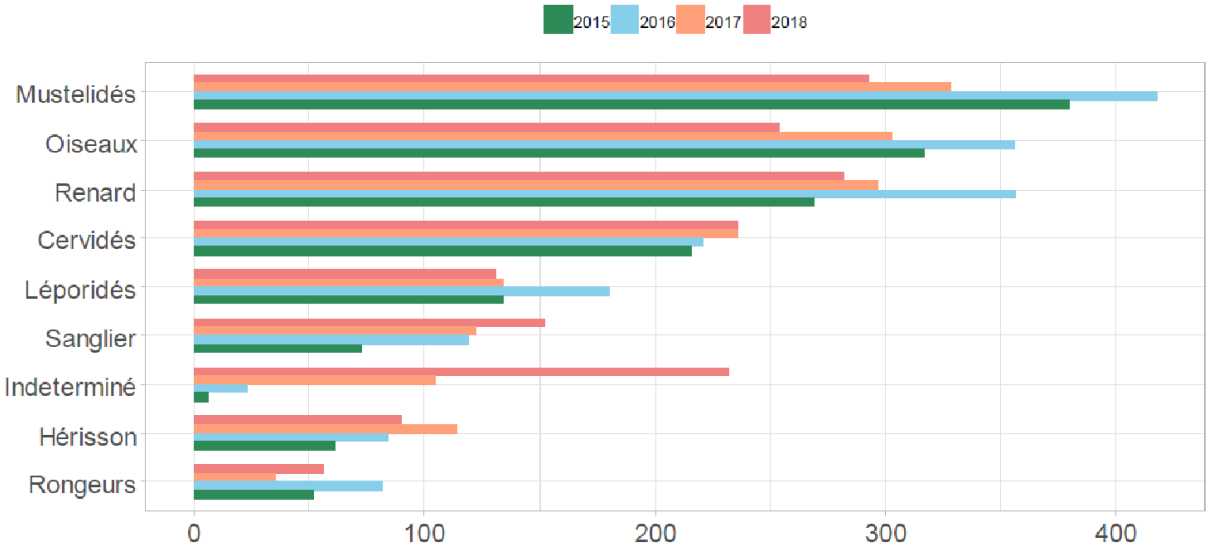
Note : les nombres de collisions de 2006 et 2007 répertoriés par la FGAO sont faibles et non indiqués ici, car il y a eu un délai entre la mise en place des indemnisations par la FGAO et la connaissance de cette possibilité par le grand public qui a donc mis du temps avant de déclarer les collisions subies.
Source : *données issues de la FGAO, Saint-Andrieux, com. pers.*

D) Répartition des collisions selon les espèces

Les cervidés arrivent en 4e (DIR Centre-Est, DIR Est) ou 5e (DIR Ouest) position des animaux tués par collisions (*figure 73 à 75*), après les mustélidés[79], les oiseaux, les renards (DIR Centre Est, DIR Est) et les léporidés[80] (DIR Ouest).

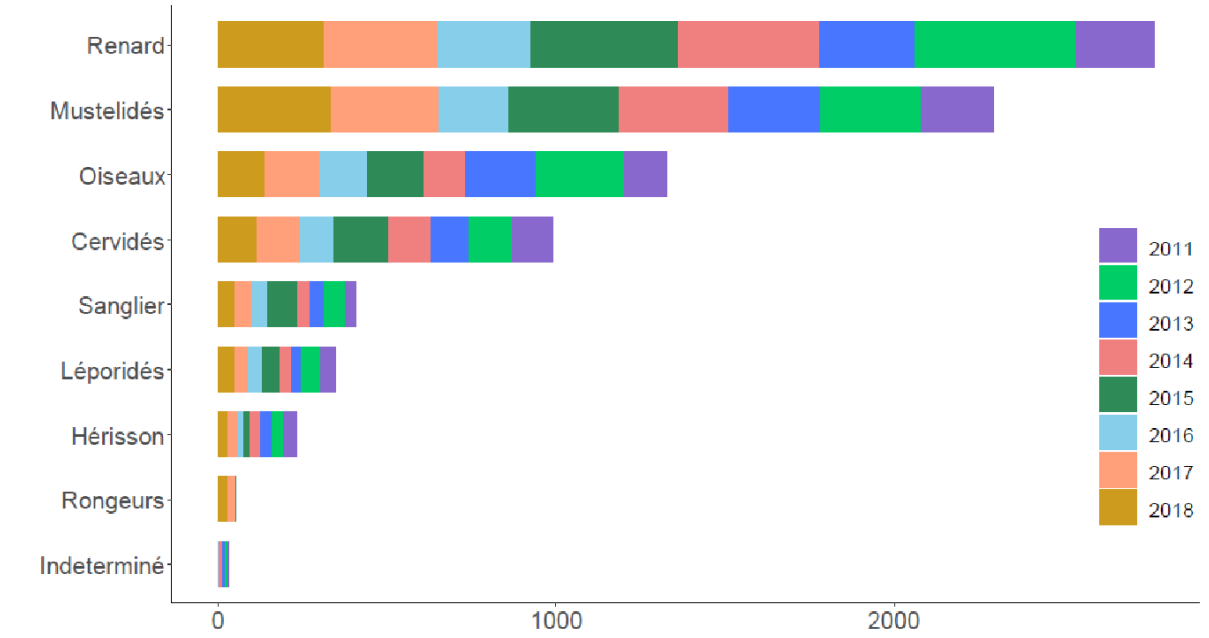
79. Famille de mammifères caniformes comprenant les blaireaux, putois, fouines, belettes, etc.
80. Famille de mammifères lagomorphes comprenant les lièvres et lapins.

Figure 73 : répartition du nombre d'animaux percutés échantillonnés selon les espèces/groupes d'espèces



Note : de 2015 à 2018 en DIR Centre-Est (Auvergne-Rhone-Alpes + Bourgogne Franche-Comté).
Source : *rapport l. Billon, 2019*

Figure 74 : répartition du nombre d'animaux percutés échantillonnés selon les espèces/groupes d'espèces

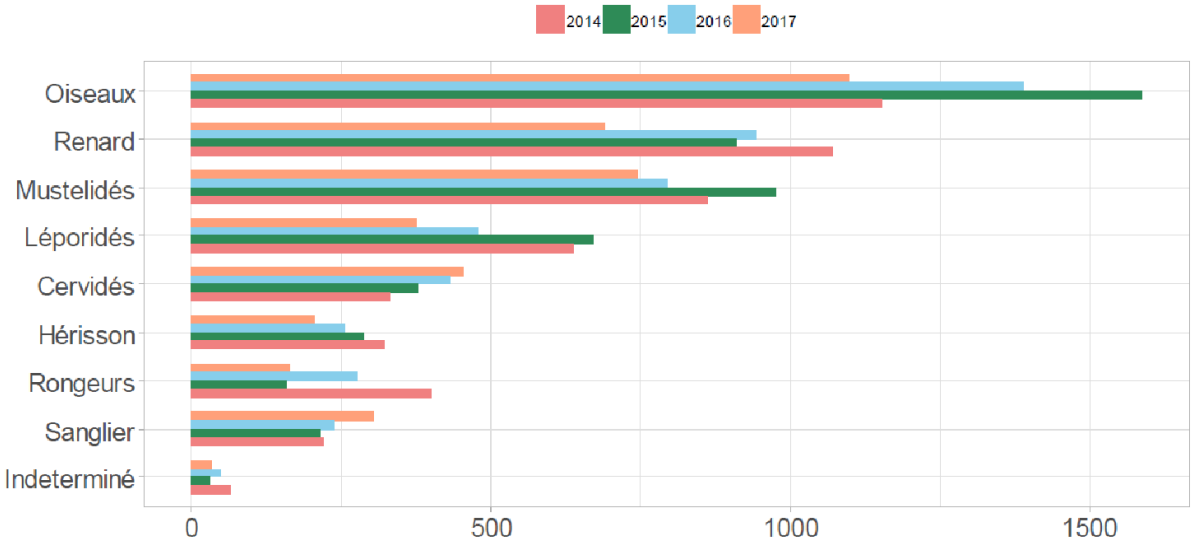


Note : de 2011 à 2018 en DIR Est (Grand-Est + Bourgogne Franche-Comté).
Source : *rapport L. Billon, 2019*

De 2011 à 2019, toutes DIR confondues, le nombre d'ongulés percutés échantillonnés s'élève à 9155 individus (*tableau 10*). Les ongulés sont le groupe d'espèces le plus facile à détecter du fait de leur taille et de leur lente vitesse de décomposition, contrairement aux reptiles et amphibiens pour lesquels il existe de forts biais de détection (*voir Études COMERCAR-ITTECOP 2017*). Parmi les ongulés, chevreuil et sanglier sont les espèces les plus impliquées dans les collisions. Les chamois, mouflons et daims représentent quant à eux une très faible part des collisions. Ces chiffres peuvent cependant être biaisés par la pression d'observation. Par exemple, moins de routes sont gérées par les DIR dans les massifs montagneux et ainsi ces zones géographiques sont moins prospectées, car non concernées par les protocoles. Les espèces de montagne seraient alors moins renseignées dans les collisions.

Par ailleurs, il ne convient pas de comparer le nombre d'individus percutés entre années, car le nombre de DIR impliqués dans le suivi varie d'une année sur l'autre (*tableau 10*).

Figure 75 : répartition du nombre d'animaux percutés échantillonnés selon les espèces/groupes d'espèces



Note : de 2014 a 2017 en DIR Ouest (Bretagne + Pays de la Loire).
Source : *rapport L. Billon 2019*

En France, très peu d'études ont été réalisées en prenant en compte les données à l'échelle nationale : il s'agit de l'enquête nationale de 1983/1984 (*ONC 1988*) et d'une évaluation économique réalisée sur des données collectées 20 ans après (*Vignon et Barbarreau 2008a*). Cependant, des analyses à des échelles spatiales plus fines (échelle de l'unité de gestion) ont été conduites en croisant les données de neuf départements (Cher, Jura, Loire, Loiret, Moselle, Oise, Rhône, Haute-Savoie et Vendée, *Saint-Andrieux et al. 2020*) représentatifs des principaux écosystèmes français. Ces données couvrent une longue période allant de 1990 à 2006, bien que la durée de suivi varie entre les départements. Toutes années et tous départements confondus, le chevreuil est l'espèce la plus touchée (69,9 % des collisions), suivie par le sanglier (27 %) et le cerf (3,1 %) ; cet ordre étant cohérent avec les chiffres des DIR présentés ci-dessous (*tableau 10*). Il est probable que les données de collisions avec les sangliers soient sous-estimées dans les suivis des DIR par rapport aux déclarations FGAO (celles-ci sont analysées par un expert pour les indemnisations par l'assureur, et des examens de la voiture sont faits, ainsi que des relevés de poils, etc), potentiellement, car les sangliers qui sont plus costauds peuvent encore courir et aller mourir loin de la route, alors que les chevreuils, plus légers, resteraient sur place (*Saint-Andrieux, com. pers.*). Ceci reste à être confirmé par de nouveaux protocoles.

Tableau 10 : nombre d'individus percutés échantillonnés par espèce d'ongulés par année

Espèce	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Total
Cerf élaphe	2	8	7	12	14	27	43	34	27	**174**
Chamois	0	5	1	1	0	1	1	1	0	**10**
Chevreuil	114	121	104	445	743	924	1 109	1 233	948	**5 741**
Daim	0	0	0	0	1	0	0	1	0	**2**
Indéterminé	0	0	0	0	0	2	1	0	0	**3**
Mouflon	0	0	0	0	2	6	0	0	0	**8**
Sanglier	30	66	37	263	379	508	754	669	509	**3 215**
Total	**146**	**200**	**149**	**721**	**1 139**	**1 468**	**1 908**	**1 938**	**1 484**	**9 155**
Nombre de DIR	1	1	1	2	3	5	7	7	5	**-**
Collisions/DIR	146	200	149	361	380	294	273	277	297	**-**

Note : nombre de DIR réalisant le suivi par année ; moyenne du nombre de collisions par DIR.
***Source :** données issues de l'UMS PatriNat*

E) Répartition spatiale des collisions

En France, les collisions ont principalement lieu sur les routes nationales, départementales et communales, et non sur les autoroutes, celles-ci étant la plupart du temps clôturées. En 2008 et 2009, seul 1 % des collisions ont eu lieu sur les autoroutes, alors que celles-ci représentent 97 % du trafic journalier (40 400 véhicules/jour/km pour les autoroutes vs 1 030 pour les autres routes, *Saint-Andrieux et al. 2020*).

À partir des données de collisions, il est possible d'établir une cartographie des zones à risques de collision pour chaque espèce ou groupe d'espèces et d'identifier les zones où des mesures de protection sont nécessaires. Un bilan de la mise en œuvre du protocole collisions en DIR Ouest réalisé par l'UMS PatriNat présente des cartographies des zones à risque de collision selon les districts[81]. D'autres cartographies sur d'autres DIR ont aussi été réalisées par l'UMS PatriNat, mais ne sont pas disponibles pour le grand public.

Diverses mesures de prévention sont utilisées pour réduire les collisions routières et sont résumées dans quelques revues de littérature ou rapports (*Glista et al. 2009*, note d'information Carsignol 2003 pour une synthèse sur les systèmes et mesures visant à réduire le nombre de collisions avec les grands ongulés en France). Cependant, il existe très peu d'études de mortalité réalisées avant et après l'installation de structures, rendant difficile l'évaluation de leur efficacité (*Glista et al. 2009*). Parmi les mesures les plus connues et qui semblent les plus efficaces pour éviter les collisions avec les ongulés se trouvent les grillages empêchant les animaux de passer, les passages supérieurs (ponts) et inférieurs (tunnels) aux routes (*Clevenger et al. 2001, Glista et al. 2009*), et l'éclaircissement de la végétation aux abords des routes (Andreassen et al. 2005) qui augmente toutefois la fréquentation de ces zones par une végétation plus attractive, combinés à des signalétiques invitant les conducteurs à modifier leur comportement (panneaux, réduction de vitesse). Face au coût de ces structures et aux effets relativement peu connus des grillages sur les communautés animales via une modification de connectivité de l'habitat, d'autres techniques sont mises en œuvre comme des réflecteurs lumineux, des coups de sifflet d'avertissement ou autres signaux acoustiques, des répulsifs chimiques, mais leur efficacité n'a pas toujours été prouvée. L'application d'odeurs supposées répulsives pour le cerf et le chevreuil n'ont par exemple montré aucun effet sur le taux de visite d'une zone (*Elmeros et al. 2011 – Danemark*),

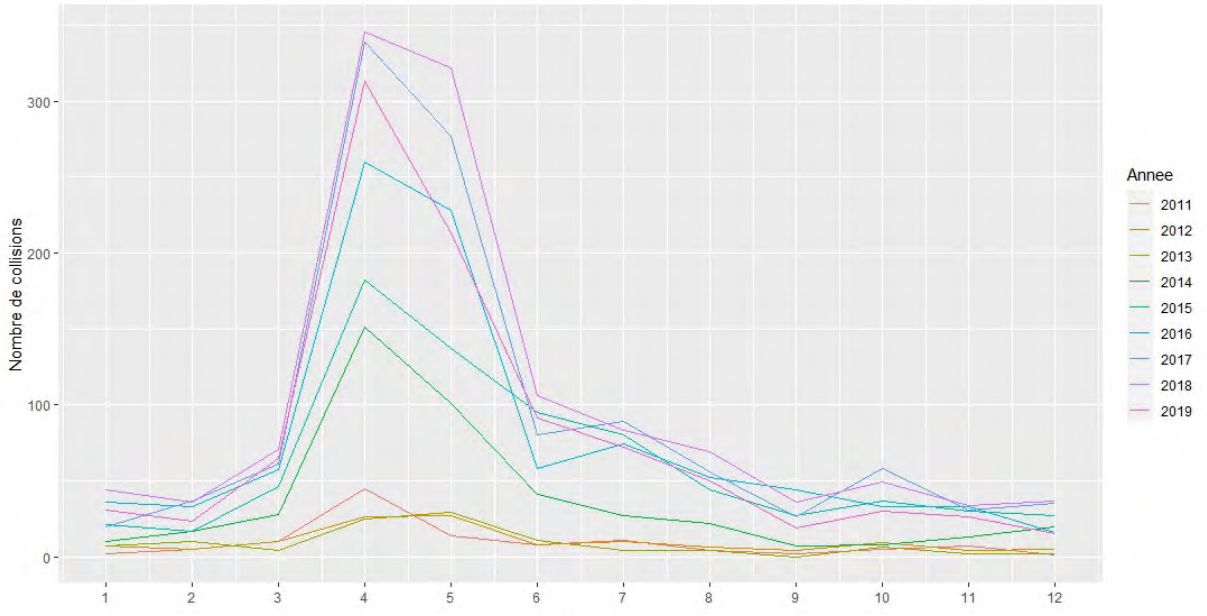
81. www.trameverteetbleue.fr/documentation/references-bibliographiques/bilan-mise-oeuvre-protocole-collisions-dir-ouest-analyse

mais ceci resterait à être testé dans d'autres conditions, car la réponse pourrait changer selon la disponibilité en nourriture, la saison, la fréquence d'application du produit, etc. (*Elmeros et al. 2011*).

F) Périodicité des collisions et pics horaires

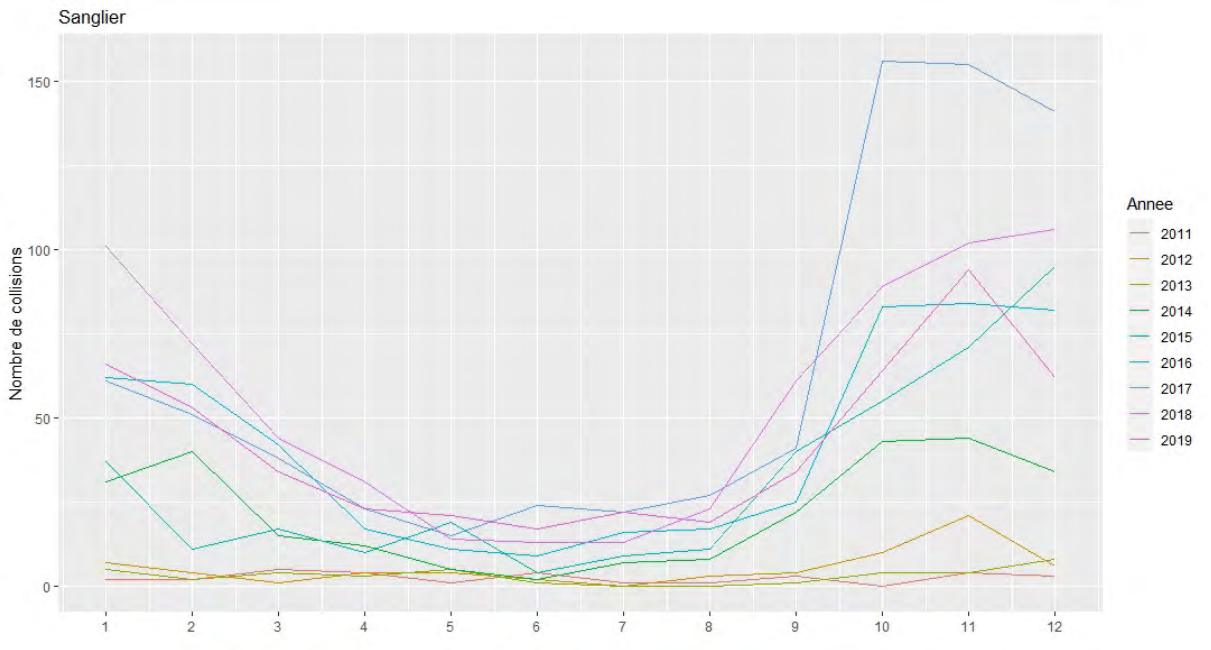
L'analyse des données des différentes DIR permettent de mettre en avant certains patrons généraux quant à la périodicité des collisions (*Billon L. 2019, UMS PatriNat*). Les collisions ne sont pas réparties uniformément dans le temps et cela varie selon l'espèce. Il existe un pic de collisions chez les cervidés en avril-mai chaque année, et d'octobre à février chez le sanglier (*figures 76 et 77*). Le nombre de collisions entre années ne peut être comparé, car comme expliqué précédemment, le nombre de DIR participantes varie d'une année sur l'autre et le nombre de collisions enregistrées aussi (exemple seules deux DIR participaient au protocole en 2011, 2012 et 2013). Les patrons temporels peuvent quant à eux être comparés entre années. Une hypothèse pouvant expliquer l'augmentation des collisions à ces périodes (avril-mai pour les cervidés et octobre à février pour les sangliers) est, pour les chevreuils, la dispersion des jeunes nés l'année précédente au printemps augmentant la probabilité de traverser des routes (voir références dans *Putman et al. 2011*). Pour le sanglier, cela pourrait être attribué à (1) la chasse en automne/hiver augmentant leur mouvement et donc la probabilité de croiser une route, et/ou (2) aux nuits plus longues durant ces mois : les sangliers étant généralement actifs la nuit et au crépuscule, la probabilité de rencontre avec un véhicule augmente durant ces mois où les nuits sont plus longues. Étant donné que la saison de chasse coïncide avec les nuits plus longues, il est difficile d'évaluer la part de ces deux variables dans les collisions (*Lagos et al. 2012*).

Figure 76 : répartition mensuelle des collisions au cours d'une année pour le chevreuil, toutes DIR confondues



Source : *données issues de l'UMS PatriNat*

Figure 77 : répartition mensuelle des collisions au cours d'une année pour le sanglier, toutes DIR confondues



Source : *données issues de l'UMS PatriNat*

Par ailleurs, une analyse réalisée en Finlande montre que le nombre et le risque de collisions entre des cervidés (élans, cerfs de Virginie) et des véhicules sont les plus élevés durant les deux à trois heures après le coucher du soleil, cela étant expliqué par l'augmentation de l'obscurité affectant la capacité à détecter l'intrusion d'un animal sur la route, ainsi que par l'augmentation du rythme d'activité des animaux à cette période (*Haikonen & Summala 2001). Parallèlement, en Espagne, les pics des collisions des chevreuils se produisent entre 19 h et 22 h (crépuscule) et entre 5 h et 8 h (aube), et pour le sanglier entre 18 h et 23 h (crépuscule et nuit), ce patron étant aussi expliqué en partie par le rythme d'activité plus élevé de ces espèces durant ces plages horaires et par l'augmentation du trafic routier à ces périodes (horaires de travail correspondant aux déplacements des animaux) - (Lagos et al. 2012*).

G) Paramètres environnementaux influençant les collisions

L'enjeu socio-économique des collisions étant fort, identifier les zones à risque élevé de traversées et de collisions et comprendre les facteurs biologiques, environnementaux et anthropiques qui favorisent ces traversées et collisions sont d'une réelle importance pour les prédire dans le temps et dans l'espace. Cela permettrait ainsi d'implémenter des mesures de gestion et de prévention appropriées et efficaces (*voir la note d'information Carsignol 2003* pour une synthèse sur les systèmes et mesures visant à réduire le nombre de collisions avec les grands ongulés en France). Nous décrirons ici quelques facteurs pouvant influencer les collisions, de manière à mettre en avant la complexité des variables impliquées, ainsi que l'importance de l'échelle d'analyse. Très peu d'études se sont intéressées en France aux variables expliquant les collisions avec les ongulés sauvages, et nous ferons donc appel à des références en Europe ou en Amérique du Nord pour compléter cela.

- **Facteurs biologiques**

Plusieurs facteurs biologiques peuvent influencer les collisions, tels que les densités d'animaux, leur sensibilité à la perturbation humaine, leur rythme d'activité, leur comportement de nourrissage, etc. Comme vu précédemment, les collisions peuvent être influencées par le rythme d'activité des espèces. En effet, les ongulés sont plus actifs au lever et coucher du soleil, augmentant

ainsi la probabilité de collisions, en parallèle de la baisse de visibilité par les conducteurs lors de ces périodes. Le nombre de collisions varie aussi au cours de l'année du fait de l'activité des animaux qui augmente au moment du rut ou lors de la dispersion des jeunes au printemps. Il a été évoqué que la chasse pouvait aussi influencer le mouvement des individus et ainsi augmenter la probabilité de collisions, mais ceci nécessiterait d'être exploré plus en détail (*Lagos et al. 2012*). Par ailleurs, le comportement d'évitement des routes, du trafic ou des véhicules varie selon certains traits fonctionnels des espèces comme la masse corporelle, l'agrégation sociale ou le type alimentaire, avec des espèces plus petites, solitaires et de type « brouteurs » ayant plus tendance à fuir suite au passage d'un véhicule assimilé comme un risque de prédation (*Duffett et al. 2020 sur les ongulés africains*), et permettant ainsi de diminuer les collisions. Ceci resterait à être étudié plus en détail en Europe. Enfin, une étude réalisée en France (*Saint-Andrieux et al. 2020*) sur les données de neuf départements représentatifs des principaux écosystèmes français (données de 1990 à 2006) montre que l'abondance des populations (le nombre d'animaux chassés est utilisé comme proxy de cette variable) apparaît comme le paramètre prépondérant dans l'explication des risques de collisions, confirmant ainsi les résultats d'études antérieures (*Puglisi et al. 1974, Farell et al. 1996, Seiler et al. 2004, Mysterud 2004*).

- **Facteurs anthropiques**

L'infrastructure des routes et leur utilisation par les conducteurs sont des facteurs anthropiques permettant d'expliquer l'occurrence des collisions ongulés-véhicules. La configuration des routes dans le paysage est un facteur clé structurant les risques de collisions avec la faune sauvage. Une revue des collisions entre véhicules et faune sauvage montre que 39 % des études (7 sur 18) reportent un effet positif du trafic, de la largeur des routes et de la vitesse limite sur le nombre de collisions (*Gunson et al. 2011*). Une autre étude en Slovénie met quant à elle en avant l'influence de la densité des routes sur le nombre de collisions avec les chevreuils (*Pokorny 2006*), comme observé en France chez le chevreuil et le sanglier (*Saint-Andrieux et al. 2020*). Ce patron n'avait cependant pas été retrouvé pour le cerf en France pour lequel les collisions étaient plutôt expliquées par la structure de l'habitat (*Saint-Andrieux et al. 2020, voir paragraphe suivant Facteurs environnementaux*). Le type de route influence aussi les risques de collisions et la plupart sont enregistrées sur des routes nationales et départementales, principalement, car elles représentent la plus grande longueur cumulée de routes et parce qu'elles sont beaucoup moins clôturées, contrairement aux autoroutes (en France tout du moins). À cela s'ajoute les facteurs environnementaux locaux tels que les conditions de visibilité pour le conducteur ou le comportement de l'animal à l'approche des véhicules (*Rea 2003, Montgomery 2012*). Par exemple, la visibilité du conducteur peut être obstruée par la courbure de la route (*Gunson et al. 2011*), la présence de végétation ou de talus, augmentant la probabilité de collision. Même si les études réalisées dans différents pays d'Europe ou d'Amérique du Nord informent sur certains paramètres influençant les collisions avec les ongulés, la forte variabilité des effets de ces paramètres entre études démontre l'importance du contexte anthropique et de l'échelle d'analyse, rendant ainsi difficile la généralisation du résultat d'une étude à l'ensemble d'un territoire ou à un autre pays.

- **Facteurs environnementaux**

L'utilisation de l'espace et la sélection d'habitat sont des processus clés pour comprendre la distribution spatio-temporelle des collisions. Étant donné que la sélection d'habitat par les ongulés est un processus hiérarchique où les choix observés à petite échelle sont contraints par des choix précédents fait à une plus grande échelle spatio-temporelle (*Johnson 1980, Levin 1992*), les caractéristiques de l'habitat, de l'échelle du paysage à l'échelle de la route, devraient influencer les collisions à différentes échelles spatiales (*Saint-Andrieux et al. 2020*). Ainsi, dans des paysages homogènes, les collisions sont plus uniformément distribuées dans l'espace que dans des paysages fragmentés et hétérogènes (*Hubbard et al. 2000*), les animaux ayant plus

tendance à se déplacer pour aller combler leurs besoins dans différents milieux. En France, les collisions avec le cerf – espèce cantonnée la plupart du temps aux milieux forestiers et qui se nourrit occasionnellement dans des habitats mixtes ou agricoles proches des patchs forestiers – augmentent avec la fragmentation des forêts. Ceci est dû au fait que leurs mouvements entre patchs d'habitats préférés augmentent dans des habitats fragmentés, en réponse à une sélection d'habitat pour les ressources (nourriture, refuge) et le rut (*Saint-Andrieux et al. 2020*). Par ailleurs, plusieurs auteurs ont montré qu'à grande échelle spatiale, les collisions avec le cerf, le chevreuil ou le sanglier se produisent plus souvent dans des environnements forestiers (*Hubbard et al. 2000, Roedenbeck 2007*) alors qu'à plus petite échelle, les sections de route avec les plus fortes collisions sont localisées dans des milieux ouverts ou en bordure de forêt (*Désiré 1992*), ou avec des abords de route très denses en végétation pour le chevreuil (*Madsen et al. 2002*). En France, une étude à l'échelle des unités de gestion (échelle intermédiaire en grande échelle spatiale et échelle locale) met en avant le fait que les collisions avec le sanglier sont plus fréquentes dans des zones agricoles, urbaines ou ouvertes plutôt que dans des environnements forestiers (*Saint-Andrieux 2018*). La croissance concomitante des villes et des populations de sangliers ces dernières années a participé à la plus forte présence des sangliers autour des villes (*Cahill et al. 2012*) où la chasse est limitée. En revanche, les collisions avec le chevreuil étaient plus uniformément distribuées dans le paysage. Afin de mieux comprendre les variables environnementales influençant les collisions avec le chevreuil, il conviendrait de s'intéresser à des variables à plus petite échelle, plus pertinente pour le chevreuil (*Saint-Andrieux et al. 2020*). La prise en compte de différentes échelles spatiales selon les espèces apparaît donc particulièrement importante dans un objectif de gestion.

H) Aspect économique des collisions routières

Les collisions mettent à mal la sécurité routière, et les accidents impliquant des ongulés provoquent des dommages aux personnes et aux véhicules (*Putman 1997, Langbein 2007a*). Par exemple, en France, les collisions avec les animaux sauvages (espèce non précisée) ont provoqué 11 morts sur 3 239 morts au total et environ 300 blessés en 2019[82], ainsi que d'importants dégâts matériels. Une étude réalisée en 2005 par l'Office de génie écologique (OGE) et l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) renommé Office français de la biodiversité aujourd'hui (OFB) a tenté d'estimer le coût économique des collisions (*Vignon et Barbarreau 2008*). Bien que cette étude soit relativement ancienne, c'est la seule que nous possédons à ce jour en France sur les collisions avec les ongulés sauvages. Ils estimaient le coût total des collisions (coût de la vie humaine, des blessés graves et légers ainsi que des dégâts matériels) en 2004, toutes espèces d'ongulés confondues, à 115 millions d'euros (méthode du capital humain compensé) ou 180 millions d'euros (méthode comparative) sur l'ensemble du territoire français (*Vignon et Barbarreau 2008*), soit un coût moyen de 4 900 à 7 700 euros/collision. En 2009, environ 60 000 collisions avaient été répertoriées sur le territoire français, ces chiffres étant largement sous-estimés. En reprenant le coût moyen par collision donné ci-avant, cela représenterait un coût de 294 à 462 millions d'euros. Il conviendrait de réaliser une nouvelle analyse économique pour connaître les coûts engendrés actuellement.

2. Collisions ferroviaires

Le transport ferroviaire est également concerné par les collisions avec les ongulés sauvages qui peuvent occasionner de lourds dégâts. Alors que les blaireaux, lapins et renards provoquent des problèmes de stabilité des ouvrages en terre du fait de l'installation de terriers dans les talus, les sangliers et cervidés entraînent quant à eux des problèmes économiques (immobilisation et réparation du matériel roulant, dédommagement des voyageurs, solutions alternatives de transport), de régularité et de sécurité des circulations (retards, risque de déraillement,…), de

82. www.data.gouv.fr/fr/datasets/bases-de-donnees-annuelles-des-accidents-corporels-de-la-circulation-routiere-annees-de-2005-a-2019/

trafic (désorganisation, annulation de trains), matériels (dégradation et dégâts sur le matériel roulant), sur les infrastructures (dégradation de la plateforme ferroviaire) et enfin humains (risque pour le personnel). Par ailleurs, l'infrastructure ferroviaire – tout comme l'infrastructure routière – entraîne une fragmentation des habitats qui affecte les déplacements quotidiens de la faune sauvage (*Barrientos et Borda-de-Agua 2017, Bartoszek et Greenwald 2009*), pouvant conduire à des collisions, celles-ci étant la première cause de mortalité animale sur les voies ferrées (*Santos et al. 2017*). En effet, l'électrocution, le piégeage ou les blessures causées par des câbles peuvent aussi être responsables de la mort des individus (*Dorsey et al. 2015*). Les collisions ferroviaires sont généralement peu étudiées en comparaison des collisions routières, ceci pouvant être expliqué par une occurrence beaucoup moins forte des blessures humaines lors des collisions ferroviaires, mais aussi par un manque de données pertinentes (*Popp et Boyle 2017*) (études sur les collisions ferroviaires principalement au Canada, Alaska, Norvège et Suède sur l'élan, ou sur le chevreuil en République tchèque). Dans la suite de cette partie, nous présenterons les données disponibles en France, et des résultats issus de SNCF Réseau que nous compléterons avec quelques données européennes.

A) Protocoles de suivi en France

Des données de collision sont disponibles depuis 2012 grâce à une base de données incidents de SNCF Réseau. En effet, les conducteurs de train ayant eu plus de cinq minutes de retard doivent en enregistrer les causes, ce qui permet d'extraire des informations sur les collisions, que ce soit sur les lignes grande vitesse (LGV) ou sur les lignes classiques où circulent les transports express régionaux (TER), les trains grande vitesse (TGV) et le fret (train de marchandises). Lors d'un incident de régularité, le conducteur doit renseigner certaines informations comme la cause de l'incident, la date, l'heure et la localisation grâce au point kilométrique (ou la localisation grossière entre deux points remarquables). Le point kilométrique enregistré ne correspond cependant pas exactement au point de collision du fait de la longue distance d'arrêt du train. Par ailleurs, le lieu de la collision ne correspond pas forcément au lieu de pénétration de l'animal sur la voie ferrée s'il a divagué dans l'emprise ferroviaire avant de se faire percuter. Enfin, le nombre de collisions est sous-estimé, car les chocs sur les TER qui n'entraînent pas de retard ne sont pas notés (ceci dépend de la taille de l'animal et si le choc est frontal ou transversal, tous les chocs sur TGV entraînent un retard, car il y a obligation de vérifier les dégâts éventuels et ils sont donc tous notés). Ces données sont aujourd'hui notées sur des fiches papier, mais une informatisation est en cours. Du fait du temps nécessaire pour informatiser cela, nous avons uniquement pu récupérer des données complètes sur la période 2015-2019.

B) Tendances temporelles des collisions

N'ayant des données informatisées que depuis 2015, il est difficile de décrire des tendances temporelles à long terme des collisions en France. Il semble toutefois exister une augmentation des collisions de 2015 à 2019 (*tableau 11*). Les comparaisons interannuelles sont cependant à réaliser avec précaution, car des mouvements de grève réduisant considérablement le trafic font ainsi diminuer le nombre de collisions enregistrées lors d'une année (c'est par exemple le cas de 2019, avec une période de grève en fin d'année).

Tableau 11 : nombre total de collisions pour les sangliers et cervidés sur la période 2015-2019 sur le réseau ferroviaire français

Taxon	2015	2016	2017	2018	2019
Sanglier	242	330	366	448	419
Cervidés	229	301	371	367	365

Source : *données issues de SNCF Réseau*

À titre comparatif, le nombre de collisions a été multiplié par huit entre 2011 et 2019 en République tchèque (Nezval et Bil 2020), et les collisions ferroviaires ont aussi augmenté durant les 15 dernières années en Suède (Seiler et Olsson 2017). D'autres raisons que l'augmentation des populations d'ongulés peuvent toutefois participer à ces augmentations des collisions (meilleur recensement des collisions, remplacement des trains vieux et lourds par du matériel plus léger et donc plus vulnérable, etc, Nezval et Bil 2020, Seiler et Olsson 2017).

C) Répartition des collisions selon les espèces

En France, de 2015 à 2019, 1 805 sangliers et 1 633 cervidés (principalement des chevreuils) sont entrés en collision avec un train, soit respectivement 26,5 % et 24 % des collisions avec la faune sauvage, soit presque 50 % des incidents avec la faune sauvage, le reste n'étant pas toujours bien renseigné (*tableau 12*). À noter que le nombre d'incidents est sous-estimé.

Tableau 12 : nombre total et proportion de collisions ferroviaires par taxon de 2015 à 2019 sur le réseau SNCF

Taxon	Nombre d'incidents (2015-2019)	Pourcentage (2015-2019)
Sanglier	1 805	26,5
Cervidés	1 633	24
Oiseau	465	6,8
Renard	30	0,4
Blaireau	26	0,4
À **confirmer/autres**	2 846	41,8
Total	**6 805**	**100**

Source : *données issues de SNCF Réseau*

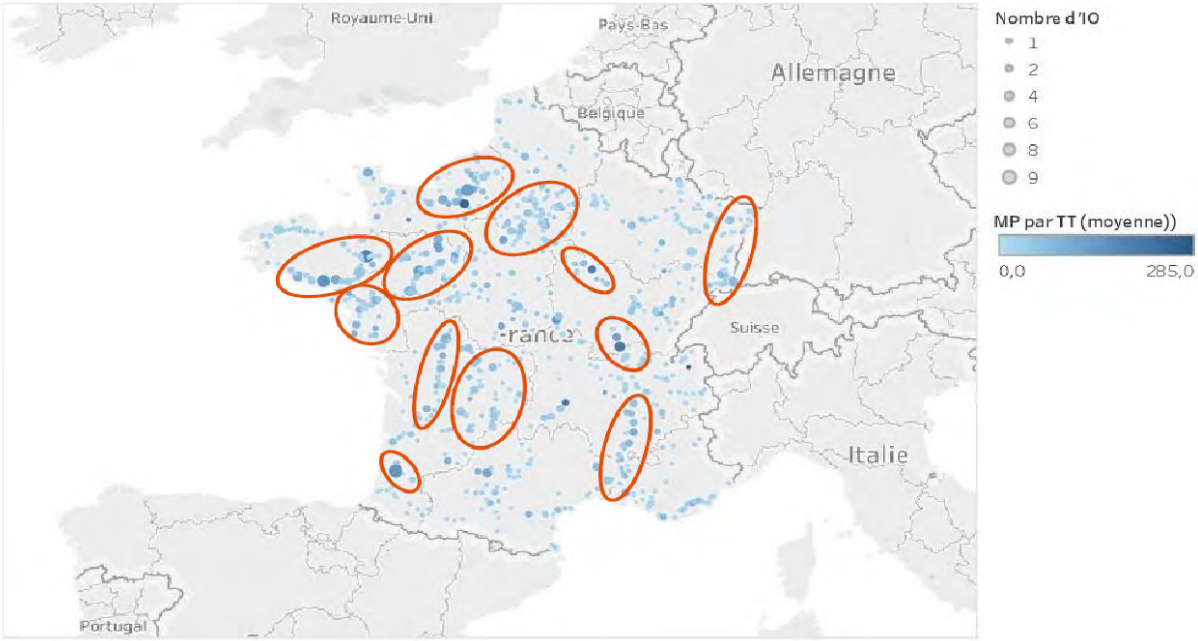
D) Répartition spatiale des collisions

Les collisions ont principalement lieu sur des lignes classiques (utilisées par les TER, le fret et les TGV) et sont moins importantes sur les lignes à grande vitesse, car elles sont systématiquement clôturées. Les collisions ne sont pas réparties aléatoirement sur le territoire, avec la partie ouest de la France globalement plus touchée que l'Est (*figure 78*). Les cartes obtenues par la SNCF présentent les collisions avec la faune sauvage toutes espèces confondues. Connaître les zones où les collisions sont les plus fréquentes permet de mettre en place des mesures pour réduire le nombre de collisions et ainsi accroître la sécurité ferroviaire. En France, trois leviers principaux sont employés pour tenter de réduire les collisions ferroviaires par le réseau SNCF (Seureau 2020) :

- maîtrise de la végétation : cela comprend le dégagement d'une bande le long des lignes pour augmenter la visibilité des conducteurs et l'anticipation par les animaux, le débroussaillage/abattage et le retour à une strate herbacée pour réduire l'effet refuge ;
- installation de clôtures : cela consiste en la régénération ou le renforcement de clôtures existantes (mailles progressives, enfouissement de 50 cm dans le sol, réhausse), ainsi que la pose de clôtures très localement pour réduire l'effet piège ou permettre l'entonnement vers l'extérieur. Les lignes grande vitesse sont entièrement clôturées, mais cela n'est pas envisageable pour toutes les autres lignes afin de respecter une certaine cohérence écologique, mais aussi pour une question de coût et donc de rentabilité économique ;
- aménagement d'ouvrages existants : cela nécessite de recenser les possibilités de traversées sur les segments à risque puis d'améliorer les ouvrages permettant le passage de la faune, afin de maintenir la connectivité du paysage et les flux de gènes non permis par les clôtures. Ces améliorations consistent à rendre plus attractifs les passages à faune en végétalisant, en entretenant les abords ou en installant un écran acoustique et visuel pour limiter les bruits de la circulation, etc ;

– ces actions mériteraient néanmoins, comme pour les infrastructures routières, de faire l'objet d'expérimentation avec un suivi avant/après afin d'évaluer leur efficacité sur la réduction des collisions (*Seureau 2020*). D'autres actions de prévention tel que l'effarouchement feront l'objet de tests lors d'une thèse réalisée en partenariat avec le muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), l'université Jean Monnet de Saint-Étienne et le parc de la Haute-Touche en Centre-Val de Loire.

Figure 78 : carte de répartition des collisions avec la faune sauvages (toutes espèces confondues) en 2018



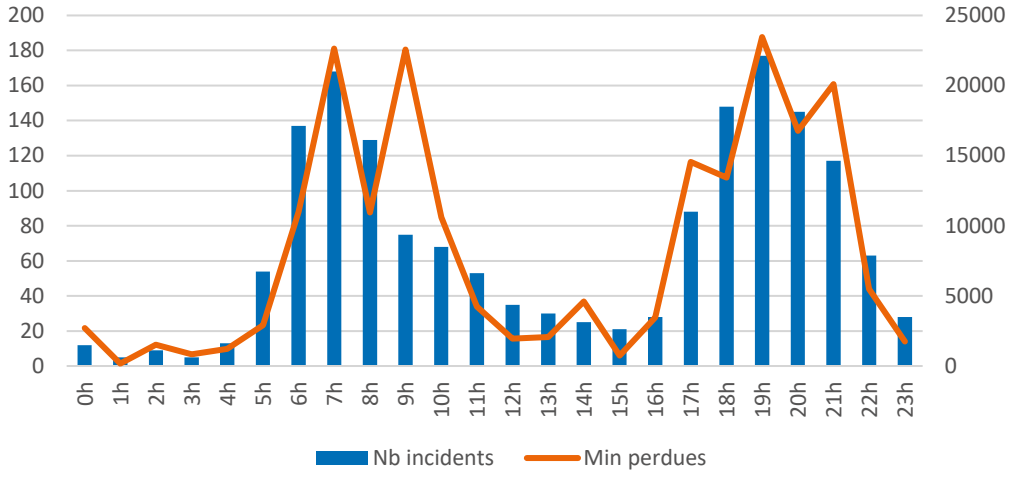
Note : MP : minutes perdues, TT : trains touchés, IO : incident origine.
Source : *SNCF Réseau*

E) Périodicité des collisions et pics horaires

Les collisions avec la faune sauvage suivent une tendance saisonnière et journalière. Les incidents sont plus récurrents lors des pics de circulation du matin (entre 6 h et 9 h) et du soir (entre 18 h et 21 h) - (*figures 79 et 81*). Les raisons expliquant cette temporalité sont similaires aux collisions routières (voir Collisions routières). Ce sont des espèces dont le rythme d'activité est maximal au coucher et lever du soleil, et ces périodes correspondent aussi aux périodes de fort trafic sur le réseau ferré (trajets domicile-travail du matin et du soir).

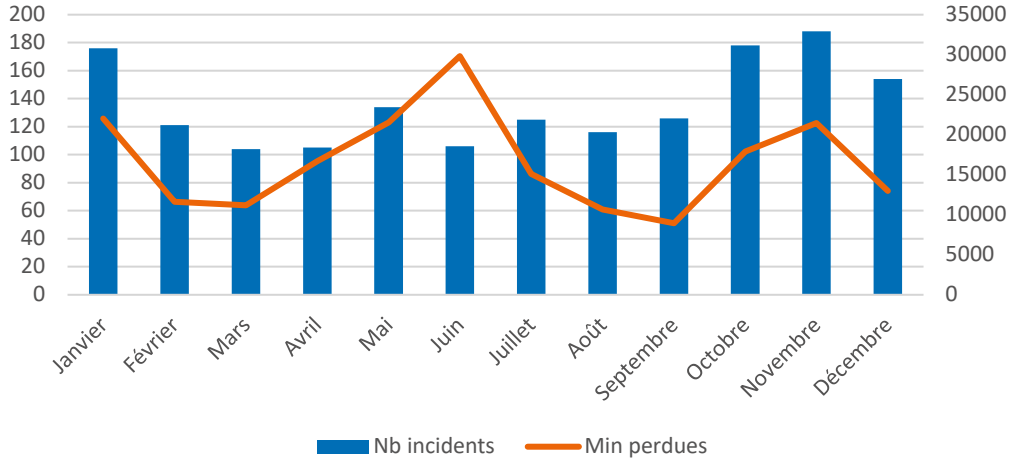
Concernant la saisonnalité, le nombre de collisions augmente d'octobre à janvier pour le sanglier alors que le patron saisonnier est beaucoup moins prononcé pour les cervidés (*figures 80 et 82*).

Figure 79 : temporalite journalière des incidents avec les cervides (2015-2019)



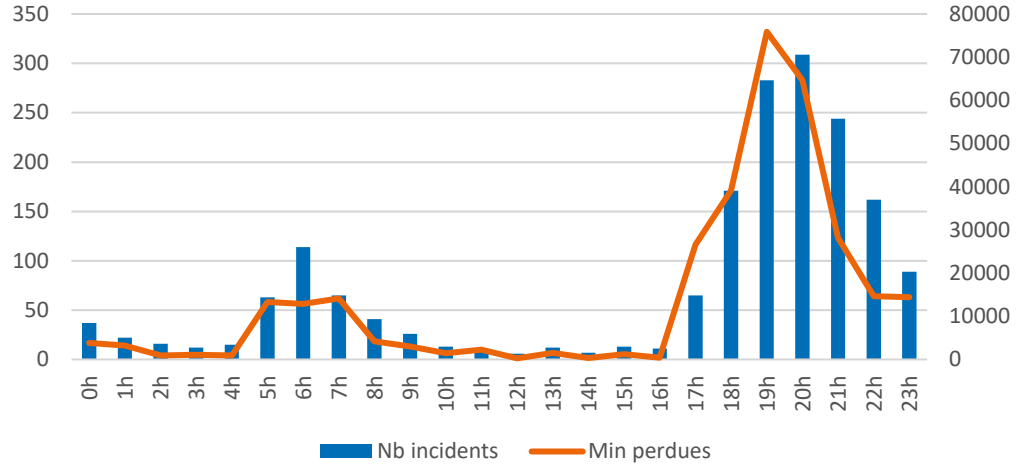
Source : *grahique obtenu par SNCF Réseau*

Figure 80 : temporalité saisonnière des incidents avec les cervides (2015-2019)



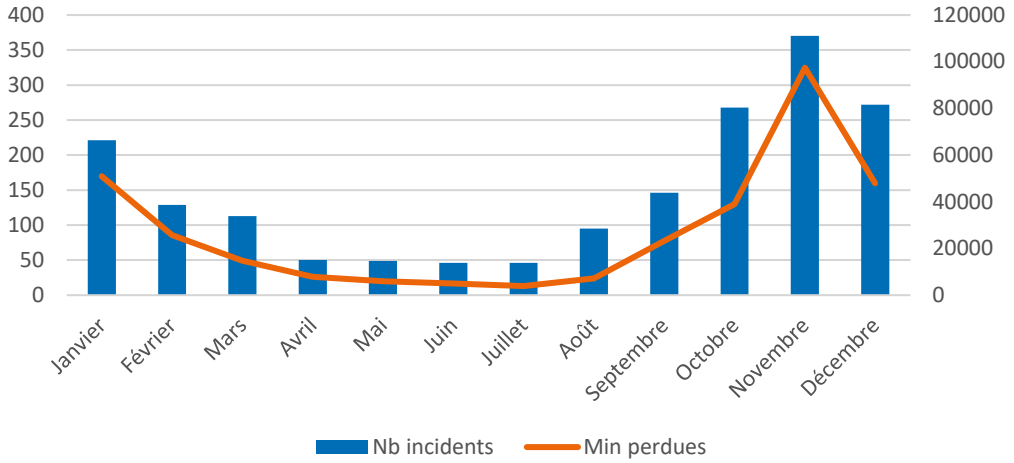
Source : *grahique obtenu par SNCF Réseau*

Figure 81 : temporalité journalière des incidents avec les sangliers (2015-2019)



Source : *grahique obtenu par SNCF Réseau*

Figure 82 : temporalité saisonnière des incidents avec les sangliers (2015-2019)



Source : *grahique obtenu par le SNCF Réseau*

F) Paramètres environnementaux influençant les collisions

Les études s'intéressant aux facteurs contribuant aux collisions ferroviaires sont moins présentes dans la littérature que celles concernant les routes. Néanmoins, certaines conclusions sont valables pour les deux modes de transport (*voir Nezval et Bil 2020* pour des références) :

- le schéma temporel des collisions, car l'activité des ongulés est plus élevée entre le lever et le coucher du soleil ;
- la structure du paysage avec des zones forestières plus dangereuses ;
- les ressources alimentaires à proximité des voies ferrées tels que des céréales déversées par les trains de marchandise peuvent attirer la faune ;
- la densité d'animaux à proximité des voies ferrées ;
- la vitesse des véhicules et l'intensité du trafic.

Aucune publication scientifique spécifique à la France n'a été publiée sur ce sujet. Cependant, deux alternants à la SNCF se sont intéressés aux facteurs influençant les collisions ferroviaires avec les sangliers et cervidés à partir des données de la SNCF. Leurs rapports mettent en avant l'absence de variables influençant significativement les collisions, mais ceci est dû à un manque de données (*Seureau 2020*). Des analyses supplémentaires devront être réalisées ultérieurement.

G) Aspect économique des collisions ferroviaires

Le travail de chiffrage des coûts complets dus aux collisions avec les sangliers et chevreuils est en cours pour les TGV et TER. Ce chiffrage comprend les coûts de réparation et immobilisation du matériel roulant, le dédommagement des voyageurs, les coûts des infrastructures à réparer et la perte de temps des conducteurs et contrôleurs. Quelques résultats préliminaires donnent cependant une idée des coûts engagés suite à des collisions, et mettent en avant qu'ils varient fortement selon les espèces percutées.

Sur l'axe TGV Atlantique, les seuls coûts de réparation de la flotte sont en forte augmentation entre 2017 et 2018 (*tableau 13*) du fait de l'augmentation des collisions avec les ongulés. En Pays de la Loire, le coût moyen est estimé à 35 k€ par collision pour le matériel. Sur LGV Sud-Est, les premiers coûts estimés sont autour de 100-150 k€ par collision, comprenant les réparations et l'immobilisation du matériel roulant, le dédommagement des clients, les coûts des infrastructures à réparer et les pertes de temps des conducteurs et contrôleurs.

Tableau 13 : coûts de réparation des TGV sur l'axe Atlantique (réseau SNCF)

	2017	2018	Evolution (%)
Nombre de chocs avec gibier	157	197	+ 25
Coût main d'œuvre (k€)	243	332	+ 37
Coût matières (k€)	715	869	+ 22
Total coûts (k€)	**958**	**1 201**	**+ 25**

Source : *données issues de SNCF Réseau*

Concernant les TER, les coûts de réparation dus aux collisions avec la faune sauvage s'élèvent à environ 35 k€ par collision, et les seuls coûts de réparation de la flotte TER suite à des heurts avec la faune sauvage en janvier 2019 s'élevaient à 600 k€. En moyenne, ce sont entre 10 et 15 rames TER qui sont immobilisées pour réparation sur l'année.

Le coût de la collision (réparation du matériel, désorganisation du trafic, dédommagement des voyageurs) avec un chevreuil est estimé à 80 k€, et 120 k€ pour un sanglier. Ainsi, en reprenant les effectifs de sangliers et cervidés percutés en 2019 sur le réseau SNCF, cela reviendrait à plus de 100 millions d'euros.

Enfin, les postes de dépenses sont répartis hiérarchiquement de la manière suivante :

1 – Réparation du matériel roulant (train endommagé) qui implique un changement de matériel, la réparation et l'immobilisation du train (de 1 jour à 2 semaines) ;

2 – Désorganisation du trafic (réorganisation du personnel : contrôleurs, conducteurs et équipes d'astreinte, changement de planning) ;

3 – Dédommagement des voyageurs à partir de 30 minutes de retard pour les TGV (pas de remboursement direct dans les TER, mais des pénalités par les conseils régionaux qui paient les TER). En 2019, par exemple, les collisions avec la faune sauvage (sangliers, cervidés, oiseaux, blaireaux) ont entraîné un retard total de 206 709 minutes, et ont impacté 8 240 trains.

Au-delà de ces coûts directement liés aux collisions, les coûts de maintenance pour réduire les collisions sont aussi à garder en tête. L'installation et l'entretien des clôtures représente 6,5 millions d'euros par an sur le réseau de lignes grande vitesse et 1 million d'euros par an sur les lignes classiques. Les coûts d'aménagement des ouvrages existants ne sont pas connus à l'échelle du territoire français.

3. Réflexion commune aux collisions routiÈres et ferroviaires

A) Autres effets des collisions

Au-delà de l'effet direct et négatif des collisions sur la sécurité routière et ferroviaire et l'économie associée, les collisions peuvent fournir des ressources aux communautés animales associées aux carcasses ainsi que contribuer aux flux de nutriments (*voir le chapitre 2 sur les fonctions écologiques des ongulés*).

Les collisions peuvent aussi affecter les effectifs d'ongulés. En 2009 par exemple, les données du Fonds de garantie des assurances obligatoires de dommages (FGAO) renseignaient presque 28 000 collisions avec des chevreuils et 27 000 avec des sangliers. Cela représentait pour chaque espèce 5,5 % des réalisations du tableau de chasse, sachant que ce pourcentage est sous-estimé du fait de la sous-estimation du nombre de collisions par le FGAO.

B) Coût des mesures de prévention

Enfin, une étude sur le coût des mesures de prévention et leur poids en comparaison des bénéfices économiques et humains escomptés serait à mener en France. Elle permettrait de déterminer dans quelle mesure les dépenses de protection contribuent à la réduction des coûts engendrés par les collisions avec la faune sauvage (*Huijser et al. 2009*). Ce type d'analyse pourrait servir d'outil de décision pour l'implantation de différents types de mesures de prévention et permettrait de mieux renseigner le public sur la nature de l'effort fait par la société pour réduire ce risque pour les biens et personnes.

Chapitre 11 – Transmission de maladies aux humains et aux troupeaux domestiques, et réciproquement

Les termes sanitaires clés sont décrits dans l'annexe 11.

Résumé

– En France, la présence de fortes densités de population humaine et de fortes concentrations d'animaux domestiques, l'augmentation des populations d'ongulés sauvages, les changements de pratiques d'élevage comme le développement de l'élevage en plein air dans certains territoires et la fragmentation des espaces naturels participent à l'augmentation des risques de transmission de maladies entre les ongulés sauvages, les humains (zoonose) et le bétail.

– Pour identifier les enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages, une liste de maladies susceptibles d'avoir un impact chez les ongulés sauvages, les humains ou les animaux domestiques a été établie. Cette liste de maladies a permis de mettre en évidence les principaux enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages, et de les illustrer par des exemples.

– Les enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages identifiés en France sont variés : la contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier (hépatite E), la transmission de pathogènes entre les ongulés sauvages et les animaux domestiques (maladie d'Aujeszky), le rôle épidémiologique des ongulés au sein des systèmes multi-hôtes (maladie de Lyme), le risque d'émergence de nouvelles maladies dans les populations d'ongulés sauvages françaises (fièvre de Crimée-Congo) et enfin l'impact démographique d'agents pathogènes dans les populations sauvages (pestivirose). Les impacts économiques et de santé animale et humaine justifient la surveillance sanitaire des ongulés sauvages pour la prévention de la transmission de maladies vers les espèces domestiques (tuberculose) et vers les humains, et pour la préservation des populations sauvages.

Les maladies liées aux ongulés sauvages peuvent ainsi présenter différents enjeux de santé publique humaine et vétérinaire, mais aussi d'économie du secteur de l'élevage, de gestion des activités de chasse, de la gestion des espaces protégés ainsi que de conservation d'espèces menacées.

– Plusieurs leviers d'action peuvent être mis en place pour surveiller, prévenir et contrôler les maladies liées à la faune sauvage et pouvant être transmises aux humains et/ou au bétail. Il reste toutefois difficile de réaliser une surveillance épidémiologique à large échelle pour les espèces non chassables comme le bouquetin.

– Il existe de fortes incertitudes concernant le rôle des ongulés sauvages dans l'épidémiologie de certaines maladies et les mécanismes de transmission des agents pathogènes sont en constante évolution. Il est donc nécessaire d'étudier ces maladies et leur modalité de transmission pour améliorer l'efficacité des actions de gestion.

La faune sauvage est réceptive à différentes maladies impactant leur dynamique et la biodiversité. Ces maladies peuvent également toucher les humains et les animaux domestiques (animaux de rente et animaux de compagnie) du fait des transmissions inter-espèces. Ce rôle épidémiologique joué par la faune sauvage dans de nombreuses maladies infectieuses et parasitaires reste souvent difficile à identifier précisément.

Il est observé depuis les années 1960 une augmentation du nombre d'épidémies et de la diversité de zoonoses dans le monde (*Vourc'h et al. 2021*). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cela : la forte densité de population humaine dans certains pays augmente le nombre de contacts avec la faune sauvage - cela apparaît comme le coût « caché » du développement économique et démographique des populations humaines (*Jones et al. 2008*) ; l'augmentation

des populations d'animaux de production depuis les années 1960 et l'augmentation des populations d'ongulés sauvages favorise les échanges entre animaux sauvages, domestiques et humains ; l'intensification des pratiques d'élevage (grandes concentrations d'animaux), associée à des conditions d'élevage stressantes et à la faible diversité génétique des individus, favorise la diffusion rapide d'agents pathogènes au sein des troupeaux domestiques et avec les humains ; l'utilisation massive d'antibiotiques dû à l'industrialisation de l'élevage peut entraîner l'apparition de gènes de résistance transmissibles aux bactéries hébergées par les humains ; le trafic de faune sauvage facilite l'émergence de zoonoses ; le changement des pratiques agricoles et d'usage des terres entre en jeu dans ces transmissions (exemple la déforestation dans les zones intertropicales crée de nouveaux contacts entre faune sauvage, domestique et humains et est associée à une augmentation du nombre d'épidémies de zoonoses, l'expansion forestière en Europe en l'absence de grands prédateurs favorise le développement des populations d'ongulés et donc des maladies zoonotiques liées à ces espèces) ; l'intérêt croissant pour le tourisme faunique et la fragmentation du paysage augmentent enfin les possibilités de contacts entre animaux sauvages et humains (*Loh et al. 2015, Vourc'h et al. 2021*).

Des facteurs environnementaux tels que la perte de biodiversité et le changement climatique (*Altizer et al. 2013*) participent aussi à l'augmentation de l'occurrence des maladies zoonotiques. Tout d'abord, alors que la biodiversité spécifique (le nombre d'espèces) est une source de diversité de pathogènes, la biodiversité en danger est, quant à elle, source d'épidémies (*Morand et Lajaunie 2017*). Ainsi, les pertes de biodiversité causées par les pertes et les fragmentations d'habitat, mènent à l'apparition d'espèces en danger d'extinction et augmentent le niveau de circulation des agents pathogènes et l'émergence des épidémies (généralisation de « l'effet de dilution »[83]), comme cela a été montré pour diverses maladies dans plusieurs méta-analyses (*Morand et Lajaunie 2017*).

Ensuite, le changement climatique peut modifier l'aire de répartition des vecteurs ou des hôtes. Par exemple, la tique Ixodes ricinus, vecteur de la borréliose de Lyme en Europe (zoonoses liées à des tiques portées par les cerfs, les sangliers et les chevreuils), a vu son aire de répartition progresser au-delà de la latitude 60 N dans les pays scandinaves, et le nombre de cas de maladie de Lyme augmenter depuis les années 1990 (*Lindgren et al. 2000, Daniel et al. 2003, Linnell et al. 2020, Vourc'h et al. 2021*). L'augmentation de la densité d'ongulés, même s'ils sont des hôtes incompétents pour cette maladie, est associée à une augmentation de l'abondance des tiques et du risque d'infection chez les humains (effet d'amplification[84], *Mysterud et al. 2006*), et ce malgré un effet de dilution noté dans plusieurs études nord-américaines (*Keesing et al. 2006*). Un autre exemple concerne la tique vectrice de la fièvre de Crimée-Congo, Hyalomma sp. : le réchauffement climatique, associé aux mouvements d'animaux sauvages et domestiques, augmente significativement son aire de répartition (*Portillo et al. 2021*). Le changement climatique influence aussi les périodes d'activités et le développement des hôtes ou des vecteurs. Pour reprendre l'exemple d'Ixodes ricinus, de plus en plus de tiques sont actives en hiver (*Vourc'h et al. 2021*).

Au-delà de l'augmentation des zoonoses, la transmission de maladies infectieuses entre la faune sauvage et domestique (ongulés dans notre cas) est aussi un problème d'intérêt majeur (*Gortazar et al. 2007*). Plusieurs facteurs globaux et locaux participent à la transmission des pathogènes. Une partie de ces facteurs a déjà été évoquée dans le paragraphe précédent et vaut aussi pour les transmissions entre faune sauvage et domestique (perte de biodiversité,

83. Hypothèse selon laquelle une diversité élevée de la communauté d'hôtes limite la propagation des agents pathogènes. Plusieurs mécanismes sont impliqués dont la régulation de la population d'hôtes sensibles (par compétition, par prédation), l'interférence avec la transmission (hôtes non compétents). « L'effet de dilution s'explique par le fait qu'une diversité élevée est synonyme de plus grande diversité de réseaux trophiques, en particulier la présence de prédateurs qui régulent les populations de certains réservoirs et vecteurs. Lorsque les hôtes réservoirs ne sont plus régulés par des prédateurs ou n'ont plus de compétiteurs ou s'adaptent le mieux aux milieux anthropisés (habitat fragmenté par exemple), alors ces réservoirs augmentent en densité et facilitent la transmission des agents qu'ils hébergent, augmentant ainsi les risques d'infection pour d'autres animaux et pour les humains » (*Vourc'h et al. 2021*).

84. Hypothèse selon laquelle la diversité élevée de la communauté d'hôtes augmente le risque sanitaire en raison d'une abondance accrue de sources pour un hôte donné. Les effets de dilution et d'amplification ne sont pas mutuellement exclusifs.

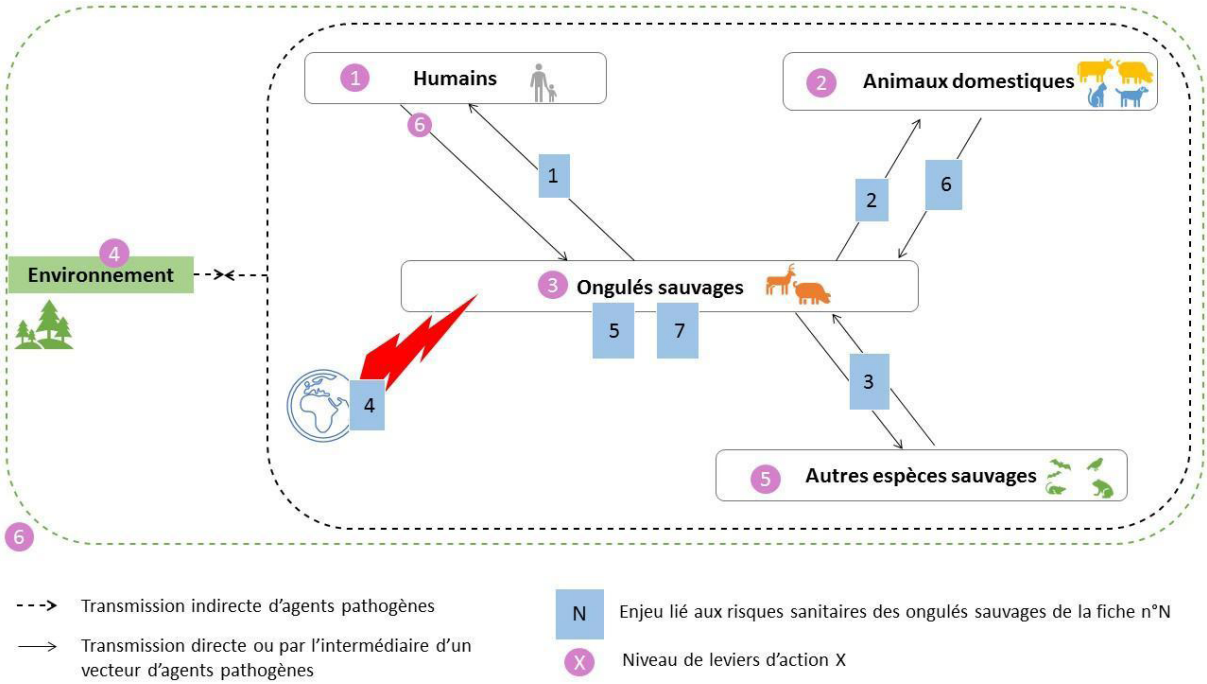
changement climatique, pratiques d'élevage industriel avec des animaux moins résistants aux pathogènes, etc, *Martin et al. 2011*). À cela s'ajoute l'augmentation des contacts entre faune sauvage et faune domestique dans les zones où se développe l'élevage en plein air (Martin et al. 2011) et la translocation d'animaux sauvages ou domestiques qui est aussi responsable de l'introduction de maladies (*Martin et al. 2011).*

Enfin, bien que l'apparition d'épidémies chez les ongulés sauvages ne constitue pas une contrainte directe pour les humains, celles-ci peuvent dans certains cas entraîner des modifications dans les dynamiques de population et de fortes réductions en abondance des populations touchées (chapitre 3 - maladies).

En France, la présence de fortes densités de population humaine et de fortes concentrations d'animaux domestiques, l'augmentation des populations d'ongulés, la fragmentation des espaces naturels et les changements de pratiques d'élevage comme le développement de l'élevage en plein air dans certains territoires participent à l'augmentation des risques de transmission de maladies entre les ongulés sauvages, les humains (zoonose) et le bétail. Dans le cadre de cette section, nous présenterons les principaux enjeux sanitaires en France liés aux ongulés sauvages, et donnerons un exemple de maladie pour chacun des enjeux (*figure 83*) :

- contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier, à l'origine de zoonose, illustré par l'hépatite E (*annexe 12*) ;
- ongulés sauvages constituant un réservoir vis-à-vis des animaux domestiques, illustré par la maladie d'Aujeszky (*annexe 13*) ;
- rôle des ongulés sauvages dans la transmission d'agents pathogènes dans un système multi-hôte, illustré par la maladie de Lyme (*annexe 14*) ;
- risque d'une émergence en France (soit probable soit grave), illustré par la fièvre hémorragique de Crimée-Congo (*annexe 15*) ;
- surveillance des ongulés sauvages pour la prévention de maladies dans les troupeaux domestiques, illustré par la tuberculose (*annexe 16*) ;
- risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques aux ongulés sauvages, illustré par la brucellose (*annexe 17*) ;
- impact démographique des agents pathogènes sur les populations d'ongulés sauvages, illustré par la pestivirose (*annexe 18*) ;

Figure 83 : enjeux liés aux risques sanitaires et leviers d'action



Source : *auteurs*

Enjeux liés aux risques sanitaires :

Annexe 12 : contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier (hépatite E) ;

Annexe 13 : ongulés sauvages constituant un réservoir vis-à-vis des animaux d'élevage et de compagnie (maladie d'Aujeszky) ;

Annexe 14 : rôle des ongulés sauvages dans la transmission d'agents pathogènes dans un système multi-hôtes (maladie de Lyme) ;

Annexe 15 : risque d'une émergence en France (fièvre hémorragique de Crimée-Congo) ;

Annexe 16 : surveillance des ongulés sauvages pour la prévention de maladies dans les troupeaux domestiques (tuberculose) ;

Annexe 17 : risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques aux ongulés sauvages (brucellose) ;

Annexe 18 : impact démographique des agents pathogènes sur les populations d'ongulés sauvages (pestivirose).

Leviers d'action :

1 - **Au niveau des humains** : campagnes de prévention, prévention sanitaire (contrôle, cuisson de la viande) et médicale (vaccins), traitement ;

2 - **Au niveau des animaux domestiques** : prévention sanitaire (contrôles réguliers, mesures de biosécurité) et médicale (vaccins, antiparasitaires), traitement, abattage ;

3 - **Au niveau des ongulés sauvages** : vaccination des réservoirs, battues administratives ;

4 - **Au niveau de l'environnement/milieu** : modification des ressources et de l'habitat des vecteurs ou des hôtes intermédiaires ;

5 - **Au niveau de la faune sauvage** : prévention sanitaire et mesures de biosécurité (gestion des cadavres) ;

6 - **Au niveau des interfaces entre chaque niveau** : désinsectisation, désinfection du matériel, mesures de biosécurité et plans de gestion pastorale (durée de l'estive, gardiennage, clôtures) ;

7 - **À l'échelle globale** : surveillance épidémiologique, gestion des populations.

Rappels des notions épidémiologiques

Les ongulés sauvages sont sensibles à des agents pathogènes[85] variés tels que des virus, des bactéries, des parasites tels que des helminthes ou des arthropodes, des prions ou des champignons. Ces agents se différencient par des caractéristiques biologiques variées, telles que les spectres d'hôte ou la résistance dans l'environnement, à l'origine des différents rôles et schémas épidémiologiques des maladies liées aux ongulés sauvages (*voir tableau des maladies* accessible via le lien suivant : https://docs.google.com/spreadsheets/d/1qb39-NWhzuhtdlinIG4Few2pMVzhve8En4zZQdKghb0/edit#gid=0.

Le risque d'une maladie résulte de la combinaison de la probabilité d'exposition de l'agent pathogène dans les populations, notamment par l'exposition et l'émission, et du niveau de gravité potentielle des conséquences. Ainsi le risque est élevé soit pour les maladies hautement contagieuses (exemple peste porcine classique chez les sangliers et les porcs) soit pour les maladies de forte gravité associées à des taux de mortalité élevé (exemple pestivirose chez les isards). En fonction du niveau de risque pour les humains et les troupeaux domestiques, ces maladies peuvent être qualifiées de danger sanitaire réglementé, être à déclaration obligatoire et certaines sont soumises à un plan de prophylaxie[86] obligatoire ou d'intervention sanitaire d'urgence, géré par le ministère chargé de l'Agriculture (Règlement d'exécution (UE) 2018/1882 de la Commission du 3 décembre 2018 sur l'application de certaines dispositions en matière de prévention et de lutte contre les maladies à des catégories de maladies répertoriées).

Lorsque plusieurs populations de différentes espèces cohabitent, les agents pathogènes peuvent se transmettre, directement ou indirectement, d'une population source[87] à une population cible[88], réceptive et éventuellement sensible. Les populations sources peuvent être des hôtes de maintenance[89], capables de maintenir l'agent pathogène, sans autre source de contamination, ou bien, constituer un lien de transmission d'une population de maintenance à la population cible. Au contraire, les hôtes de liaison[90] ne peuvent pas conserver indéfiniment la maladie, mais peuvent contaminer d'autres espèces. Le réservoir[91] d'une maladie est défini comme une ou plusieurs populations ou environnements connectés dans lesquels l'agent pathogène peut se maintenir indéfiniment et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible. Le réservoir peut inclure des populations d'hôtes de maintenance et d'hôtes de liaison. Par exemple, en France, le sanglier constitue une population source et un réservoir de la trichinellose et les humains constituent une population cible.

---

85. Un agent pathogène est un micro-organisme dont la présence ou l'excès est responsable de l'apparition d'une maladie infectieuse chez une ou plusieurs espèces animales ou végétales. Il peut être un virus, une bactérie, un parasite, un prion ou un champignon.

86. Ensemble de moyens médicaux mis en œuvre pour empêcher l'apparition, l'aggravation ou l'extension des maladies.

87. Une population source est définie comme toute population qui transmet l'infection directement à la population cible. Les populations sources sont elles-mêmes des populations de maintenance ou, à défaut, peuvent constituer tout ou partie d'un lien de transmission d'une population de maintenance à la population cible.

88. Une population cible est définie comme toute population réceptive et sensible à l'agent pathogène.

89. L'hôte de maintenance est capable de maintenir l'agent pathogène entre autres par multiplication, sans autre source de contamination. Les hôtes de maintenance ont une forte capacité de transmission interspécifique des maladies si plusieurs espèces y sont sensibles.

90. Hôte qui ne peut pas conserver indéfiniment la maladie, capable de maintenir l'infection pendant une période, mais nécessitant un apport périodique d'une autre source de contamination. Dans certaines circonstances, si l'infection perdure dans l'espèce hôte de liaison, elle peut contaminer d'autres espèces.

91. Une ou plusieurs populations ou environnements, connectés épidémiologiquement, dans lesquels l'agent pathogène peut se maintenir indéfiniment et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible. Le réservoir peut inclure des populations d'hôtes de maintenance et d'hôtes de liaison.

1. Enjeux sanitaires liés aux ongulés sauvages

A) Risques pour les humains ou pour le bétail liés aux ongulés sauvages en France

Plus de 70 % des zoonoses - qui représentent elle-même plus de 75 % des maladies infectieuses émergentes - trouvent leur origine dans la faune sauvage (*Jones et al. 2008*). Les circonstances de transmission de maladie des ongulés sauvages aux humains peuvent être le contact direct[92] (exemple la tularémie chez le lièvre), le contact indirect[93] avec l'environnement ou des produits contaminés (exemple la brucellose à *Brucella melitensis* chez les bouquetins), l'existence d'un vecteur[94] (exemple la maladie hémorragique épizootique des Cervidés) ou la consommation de produits alimentaires d'origine animale (exemple la trichinellose chez le sanglier). Dans ce dernier cas, la consommation de gibier issus de la chasse constitue le principal risque (*fiche 1 – Contamination des humains par la manipulation et la consommation de gibier, annexe 12*).

La transmission des maladies infectieuses entre les animaux sauvages et domestiques devient aussi une question d'intérêt majeur. De très nombreux agents pathogènes peuvent affecter à la fois les ongulés sauvages et domestiques, cependant les connaissances sur les modalités de transmission et les rôles épidémiologiques de chacun manquent pour une majorité de ces maladies si bien que le rôle respectif des espèces sauvages et domestiques n'est pas élucidé. Toutefois, il a été démontré que certaines maladies infectieuses, comme l'hépatite E (*Martin et al. 2011*) et la maladie d'Aujeszky, se transmettent essentiellement de la faune sauvage vers les animaux domestiques, alors que d'autres, comme le CAEV (Caprine Encephalitis Arthritis Virus) – (*Erhouma et al. 2008*), se transmettent probablement en sens inverse, ce virus étant très pathogène pour l'espèce sauvage concernée, le bouquetin. De par leurs effectifs et leur relation écologique et phylogénétique avec les troupeaux domestiques, les ongulés sauvages apparaissent donc comme susceptibles de transmettre diverses maladies des populations sauvages aux populations domestiques (*fiche 2 – Ongulés sauvages constituant un réservoir vis-à-vis des animaux domestiques, annexe 13*). Au-delà du bétail, les carnivores domestiques sont parfois sensibles aux maladies transmises par les ongulés sauvages (exemple la maladie d'Aujeszky, dont le sanglier est réservoir et qui est mortelle pour les chiens).

B) Risques pour les ongulés sauvages liés à la transmission de maladies issues du bétail ou des humains

La proximité écologique et phylogénétique entre ongulés sauvages et domestiques est également à l'origine d'un risque de transmission des animaux domestiques vers les ongulés sauvages. C'est, par exemple, le cas des populations de moutons qui peuvent servir de réservoir pour *Mycoplasma conjunctivae*, une maladie oculaire infectieuse qui n'est normalement pas auto-entretenue chez le chamois (*Ryser-Degiorgis et al. 2009*).

De telles transmissions peuvent avoir des conséquences sévères sur la dynamique des populations d'ongulés sauvages elles-mêmes, comme c'est le cas pour la pestivirose chez l'isard (*fiche 7 – Transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques aux ongulés sauvages à l'origine d'une pathogénicité modérée à sévère, annexe 18*) avec des diminutions de populations localement importantes. Ces baisses peuvent elles-mêmes avoir un impact sur les espèces avec lesquelles les ongulés sauvages sont en interaction, ainsi que sur les activités humaines, comme la chasse dans le cas de l'isard.

---

92. Transmission d'un agent pathogène d'un individu l'hébergeant à un autre, indépendante des liens de parenté, et sans intermédiaire (inclut par exemple la transmission par contact, la transmission sexuelle, la transmission par exposition à un aérosol infectieux, etc.).

93. Transmission d'un agent pathogène d'un individu l'hébergeant à un autre, avec intermédiaire, par exemple par un sol souillé.

94. Pour l'OMS et certains parasitologues, les vecteurs ne peuvent être que des arthropodes hématophages chez lesquels les micro-organismes subissent des transformations indispensables à leur cycle biologique. Les épidémiologistes envisagent une définition plus large avec des vecteurs qui incluent également les mollusques, mais aussi des supports inanimés capables de transporter l'agent pathogène sans qu'une partie de son cycle biologique ne s'y déroule.

Une autre conséquence de la transmission des animaux domestiques vers les ongulés sauvages est le risque de constitution d'un nouveau réservoir sauvage, lui-même à l'origine d'un risque de transmission retour vers le bétail ou les humains (*fiche 6 – Risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques aux ongulés sauvages, annexe 17*). Dans l'exemple de la brucellose dans la population de bouquetins du massif du Bargy, détaillé dans la *fiche 6*, on peut établir que le réservoir sauvage constitué par la population de bouquetins a été créé à la suite de contacts avec des animaux domestiques infectés, les bouquetins qui ont été relâchés pour constituer cette population ayant été testés auparavant. Ce réservoir sauvage actuel est donc issu d'une transmission dans le sens domestique-sauvage.

Le risque de la création d'un réservoir sauvage à la suite de transmission d'un agent pathogène provenant des humains existe en théorie, mais aucune maladie importante n'est identifiée à ce jour pour les ongulés. On peut noter que le SARS-Cov2, à l'origine de la Covid-19, est transmis des humains vers de nombreuses espèces y compris sauvages, et semble même transmissible vers les espèces d'ongulés nord-américains (*Chandler et al. 2021*). Pour ce virus, la constitution de nouveaux réservoirs chez des animaux sauvages (essentiellement, primates et carnivores pour la Covid-19) est susceptible d'être à l'origine de nouveaux risques pour l'humain par la suite.

C) Rôle des ongulés sauvages dans l'émergence de maladies

Les maladies infectieuses émergentes, dont la majorité impliquent la faune sauvage, sont devenues une préoccupation majeure des autorités de santé publique et de santé animale.

Une maladie émergente[95] peut être liée à l'évolution ou la modification d'un agent pathogène existant ou à un changement d'hôtes, de vecteur ou de pathogénicité (*Artois et al. 2003 et 2006*). Les populations d'ongulés sauvages jouent un rôle dans la dynamique de transmission de maladies déjà émergentes en France comme la maladie de Lyme et l'encéphalite à tique (*voir ci-dessus et fiche 3 – Rôle des ongulés sauvages dans la transmission d'agents pathogènes dans un système multi-hôtes, annexe 14*) et pourraient être impliqués à l'avenir dans l'émergence d'autres maladies comme la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, si le vecteur poursuit son expansion spatiale (*fiche 4 – Risque d'une émergence en France, annexe 15*). Il est donc primordial d'effectuer une surveillance des agents pathogènes à risque d'émergence et d'identifier les facteurs de risque de propagation afin de prévenir les risques de ces maladies.

D) Des enjeux au-delà de la santé

Les maladies liées aux ongulés sauvages peuvent présenter différents enjeux de santé publique humaine et vétérinaire, mais aussi d'économie du secteur de l'élevage, des activités de chasse, de la gestion des espaces protégés ainsi que de conservation d'espèces menacées.

En ce qui concerne l'enjeu économique, les coûts sont multiples. Dans le cas de prévention et de surveillance d'une maladie telle que la tuberculose, il faut compter les coûts découlant des mesures commerciales imposées aux échanges d'animaux et de produits d'origine animale ainsi que ceux liés aux programmes officiels d'éradication et de prévention (tests cutanés des bovins). Pour les seules maladies réglementées des ruminants domestiques en France, une estimation de coût de 88 millions d'euros a été proposée pour l'année 2014. Cette estimation est cependant en-deçà du coût réel, car elle n'inclut pas certaines activités de prévention ni l'ensemble des coûts de personnel (*Hénaux et al. 2017*). De plus, il est difficile d'effectuer un bilan global d'une maladie du fait de la complexité d'évaluer certaines conséquences telles que les coûts immatériels et psychologiques. Par exemple, la perte de confiance des consommateurs impacte le marché agricole et le tourisme. Il est donc nécessaire d'évaluer les

95. Maladie dont l'incidence réelle augmente de manière significative dans une population donnée, d'une région donnée et pendant une période donnée, par rapport à la situation épidémiologique habituelle de cette maladie.

bénéfices liés aux mesures d'action, par rapport au risque sanitaire, en considérant la totalité des enjeux de la maladie.

2. Leviers d'actions

Plusieurs leviers d'actions peuvent être mis en place pour surveiller, prévenir et contrôler les maladies liées à la faune sauvage et pouvant être transmises aux humains et/ou au bétail.

A) Moyens de lutte

Les moyens de lutte contre les maladies peuvent être appliqués à différents niveaux de la chaîne de transmission de la maladie en agissant sur les agents pathogènes eux-mêmes, sur les populations d'hôte, sur les vecteurs ou sur l'environnement.

Les outils disponibles incluent des mesures préventives sanitaires (exemple la mise en place de clôtures, l'utilisation de répulsifs, la désinfection, abattage) et médicales (exemple les vaccins et les antiparasitaires). Cependant, ces mesures sont souvent difficiles à mettre en œuvre sur le plan logistique dans la faune sauvage. De plus, du fait des incertitudes associées à la surveillance et à la gestion d'une maladie chez les animaux sauvages, les conséquences des actions de gestion sont également difficiles à prévoir et à étudier. Ces mesures peuvent avoir des conséquences néfastes telles qu'une atteinte à la biodiversité, à l'évolution de la résistance ou à des effets non souhaités. Par exemple, avec la brucellose, l'évaluation des bénéfices et des risques de la vaccination des bouquetins, a démontré que les risques, notamment liés à l'excrétion de la bactérie vaccinale, sont plus importants que le bénéfice attendu, celui-ci étant faible compte tenu que seule une petite partie de la population peut être vaccinée (*Rapport Anses, 2019*). Dans le cas des campagnes d'abattage, l'immigration de nouveaux individus, la dispersion des individus infectés ou l'impact sur la dynamique d'une population densité-dépendante sont difficiles à prévoir et à prévenir, mais peuvent remettre en cause l'efficacité des mesures de lutte mises en oeuvre (*Prentice et al. 2014*).

Une approche globale (*Sokolow et al. 2019*), qui prend en compte l'ensemble des enjeux et des acteurs (*Portier et al. 2019*), est indispensable pour trouver une stratégie d'application des mesures qui soit efficace, abordable et durable de gestion de la maladie. Cela implique d'étudier les interactions entre les espèces réceptives à la maladie et leur environnement afin de comprendre le rôle des différents hôtes et des processus de transmission. Les moyens d'action sont ainsi adaptés à l'épidémiologie et visent les barrières de transmission entre les espèces.

B) Surveillance épidémiologique des ongulés sauvages

Depuis le début des années 2000, l'Organisation mondiale de la santé (OMS), l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) et l'Organisation mondiale de la santé animale (OIE) développent le concept « One Health » afin de considérer conjointement la santé publique, animale et environnementale. Ils considèrent que la surveillance et les moyens de gestion des maladies doivent être abordés de manière systématique quelles que soient les espèces touchées.

En France, différents organismes travaillent ensemble dans cet objectif. L'OFB mène des missions de suivi et d'aide à la gestion des risques sanitaires des populations sauvages. L'agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (Anses), peut notamment être saisie pour analyser le rôle de la faune sauvage dans la circulation des maladies animales. Indépendamment de l'activité d'expertise de l'agence, cet établissement dispose également d'un réseau de laboratoires de référence (nationaux et internationaux incluant des laboratoires de l'Anses et un laboratoire du Cirad) et de recherche qui exercent leurs activités notamment en santé animale et contribuent à la surveillance, l'épidémiologie et la gestion des agents pathogènes chez les animaux sauvages. Le réseau national d'épidémio-surveillance de la

faune sauvage (Sagir) est un réseau participatif qui implique différents utilisateurs des espaces sauvages en particulier l'OFB et les fédérations nationales et départementales des chasseurs. Les animaux sauvages trouvés morts ou mourants sont transportés, par des personnes qui disposent d'une autorisation du ministère de la Transition écologique, jusqu'à un laboratoire départemental d'analyses vétérinaires. Il permet de recenser les anomalies pathologiques et les mortalités anormales, d'alerter et de mettre en œuvre des enquêtes spécifiques chez une ou plusieurs espèces. Si des maladies spécifiques sont suspectées, des analyses complémentaires sont réalisées dans les laboratoires nationaux de référence de ces maladies.

En France, la surveillance sanitaire générale des populations est principalement basée sur une surveillance événementielle dans le cadre du réseau Sagir et, pour les espèces chassables, de l'examen de la venaison. En complément, des actions de surveillance programmée (avec un plan d'échantillonnage et prélèvements de matière biologique spécifiques) peuvent être mises en œuvre à l'initiative de l'État ou d'organismes locaux pour le suivi dans certaines populations d'ongulés sauvages de certaines maladies réglementées (exemple la fièvre catarrhale ovine), à prophylaxie engagée (exemple la pestivirose) ou prochaine (exemple la paratuberculose) des animaux de rente, abortives (exemple la fièvre Q), zoonotiques (e.g. la brucellose, *Gourreau et al. 2014*) ou émergentes (exemple le virus de Schmallenberg). Pour les maladies d'importance majeure, des dispositifs de surveillance spécifique sont mis en place. Le dispositif Sylvatub de surveillance de la tuberculose dans la faune sauvage est actuellement le dispositif de ce type le plus établi. Combinant surveillance évènementielle (recherche de lésions lors de l'examen de carcasse) et programmée (dans les zones de foyers bovins), il permet de suivre l'évolution de la circulation de l'agent pathogène responsable de la tuberculose bovine (*Mycobacterium bovis*) sur le territoire métropolitain, en fonction des niveaux de risque local (*fiche 5 – Surveillance des ongulés sauvages pour la prévention de maladies dans les troupeaux domestiques, annexe 14*).

En termes de suivi des espèces chassables telles que le chevreuil, le cerf ou le sanglier, des examens de carcasses sont réalisés par les chasseurs formés à la reconnaissance. Cet examen de carcasse, qualifié alors d'examen initial de la venaison, est obligatoire dès lors que la viande issue de la chasse est commercialisée ou consommée lors de repas de chasse. Dans ce cadre, un dépistage systématique chez les sangliers du parasite responsable de la trichine doit être réalisé.

Le site internet de la plateforme nationale d'épidémiosurveillance en santé animale (ESA) permet l'accès, en ligne, à la situation sanitaire actualisée en France de certaines de ces maladies à enjeux spécifiques, comme la tuberculose bovine. Une veille sanitaire internationale est également mise en place dans le cadre de cette plateforme. La plateforme ESA s'intéresse à tout danger sanitaire ayant ou pouvant avoir un impact sur la santé animale et la santé publique (zoonoses) et pour lequel une surveillance est souhaitable ou requise chez les animaux, au niveau national. Réunissant acteurs publics (l'État, les organismes scientifiques, les laboratoires d'analyses) et privés (les organismes représentant les éleveurs, les vétérinaires, les chasseurs), son objectif est d'améliorer l'efficience de la surveillance en santé animale pour permettre une lutte efficace. Ses activités s'organisent autour de groupes de travail, mobilisant des experts scientifiques et techniques (appartenant à des organismes membres ou non de la plateforme) et ayant une connaissance des filières, des contraintes et enjeux des parties prenantes, qui suivent thématiques par thématiques les dangers sanitaires d'importance, dont ceux impliquant les ongulés sauvages.

3. Limites des connaissances sur les maladies des ongulés sauvages

En classifiant les différentes maladies touchant les ongulés sauvages, on peut constater le niveau de connaissance réduit pour les agents pathogènes touchant uniquement la faune sauvage, sans enjeu direct pour les humains ou les animaux domestiques. Par exemple, pour la besnoitiose ou la néosporose, il existe de fortes incertitudes concernant le rôle des ongulés sauvages dans l'épidémiologie des maladies, liées au manque de moyens mis en œuvre pour leurs études et au

caractère récent de l'émergence des questions liées à ces maladies y compris chez les animaux domestiques.

Afin de réduire les risques sanitaires liés aux ongulés sauvages, il est nécessaire que les enquêtes épidémiologiques et écologiques soient planifiées rigoureusement et menées en continu. Ainsi, cela permettrait d'augmenter l'efficacité des actions de gestion.

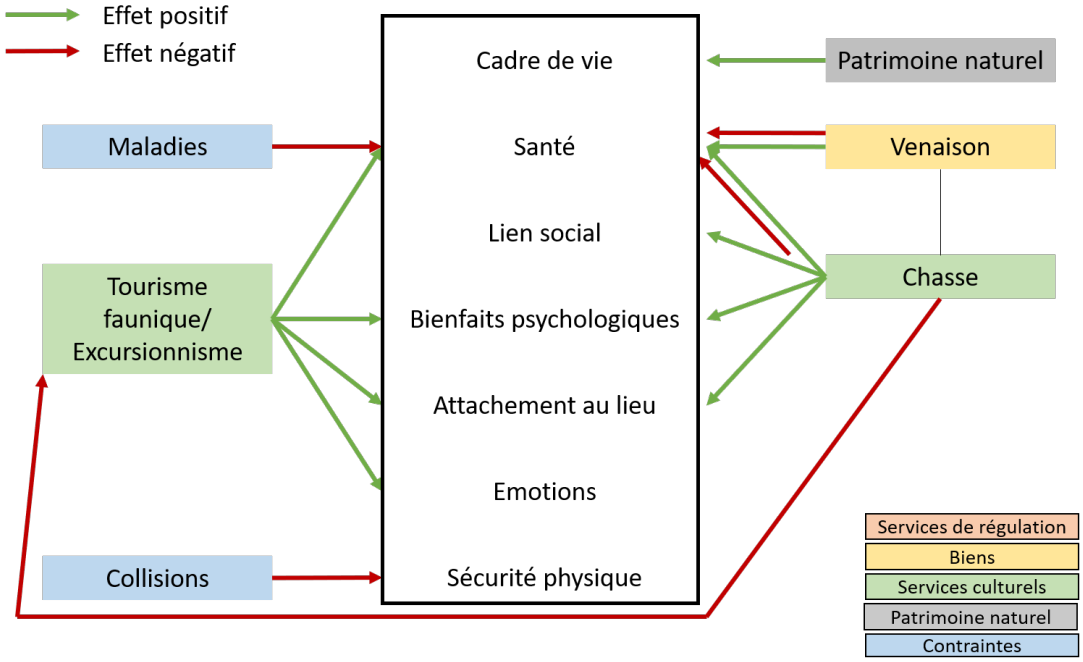
Dispersion des espèces exotiques

La dispersion des espèces exotiques par endo- et/ou épizoochorie est une des contraintes liées aux ongulés sauvages (voir par exemple Vavra et al. 2007 en Amérique du Nord, Relva et al. 2010 en Amérique du Sud, Dovrat et al. 2012 en Israël, Chandru et al. 2020 en Inde, Stokely et al. 2020 en Amérique du Nord, Baltzinger et al. 2020 pour une revue). Nous ne développerons toutefois pas cette thématique liée aux ongulés sauvages qui est peu étudiée en France, mais probablement sous-estimée.

Encadré 8 - Services écosystémiques, contraintes, dimensions du bien-être et entités bénéficiaires/déficitaires

Nous avons abordé ponctuellement dans les *chapitres 6 à 9* du rapport les mécanismes par lesquels les services écosystémiques/contraintes agissent sur le bien-être des sociétés humaines et créent des bénéficiaires et des entités déficitaires. Ces informations sont résumées dans les *figures 84 et 85*). Dans la *figure 84*, nous rappelons les effets positifs et négatifs des services et contraintes sur les différentes catégories du bien-être. Pour résumer, la venaison peut affecter à la fois positivement (qualités nutritionnelles) ou négativement (présence de plomb ou les transmissions de maladies par l'ingestion ou la manipulation de la viande de gibier) la santé des chasseurs (*chapitre 6*). En tant que patrimoine naturel, les ongulés constituent une source d'inspiration pour les arts et la littérature, témoignant des bénéfices psychiques de la présence de ces espèces ayant un statut patrimonial ou non (*chapitre 8*). La chasse, en tant que service culturel, influence positivement la santé des chasseurs (notamment ceux qui chassent en montagne), développe le lien social, procure des bénéfices psychologiques à ses pratiquants et contribue à l'attachement au lieu. La chasse peut toutefois affecter négativement la santé des chasseurs, par exemple en cas d'accidents (*chapitre 7.2.E*). Le tourisme d'observation ou l'excursionnisme participent à la santé et au bien-être psychologique des pratiquants et des visiteurs tout en accentuant leurs émotions et leur attachement au lieu (*chapitre 7.1.D*). Les collisions impactent négativement la sécurité physique des conducteurs (*chapitre 9.2*), et les maladies affectent négativement la santé humaine (*chapitre 9.3*). Enfin, le service culturel chasse influence négativement le tourisme d'observation/excursionnisme si la chasse diminue la probabilité d'observer des animaux, par une modification de l'habitat, du comportement ou une diminution de l'abondance qui réduit la probabilité de croiser un animal (*chapitre 7.2.F*).

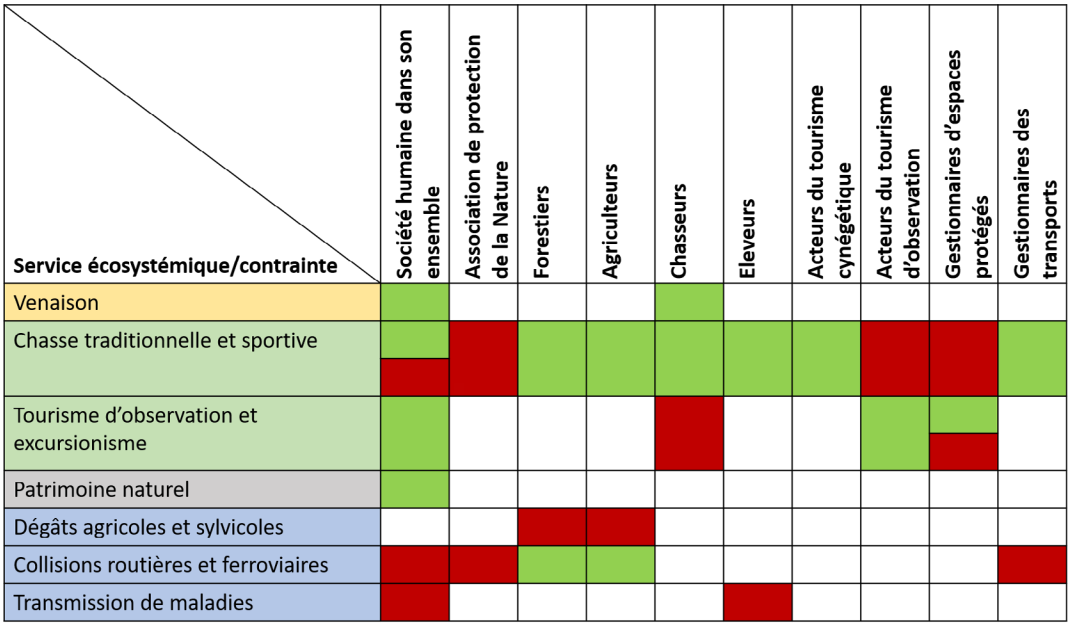
Figure 84 : contribution des services écosystémiques et contraintes aux différentes dimensions du bien-être des sociétés humaines



Note : nous n'avons pas intégré l'aspect économique dans ce schéma.
Source : *auteurs*

La *figure 85* synthétise quant à elle les différents bénéficiaires et déficitaires de chaque service ou contrainte. Par exemple, les chasseurs et la société bénéficient de la venaison. La société humaine, les acteurs du tourisme et les gestionnaires d'espaces protégés bénéficient quant à eux du tourisme d'observation. À l'inverse, les chasseurs et les gestionnaires d'espaces protégés peuvent être considérés comme déficitaires si la présence de pratiquants du tourisme d'observation entraîne le dérangement des animaux qui les rend alors moins visibles ou qui modifie leur dynamique de populations voire leur statut de conservation sur un territoire. Les forestiers et les agriculteurs subissent quant à eux les contraintes liées à de fortes abondances d'ongulés. Enfin, la société dans son ensemble et les éleveurs peuvent être affectés négativement par les transmissions de maladies aux humains ou aux troupeaux domestiques.

Figure 85 : entités bénéficiaires et déficitaires des services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages et abordés dans le rapport



Source : *auteurs*

Partie 4. Enjeux et besoins de connaissances

Chapitre 12 - Enjeux liés aux ongulés sauvages

Résumé

– La recolonisation récente du loup soulève de nouveaux questionnements sur l'effet de ce prédateur sur les services écosystémiques et contraintes liés aux ongulés sauvages en France. On peut s'attendre à des modifications rapides du comportement (mouvements, sélection d'habitats, distance de fuite) des ongulés sauvages, et en fonction du nombre relatif de prédateurs et de leurs proies, à des impacts plus ou moins notables sur leur démographie. Les services reposant sur l'observation et les prélèvements et les contraintes qui dépendent des abondances, mouvements et localisations des ongulés sauvages (collisions, dégâts, transmission de maladies) pourraient s'en trouver affectés, mais aucune étude empirique ne permet d'évaluer le lien entre présence du loup, services et contraintes, dans la diversité des situations rencontrées en France actuellement.

– Si leurs effets à la fois sur la densité et sur le comportement des herbivores étaient importants, les loups pourraient avoir des effets en cascade sur d'autres composantes de l'écosystème, comme les communautés de plantes ou d'autres taxons animaux. Du fait d'un manque d'études à long terme sur les populations d'ongulés avec et sans loups, ou avant et après la colonisation du loup, ces effets ne sont toutefois pas documentés en France. Il est important de se garder de conclusions hâtives et généralisantes sur les effets des prédateurs, au travers de leur impact sur les ongulés sauvages, sur les services et contraintes liés aux ongulés sauvages, et dans le même temps, il est crucial de mettre en place des études de grande ampleur sur ce sujet.

1. Les enjeux principaux

Les changements écosystémiques et socio-économiques de ces dernières décennies ont abouti à une situation nouvelle et inédite depuis des décennies en France dans laquelle les ongulés sauvages sont abondants et répandus sur l'ensemble du territoire français. Alors que cette situation permet le développement des services de régulation, des services culturels et des biens fournis par les ongulés, elle conduit aussi à des préoccupations croissantes concernant la sécurité humaine (à travers la transmission de maladies ou les accidents de véhicules) et la rentabilité économique de certaines activités (dommages aux forêts et aux zones agricoles, transmission de maladies au bétail). Plusieurs défis sont à relever aujourd'hui pour suivre et gérer les populations d'ongulés sauvages, pour comprendre leur rôle dans les écosystèmes, et pour définir une palette de modes de coexistence et de gestion compatibles avec la diversité des objectifs socio-économiques et avec l'hétérogénéité des situations rencontrées en France. Les enjeux sont divers, mais incluent, entre autres, les suivants (*Linnell et al. 2020*) :

(1) ***La nécessité d'ajuster les méthodes de suivis, d'études et de gestion à une situation de forte abondance et de coexistence de plusieurs espèces d'ongulés.*** L'ensemble du territoire français héberge des grands ongulés, en abondance, avec des espèces dont les distributions géographiques se chevauchent. Nous avons quitté l'ère des fortes augmentations de populations pour entrer dans l'ère de la densité-dépendance, de l'augmentation des interactions (négatives et positives) entre espèces, et d'un régime démographique moins prévisible. Nous sommes, en pratique, dans une situation de territoires partagés où les ongulés sauvages à forte densité et les activités humaines se croisent, de façon bien plus étroite qu'au cours des décennies précédentes. Les conséquences en sont multiples, que ce soit sur le besoin d'ajustement des méthodes de suivi et de gestion, la nécessaire réévaluation des services de tout ordre, notamment les risques et les contraintes, et l'éventuelle nécessité de repenser nos modes de coexistence (dans tous les milieux, dont ceux fortement urbanisés) et notre façon d'établir des décisions

de gestion en concertation entre tous les acteurs (société civile, chasseurs, agriculteurs, forestiers, pratiquants d'activités récréatives, chercheurs).

(2) ***La possibilité de considérer les ongulés sauvages comme acteurs de politique de restauration, de conservation, et de dynamisation des territoires.*** Le chevauchement spatial entre les ongulés sauvages et les activités humaines peut entraîner des conflits (agriculture, élevage, sylviculture) dans les territoires où les populations d'ongulés sont abondantes. Cependant, du fait de leurs impacts sur la végétation et les paysages, de leurs rôles dans les réseaux d'interactions entre espèces et sur le fonctionnement des écosystèmes, les ongulés sauvages peuvent aussi être perçus et utilisés comme des outils de restauration, ou être au cœur d'initiatives de conservation et de promotion de territoires. C'est le cas, par exemple, dans les initiatives appelées « rewilding » en anglais (vocabulaire précisé par la suite), visant à rétablir la fonctionnalité et la complexité des réseaux trophiques, tout en proposant des plus-values économiques territoriales basées sur le tourisme. Des connaissances sont à acquérir par l'étude de cas locaux sur les questions de faisabilité sociale et écologique du « rewilding » des écosystèmes, et les effets associés sur diverses problématiques (agriculture, sylviculture, chasse).

(3) ***La coexistence des ongulés sauvages et du pastoralisme.*** L'expansion numérique et spatiale des ongulés sauvages et le développement sur certains territoires des pratiques d'élevage en plein air favorisent les contacts entre faune sauvage et domestique, de sorte que la probabilité de conflits entre les intérêts agricoles (pastoralisme) et la conservation des ongulés sauvages augmente, notamment lorsque les troupeaux sont soumis à la pression de prédation des prédateurs sauvages, qu'il y a possibilité de transfert de maladies, voire, à l'avenir, compétition pour les ressources alimentaires. La prise de conscience croissante des problématiques environnementales par le grand public, le développement du tourisme faunique, la question du rôle de la production agricole animale dans l'alimentation individuelle et pour la sécurité alimentaire du pays, vont contribuer aux débats à venir qui sous-tendront les stratégies de gestion de la faune et des activités pastorales, en tenant compte des multiples contraintes économiques et sociétales. De nouvelles études socio-économiques sont à mener pour la co-construction de ces stratégies avec l'ensemble des acteurs concernés.

(4) ***Le retour des grands prédateurs et le fonctionnement du triptyque*** « ***ongulés sauvages, ongulés domestique, prédateurs*** ». Les problématiques engendrées par le retour des grands prédateurs (facilité par l'abondance des ongulés sauvages) imposent d'améliorer nos connaissances des processus de prédation et de déprédation, et des conséquences de ces processus sur les populations d'ongulés sauvages, sur les activités humaines récréatives (notamment cynégétiques) et sur les activités d'élevage. Les mesures de gestion de la déprédation (mesures de protection, tirs, effarouchement) sont d'efficacité variable selon les massifs, et un des défis qu'il reste à relever est l'estimation du rôle des relations prédateurs-proies sauvages sur la déprédation et l'efficacité des mesures de gestion. De façon plus générale, l'impact du retour des prédateurs sur les services et contraintes liés aux ongulés sauvages (dégâts agricoles et forestiers, problèmes sanitaires, collisions), s'il a été en partie abordé dans certains pays, reste à étudier en France.

(5) ***Le besoin d'une réflexion sur les relations entre les acteurs humains et non-humains des territoires (Morizot 2016).*** Les changements évoqués ci-dessus nécessitent de repenser le partage des espaces et les questions de la place de l'humain vis-à-vis de la protection de la biodiversité, en étudiant et en tenant compte de la diversité des attentes et des perceptions des humains vis-à-vis de la nature, des animaux sauvages et des modes de gestion. L'essor, récent en France, du champ disciplinaire appelé « psychologie environnementale » témoigne du besoin de mieux comprendre, par exemple, les dissonances cognitives quand il s'agit de la relation humain non-humain et de l'acceptation des mesures de gestion (par exemple : acceptation de principe des mesures de protection des troupeaux, mais crainte des chiens en randonnée ; adhésion au principe d'interdiction

de certaines activités dans certaines zones protégées pour la protection de la faune sauvage, mais enfreinte individuelle des restrictions lors des pratiques individuelles). Ce champ d'étude, complémentaire aux études de sociologie, nécessite d'être soutenu en synergie avec les études écologiques et économiques, afin de mettre en place des mesures de gestion acceptées par tous.

(6) ***La nécessité de définir un panel de solutions, autre que la seule réduction des effectifs, pour la mitigation des contraintes qui se sont accentuées en conséquence de l'augmentation des abondances des ongulés sauvages, tout en maintenant les services rendus par ces derniers.*** La réduction des contraintes telles que l'émergence ou la réémergence de maladies, les collisions et les dégâts agricoles et sylvicoles pourrait résulter de la réduction des effectifs d'ongulés sauvages, mais n'avoir recours qu'à cette solution serait faire fi des services rendus par les ongulés sauvages et de la question de l'acceptation sociale de la chasse. Par ailleurs, le nombre de chasseurs diminue continuellement, ce qui remet en cause le recours à la chasse telle que nous la connaissons pour la limitation des abondances d'ongulés sauvages à l'avenir (*voir enjeu 7*). Des réflexions sont donc primordiales d'une part revoir les modalités de gestion des populations d'ongulés sauvages (par exemple par le changement des catégories d'âge et de sexe dans la détermination des plans de chasse, ou la prise en compte des réponses comportementales des individus à des sources de danger), et d'autre part, identifier un panel de compromis (entre contraintes et services) et de modes de gestion alternatifs souhaités, possibles à mettre en place, et acceptés par les différents acteurs.

(7) ***Le besoin d'une réflexion sur le rôle de la chasse en tant que levier de limitation ou de diminution des populations***, dans un contexte où la population de chasseurs vieillit, où le nombre de chasseurs diminue, et où cette activité fait débat dans la société et engendre des conflits entre usagers. Le vieillissement et le manque de recrutement de chasseurs récréatifs pourraient entraîner une incapacité pour la chasse de loisir à réaliser les objectifs de gestion, surtout dans les territoires hébergeant plusieurs espèces d'ongulés sauvages, ou des espèces dont la chasse est difficile physiquement. Le défi est donc de repenser la gestion cynégétique des ongulés, en développant d'un côté des scénarios démographiques permettant d'évaluer l'efficacité des mesures de gestion possible (catégories d'âge et de sexe, durée d'ouverture de la chasse) et en réfléchissant aux alternatives (chasse professionnelle, alternatives aux prélèvements, acceptation et mitigation des contraintes liées aux forts niveaux d'abondance).

(8) ***La coordination d'actions de gestion à des échelles spatiales qui sont cohérentes avec les échelles biologiques des espèces étudiées.*** Les échelles pertinentes pour les populations d'ongulés ne sont souvent pas en adéquation avec les échelles administratives. Il est donc nécessaire d'établir une coordination au-delà des frontières administratives, entre propriétés privées et publiques, entre aires protégées et zones non protégées adjacentes, entre régions voire entre pays. Cette coordination géographique d'actions de gestion menées par différents acteurs requiert une planification spatiale des activités humaines et de la distribution des ongulés pour identifier les zones de conflit ou de chevauchement entre objectifs (*Linnell et al. 2020*). Des cartographies de bouquets de services seraient à établir pour favoriser une telle planification et pour permettre la définition d'objectifs de gestion partagés entre tous les acteurs d'un territoire des échelles cohérentes avec les échelles biologiques des espèces d'intérêt.

(9) ***La quantification et la cartographie des bénéfices et des coûts liés aux ongulés sauvages et la mise à disposition des données, qui sont des préalables à toute décision de gestion.*** Nous avons identifié plusieurs services et contraintes pour lesquels nous manquons de données empiriques, d'indicateurs récoltés à partir de protocoles validés, et souvent, de bases de données accessibles. Comme évoqué dans le point précédent (*point 8*), l'identification de bouquets de services, qui sous-tend la définition d'objectifs de gestion informée et acceptée par les différents acteurs, nécessite des informations empiriques accessibles (répartition spatiale des services et contraintes, évaluation économique)

suffisamment précises et issues de protocoles validés sur les ongulés, les activités humaines, les services et les contraintes. Il est crucial de relever rapidement ce défi d'acquisition et de mise à disposition de données et d'indicateurs.

(10) ***Le besoin de développer des interactions plus fortes entre les gestionnaires et les scientifiques.*** Diverses publications mettent en avant la nécessité d'améliorer la communication et les échanges entre la recherche et l'action en partageant les données et les résultats, en communiquant sur les actions de recherche et de gestion menées par chaque partie, en co-identifiant les questions de recherche, en améliorant l'accessibilité des conférences, en favorisant la gestion adaptative (*Arlettaz et al. 2010, Cook et al. 2013, Jarvis et al. 2020, Dubois et al. 2020*). L'importance de ce lien est à ne pas négliger, et des solutions telles que la formation continue pour les gestionnaires ou le recours à des médiateurs formés scientifiquement assurant le lien entre acteurs sociétaux, gestionnaires et scientifiques, sont à renforcer ou à envisager.

Dans la suite de ce chapitre, nous détaillons les enjeux 2, 3 et 4, en présentant tout d'abord plus en détail les enjeux de la prédation par les loups sur les contraintes et les services soulevées par l'abondance des ongulés sauvages en France, puis la possibilité de considérer les ongulés comme acteurs d'initiative de restauration et de conservation des écosystèmes, et enfin, les relations entre conservation des ongulés sauvages et pastoralisme. Nous détaillerons plus en longueur la thématique du « rewilding », comme demandé par le ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires (MTECT) pour ce rapport.

2. Mise en exergue de trois enjeux

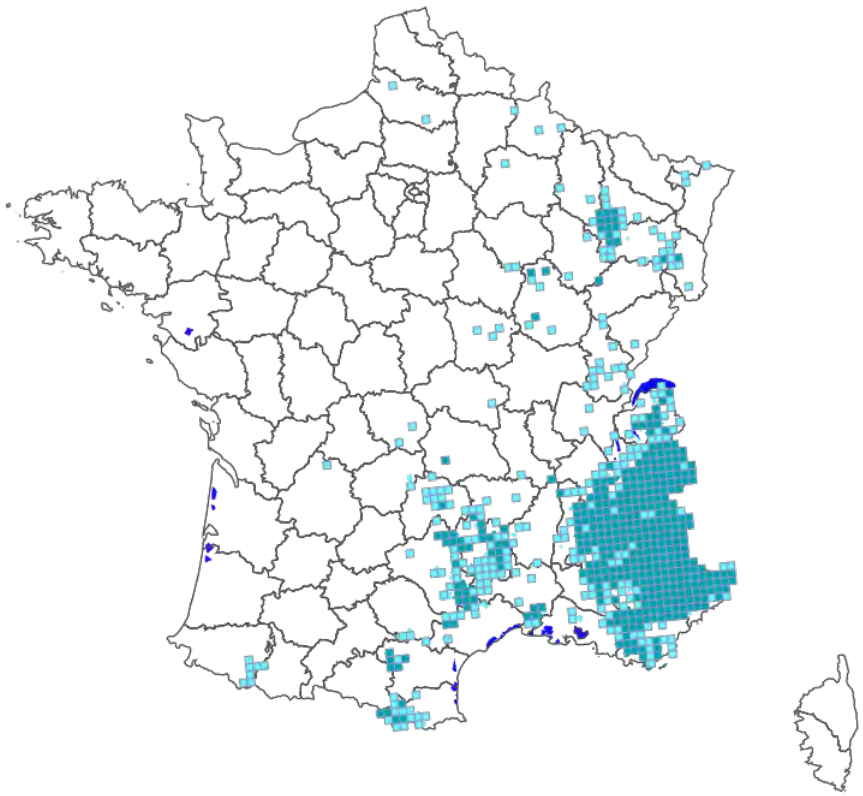
A) Quelles pourraient être les conséquences de la présence du loup sur les services et contraintes liées aux ongulés sauvages en France ?

L'expansion géographique et numérique des loups en France est un des changements écosystémiques importants des dernières décennies, à même d'impacter rapidement la dynamique et la distribution des populations d'ongulés telle que nous les avons décrites, et par là même, de modifier les divers services et contraintes associés aux ongulés sauvages. Nous avons déjà évoqué dans le *chapitre 3 – section 3* les processus complexes qui découlent du retour de grands prédateurs dans les écosystèmes terrestres (effets directs et indirects sur les populations de proies, et effet cascade sur le fonctionnement de l'écosystème).

L'hypothèse d'une action d'atténuation, par la présence du loup, des contraintes résultant des ongulés sauvages repose sur l'idée qu'à travers sa présence et sa consommation, il influence de façon marquée leurs effectifs, leur répartition spatiale et leurs comportements. Il en découlerait que les contraintes liées aux fortes densités d'ongulés, comme les dégâts agricoles/sylvicoles, les collisions, et la transmission de maladies entre ongulés sauvages, animaux domestiques et aux humains pourraient diminuer, sous l'action à la fois de la prédation elle-même et de ses conséquences non létales. Prédire si la présence de prédateurs est susceptible d'influencer les collisions, les dégâts agricoles ou sylvicoles par leurs effets non létaux est toutefois hasardeux (*Kuijper et al. 2016*). Par exemple, en modifiant le paysage de la peur des ongulés, on peut s'attendre à une utilisation accrue soit des milieux forestiers si ceux-ci sont considérés comme des refuges, soit des zones proches des implantations humaines. En réalité, alors que sous certaines conditions, la réponse comportementale des proies à la présence de prédateurs pourrait contribuer à atténuer les contraintes liées aux ongulés, en diminuant la probabilité de collisions (sur les routes et les voies ferrées, *Raynor et al. 2021*), les dégâts sylvicoles ou agricoles, et la probabilité de transmission de parasites ou maladies aux humains ou aux animaux domestiques, l'atténuation des contraintes en présence de prédateurs ne va pas de soi dans tous les contextes environnementaux. Par ailleurs, la prédation pourrait aussi impacter la fourniture de services tels que les services culturels d'observation des ongulés ou de prélèvement par la chasse, mais sans qu'il ne soit possible de prédire actuellement le sens de

ces changements de façon univoque : si les ongulés deviennent plus diurnes, ils pourraient être plus faciles à observer, mais par ailleurs, avoir une distance de fuite plus importante. En France, aucune étude n'est en place pour évaluer l'hypothèse d'une atténuation des contraintes dues aux ongulés sauvages du fait de la prédation ou une modification des services fournis, d'autant moins que les grands prédateurs sont peu présents là où les collisions et les dégâts sont les plus fréquents (*figure 87*). Cela peut néanmoins être amené à changer avec l'expansion possible du loup hors des zones montagneuses où il est pour l'instant principalement cantonné (*figure 86*).

Figure 86 : carte de répartition du loup (Canis Lupus) en 2018

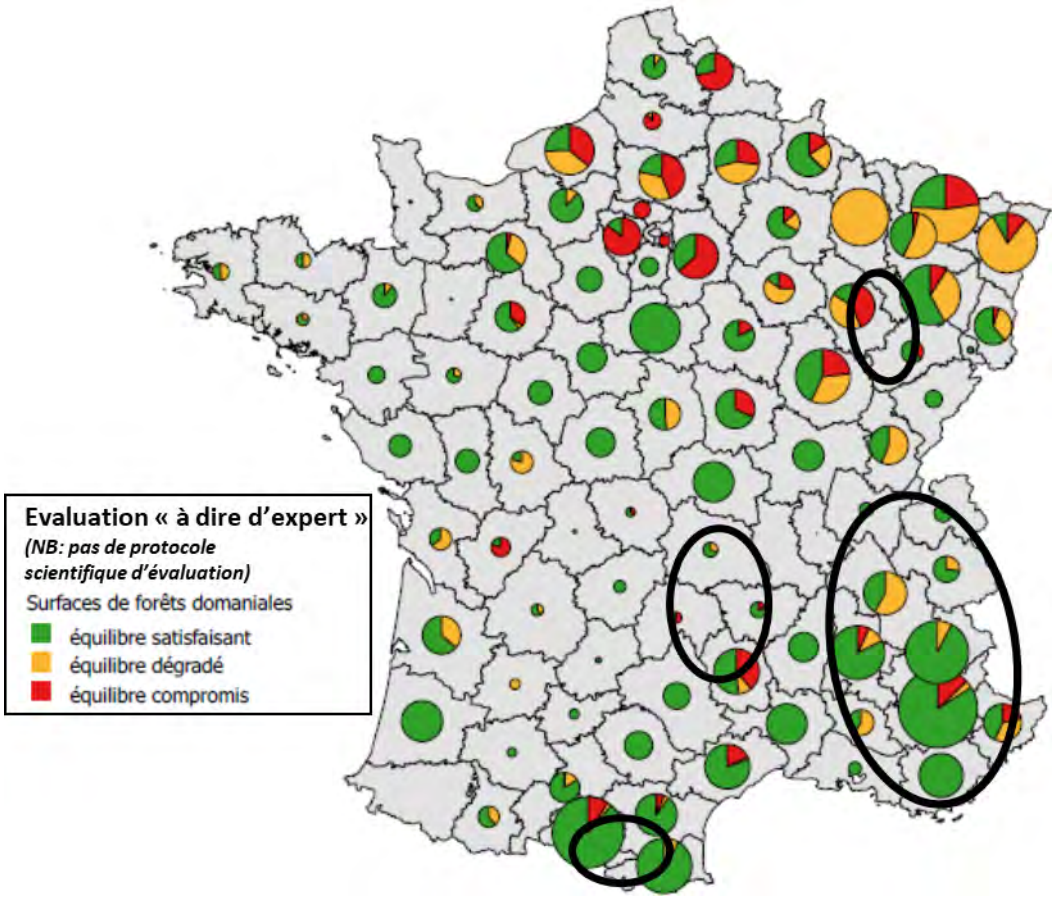


Source : *CARMEN-OFB*

Le retour du loup contribue à une complexification du fonctionnement des écosystèmes, au même titre que la diversification des ongulés et l'augmentation de leurs abondances. Les réseaux d'interactions complexes, qui ont des propriétés émergentes telles qu'une plus grande résilience face à des perturbations extérieures, sont particulièrement difficiles à étudier empiriquement (il faudrait pouvoir paramétrer chacun des liens directs et indirects entre entités du réseau). Bien qu'à ce jour, il ne soit donc pas possible d'apporter des conclusions générales sur l'effet du loup sur les dynamiques de populations d'ongulés en France, sur les effets en cascade de la prédation sur les autres composantes de l'écosystème et sur les contraintes (dégâts agricoles/sylvicoles, transmission de maladies, collisions) et les services liés aux ongulés sauvages, il reste évident que tous ces effets de la prédation transitant par son effet sur les ongulés peuvent être amenés à prendre de l'ampleur à l'avenir. Nous ne pouvons donc que conseiller d'une part d'éviter des conclusions hâtives et généralisantes sur les liens entre prédation, services, et contraintes, et d'autre part de mettre en place des études de grandes ampleurs sur le sujet, au travers de la diversité des socio-écosystèmes en France. Comme le soulignent de nombreuses revues récentes (*Mech et al. 2017, Allen et al. 2017, Martin et al. 2020, Linnell et al. 2020*), il est crucial de ne pas oublier l'importance (1) de la contextualisation, nécessaire du fait de la complexité des processus en œuvre dans les réseaux d'interaction multi-prédateurs/multi-proies/multi-plantes/multi-échelles ; (2) d'approches comparatives (comparaison de sites, comparaison avant-après - à défaut d'approches expérimentales) ; (3) d'inclure les multiples

dimensions humains-animaux ; (4) de coupler les approches de modélisation et l'analyse de données empiriques. Seules des études empiriques menées sur le long terme permettraient de mieux comprendre la complexité des interactions humains-carnivores-proies-écosystème dans un système fortement dynamique au cours du temps. Le défi actuel est la mise en place de telles études avec des moyens humains et financiers suffisants.

Figure 87 : état de l'équilibre forêt-gibier dans les forêts domaniales par département en 2015



Note : bilan patrimonial de l'ONF et zones de présence du loup en France (cercles noirs). À noter que l'equilibre sylv-cynégétique indiqué ici resulte d'un accord tacite entre bailleurs forestiers et locataires chasse.
Source : *ONF + auteurs*

B) L'herbivorie des ongulés sauvages au centre des initiatives de conservation et de restauration : de nouveaux défis et de nouvelles opportunités pour les territoires ?

Résumé

– Parmi les programmes de conservation et restauration des espèces et des écosystèmes émerge depuis quelques années le concept de « rewilding ». Celui-ci vise à restaurer la fonctionnalité des écosystèmes à partir d'un rétablissement de la complexité trophique, des connectivités écologiques et du régime de perturbations.

– Les ongulés sauvages ayant un rôle central dans le fonctionnement des écosystèmes, les projets de « rewilding » s'appuient entre autres sur la restauration de guildes d'herbivores. Ces dernières peuvent avoir des effets positifs en renforçant les services écosystémiques liés aux ongulés sauvages, mais aussi en favorisant les services d'adaptation au changement climatique. À l'opposé, les contraintes sont aussi accentuées du fait d'une plus forte abondance d'ongulés sauvages.

– Les projets de « rewilding » soulèvent des problématiques liées au partage des territoires entre humains et non-humains, mais aussi des réflexions sur les stratégies à adopter à l'échelle locale et nationale pour concilier différents objectifs de gestion associés à diverses activités humaines liées directement ou non aux ongulés (chasse et tourisme faunique, conservation des ongulés et production animale/sylviculture/agriculture).

– En France, il n'existe à ce jour aucun projet de « rewilding ».

Du fait de leur rôle central dans les réseaux trophiques et les écosystèmes de manière générale, et de leur visibilité quand ils sont abondants, les ongulés sauvages pourraient être considérés comme des outils de restauration des habitats, ou être au cœur d'initiatives de conservation et de promotion de territoires. Nous avons exposé dans les parties précédentes la situation actuelle de forte abondance des ongulés sauvages, et expliqué en quoi elle avait été favorisée par plusieurs facteurs environnementaux et socio-économiques et par des décisions de gestion des dernières décennies. Cette situation de forte abondance a des conséquences sur les services et contraintes apportés par les ongulés. Ces notions de contraintes et de services fournis par les ongulés sauvages dépendent toutefois des objectifs territoriaux et politiques en matière de conservation, de développement économique et de la volonté de faire cohabiter les acteurs humains (opérateurs de tourisme, propriétaires forestiers, etc.) avec des non-humains porteurs ou non de contraintes, tels que les ongulés sauvages. Alors que nous avons abondamment détaillé les situations les plus communes dans lesquelles les ongulés sont chassés, fournissant ainsi un services d'approvisionnement, souvent en lien avec des contraintes qu'ils occasionnent, nous allons ici présenter le cas où l'abondance des ongulés est acceptée par exemple comme une des conséquences de la protection d'un territoire, ou même un objectif en soi, car perçu comme un des moyens de rétablir des réseaux trophiques aussi complets et complexes que possible. Cette partie vise donc à amener des éléments de réflexion sur différentes situations de cohabitation entre les activités humaines et les ongulés sauvages en forte abondance, notamment dans les zones protégées de différents statuts, et à détailler ce que recouvrent les initiatives récemment appelées « rewilding » (*voir annexe 19* pour l'historique du concept et les définitions). En effet, le terme et les initiatives de « rewilding », dans lesquelles les ongulés sont des acteurs majeurs, sont sujets à des débats et à des controverses de société à l'heure actuelle, et, à ce titre, méritent d'être expliqués dans le contexte de leurs apparitions sur la scène de la conservation et de la gestion au niveau européen et français.

- **Ongulés sauvages et objectifs de conservation : des parcs nationaux aux initiatives de « rewilding »**

Les ongulés sont devenus abondants avant tout dans les espaces où ils ont été protégés, parc nationaux, réserves naturelles, réserves nationales de chasse et de faune sauvage par exemple. Les parcs nationaux français dans le cœur desquels la chasse est interdite (à l'exception du parc national des Cévennes) ont eu, entre autres, comme objectifs de minimiser les prélèvements et les dérangements sur la faune sauvage (*tableau 14*). Les ongulés sauvages ne sont donc pas soumis à des prélèvements (sauf s'ils subissent de la prédation naturelle) et sont en situation d'abondance. Ces parcs ont aussi été le lieu de réintroductions, du bouquetin par exemple. Dans leurs cœurs, dont une des vocations est le suivi scientifique de la biodiversité et la conservation d'espèces, la plupart des activités humaines sont néanmoins maintenues, telles le pastoralisme et les activités récréatives. Le réseau trophique au sein des parcs a eu tendance à se complexifier, la présence en abondance des ongulés ayant probablement contribué au retour des prédateurs tels que le loup. Cependant, les interactions entre ongulés sauvages et grands prédateurs ne se déroulent pas dans un cadre de « libre-évolution » de l'écosystème en cœur de parc, puisque la dynamique des ressources et le comportement des prédateurs est en partie pilotée par la présence des ongulés domestiques et par les aspects socio-économiques qui s'y attachent. Un des défis à venir dans les zones protégées, comme les cœurs de parcs nationaux, est de concilier les activités récréatives et pastorales avec leurs objectifs de conservation, dans un cadre où le loup est présent et en l'absence d'intervention directe sur les ongulés sauvages. Ces derniers ont en effet des rôles directs sur les activités humaines comme le tourisme de vision, et indirects sur les activités pastorales, notamment au travers du triptyque « prédation, ongulés sauvages, ongulés domestiques ».

Plus restrictif que les parcs nationaux, le statut de réserve intégrale exclut l'ensemble des activités humaines (dont le pastoralisme et les activités récréatives), sauf scientifiques, des aires qui leur sont dédiées. L'objectif d'un tel statut est d'étudier l'évolution des écosystèmes en l'absence d'intervention humaine. Les réserves intégrales pourraient constituer des espaces d'expérimentations pour mieux comprendre le rôle des ongulés sauvages dans un réseau trophique complet et sur la dynamique des écosystèmes et des paysages. Cependant, il n'existe qu'une seule réserve intégrale en milieu terrestre en France, celle du Lauvitel dans le parc national des Ecrins, où les populations d'ongulés sauvages sont suivies au même titre que d'autres. La surface relativement restreinte (700 ha) ne permet toutefois pas de contenir des populations d'ongulés et surtout de prédateurs non soumis aux activités humaines. Finalement, bien que les statuts de parc national, réserve intégrale, ou réserve naturelle par exemple, aient été des moyens de conservation des écosystèmes, de promotion de la biodiversité et de protection d'espèces emblématiques ou en danger depuis plusieurs décennies, il n'existe pas en France de zones protégées de taille suffisante ou sans activités humaines importantes dans lesquelles étudier les processus écosystémiques découlant de la présence d'ongulés et de l'ensemble du réseau trophique qui leur est associé.

Face à ce constat, de nouvelles initiatives, d'origine associative ou privée, ont vu le jour pour promouvoir une conservation des espèces et des écosystèmes reposant sur la restauration de réseau d'espèces permettant un retour à des processus écosystémiques complexes, donc résilients aux changements globaux. Nous retraçons dans *l'annexe 19* l'histoire et le principe de ces initiatives de conservation qui reposent en grande partie sur la présence en abondance des grands herbivores. Nous utiliserons le terme « rewilding », consacré dans la littérature scientifique anglophone, pour désigner ces propositions de conservation, les traductions françaises étant multiples (« ré-ensauvagement », « libre-évolution », « refaunation », « pleine naturalité », « renaturation » ou encore « restauration des fonctionnalités »).

Tableau 14 : comparaison des objectifs, activités et caractéristiques de trois types de zones protégées en France

Objectifs	Conservation à large échelle	Restauration d'un réseau trophique et de ses fonctionnalités et développement économique	Exclusion des activités humaines
Exemple de statut ou d'initiative	Parcs nationaux	Zones dédiées au rewilding	Réserve intégrale
Suivi scientifique	X		X
Libre évolution		X	X
Pastoralisme	X		
Chasse			
Activités récréatives	X	X	
Réintroduction	X	X	X
Financement	Public	Mécénat + offre touristique	Public
Rôle des ongulés sauvages	Composant de l'écosystème outil	Central dans les réseaux trophiques, composant de l'écosystème	Composant de l'écosystème
Partage du territoire avec les humains	Land sharing	Mixte	Land sparing

Source : *auteurs*

- **Le principe des initiatives de « rewilding » (voir aussi l'annexe 19 pour une présentation plus complète et plus référencée)**

Définition

Plusieurs auteurs soulignent la difficulté de dégager une définition unifiée du concept de « rewilding » (*Jørgensen 2015*) du fait de ses multiples appropriations par différents acteurs (*voir annexe 19* pour l'origine du concept). La souplesse de ce terme lui permet toutefois de s'adapter aux différents contextes nationaux. Nous donnons ici la plus récente à ce jour, fruit d'une large synthèse mandatée par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN).

« Rewilding : processus de **reconstruire**, après une forte perturbation humaine, un écosystème naturel en restaurant les **processus naturels** et le **réseau trophique entier** ou quasi-entier, à tous les niveaux trophiques, comme un écosystème auto-entretenu et résilient, à partir d'êtres vivants qui auraient été présents si la perturbation n'avait pas eu lieu. Ceci impliquera un changement de paradigme dans la relation entre les humains et la nature. L'objectif ultime du rewilding est **la restauration d'écosystèmes natifs et fonctionnels,** contenant l'étendue totale des espèces à tous les niveaux trophiques, tout en réduisant le contrôle et les pressions humaines. Ces écosystèmes devraient, là où c'est possible, être **auto-entretenus,** ne requérant aucune ou un minimum d'intervention (ie natura naturans, ou « la nature faisant ce que fait la nature »), en reconnaissant que les écosystèmes sont **dynamiques et non statiques** » (*Carver et al 2021, trad. pers.*).

Principe

Le « rewilding » se destine à conduire les écosystèmes dans un état dynamique auto-régulé, avec un minimum d'intervention humaine, à partir d'un rétablissement de la complexité

trophique, des connectivités écologiques et du régime de perturbations (*Perino et al. 2019*). Les ongulés en général, et plus particulièrement les grands herbivores, jouent un rôle prépondérant dans ce processus de restauration. En effet, comme nous l'avons montré dans le *chapitre 4*, ceux-ci peuvent être considérés comme des ingénieurs des écosystèmes. En influençant la végétation à différentes échelles spatiales, les ongulés, en fonction de leur densité, contribuent à la dynamique de la mosaïque paysagère et de la biodiversité associée, notamment par le maintien ou la création de milieux ouverts. Ils constituent enfin des proies indispensables aux grands prédateurs et aux nécrophages, éléments indispensables pour obtenir un réseau trophique complet. Ainsi, lorsque certains processus, comme l'herbivorie sauvage, ont disparu d'un système ciblé, le « rewilding » de ce système consiste alors à restaurer la guilde d'herbivores assurant à l'origine ce processus, plutôt qu'à recourir à une intervention régulière par les humains (fauche ou pâturage dirigé). Alors que la conservation traditionnelle repose sur l'arbitraire d'un choix d'espèces patrimoniales à des échelles locales (*Moorhouse et Sandom 2015, voir cependant van Meerbeek et al. 2019* pour la complémentarité entre ces approches), le rewilding en Europe vise la restauration, si possible à vaste échelle, de la fonctionnalité des écosystèmes, tout en prenant en compte les problématiques locales, les activités économiques, et les habitants et usagers des territoires.

Mise en œuvre

Le « rewilding » et sa mise en œuvre s'articulent aujourd'hui autour d'un large spectre de conceptions et de pratiques (*Pettorelli et al. 2018 ; Holmes et al. 2019*). Une des sources de divergences porte sur la place à accorder aux interventions humaines initiales, et a conduit à distinguer deux visions majoritaires dans la littérature européenne (*Svenning et al. 2016 ; Corlett 2016*) :

- le « passive rewilding » propose de tirer parti de l'évolution naturelle des milieux (embroussaillement et reforestation) consécutif à la déprise agricole en Europe, et du retour spontané d'espèces colonisatrices (cerf, loup, …) en prônant une quasi-absence d'intervention initiale (*Pereira et Navarro 2015*). Il se déploie plutôt à large échelle ;

- le « trophic rewilding » s'appuie sur les (ré)introductions d'espèces ingénieurs telles que les grands herbivores disparus (bison d'Europe, …), en vertu des processus écologiques « descendants » (voire des cascades trophiques) qu'elles peuvent permettre de restaurer, et considère pour cela l'intervention humaine comme indispensable en début de projet (*Svenning et al. 2019*).

Rewilding et services écosystémiques

Qu'ils soient le résultat fortuit suite à l'abandon de zones marginales, ou délibérés par l'élargissement d'anciens projets de réintroduction, les projets de « rewilding » peuvent permettre de valoriser différents services écosystémiques, notamment liés aux ongulés sauvages, tels que développés ci-avant dans le rapport : services de régulation (sous réserve d'approfondir leurs connaissances), approvisionnement en viande par la chasse (sous réserve de mieux commercialiser et valoriser la viande de gibier), et enfin services culturels. Ceux-ci sont parmi les plus soulignés dans la littérature, comme dans le discours des collectifs promouvant le « rewilding » (*Barraud et Périgord 2013*). L'esthétique des espaces sauvages et les espèces qui y sont présentes valorisent le ressourcement, l'inspiration, le potentiel d'évasion, et le potentiel économique des territoires par le développement des activités touristiques (*Hodder et Bullock 2009, Perino et al. 2019*). Rewilding Europe[96], une organisation non gouvernementale pan-européenne, promeut notamment les services culturels du « rewilding » dans des espaces ruraux en déprise, en offrant au public la possibilité d'observer des espèces et des paysages où l'intervention humaine est réduite, redynamisant ainsi l'économie locale (tourisme fondé sur la nature) – (*figure 88*).

96. Stratégie 2030 de rewilding Europe : https://rewildingeurope.com/news/rewilding-europe-launches-ambitious-new-strategy-for-2030/.

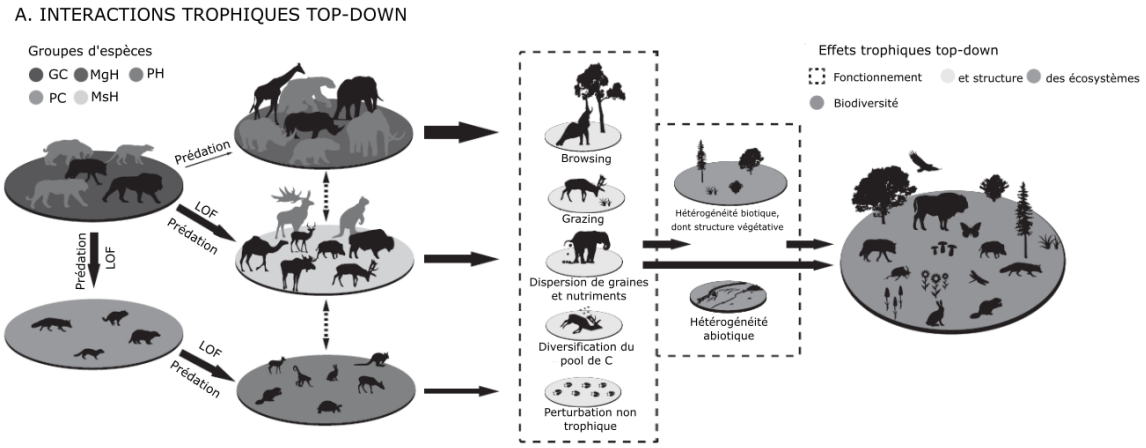
Figure 88 : les cinq principaux domaines d'intervention de rewilding Europe

Note : 1. Nature plus sauvage, 2. Retour de la faune sauvage, 3. Tourisme fondé sur la nature, 4. Intérêt pour la nature, 5. Renforcement.

Source : *figure issue de rewilding Europe*

Le « rewilding » pourrait également favoriser les services d'adaptation. En effet, son caractère « à visée ouverte » est approprié face à des changements globaux générant de nouveaux états dans les systèmes écologiques (*Corlett 2016, Malhi et al. 2022*), comme le changement climatique actuel (*van Meerbeek et al. 2019*). Le double avantage du « rewilding » serait alors de parvenir à restaurer ces systèmes dans toute leur complexité (*Fernandez et al. 2017*), leur apportant du même coup une meilleure résilience face aux perturbations (*Perino et al. 2019*). Cette restauration des écosystèmes pourrait permettre de rétablir des processus essentiels à la fourniture de services de régulation : cycles des nutriments, prévention des crues, atténuation des incendies, dispersion des graines, etc. (*Cromsigt et al. 2018, Johnson et al. 2018, Sandom et al. 2020, Malhi et al. 2022, figure 89*). Dans le cas des ongulés, la complexité recherchée prendrait la forme d'une plus grande diversité structurale du couvert végétal - sous réserve d'une densité optimale d'ongulés et de prédateurs pour maintenir ce processus - favorisée par la coexistence de différents régimes alimentaires chez les ongulés (*Schulze et al. 2018*). Cette hétérogénéité spatiale serait accentuée par l'enrichissement du milieu en nutriments (carcasses, déjections), la création de microcavités par le piétinement, et la dispersion des graines (*Bocherens 2018, Svenning et al. 2019*). La *figure 90* illustre ces effets en cascade prêtés au « rewilding », dans l'optique d'une restauration de l'ensemble des processus descendants (prédation comprise).

Figure 89 : schéma de la manière dont le « trophic rewilding » pourrait favoriser la biodiversité, via ses effets sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes



Note : groupes d'espèces : grands carnivores (GC), petits carnivores (LC), mégaherbivores (MgH), mésoherbivores (MsH) et petits herbivores (PH). Leurs représentants éteints (gris) et contemporains (noir) sont représentés avec les liens trophiques top-down qui les unissent. LOF : landscape of fear (paysage de la peur).
Source : *adapté de Svenning et al 2019, trad. pers.*

Rewilding et contraintes

Les projets de « rewilding » impliquant des ongulés peuvent aussi être à l'origine de contraintes telles qu'évoquées ci-avant dans le rapport, entraînant des conflits entre les humains et la faune sauvage, voire pouvant affecter la diversité biologique et les fonctions d'un écosystème et avoir des effets négatifs en retour sur des services de régulation (*Noguès-Bravo et al. 2016*). Notamment, il est évoqué que la restauration d'espèces disparues (exemple le rewilding par la réintroduction d'espèces du Pléistocène) ou l'expansion d'espèces existantes pourrait favoriser les transmissions de maladies des animaux sauvages vers les humains ou les troupeaux domestiques (*Donlan et al. 2006, Pascual-Rico et al. 2020, Gonçalves et al. 2021*), augmenter le risque de collisions routières et ferroviaires, et les risques de dégâts agricoles et sylvicoles. Ces projets nécessitent donc d'anticiper et de prévoir des mesures de protection voire de régulation adaptées (chasse, retour des grands prédateurs, clôtures pour prévenir des dégâts, etc, *Martinez-Jauregui et al. 2020*). Des analyses robustes sur les coûts/bénéfices sociologiques, économiques et écologiques liés aux projets de rewilding sont indispensables (*Donlan et al. 2006, Noguès-Bravo et al. 2016, McCann et al. 2021*) pour estimer sur chaque territoire visé l'intérêt de développer cette stratégie de conservation et de restauration.

Au-delà des contraintes liées à l'introduction ou à l'expansion des ongulés sauvages, les projets de « rewilding » font aussi face à certaines limites. Notamment, l'espace nécessaire à la mise en œuvre d'une libre évolution ressort comme l'une des principales critiques adressées au « rewilding » (*van Meerbeek et al 2019*). En effet, les projets de rewilding sont pertinents si l'ensemble des processus conduisant à des écosystèmes fonctionnels et auto-régulés peuvent s'accomplir, ceci étant réalisable à l'échelle des paysages. Ainsi, en devenant une modalité d'usage des sols à part entière, la mise en place « d'espaces sauvages » sur des pans entiers de territoires impliquerait d'exclure d'autres usages, notamment productifs (agriculture, sylviculture) ou récréatifs (chasse) (*Garcia-Ruiz et al 2020*). Elle impliquerait par conséquent une perte économique pour les propriétaires ou exploitants locaux (*Schou et al. 2020*), et le maintien de pratiques intensives sur d'autres espaces plus fertiles (*Merckx et Pereira 2014*). En Europe, où ressort la volonté de faire cohabiter les activités humaines et les espaces sauvages, l'essentiel de la littérature scientifique portant sur des sites de rewilding Europe se divise entre adhésion (*Jepson et al. 2018*) et critique des projets d'écotourisme et de développement local, parfois source de tensions (*Koninx 2018, Pascual-Rico et al. 2020*) voire de conflits (*Pellis 2019*) avec les

populations résidentes. Pour compléter cette entrée, davantage d'études indépendantes sont requises sur les liens entre tourisme et rewilding (*Hall 2019*).

Les initiatives de « rewilding » en Europe et en France

Depuis une trentaine d'années, plusieurs projets de « rewilding » impliquant les ongulés ont été mis en place dans plusieurs régions d'Europe sous l'égide de divers organismes tels que rewilding Europe. La plupart de ces initiatives relèvent du « trophic rewilding » et concernent, d'une part, des expériences de « réintroduction » de grands herbivores « dé-domestiqués » (équins et bovins) fréquemment associés à des ongulés sauvages (cerf, daim) sur des espaces clôturés de plusieurs centaines d'hectares généralement, et d'autre part, des réintroductions en liberté plus ou moins « surveillée » (suivi GPS) d'espèces emblématiques « disparues » (principalement le bison d'Europe). Malgré un fort taux d'anthropisation du territoire, les Pays-Bas ont été pionniers en la matière, notamment dans la réserve d'Oostvaardersplassen. Compte tenu des superficies disponibles, c'est un rewilding à petite échelle qui a pu être expérimenté relevant plutôt du concept de « pâturage naturel » par des ongulés (pas d'interventions vétérinaires, pas de compléments alimentaire, cadavres laissés sur place), en l'absence toutefois de prédateurs (*Fondation ARK 1999*). Cette réserve a été créée dans les années 1980 sur un polder jamais mis en culture, dans le but explicite de mettre en pratique la théorie de l'écologue Franz Vera sur le rôle des grands herbivores dans le maintien des paysages ouverts, en l'occurrence favorables aux oiseaux inféodées aux prairies humides (oies de différentes espèces). Une guilde de trois ongulés sauvages ou dé-domestiqués a été introduite sur près de 2 000 ha de prairies bordant une vaste zone humide (au total la réserve couvre 5 400 ha). Sans interventions humaines, chevaux Konik, Aurochs « reconstitués » et cerf élaphe se sont finalement multipliés et ont atteint des densités qui ont abouti à des processus de limitations par les ressources (processus de régulation ascendants, ou « bottom up »). Ainsi, en l'absence de prédateurs, seule la disette a pu réguler les populations. La mauvaise condition physique des animaux et la forte mortalité ont engendré des protestations des associations de défense animale et obligé les gestionnaires à intervenir pour limiter l'accroissement démographique des populations. Cette réserve qui a accédé aujourd'hui au statut de parc national, est gérée par un organisme public, le Staatsbosbeheer. À partir de leur expérience, les néerlandais ont exporté le concept à plus grande échelle à travers l'Europe par l'intermédiaire de l'ONG rewilding Europe. Grâce à un financement de type « mécénat » et à une entreprise de développement touristique, cette dernière soutient et conseille des programmes de rewilding sur huit régions naturelles « pilotes », du Portugal à la Bulgarie, où les grands herbivores jouent un rôle souvent prépondérant. La motivation première présidant à la mise en place de ces projets n'est pas de créer des sites d'études scientifiques, mais bien de trouver des sites dans lesquels les principes du « rewilding » peuvent être mis en œuvre tout en générant un développement économique local (*ARTHEN 2014*). D'autres pays ont également développé ce type d'expérience (Allemagne, Grande Bretagne, Danemark, Belgique), bien qu'aucune d'entre elles aient permis le retour d'un réseau trophique complet incluant les grands prédateurs par exemple.

Aucun programme se revendiquant dès l'origine du « rewilding » avec des ongulés n'a jusqu'à présent pu se développer en France. Comme dans la plupart des autres pays, les difficultés à faire émerger de tels projets découlent en grande partie des enjeux économiques liés aux exploitations forestière et pastorale ou d'interférences possibles avec les activités cynégétiques. La mise en place de telles initiatives dépend des décisions politiques, du paysage associatif en lien avec cette thématique et du financement qu'elles peuvent mobiliser. Sur le plan strictement économique, la politique de soutien aux éleveurs reposant sur le versement de primes en relation avec la surface occupée contribue à cette occupation quasi générale des espaces naturels, y compris dans les secteurs les plus enclavés. Paradoxalement, le récent « verdissement » de la PAC devrait contribuer à renforcer cette tendance. Ainsi, les « grands espaces naturels » (Préalpes, Pyrénées, Massif Central, …) potentiellement adaptés à l'implantation d'une forme de rewilding à grande échelle, au moins là où les enjeux forestiers sont faibles, sont souvent utilisés par différents modes de pastoralisme, comme l'élevage. La cohabitation entre l'élevage

et les ongulés sauvages présents sur ces territoires peut être source de tensions (*voire sous-partie 3 du chapitre 10*). Dans ce contexte, la réintroduction d'ongulés de grande taille (équidés ou bovinés dé-domestiqués ou sauvages comme le bison) peut s'avérer problématique du point de vue des acteurs agricoles du territoire. Les plans de gestion des parcs nationaux ou réserves naturelles de grande dimension s'appuient sur l'herbivorie domestique et la fauche pour maintenir certains équilibres paysagers et écologiques. L'alternative de s'appuyer sur une herbivorie sauvage (grands herbivores sauvages ou dé-domestiqués) est encore peu envisagée. Identifier des territoires propices aux initiatives de rewilding reste donc un défi majeur pour la mise en place du « rewilding ». La stratégie nationale pour les aires protégées (SAP) prévoit que 10 % du territoire soit sous protection forte d'ici 2022, et présente la libre-évolution comme un des outils de gestion de ces espaces parmi d'autres pratiques de gestion basées sur les solutions fondées sur la nature. Le groupe Wilderness et Nature Férale de l'UICN France appuie le projet CartNat qui établit une cartographie du territoire en fonction de son degré de « naturalité » afin d'identifier certaines régions naturelles ou certains espaces protégés potentiellement plus adaptés pour une expérimentation du rewilding en France. Différents critères sont pris en compte tels que la densité de population, l'importance des infrastructures ou la qualité des milieux. Si cette cartographie peut être un outil préliminaire, elle ne prend pas en compte l'ensemble des paramètres qui sont associés aux projets de « rewilding », notamment le consensus avec les acteurs du territoire.

Quelques initiatives privées peuvent toutefois être analysées comme une certaine préfiguration du « rewilding » en France. Des réserves au Monts Azur et sur le Causse Méjean par exemple abritent des bisons d'Europe, des chevaux de Przewalski et des cerfs pour la première et des chevaux de Przewalski pour la deuxième, dans un esprit de « paturâge naturel ». Cependant, leur surface (< 500 ha) n'est adaptée ni au principe de « libre évolution » ni à celui de la présence d'un réseau trophique incluant les prédateurs et rarement à l'absence d'affouragement. Les « réserves de vie sauvage® », (définies comme « *des espaces où la nature peut s'exprimer pleinement et librement* ») créées par l'association pour la protection des animaux sauvages (ASPAS), www.aspas-nature.org) en s'assurant la maitrise foncière de quelques territoires, sont un autre exemple de projet d'initiative privée reposant sur l'idée de la libre évolution, une des composantes du rewilding. Par ailleurs, il existe deux initiatives en France visant à restaurer les caractéristiques, tant phénotypiques que comportementales, du cheval primitif à partir de la souche la plus proche du cheval sauvage disparu (*Konik Polski*), le « Projet Tarpan » (*Michelot 2015*) et à plus grande échelle (plusieurs centaines d'ha), de la « vache marine », une vache anciennement férale du littoral de Gascogne sauvée in extremis (*Ribereau-Gayon et al. 1994*). Leur utilisation dans des projets de « rewilding » à large échelle n'est toutefois pas encore concrète. Les camps militaires totalement ou en partie désaffectés seraient potentiellement propices à des projets de rewilding étant donnée l'absence d'exploitation du milieu pendant une longue période et l'importance des superficies disponibles (pouvant atteindre plusieurs milliers d'ha). Si des projets de rewilding (ou apparenté) ont pu se développer ailleurs en Europe, notamment dans les grands camps désaffectés d'Allemagne orientale, ce n'est cependant pas le cas en France où ces camps sont généralement dévolus à une « gestion conservatoire » plus ou moins interventionniste avec en particulier une réinstallation du pâturage ovin (cf. convention cadre entre l'Armée et la fédération des CEN).

- **Du « rewilding » à une réflexion plus globale sur les interactions entre humains et non-humains**

La mise en œuvre du « rewilding » implique de repenser les usages des territoires qui lui seraient dédiés. La partition des usages, couramment désignée sous le nom de « land sparing », correspond plus ou moins à l'aménagement historique du territoire nord-américain (*Pellis et D Jong 2016*), et dont certains modèles prédisent une expansion en Europe d'ici à 2040 (*Stürck et al. 2015*). Avec le potentiel de réduire les conflits entre faune sauvage et activités humaines (*voir chapitre 9*), elle est toutefois critiquée pour la distinction philosophique qu'elle établit entre « espaces humains »

et « wilderness » (*Pettorelli et al. 2018, Jørgensen 2015 ; Kopnina et al. 2019*). D'autres auteurs, pour qui la planification spatiale permettrait d'éviter ou d'atténuer ces conflits, soulignent ainsi une incompatibilité de fait entre la concertation qu'elle suppose, et le retrait des humains qu'implique le « rewilding » (*Linnell et al 2020*). Certains plaident donc pour dépasser l'opposition instituée entre cette forme d'aménagement et le « land sharing » (*Kremen 2015 ; Corlett 2016*), qui lui, repose sur un compromis entre usages humains et préservation de la biodiversité sur un même espace. En amenant les deux visions à coexister, chaque échelle spatiale serait alors propice à héberger une forme distincte de « rewilding », avec les services écosystémiques associés (*Moorhouse et Sandom 2015, Gordon et al. 2021*). Face aux perceptions contrastées du rewilding par les habitants et acteurs des territoires, la majorité des auteurs s'accorde sur le besoin d'associer les populations locales à la réflexion et aux débats sur les processus en cours (*Moreau et al. 2019, Kervinio et al. 2021*), puis à la prise de décision sur les réponses à y apporter (Perino et al. 2019) et à la mise en œuvre du projet (*Gordon, et al. 2021*), et enfin de garantir un juste partage des bénéfices économiques qui peuvent en être retirés (*Houdet 2011, Barraud et Périgord 2013*). Une telle démarche est bien illustrée par l'évaluation participative des fonctions et services associés au retour du Vautour fauve dans les Alpes (*Kervinio et al. 2021*) ; ce genre d'évaluation participe en partie à la réussite des projets de développement territorial reposant sur le « passive rewilding », en particulier face à de potentiels conflits entre faune sauvage et activités humaines (*Pettorelli et al. 2018*), ou à l'évolution des « paysages culturels » (*Bauer et al. 2009, Garcia-Ruiz et al. 2020*). Au final, l'émergence et les débats autour de la terminologie « rewilding » démontre avant tout la nécessité de réfléchir à nos modes de cohabitation entre humains et faune sauvage et aux stratégies à adopter pour concilier conflits d'usages et objectifs de gestion locaux, nationaux, et internationaux (*Martin et al. 2020*).

C) Quel avenir pour la cohabitation entre ongulés domestiques et sauvages à forte densité dans le contexte des changements climatiques et de mutation des activités d'élevage ?

Résumé

– Les questions de conflits et de coexistence entre agriculture et conservation de la faune sauvage se font de plus en plus prégnantes comme le témoigne l'augmentation des articles scientifiques parus sur ces sujets. Parmi elles se trouvent les conflits entre la production animale (pastoralisme) et la conservation des ongulés sauvages.

– Plusieurs causes peuvent expliquer cette situation de conflit : la possible compétition pour les ressources alimentaires et spatiales entre les ongulés sauvages et domestiques, la présence de multiples acteurs (éleveurs, gestionnaires d'espaces protégés, acteurs du tourisme, etc) avec des intérêts divergents au sein d'un même territoire, la compétition culturelle entre le pastoralisme et la conservation de la faune sauvage.

– Des études, autant écologiques que sociologiques et économiques, sont à mener sur le sujet des interactions entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques dans la diversité des situations rencontrées sur le territoire métropolitain.

Les ongulés sauvages, répartis sur tout le territoire français, sont des éléments constitutifs des écosystèmes et représentent un atout touristique en développement pour les territoires ruraux. Toutefois, ils peuvent aussi être perçus comme une contrainte par les éleveurs (*Pascual-Rico et al. 2020*) au vu des risques sanitaires liés aux contacts entre ongulés sauvages et domestiques engendrant des menaces économiques (exemple la brucellose des bouquetins du Bargy transmissible au bétail, transmission de parasites), de la mise en place de mesures de biosécurité qui en découlent, de la compétition pour la ressource alimentaire et de la place de plus en plus importante donnée par la société aux animaux sauvages. Bien que des interactions positives

entre les ongulés sauvages et domestiques apportant des bénéfices à la fois à la production animale (pastoralisme) et à la conservation de la faune sauvage soient notées dans plusieurs études, ce sont principalement les interactions négatives qui sont mises en avant (*Ranglack et al. 2015* sur les bisons et vaches en Amérique du Nord, *Schieltz et al. 2016* pour une revue). Cette tendance se reflète par une forte augmentation du nombre de publications scientifiques traitant des questions de conflits (principalement prédation par les carnivores et dégâts agricoles par les ongulés sauvages, *Torres et al. 2018*) et de coexistence entre agriculture et conservation de la faune sauvage ces dernières années (*Nyhus 2016*).

Ces questionnements à propos des relations entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques prennent place dans un contexte de changement des activités pastorales et de modification de l'environnement. En effet, en France, l'augmentation des populations d'ongulés depuis les années 1980 et les changements de pratiques d'élevage comme le développement de l'élevage en plein air dans certains territoires participent à l'augmentation des zones de contact entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques, posant des questions sur les interactions réciproques entre les ongulés sauvages et les troupeaux domestiques. L'occurrence des conflits entre la production animale (pastoralisme) et la conservation des ongulés sauvages est susceptible d'augmenter dans le futur, et ainsi constituer un enjeu à court-terme, du fait de la demande croissante pour des produits dérivés du bétail, et la mise en place d'actions qui visent à promouvoir le développement des espaces protégés et des espèces associées au-delà de ces aires (*Pozo et al. 2021*).

Nous détaillons ci-après certaines origines des conflits entre acteurs ayant des intérêts divergents quant aux ongulés sauvages (éleveurs, acteurs du tourisme, gestionnaires d'espaces protégés, grand public) : les interactions entre ongulés sauvages et domestiques pour les ressources alimentaires et spatiales, le partage du territoire entre les acteurs, et enfin la compétition culturelle entre le pastoralisme et la faune sauvage vis-à-vis du public. Les publications scientifiques en France sur ces sujets étant rares, nous ferons référence à des rapports de stage réalisés sur quelques territoires d'études où ces conflits émergent. Les questions relatives au triptyque loup/ongulés sauvages/ongulés domestiques sont abordées dans le *chapitre 5*, et celles concernant les transmissions de maladies entre faune sauvage et domestique dans le *chapitre 9*.

- **Interactions pour les ressources alimentaires et spatiales**

Les questions d'interactions entre les ongulés pour les ressources alimentaires et spatiales sont en partie abordées dans le *chapitre 3*. La coexistence de différentes espèces d'ongulés sauvages et domestiques peuvent avoir des conséquences sur les populations de chacune d'entre elles, et participent au clivage opposant l'agriculture et la biodiversité. Selon les espèces en jeu (exemple effet de la taille dans *Stears et Shrader 2020 en Afrique*), les abondances et densités d'animaux sauvages et domestiques, et le contexte environnemental local, les études mettent en avant de la compétition, aucun effet, ou de la facilitation pour les ressources alimentaires et spatiales - ces interactions pouvant avoir lieu au cours d'une même saison de végétation, ou bien se répercuter d'une saison à une autre (voir par exemple *Stears et Shrader 2020* en Afrique). Par exemple, les chamois se déplacent davantage en altitude et modifient leur régime alimentaire en présence de moutons (*La Morgia et Bassano 2009, Mason et al. 2014*), suggérant une compétition pour les ressources et par interférence (*Margaillan 2021* pour des résultats similaires avec le bouquetin). À l'opposé, des zones intensivement pâturées par des vaches sont préférentiellement sélectionnées par les cerfs dans les Alpes italiennes (*Mattiello et al. 2002*). Il resterait toutefois à déterminer si ces modifications comportementales et de régime alimentaire (composition, qualité) influencent les dynamiques de populations. Du point de vue des troupeaux domestiques, ce sont surtout des études hors Europe qui étudient les effets des ongulés sauvages sur les ongulés domestiques (voir par exemple *Odadi et al. 2011 en Afrique*).

Enfin, les modes de gestion des troupeaux peuvent aussi affecter les ongulés sauvages (Jakes et al. 2018). Notamment, les clôtures qui sont mises en place pour parquer le bétail, réduire les

risques de transmission de maladies avec les ongulés sauvages, et diminuer la compétition pour la ressource, peuvent entraver le déplacement des ongulés sauvages, modifier leur utilisation de l'habitat et diminuer leur accès à certains patchs de végétation requis pour constituer leurs réserves.

Comme évoqué dans le chapitre 3, les études empiriques actuelles sur les interactions entre ongulés sauvages et domestiques en France sont peu nombreuses (majorité des études sur le sujet en Afrique, Asie et Amérique du Nord), et des projets expérimentaux ou quasi-expérimentaux seraient à mener pour mieux comprendre ces interactions dans diverses situations.

- **Partage des territoires entre acteurs**

Derrière l'opposition entre production animale et conservation de la faune sauvage se trouve une multiplicité d'acteurs occupant un même territoire et ayant des intérêts divergents quant aux ongulés sauvages (*Mauz 2009*). Nous n'en citerons ici que quelques-uns par souci de simplicité, mais nous tenons à souligner qu'au sein de chaque grande catégorie d'acteurs présentée ci-après, les objectifs et visions sont aussi multiples selon les profils et structures impliquées. D'une part, les éleveurs ont besoin d'espaces pour y faire pâturer leurs troupeaux, ceci pouvant potentiellement affecter les populations d'ongulés sauvages (voir paragraphe ci-avant). Dans le cas du Bargy, certains éleveurs, pour protéger leurs troupeaux et la rentabilité économique de leur activité, souhaiteraient voir les populations de bouquetins régulées par la chasse (espèce actuellement protégée donc non chassable) pour réduire les risques d'émergence de maladies dans la faune sauvage transmissible au bétail (*Bastien et Klinger 2021*). D'autre part, certains gestionnaires d'espaces protégés œuvrent pour l'instauration de davantage d'espaces et d'espèces protégés, sans pâturage domestique, dans un objectif de conservation. Certains acteurs du tourisme souhaitent quant à eux participer au développement du tourisme faunique qui est en pleine expansion (*chapitre 7*), du fait de la prise de conscience croissante du public envers les questions environnementales et de biodiversité. Pour ces derniers, la présence d'espèces protégées, comme le bouquetin, ou même d'espèces communes, comme le chamois, est donc un atout à ne pas négliger.

Des études sociologiques supplémentaires sur d'autres territoires sont à mener afin de quantifier et de comprendre l'étendue du problème de cohabitation entre acteurs ayant des objectifs divergents quant aux ongulés sauvages et domestiques en France, et ce dans différents milieux (plaine, montagne), pour différentes espèces d'ongulés (pas uniquement des espèces protégées qui accentuent les conflits) et dans le cas de différentes pratiques d'élevage.

- **Compétition culturelle**

Il y a une place symbolique croissante des animaux sauvages dans la société et en particulier de certains d'entre eux (exemple le bouquetin qui est une espèce protégée). La place des agriculteurs dans la société diminuant, et la préoccupation pour l'environnement augmentant, le grand public et la société accordent davantage d'importance aux ongulés sauvages (et à la faune sauvage de manière générale) qu'aux animaux domestiques (*Mauz 2009, Bastien et Klinger 2021*). Cette compétition se traduit alors en termes d'intérêt, de reconnaissance des acteurs[97], et éventuellement de financement, participant de nouveau au clivage entre conservation et production animale.

Des études, autant écologiques que sociologiques et économiques, sont à mener sur le sujet des interactions entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques dans la diversité des situations rencontrées sur le territoire métropolitain (milieux de montagne et de plaine, type d'élevage,

97. Les éleveurs du Bargy ont l'impression que les terres agricoles, tant en alpage que dans les vallées, se raréfient au profit de l'anthropisation (profit foncier), des espaces naturels protégés ou non et des activités touristiques entre autres ; et que les ongulés sauvages (ou le loup) intéressent maintenant davantage le public que leur activité professionnelle (*Bastien et Klinger 2021*).

espèces d'ongulés sauvages). En France, la plupart des études sur les interactions entre ongulés sauvages et troupeaux domestiques concernent les risques de transmission de maladies et de parasites. Pourtant, les questions de compétition pour les ressources alimentaires et spatiales, ainsi que le partage de l'espace entre acteurs ayant des intérêts divergents sont tout aussi importantes à développer, au vu du faible nombre d'études existantes tenant compte de la multiplicité des conditions de coexistence. L'obtention d'estimateurs fiables des coûts et bénéfices de ces interactions, incluant leur transposition dans des mesures économiques et sociales de gains et de pertes pour les producteurs, ainsi que des menaces potentielles (ou des bénéfices) pour les populations d'ongulés (*Pozo et al. 2021*) seraient une base nécessaire pour désamorcer les situations conflictuelles, qui ne reposent souvent sur aucune donnée. Parallèlement, des recherches qui renseignent sur l'efficacité de différentes pratiques d'élevage dans la réduction des conflits entre ongulés domestiques et sauvages restent rares, en comparaison des recherches sur les pratiques de gestion qui permettent la réduction de la prédation des grands carnivores sur les troupeaux. Enfin, (*Pozo et al. 2021*) mettent en avant le besoin de co-construction et de transferts de connaissances entre les éleveurs locaux, les gestionnaires de la conservation et les équipes scientifiques pour développer et renforcer des relations de coopération, informer chaque partie des actions des autres (par exemple certains éleveurs ignorent les actions de gestion menées actuellement sur les populations de bouquetins du Bargy, ainsi que la situation épidémiologique, ce qui participe à l'opposition des acteurs, *Bastien et Klinger 2021*), et trouver des compromis en étant conscient des enjeux de chacun. Ces modes de fonctionnement inclusifs et participatifs rejoignent certains programmes de suivis et de concertation mis en place pour le suivi de l'équilibre sylvo-cynégétique (*chapitre 9 - Dégâts sylvicoles*).

Chapitre 13 – Besoin de connaissances, identification des questions de recherche et problématiques d'accès aux bases de données

Résumé

– Ce rapport met en avant les disparités quant aux connaissances et bases de données sur les différents services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France, reflétées notamment par le déséquilibre des parties services et contraintes du rapport. Peu de publications scientifiques portent sur les services de régulation et les services culturels alors que les fonctions écologiques des ongulés dans les écosystèmes ont été plus étudiés (que ce soit en France ou dans le monde) et que les contraintes sont répertoriées ou étudiées de manière plus ou moins approfondie en fonction, notamment, de l'ampleur des problématiques de gestion posées par les ongulés sauvages.

– À l'ère de la science participative et de la science ouverte, un effort de bancarisation et d'accessibilité des données existantes est indispensable, comme cela est fait dans d'autres pays européens.

– De nouvelles connaissances sont à acquérir sur le rôle des ongulés dans les écosystèmes, ainsi que sur la dynamique de leurs populations. Cela nécessite de renforcer les études scientifiques d'ampleur et sur le long-terme, tenant compte à la fois de la diversité des contextes locaux, des changements globaux, et de la situation actuelle de populations abondantes et des communautés parfois diversifiées d'ongulés sauvages.

– L'évaluation des services de régulation et culturels liés aux ongulés sauvages ainsi que leur cartographie à l'échelle nationale requièrent un effort de recherche et de modélisation conséquent, mais indispensable pour l'évaluation de bouquets de services, de réseaux d'interactions entre services et contraintes et pour les prises de décision. Il émerge enfin le besoin d'études pluridisciplinaires en recherche, ainsi que d'interactions renforcées entre les acteurs pour les questions de gestion.

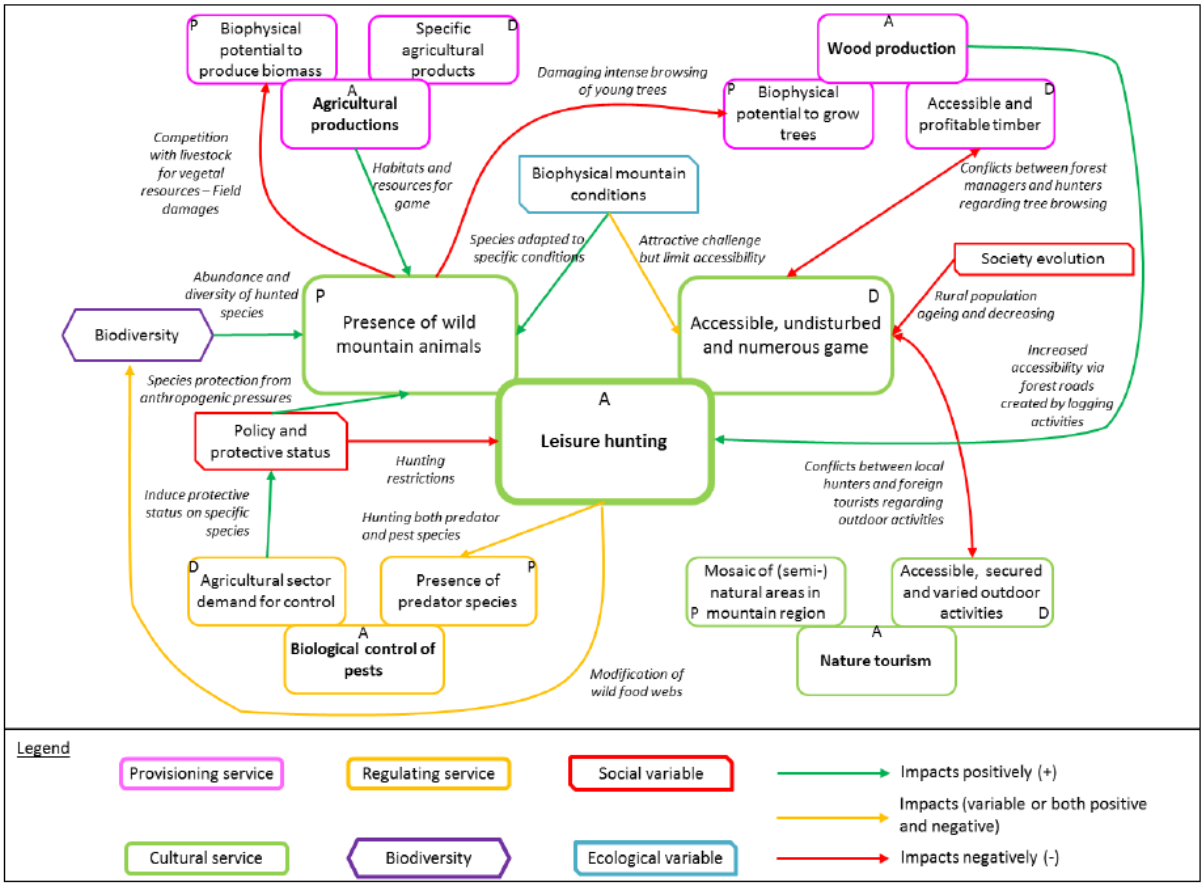
1. Retour sur une première évaluation des services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages

L'état des lieux des connaissances et bases de données sur les services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages démontre que le rôle des ongulés dans les écosystèmes est pluriel et complexe, et qu'il affecte de multiples acteurs de la société. Les disparités quant aux connaissances et bases de données sur les différents services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France sont toutefois criantes : peu de publications scientifiques portent sur les services de régulation et les services culturels alors que les fonctions écologiques des ongulés dans les écosystèmes ont été plus étudiés (que ce soit en France ou dans le monde) et que les contraintes sont répertoriées ou étudiées de manière plus ou moins approfondie en fonction, notamment, de l'ampleur des problématiques de gestion posées par les ongulés sauvages. Ce déséquilibre rejoint ceux observés dans une revue de littérature sur les services et contraintes liés aux ongulés sauvages montrant que la majorité des publications porte sur les contraintes liées aux ongulés (*Pascual-Rico et al. 2020*).

Le rapport Thema portant sur le cadre conceptuel de l'Efese (2017) rappelle que : « l'Efese vise à améliorer le pilotage et l'intégration des politiques nationales de biodiversité dans les politiques sectorielles » (*page 10*) et « qu'une évaluation des services écosystémiques par bouquets est recherchée, car ils sont le plus souvent interdépendants » (*page 13*). Orienter

les choix des décideurs en intégrant les points de vue de différentes catégories d'acteurs de la société nécessite de comprendre les réseaux d'interactions directes et indirectes, positives et négatives, entre les différents services et contraintes afin d'identifier les leviers d'action en termes de gestion, de politiques publiques et d'éducation aux échelles spatiales pertinentes (*Crouzat 2015* pour un exemple avec la chasse récréative *figure 90, Crouzat et Lavorel 2018* pour un exemple avec les milieux rocheux, *Thérond et al. 2017* pour des exemples avec les milieux agricoles). Dans l'état actuel des données disponibles sur les services écosystémiques et les contraintes associés aux ongulés sauvages, il reste difficile d'aller vers de telles analyses intégratives de type « bouquet de services » à différentes échelles pertinentes, que ce soit sur le plan écologique ou sur le plan administratif, et un tel exercice, cependant nécessaire, n'a pas encore été entrepris. En effet, tout au long de ce rapport, nous avons été confrontés à plusieurs obstacles pour évaluer les services et contraintes, liés au manque d'études (et donc de données) empiriques, à la difficulté d'accéder aux données, au déficit de bases de données et à l'hétérogénéité des échelles spatiales auxquelles sont disponibles les informations, souvent de nature disparate et bancarisées de façon indépendante. Ceci conduit à la quasi-absence d'études interdisciplinaires identifiant les bouquets de services et contraintes à différentes échelles spatiales et administratives. Le *tableau 15* et les sections suivantes soulignent les principaux besoins de connaissances qu'il faudrait combler (reprenant la structure *des chapitres 1 à 9*) et les verrous qu'il faudrait lever pour aboutir à une étude par bouquet de services, permettant ensuite une meilleure prise en compte des services et contraintes liés aux ongulés dans les décisions de gestion et de politique sociétale.

Figure 90 : réseau d'influence de la chasse récréative dans les Alpes françaises et des interactions avec d'autres types de services



Note : les différentes facettes d'un service sont représentées par « P » pour la fourniture potentielle biophysique, « D » pour la demande et « A » pour la fourniture actuelle.

Source : *issu de Crouzat 2015*

Tableau 15 : indice de l'état des connaissances, des bases de données disponibles et des besoins pour les différents services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France

	INDICE DE L'ÉTAT DES CONNAISSANCES EN FRANCE		ÉTAT DES LIEUX DES BDD DISPONIBLES EN FRANCE		BESOINS
	Connaissances	**Évaluation économique**	**Échelle**	**Résolution de la donnée**	**Connaissances, données, modèles**
État et tendances d'évolution des populations d'ongulés		Évaluation économique non réalisable	France	Localement : unité de gestion (ICE) / Département (plans de chasse)	- **Recueil, centralisation et accessibilité des données de chasse et de pression de chasse** - Développement de modèles intégrant plusieurs sources de données et d'indicateurs adaptées aux situations multi-spécifiques - Généralisation de la gestion adaptative à plus grande échelle
Dynamique des populations		Évaluation économique non réalisable	Quelques départements	Territoires d'études	- **Poursuite et mise en place d'études tenant compte des nouveaux contextes environnementaux (forte densité, prédation, multi-espèces, stress climatiques)** - Développement de modèles multi-espèces
Fonctions écologiques		Évaluation économique non réalisable	Quelques départements	Territoires d'études	- **Besoins d'étude sur les relations (a priori non linéaire) entre l'abondance des ongulés et leurs impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes** - Développement de modèles multi-espèces
Services écosystémiques					
Services de régulation					
Les ongulés dans le conflit prédateurs/proies			Inexistante	Inexistante	- **Besoins d'études à long terme dans des territoires contrastés en termes d'activités pastorales, présence de prédateur, communauté d'ongulés sauvages et statut de protection des territoires** - Centralisation et accessibilité des données sur les activités pastorales et les moyens de protection - Valorisation des résultats dans des journaux internationaux - Maintien/renforcement et mise en place de programmes de recherche transfrontaliers

	INDICE DE L'ÉTAT DES CONNAISSANCES EN FRANCE		ÉTAT DES LIEUX DES BDD DISPONIBLES EN FRANCE		BESOINS
	Connaissances	**Évaluation économique**	**Échelle**	**Résolution de la donnée**	**Connaissances, données, modèles**
Stockage de carbone organique dans le sol			Inexistante	Inexistante	*- Besoins d'études sur les effets des herbivores sauvages sur le stockage de carbone dans le sol*
Qualité des fourrages et fertilité des sols			Inexistante	Inexistante	*- Besoins d'études sur les effets des ongulés sauvages sur la fertilité du sol*
Prévention des feux			Inexistante	Inexistante	*- Besoins d'études sur les effets des ongulés sauvages sur la survenue et l'intensité feux* *- Intégration de l'interaction entre les ongulés et les modes de gestion dans les modèles de feux*
Rôle des ongulés dans le maintien et l'ouverture de milieux			Inexistante	Inexistante	*- Besoins d'études sur les impacts de différentes espèces et densités d'ongulés dans divers contextes environnementaux sur la mosaïque paysagère*
Biens			France	Département/ commune	**- Identification des modes de distribution et de valorisation de la viande de gibier** **- Besoins d'études sociologiques sur la consommation de viande de gibier**
Services culturels					
Tourisme d'observation			Région (AURA)	Coordonnées des offres	- Évaluer économiquement et cartographier les potentialités du service - Besoin d'étude socio-économique de la clientèle et des prestataires
Chasse			France	Département (données non récupérées mais existent)	**- Acquisition et centralisation de données socio-économico-géographique sur les chasseurs et le tourisme cynégétique** **- Identifier les causes du déclin démographique des chasseurs et les leviers influençant leur recrutement** - Évaluer économiquement et cartographier les potentialités du tourisme cynégétique

	INDICE DE L'ÉTAT DES CONNAISSANCES EN FRANCE		ÉTAT DES LIEUX DES BDD DISPONIBLES EN FRANCE		BESOINS
	Connaissances	**Évaluation économique**	**Échelle**	**Résolution de la donnée**	**Connaissances, données, modèles**
Patrimoine naturel			Inexistante	Inexistante	*- Besoins de connaissances sur l'évolution de la place des ongulés dans la société au cours du temps* *- Besoins de base de données recensant les ongulés dans la littérature, l'art, la religion, etc*
Contraintes					**- Besoins d'études sociologiques sur la perception des contraintes par la société**
Dégâts agricoles			France	Département/ commune (données non récupérées mais existent)	- **Besoins d'études sur les liens entre les dégâts agricoles, des variables environnementales et la biologie des ongulés (surtout cerfs et sangliers)** - **Besoins d'études sur l'effet de l'agrainage sur la dynamique des populations de sangliers** - **Accessibilité des bases de données « dégâts »** détenues par la FNC - **Centralisation nationale des données relatives aux places d'agrainage**
Dégâts sylvicoles			Quelques départements	Placette dans un massif forestier	- **Besoins d'études à long terme, comparatives et expérimentales, sur les relations entre les ongulés et le renouvellement des forêts dans des situations contrastées de communautés d'ongulés, de peuplements forestiers et de mode de gestion sylvicole** - Besoins de recherche sur les échelles spatiales sur lesquelles agir pour réduire les dégâts - **Centralisation des données sur une plateforme accessible à tous les acteurs** - **Validation et création de nouveaux indicateurs de pression/dégâts, notamment en forêt irrégulière** - Besoin de concertation élargie à la société pour définir les modes de gestion sylvicoles et cynégétiques

	INDICE DE L'ÉTAT DES CONNAISSANCES EN FRANCE		ÉTAT DES LIEUX DES BDD DISPONIBLES EN FRANCE		BESOINS
	Connaissances	**Évaluation économique**	**Échelle**	**Résolution de la donnée**	**Connaissances, données, modèles**
Collisions routières			Réseau non concédé	Coordonnées géographiques de l'animal retrouvé mort	- **Besoins d'études sur les variables (anthropiques, environnementales, biologiques) influençant les collisions à différentes échelles spatiales** - **Besoins d'études sur l'efficacité et le rapport coût/bénéfice des mesures de prévention**
Collisions ferroviaires			Réseau SNCF	Coordonnées géographiques de l'accident	**- Amélioration de la qualité des données et mise en place de bases de données communes pour les collisions routières ferroviaires, et sur les données contextuelles (paysagères, mesures de protection existantes, ...)** **- Besoins de collaborations entre acteurs de l'aménagement des territoires, des transports, des assurances, et d'interdisciplinarité (écologie du mouvement et du paysage, géographie, sociologie).**
Transmission de maladies			Quelques départements	Localisation des populations infectées	- Besoins d'études sur le statut sanitaire des ongulés domestiques et sauvages, sur le rôle des maladies sur la dynamique des populations des ongulés sauvages, sur le rôle des ongulés sauvages sur la dynamique des maladies partagées avec les ongulés domestiques (et vice versa). - **Besoins d'études sur le rôle direct ou indirect des ongulés sauvages dans les maladies affectant les humains** - **Besoins d'études sur les mesures de prévention des transmissions de maladies entre ongulés sauvages et domestiques et entre ongulés sauvages et humains** - Besoins d'études sociologiques sur l'acceptation des mesures de prévention des interactions entre ongulés sauvages et domestiques et sur le comportement des humains vis à vis des risques sanitaires - Besoin d'intégrer le volet sanitaire dans les différents modes de gestion des ongulés domestiques, dans la gestion cynégétique, dans le développement de la valorisation de la venaison, et au cours des activités récréatives - **Amélioration du réseau de surveillance et création et enrichissement de bases de données recensant les cas de maladies**

	INDICE DE L'ÉTAT DES CONNAISSANCES EN FRANCE		ÉTAT DES LIEUX DES BDD DISPONIBLES EN FRANCE		BESOINS
	Connaissances	**Évaluation économique**	**Échelle**	**Résolution de la donnée**	**Connaissances, données, modèles**
Bouquets de services et réseaux d'interactions entre services		Évaluation économique non incluse dans les bouquets de services	Inexistante	Inexistante	**- Besoin d'études pour identifier les bouquets de services et contraintes écosystémiques à l'échelle d'une région ou de la France, et décrire le réseau d'interactions entre services et contraintes, dans des objectifs de gestion** - Besoins de données à fine échelle spatiale pour chacun des services et contraintes cités ci-avant

	Bonnes connaissances sur le sujet
	Niveau de connaissances intermédiaires sur le sujet
	Très peu de connaissances sur le sujet

Note : en gras: priorité forte, en italique: priorité faible

Source : *auteurs*

2. Besoin d'études, de données accessibles, et de modèles

A) Résoudre le problème d'accès aux données : vers le développement de plateformes ouvertes ?

Accéder aux données (pour les analyser ou les utiliser directement, par exemple sous forme cartographique) est un préalable à une gestion informée (« evidence-based management » ou « informed decision making » ou « informed science-based policy » en anglais, *König et al. 2020*, *Downey et al. 2021*). Toutefois, notre effort de synthèse s'est heurté à la difficulté d'accès à certaines bases de données, à la récolte partielle de données, ou au déficit de saisie des données avec leurs métadonnées pertinentes. Par exemple, comme précisé en début de document (voir Méthode de conduite de l'étude), la Fédération nationale des chasseurs (FNC) ne nous a pas fourni, malgré les demandes du MTECT, l'historique des données de dégâts agricoles (surfaces détruites par les ongulés sauvages, cultures et espèces d'ongulés en jeu, indemnisation), ni le nombre de permis de chasse à un niveau de résolution aussi précis que possible (communal, départemental, régional) et avec un recul temporel aussi long que possible, ne permettant pas de fournir de synthèse récente de ces services et contraintes sur le long terme en France. La question du développement de plateformes de partage de données accessibles se pose, que ce soit pour en analyser les tenants par des statistiques appropriées, ou pour assurer le transfert de connaissances vers les gestionnaires et différents acteurs de la société. À l'ère de la science participative et de la science ouverte, un effort de bancarisation des données et d'accessibilité des données semble indispensable. Des plateformes sont disponibles dans d'autres pays européens (en Suisse, c'est le Bureau fédéral de la statistique, équivalent de l'Insee, qui centralise et met à disposition les données de chasse de chaque espèce à l'échelle cantonnale par exemple : www.bfs.admin.ch/bfs/fr/home/statistiques/agriculture-sylviculture/chasse-peche-pisciculture/chasse.html) ou à l'échelle européenne (Eurodeer https://eurodeer.org/, qui met à disposition des données de localisation et de mouvement des cervidés au niveau européen) afin de partager des données ou pour informer les acteurs des résultats de la recherche (par exemple en Suède: https://eviwild.slu.se/), fournissant des modèles desquels s'inspirer.

B) Les besoins de connaissances sur l'écologie, le rôle fonctionnel et les méthodes de suivis des différentes espèces dans le contexte nouveau de fortes densités et de coéxistence entre espèces

- **Combler les disparités des connaissances entre espèces**

Le chevreuil, le sanglier et le cerf élaphe sont les espèces les plus communes, sources de plusieurs services et contraintes importantes, et à ce (juste) titre, les plus étudiées. Les ongulés de montagne sont moins représentés du fait de la difficulté à les approcher dans un terrain moins accessible, et de leur plus faible impact, notamment en termes de contraintes, sur les activités humaines. Les massifs de montagne abritent maintenant une forte diversité de toutes les espèces d'ongulés (les ongulés « de plaine » et « de montagne ») et sont le lieu de mutations majeures (modifications d'usage des terres, retour des prédateurs, modification des paysages, activités récréatives en pleine expansion). Des connaissances plus approfondies sur le rôle des ongulés en situation de coexistence (plusieurs ongulés sauvages, et ongulés sauvages et domestiques) sur les écosystèmes et les paysages sont donc à acquérir.

- **État et tendances d'évolution des populations d'ongulés**

– **Besoin de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Au-delà de recueillir uniquement des données sur le nombre d'animaux prélevés (seule donnée aujourd'hui disponible à l'échelle nationale), l'obtention, la centralisation et la

standardisation d'autres données de diverse nature seraient particulièrement pertinentes pour le suivi des tendances d'évolution des populations d'ongulés. Notamment, les données supplémentaires à échantillonner de manière obligatoire concerneraient des données récoltées par les chasseurs lors de leurs sorties comme la masse corporelle des individus prélevés, les espèces observées lors de la sortie, le nombre d'individus observés, les animaux blessés par les tirs, mais non prélevés, le statut reproducteur des femelles prélevées, etc.

- Afin de pouvoir estimer concrètement la pression de chasse et son évolution spatiale et temporelle, des informations sur le nombre de chasseurs impliqués dans les sorties, le nombre de sorties annuelles, la durée des sorties, les surfaces prospectées, les trajectoires empruntées, la localisation des tirs ou encore le nombre et la race des chiens seraient nécessaires. Par exemple, des données des carnets de battue pour le sanglier ou des données issues des GPS posés sur les chiens de chasse existent, mais devraient être synthétisées en bases de données. Ces données pourraient ainsi être utilisées dans des modèles de dynamique de populations de gibier (Vajas et al. 2020, 2021), ainsi que pour l'évaluation du service culturel « chasse ».
- Une base de données centralisant et permettant de quantifier les cas de mortalité causés par d'autres facteurs que la chasse, tels que la fauche, les collisions, le braconnage, des maladies diverses, serait particulièrement utile pour les modèles de dynamique des populations.

– **Besoin de développement de modèles**

- Concernant les indicateurs de changement écologique (ICE), différents besoins ressortent selon les familles d'ongulés. Pour les cervidés et bovidés, le développement de nouveaux ICE (exemple sanitaires) et la validation des ICE disponibles dans des milieux non étudiés jusqu'à présent sont nécessaires. Pour les suidés (sangliers), il existe le besoin de tester et valider de nouveaux ICE et outils de gestion propres aux sangliers, ceux-ci ayant un comportement et une démographie différentes des autres espèces d'ongulés. Ceci est notamment à développer dans les sites d'études à long terme où le sanglier est présent (Châteauvillain-Arc en Barrois, La Petite-Pierre, Chizé, Belval).

  Enfin, il est important d'optimiser les protocoles d'échantillonnage des ICE pour les appliquer à large échelle (grands massifs, départements, régions).
- Le suivi des populations avec de nouveaux outils technologiques (piège-photo, drones, caméra thermique, audioscape, Börger et al. 2020) est un domaine en plein développement qui nécessite à la fois des validations sur les sites de suivi à long terme où des animaux marqués sont présents, et du développement (exemple la reconnaissance automatique des espèces). Des programmes de recherche sont en cours sur ces questions.
- Pour finir, sur le plan statistique, il apparaît nécessaire de combiner les différentes données disponibles et les modèles démographiques au sein de modèles de population intégrés (IPM, voir par exemple Gamelon et al. 2021 sur le sanglier en France) afin d'affiner les propositions de gestion selon les objectifs des gestionnaires, dans un objectif de développement de la gestion adaptative. Cela nécessite l'élaboration de modèles, le test de la pertinence et de l'opérabilité des IPM comme outils de gestion sur les sites d'étude à long terme, notamment par une approche expérimentale (exemple la manipulation des abondances) ; et le test de la transposition de ces modèles dans d'autres territoires où il y a plus d'incertitudes sur les paramètres démographiques.

  Sur le terrain, il apparaît nécessaire de développer la gestion adaptative en incitant les acteurs gestionnaires et les administrations à l'utilisation des outils disponibles (de suivi tels que les ICE, et IPM) pour élaborer les plans de gestion des ongulés. Notamment, les données issues des suivis ICE devraient être prises en compte dans la détermination des plans de prélèvement par les acteurs décisionnaires, ce qui n'est pas toujours réalisé aujourd'hui.

- **Dynamique des populations**

– **Besoin de suivis à long terme et de modélisation pour mieux comprendre et prédire l'impact des changements environnementaux dans les populations d'ongulés à forte densité**

Les variations climatiques prévues dans les différents scénarios climatiques du GIEC résultent de tendances à long terme affectant les valeurs moyennes de certains paramètres (par exemple, une température printanière globalement en hausse) et d'une augmentation de la fréquence des événements extrêmes. L'impact des variations environnementales est *a priori* plus important quand les populations sont à forte densité et plus difficile à prédire quand plusieurs espèces coexistent. Les impacts des variations climatiques peuvent être directs (stress thermique par exemple) ou indirects (affectant la quantité et qualité des ressources alimentaires dont se nourrissent les herbivores).

- Nécessité de soutien pour les suivis à long terme des sites français permettant d'étudier finement la dynamique et le fonctionnement des populations à partir de méthodes de capture-marquage-recapture, et de labelliser et souder le réseau de sites français existants.
- Nécessité de développer des études et modèles multi-espèces (sauvages et domestiques) tenant compte des interactions de compétition et de facilitation entre espèces. Soutien aux sites d'études permettant des suivis individuels à long terme de plusieurs espèces simultanément.
- Nécessité de développer des études et modèles prenant en compte la dynamique des ressources alimentaires et des paysages (par télédétection et études de terrain), afin de découpler les effets directs et indirects des variables climatiques.

– **Besoin de prendre en compte les mouvements de dispersion, émigration et immigration dans les modèles de dynamique des populations pour mieux prédire l'impact des modifications des paysages et des infrastructures sur la dynamique et l'expansion géographique des populations**

Les paysages européens sont de plus en plus fragmentés et les activités et les structures anthropiques influencent le déplacement des animaux, donc la dynamique de la distribution spatiale des animaux.

- Nécessité d'étudier les déplacements à petites et grandes échelles (de type migration, dispersion) des populations et d'identifier les couloirs de migration par le marquage d'animaux par colliers GPS dans différents types de milieu. Soutien nécessaire à la pérennisation des sites d'études permettant de tels suivis.
- Nécessité de mettre en concordance des échelles spatiales de fonctionnement des populations avec les unités de gestion.

- **Fonctions écologiques des ongulés sauvages**

– **Besoins d'études**

- Des connaissances sont à acquérir sur le sens des effets des ongulés sauvages sur les différentes composantes d'un écosystème en fonction de leur abondance.
- Aussi, la prise en compte de modèles considérant un assemblage d'espèces d'ongulés ayant des effets différents sur les milieux est nécessaire dans le contexte actuel d'augmentation du chevauchement spatial entre espèces.

C) Services écosystémiques et contraintes

Services écosystémiques

- **Services de régulation**

Il existe de manière générale des lacunes importantes de connaissance sur les services de régulation liés aux ongulés sauvages.

Ongulés, prédateurs, pastoralisme

- **Besoins d'études**
  - Des études à long-terme sont à mener sur le rôle des grands prédateurs dans divers écosystèmes et leurs liens avec les activités humaines (exemple un projet sur le rôle de l'ours dans les Pyrénées est en cours à l'OFB) afin d'apporter des recommandations de gestion (chasse, agriculture/élevage) ; sur l'effet de la pression de prédation sur les proies sauvages dans des systèmes multi-spécifiques tels que ceux observés en Europe ; sur la vulnérabilité des troupeaux vis-à-vis du risque de prédation ; sur l'efficacité des mesures de prévention selon les contextes ou encore sur la compréhension de la déprédation et des paramètres qui l'influencent à différentes échelles spatiales (voir par exemple *Gastineau 2019, Grente O. thèse en cours*). Pour cela, des connaissances fines sur divers territoires sont nécessaires pour alimenter des analyses à plus vaste échelle.
  - Le rôle des ongulés comme moyen d'atténuation de l'impact des prédateurs (loups, lynx, ours) sur les ongulés domestiques (pastoralisme) reste à étudier dans la diversité des situations rencontrées en France, en tenant compte de la présence de proies alternatives, des mesures de protection (présence/absence, combinaison de mesures, mais aussi la qualité de leur mise en place), des modes de conduite de troupeaux et des autres activités humaines récréatives, cynégétiques et sylvicoles.
  - Il apparaît le besoin de mettre en place de plus amples études sociologiques à propos de la relation prédateurs/éleveurs, bien que certaines soient déjà programmées (e.g. projet en cours sur l'ours au CNRS de Toulouse par Ruppert Vimal).
  - Les rapports produits dans le cadre de projets scientifiques (exemple Life) devraient être publiés dans des revues internationales de façon à rendre accessibles et à valoriser les connaissances au-delà du territoire français, mais cela nécessite toutefois des moyens humains et financiers.
- **Besoin de territoires d'étude**
  - Mener de telles études nécessite de mettre en place des protocoles de suivi des prédateurs pour mieux comprendre leur occupation spatiale, leurs comportements de déplacement et leur relation avec leur environnement. Pour cela, il est donc nécessaire d'avoir des territoires d'étude sur lesquels travailler, et d'obtenir l'adhésion de tous les acteurs (préfet, chasseurs, propriétaires et gestionnaires forestiers, agriculteurs, associations, populations locales, politiciens, DDT, Chambres d'agricultures) envers les programmes prédateurs-proies (PPP), ainsi que la validation des protocoles par les instances décisionnaires ou conseillères. Étudier les prédateurs requiert notamment de les capturer pour les équiper de colliers GPS. Or, de nombreux blocages quant aux captures des prédateurs existent, que ce soit pour le loup ou le lynx, du fait d'un contexte de tensions exacerbées entre les acteurs. Concernant l'ours, les problématiques sont liées à la difficulté logistique de captures, au risque de blessure ou de mortalité des individus lors des captures (notamment pour les ours capturés alors que la population est en danger critique d'extinction) et à la sensibilité des données de localisations GPS. La réalisation de ces différentes étapes, allant de l'identification de territoires d'études à la capture et au suivi des prédateurs, constituent de réels verrous à ce jour qu'il est nécessaire et important de lever.
- **Besoin de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  - Des bases de données sur la déprédation des animaux domestiques existent[98] et sont gérées par les DDT et les parcs nationaux (bases de données GeoPrédateurs). Des bases de données supplémentaires recueillant et centralisant les données à fine échelle de la charge pastorale en termes numérique et spatial au cours du temps, les modes de conduite des troupeaux et les mesures de prévention déclarées et effectivement mises en place sur le terrain par les éleveurs sont nécessaires dans le cadre des études des interactions entre ongulés sauvages, prédateurs et ongulés domestiques.

98. www.auvergne-rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr/donnees-sur-les-dommages-r4601.html

- **Besoin du maintien des programmes de suivi transfrontaliers**
  - Les populations de prédateurs et d'ongulés étant transfrontalières en Europe, les projets actuels sont menés en collaboration avec d'autres pays européens (par exemple, Life Wolfalps, Interreg LoupO, GSTOP). Il apparaît primordial de maintenir ces efforts et de donner les moyens pour consolider ces réseaux de collaboration, notamment pour permettre d'homogénéiser les suivis, d'échanger les données, de partager les réflexions et expériences sur des problématiques communes, etc.

Stockage de carbone dans le sol et fertilité des sols

- **Besoins d'études**
  - Les effets des herbivores sauvages sur le stockage de carbone dans le sol sont très peu étudiés en Europe et nécessiteraient des études à long-terme dans divers écosystèmes présentant diverses communautés d'ongulés sauvages.
  - La compréhension des effets des ongulés sauvages sur la fertilité du sol requiert l'intégration des différentes espèces d'ongulés dans des modèles à plus grande échelle spatiale.
- **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  - L'étude de l'effet des ongulés sur le stock de carbone dans le sol pourrait être réalisée dans un réseau d'enclos/exclos de suivi à long terme.
  - Pour obtenir des modèles les plus réalistes possible sur les effets des ongulés sur la fertilité du sol, il serait nécessaire de réaliser des expérimentations afin de mieux connaître les zones de défécation préférentielle des ongulés dans le paysage (analyse des mouvements), le temps de dégradation des fèces en fonction de l'habitat et les variations saisonnières de ces paramètres.
- **Besoin de développement de modèles**
  - Des modèles multi-spécifiques prenant en compte le mouvement des individus seraient pertinents pour étudier la redistribution spatiale et temporelle du carbone par les ongulés, ce qui n'est pas réalisé aujourd'hui.
  - Des modèles intégrant les dynamiques de la végétation au cours de l'année et des modèles individus-centrés permettraient d'apporter des réponses sur les variations spatio-temporelles de l'effet des ongulés sur la fertilité des sols et de prendre en compte l'évolution du comportement de chaque individu en fonction de ses voisins.

Prévention des feux

- **Besoins d'études**
  - Les effets des interactions entre les modes de gestion (fauche, implantation d'ongulés domestiques pour contenir la végétation inflammable) et la présence des ongulés sauvages sont à explorer et à prendre en compte dans les modèles de feux.
- **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  - Pour pouvoir intégrer les ongulés dans les modèles de feux, davantage d'éléments chiffrés sur l'effet de différentes espèces et densités d'ongulés sur la probabilité et l'intensité de survenue des feux seraient nécessaires.

Rôle des ongulés dans le maintien et l'ouverture de milieux

- **Besoins d'études**
  - En Europe, le rôle des ongulés sauvages sur le maintien ou l'ouverture de milieux est à étudier plus amplement, notamment de manière empirique. Dans le cas de l'utilisation des ongulés comme outil de gestion, il est nécessaire de mieux comprendre les relations entre l'herbivorie et la biodiversité, notamment, il est indispensable de comprendre les impacts potentiels de différentes espèces et densités d'ongulés dans divers contextes environnementaux sur la mosaïque paysagère.

– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Des données sur divers facteurs environnementaux sont à acquérir dans divers contextes paysagers, en mettant en place ou non des expérimentations faisant varier les assemblages d'espèces d'ongulés et leurs densités.

– **Besoins de développement de modèles**
  ▪ Le développement de modèles spatialement explicites modélisant l'impact des herbivores (sauvages et domestiques) sur la dynamique de la végétation seraient particulièrement utiles pour les gestionnaires. Toutefois, ces modèles posent des défis, car ils nécessitent d'inclure et donc de connaître les interactions entre animaux et plantes, l'utilisation de l'habitat des différents ongulés dans diverses situations, les processus qui se réalisent à l'échelle du paysage comme la dispersion des graines, le changement d'usage des terres, les interactions entre l'herbivorie et les autres formes de perturbation, pour ne citer que quelques paramètres. Des connaissances doivent donc continuer à être acquises dans ces optiques de gestion.

- **Biens**

– **Besoin d'études**
  ▪ Au vu de la difficulté à écouler le gibier prélevé à la chasse dans certaines régions, une réflexion à mener au sujet de la valorisation de la viande de gibier serait pertinente, à la fois en termes de réglementation et de développement de produits transformés de façon à rendre la venaison plus accessible aux consommateurs (tel que réalisé par l'entreprise Nemrod[99]). Au niveau technique, il existe un besoin de formations renforcées sur la découpe et la préparation des animaux pour les chasseurs de façon à encourager l'achat par les ateliers de traitement.
  ▪ Dans le domaine des sciences humaines et sociales, des études sur la perception et la consommation de la viande de chasse par les consommateurs et les chasseurs seraient à mener pour identifier les limites et atouts de la viande de gibier tels que perçus par le public. Segmenter le public en différentes typologies vis à vis de leur perception de la venaison pourrait aussi permettre d'orienter les stratégies de vente. La prise en compte de la variabilité entre régions serait aussi nécessaire dans une optique de cibler au mieux la communication sur ces produits.
  ▪ Il serait intéressant d'identifier comment la consommation de viande de chasse est affectée par les évolutions du monde de la chasse, ainsi que par les attentes et les demandes des consommateurs, tout en prenant en compte la saisonnalité, les spécificités régionales, les modes d'approvisionnement, etc.

- **Services culturels**

Les services culturels liés aux ongulés sauvages restent largement sous-évalués et sous-étudiés en France et en Europe, que ce soit au niveau du tourisme d'observation, de l'excursionnisme, de la chasse ou du tourisme cynégétique.

Tourisme d'observation et excursionnisme

– **Besoins d'études**
  ▪ Concernant le tourisme d'observation ou l'excursionnisme, comme précisé dans le corps du texte, il serait pertinent de réaliser une cartographie des potentialités de ce service en France.
  ▪ De plus amples études sur les désagréments que le tourisme peut causer à la faune sauvage sont à développer dans différents habitats, sur différentes espèces et selon différentes catégories d'usagers.

99. https://nemrod.co/

– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Pour pouvoir réaliser une cartographie des potentialités de ce service en France, des données sont à acquérir sur le potentiel attractif des espèces et des milieux qu'elles occupent, sur le consentement des visiteurs à se déplacer pour aller observer des ongulés sauvages, sur la capacité des territoires à accueillir des visiteurs, sur l'acceptation locale du tourisme, sur la typologie des visiteurs et sur les motivations/satisfaction des touristes pour l'observation de différentes espèces d'ongulés.

Chasse et tourisme cynégétique

– **Besoins d'études**
  ▪ Concernant la chasse, un des objectifs serait tout d'abord de comprendre les causes du déclin démographique des chasseurs en France.
  ▪ Dans le cadre du tourisme cynégétique, l'évolution des offres dans le temps et des études sur les motivations des « touristes cynégétiques » seraient un premier pas pour mieux comprendre la place de cette activité sur le territoire français et ses potentialités de développement.
  ▪ Dans une optique de compréhension des points de vue relatifs à la chasse, des études sur les visions opposées de la chasse dans la société seraient nécessaires.
  ▪ Une réflexion sur l'articulation entre la chasse et le tourisme d'observation comme cela a été mené au Québec pourrait être utile si le souhait est de combiner différentes activités sur un même territoire.
  ▪ À plus grande échelle temporelle, il pourrait aussi être utile de s'intéresser à la façon dont les ongulés participent à reconfigurer la chasse en France, en étudiant l'évolution de la pratique de la chasse conjointement au développement des populations d'ongulés, et ce pour chacune des espèces.
  ▪ Au-delà de ces paramètres, il conviendrait de comprendre pourquoi et en quoi l'ongulé intéresse au regard des autres espèces, et s'ils peuvent fournir d'autres services culturels que celui du tourisme d'observation et de la chasse (par exemple en explorant des modes d'interactions autres que la vision tels que les indices de présence, les sons - exemple brame du cerf, les odeurs, ou bien d'autres modes de participation tels que les sciences participatives, pourraient alimenter les potentialités de ce service).
– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Pour comprendre les causes du déclin démographique, il serait nécessaire d'identifier les paramètres de recrutement des chasseurs et d'abandon de la chasse par les pratiquants, par exemple en réalisant des enquêtes sur leurs sources de satisfaction.
  ▪ Décrire les habitudes des chasseurs français pour mieux comprendre le fonctionnement de cette population nécessite de revoir l'organisation et le contenu des bases de données (exemple type de chasse, commune de résidence, espèces chassées, lieux de prélèvement). Dans l'optique d'évaluer la potentialité de ce service culturel avec prélèvement et ses variations géographiques, il serait aussi pertinent d'étudier les variables qui influencent le lieu de chasse pour les chasseurs, et de mesurer le consentement des chasseurs à se déplacer pour aller prélever un animal (exemple la sélectivité des tirs et les recommandations/règles de tirs pourraient influencer le consentement à se déplacer pour aller chasser).
  ▪ Dans le cadre de l'étude du tourisme cynégétique, une base de données nationale recensant les séjours de chasse en France serait indispensable.

- **Patrimoine naturel**

– **Besoins d'études**
  ▪ Au vu de l'importance de la place des ongulés dans la société actuelle, comme le démontre ce rapport sur les services écosystémiques et contraintes liés aux ongulés sauvages, il semble pertinent de retracer l'évolution de leur place dans la société au cours du temps. L'évolution de la présence des ongulés dans les œuvres serait notamment à étudier en fonction de leur abondance en France.

▪ Aussi, il conviendrait de comprendre pourquoi les espèces de montagne sont si peu représentées dans les œuvres, malgré leur statut actuel d'espèce charismatique.

– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
▪ Il serait nécessaire de recenser les données sur les ongulés dans la littérature, la religion, l'art, la toponymie, etc.

Contraintes

De manière générale, des études sociologiques sont à mener sur la perception de la société vis-à-vis des animaux qui commettent des dégâts (voir par exemple Pascual-Rico et al. 2020 sur la perception des agriculteurs vis-à-vis des ongulés), sur la perception des humains quant aux risques sanitaires, sur la perception des acteurs et de la société vis-à-vis des différentes mesures de prévention employées pour réduire les contraintes liées aux ongulés (clôtures, chasse, agrainage, vaccination des animaux domestiques, etc), sur les conflits entre et au sein des différentes catégories d'acteurs, et plus généralement sur les relations entre le sauvage, le grand public, les instances gouvernementales (exemple OFB, DDT), de protection (exemple des parcs nationaux), les associations naturalistes et militantes (exemple FNE, Ferus). Ces perceptions seraient à mettre en parallèle avec les priorités scientifiques sur les différents services et contraintes liés aux ongulés (Pascual-Rico et al. 2020).

- **Dégâts agricoles**

– **Besoin d'études**
▪ La relation entre les niveaux accrus de dommages aux cultures lors d'années à faible productivité forestière sont à approfondir, car les mécanismes restent mal compris. Notamment, cela nécessite de mieux comprendre l'utilisation de l'espace en phase d'alimentation et les mécanismes de sélection alimentaire, pour identifier le comportement alimentaire du sanglier dans différents contextes.
▪ De plus amples études quant à la quantité optimale de vers de terre dont a besoin le sanglier selon son état physiologique (âge, sexe, période de l'année), ainsi que des recherches approfondies sur la relation entre la disponibilité alimentaire en vers de terre et l'utilisation de l'habitat seraient nécessaires pour apporter d'autres éléments de réponse sur le rôle de la consommation des vers pour expliquer les phénomènes de dégâts par les sangliers (*Baubet et al. 2009*).
▪ Des études et expérimentations approfondies sur les effets des différentes mesures de prévention ; tel que l'agrainage de dissuasion, les clôtures électriques, les répulsifs et les méthodes d'effarouchement ; sur les dégâts agricoles et sur les comportements des sangliers dans différents types de culture (céréales, vignes) sont requises pour améliorer les préconisations de gestion. De nouvelles propositions de gestion incluant l'implantation d'arbres fruitiers ou de cultures de dissuasion seraient aussi à tester.
▪ Il est important de mieux comprendre comment les ressources alimentaires influencent les taux de croissance des populations de sangliers, et d'identifier les mécanismes sous-jacents (croissance, reproduction, survie). Plus spécifiquement, l'effet de l'agrainage de dissuasion et de l'agrainage cynégétique sur les dynamiques de populations de sangliers sont un pan de recherche à développer au vu des contraintes posées par l'espèce.
▪ Des travaux autour de la thématique des controverses spatiales et économiques liées aux sangliers sont à poursuivre. Des projets existent déjà toutefois et sont menés par Coralie Mounet (laboratoire PACTE, exemple Mounet 2012), Raphaël Mathevet (laboratoire CEFE, exemple Bondon et al. 2021), Simon Chamaillé (projet « Vers une gestion intégrée des sangliers[100] » en partenariat avec Raphaël Mathevet) ou Virginie Vaté (laboratoire CEFRES, projet « Bewildering boar[101] »), pour n'en citer que quelques-uns.

100. https://www.sangliers.cnrs.fr/
101. https://cefres.cz/en/7620

– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Afin d'étudier les dégâts agricoles, il est tout d'abord indispensable d'avoir accès à des données spatialisées et détaillées (surfaces détruites, type de culture, ongulé en jeu) sur les dégâts. Comme expliqué dans le rapport, les bases de données sont détenues par la Fédération nationale des chasseurs, mais nous n'y avons pas eu accès.
  ▪ Aussi, pour mesurer l'effet de l'agrainage de dissuasion sur les dégâts agricoles et sur la dynamique des populations de sangliers en conditions naturelles, une base de données nationale recensant les places d'agrainage, la période de mise en œuvre et les quantités distribuées est indispensable (bien que le recensement de l'agrainage illégal resterait toutefois très difficile).

- **Dégâts sylvicoles**

– **Besoins d'études**
  ▪ De manière générale, des connaissances sont à approfondir sur les interactions entre les ongulés et la gestion sylvicole au regard de leur utilisation de l'habitat et leurs effets sur le recrutement, la régénération, la diversité de la structure forestière et des essences, notamment dans les forêts gérées selon une sylviculture irrégulière. Des études à long-terme sur les facteurs - dont les ongulés - influençant la régénération et la biodiversité végétale en forêt, sur l'effet de la consommation des fruits forestiers sur la régénération naturelle et sur la récolte des semences (exemple des glands), sur le lien entre abondance des populations d'ongulés, utilisation d'habitat et taux de dégâts/pression d'herbivorie à différentes échelles spatiales, sur les effets de la gestion sylvicole et cynégétique sur les populations d'ongulés, font partie des questionnements à explorer pour ensuite espérer appliquer des mesures de gestion forestière et des populations animales à des échelles spatiales appropriées.
  ▪ Un des principaux besoins qui ressort des acteurs forestiers est le besoin de recherche sur les échelles spatiales sur lesquelles agir pour diminuer les dégâts, ainsi que le besoin d'expérimentation sur les moyens d'actions possibles face aux dégâts. Notamment, mettre en place des évaluations multicritères (efficacité, coût financier global, effets sur les essences/sol/végétation) sur les mesures de protection serait pertinent pour adapter les mesures de gestion à chaque contexte.

– **Besoin de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
  ▪ Les données de suivi des interactions forêt-gibier étant dispersées et parfois non valorisées, il apparaît le besoin de créer des plateformes regroupant des bases de données sur les différents indicateurs existants de suivis de la forêt, à l'échelle départementale (voire régionale). Cela a par exemple été mis en application dans le projet ReForest en région Centre-Val de Loire avec une plateforme de données regroupant des données de nature très différentes, l'objectif étant de stocker les données au même endroit, les visualiser et exporter des rapports. Cette mise en commun répond à un besoin de partage des données entre les structures impliquées dans la gestion des populations animales et des forêts. Il est essentiel de ne pas se limiter aux seules données relatives aux pressions/dégâts imputables aux ongulés, mais d'intégrer toutes les autres sources de perturbations naturelles (exemple des parasites) et anthropiques (exemple type de gestion). L'idée est ainsi de créer un référentiel partagé et transparent entre les différentes parties prenantes et de mettre à disposition les informations détenues par chacun des acteurs en vue d'identifier des situations à risque et de générer un système d'alerte.
  ▪ Des initiatives de mise en relation des données existent déjà néanmoins avec les observatoires grande faune et habitats (OGFH), Sylvafaune ou encore le projet ReForest cité ci-avant, mais devraient être plus répandues.
  ▪ Bien que certains indicateurs validés scientifiquement existent déjà, des améliorations sont à apporter, notamment par l'optimisation de protocoles pour les rendre plus légers sur le terrain tout en gardant leur robustesse. Ceci permettrait notamment de les appliquer à plus large échelle.

■ La création de nouveaux indicateurs et méthodes de suivi pour la forêt et la sylviculture dans les tableaux de bord pour la gestion de l'équilibre du système ongulés/environnement sont nécessaires. Il existe notamment un manque d'indicateurs, de protocoles de suivi et de plan d'échantillonnage validés en forêt irrégulière, à la fois pour l'évaluation de l'impact des cervidés dans les peuplements, mais aussi pour la détection et la spatialisation des peuplements sensibles, c'est-à-dire avec des enjeux de régénération, en sylviculture régulière.

– **Besoin de concertation élargie**

■ La thématique forêt-ongulés fait l'objet de recherche et de développement de moyens de concertation entre les différents acteurs pour permettre à terme une gestion adaptative et raisonnée des ongulés sauvages et de la forêt. Les processus de réflexion et de concertation engagés sur l'équilibre sylvo-cynégétique de chaque territoire manquent cependant d'outils et de moyens pour intégrer le grand public, les collectivités locales, les parcs naturels régionaux, les conservatoires d'espaces naturels, les associations de protection de la nature, les associations sportives utilisatrices de la forêt, etc, dans les discussions. En effet, aujourd'hui, ce sont souvent les chasseurs et les forestiers qui sont impliqués dans les décisions liées à la recherche de l'état de cet équilibre, bien que les agriculteurs et les associations de protection de la nature siègent aussi dans les commissions départementales de la chasse et de la faune sauvage (CDCFS). Intégrer ces nouveaux acteurs dans la réflexion pourrait toutefois entraîner de nouvelles situations de blocage liées à des conflits d'ordre social, et une analyse des jeux d'acteurs par les professionnels de la concertation devrait être menée en amont pour construire une stratégie de concertation adaptée et utile. Cela nécessite aussi, au préalable, de la sensibilisation et de la pédagogie auprès des différents acteurs de façon à ce qu'ils aient tous un niveau de connaissance suffisant sur le sujet, en particulier sur les besoins et contraintes des autres catégories d'acteurs, pour intervenir de façon éclairée dans la concertation et avancer efficacement dans les prises de décision. Enfin, il serait nécessaire de réinventer de nouveaux modes de travail collectif, de façon à ré-instaurer le dialogue dans les situations bloquées.

■ Piloter et mener à bien le suivi de tous ces indicateurs et l'animation de la concertation nécessite des moyens financiers et humains importants qui seraient à évaluer.

- **Collisions**

Collisions routières

– **Besoin d'études**

■ De nouvelles études sur l'influence du contexte du paysage, de la typologie de la route (exemple déblais/remblais) et de l'importance du trafic sur les collisions seraient à mettre en œuvre pour mieux comprendre les paramètres qui influencent les collisions à diverses échelles spatiales.

■ Pouvoir mesurer l'effet de la chasse (dérangement) sur le mouvement à court et long-terme des individus et en conséquence sur les collisions serait pertinent.

■ De manière plus globale, il existe un manque théorique dans l'approche des collisions qui devraient prendre en compte l'utilisation de l'espace, la sélection d'habitat et les mouvements des animaux.

■ Comme cela a été fait en Afrique, des études sur le comportement d'évitement selon les traits fonctionnels des espèces (exemple régime alimentaire, socialité) pourraient être menées via des expérimentations sur des sites de suivi à long terme des ongulés en France.

■ Les collisions sont souvent étudiées à une échelle spatiale donnée. Or, nous savons que la sélection d'habitat par les ongulés est un processus hiérarchique où les choix observés à petite échelle sont contraints par des choix précédents fait à une plus grande échelle spatio-temporelle. Ainsi, des études multi-échelles prenant en compte leur caractère hiérarchique et emboîté seraient nécessaires pour mieux comprendre les patrons de collisions.

▪ Il existe un manque d'études sur l'efficacité des mesures de prévention contre les collisions. Des approches expérimentales, répliquées dans divers contextes environnementaux et anthropiques, sont nécessaires pour mesurer de manière robuste si la mise en place d'une mesure permet de réduire significativement les collisions. Suite à cela, des études sur le rapport coût-bénéfice des mesures de prévention seraient nécessaires d'un point de vue économique.
▪ La mise en place de programme de recherche sur l'utilisation des données non-protocolées (type LPO, VigieFaune) est nécessaire de façon à recueillir le plus d'informations possibles tout en corrigeant les biais de mesure. De tels travaux prenant en compte des données protocolées ou non débutent actuellement dans le cadre d'une thèse (Laboratoire de biométrie et biologie évolutive à Lyon), et des expérimentations sont réalisées au centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE) sur cette thématique (expérimentations sur des cadavres empaillés pour mesurer la probabilité de détection des différentes espèces, piège-photo pour déterminer le temps de rétention d'une espèce au bord de la route en fonction de sa masse corporelle par exemple).

– **Besoins de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
▪ Au-delà d'un manque de données sur les collisions routières, c'est surtout la qualité des données qu'il est nécessaire d'améliorer tel qu'une localisation plus précise, l'identification plus fine de l'individu ou tout du moins de l'espèce, l'heure de la collision quand cela est faisable. En effet, les relevés de collisions sont faits de manière volontaire par les agents des DIR ou le grand public, et n'ont pas de formation préalable à l'identification des espèces. Obtenir des données de meilleure qualité nécessite aussi d'identifier de nouvelles variables à renseigner sur les fiches d'observation telles que la longueur des tronçons prospectés par les agents des DIR ou la fréquence réelle des passages sur leur tronçon de façon à quantifier la pression d'observation.
▪ Pour étudier sur l'influence du contexte du paysage, de la typologie de la route et du trafic sur les collisions, des données à fine échelle sont requises et nécessiteraient des relevés de terrain ou des analyses photographiques, par exemple pour déterminer les types de routes ou le contexte paysager. Dans ce cadre, la prise en compte de l'organisation spatiale fine des individus (tout au moins pour le cerf, éventuellement pour le sanglier) permettrait de renseigner les zones les plus utilisées par les animaux et ainsi affiner les probabilités de collisions selon leur comportement saisonnier. Ceci nécessite cependant d'obtenir l'information de l'occupation spatiale, par exemple par des poses de colliers GPS ou par des observations régulières.
▪ Pour mesurer l'effet de la chasse (dérangement) sur le mouvement à court et long-terme des individus et en conséquence sur les collisions, il est nécessaire d'avoir des individus marqués, mais aussi de suivre les déplacements des chasseurs et la pression de chasse dans un endroit donné (chasseurs ou chiens équipés de GPS à l'image de randonneurs équipés de GPS pour mesurer le dérangement sur les ongulés en montagne).

Collisions ferroviaires

– **Besoin d'études**
▪ Ces besoins rejoignent ceux évoqués pour les collisions routières.

– **Besoin de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
▪ Les données sur les collisions ferroviaires nécessitent un protocole d'informatisation plus rapide et simplifié. En effet, les collisions sont aujourd'hui répertoriées sur des fiches papiers, puis sont informatisées dans un second temps. La récolte de données plus précises sur la localisation des collisions et sur les espèces (sexe, classe d'âge) serait bénéfique pour des analyses ultérieures. Ceci requiert toutefois de former le personnel à l'identification des individus percutés, ou au minimum de récupérer une photographie de l'animal.
▪ Au-delà de ces données de collisions, des bases de données supplémentaires recensant les zones de passage d'animaux dont la fréquence serait évaluée en catégories seraient

pertinentes pour comprendre les facteurs favorisant les traversées. Cela nécessiterait toutefois d'identifier des acteurs locaux qui souhaiteraient s'engager dans la mise en place d'un tel échantillonnage.

▪ Des bases de données regroupant les types de voies (déblais, remblais, courbure de la voie, distance entre la clôture et la voie) et le contexte paysager autour de la voie sont nécessaires pour mettre en place des études sur les facteurs environnementaux et l'infrastructure contribuant aux collisions. Une partie de ces données est aujourd'hui disponible, mais non structurée en bases de données.

– **Besoin de collaborations et d'interdisciplinarité**

▪ Malgré des enjeux économiques divergents, des collaborations pourraient être envisagées entre les gestionnaires des routes et des trains, notamment sur la question des variables environnementales influençant les collisions.

▪ Il ressort aussi le besoin d'interactions entre les acteurs pour trouver des solutions collectives aux problèmes des collisions (gestionnaires des trains, agriculteurs, chasseurs, associations).

- **Transmissions de maladies**

– **Besoin d'études**

▪ Les connaissances sur le statut sanitaire et le rôle épidémiologique des espèces (ongulés et autres) sont parcellaires au regard des maladies à fort enjeu. Par exemple, pour de nombreuses maladies communes entre les ongulés sauvages et le bétail, nous ignorons quel est le sens principal de transmission entre les espèces et si les populations sauvages peuvent contribuer significativement au réservoir d'infection. De ce fait, il n'est pas possible de savoir si les mesures de gestion doivent porter sur la faune sauvage ou le bétail. Plus généralement, la réceptivité des différentes espèces sauvages, leur sensibilité, la pathogénie des infections et la réponse immunitaire déclenchée sont mal connues. Les méthodes diagnostiques ne sont en général pas validées pour ces espèces et les effets des moyens de prévention (vaccination, élimination des infectés par exemple) ne sont que très peu étudiés. Des connaissances fondamentales sur l'écologie des ongulés sont aussi à approfondir, notamment des connaissances sur le mouvement, sur les domaines vitaux, sur la sélection d'habitat, sur la biologie des populations, sur la démographie sont nécessaires pour comprendre la circulation des agents pathogènes localement.

▪ De plus amples études sur les mesures de prévention et de lutte contre les maladies dans la faune sauvage et les troupeaux domestiques sont nécessaires afin d'évaluer leur faisabilité et leur efficacité dans un premier temps, leurs effets secondaires dans un deuxième temps, et l'aspect éthique, social et économique dans un troisième temps.

▪ Afin de réagir efficacement lors de l'émergence d'une maladie, il apparaît nécessaire de prévoir et d'organiser des plans de lutte, mais aussi d'anticiper les crises. Ces aspects ne doivent pas être négligés au regard de l'augmentation des contacts entre faune sauvage, troupeaux domestiques et humains et doivent faire l'objet de réflexions approfondies et de mise en œuvre sur le territoire.

▪ Enfin, il est important de sensibiliser et éduquer le public de tous âges aux enjeux de santé et de lien entre l'environnement et la santé.

▪ Davantage d'études sociologiques sont requises pour comprendre comment les humains acceptent et perçoivent les risques sanitaires, comment les éleveurs perçoivent l'interface domestique/sauvage, comment ils appliquent/acceptent les mesures de biosécurité. Des travaux sont déjà en cours sur certains territoires, par exemple la Corse avec l'amélioration de la mise en place des plans de gestion en intégrant les acteurs en amont, ou le Bargy où des enquêtes ont été menées auprès des éleveurs.

▪ Face aux différents enjeux liés aux transmissions de maladies et aux études nécessaires à mettre en œuvre dans un contexte d'augmentation des risques de transmission entre faune sauvage, troupeaux domestiques et humains, le besoin de moyens financiers et humains actuellement très limités est prépondérant.

▪ Les enjeux sanitaires étant généralement découplés des autres enjeux de gestion liés aux ongulés sauvages, intégrer ou mieux associer le volet sanitaire dans les différents modes de gestion est nécessaire. Cela met ainsi en avant un besoin de formation de professionnels pour des études et analyses transversales.

– **Besoin de données supplémentaires et de centralisation/réorganisation des données**
▪ La création et l'enrichissement de bases de données recensant les cas de maladies ou d'infections liées aux ongulés détectés sur le territoire sont nécessaires. Certaines données sont déjà collectées, notamment via le réseau SAGIR avec les informations issues de l'examen initial de la venaison pour les animaux chassés, mais nécessitent d'être complétées par la saisie informatique des fiches d'examen initial. Ces bases devraient aussi être enrichies avec davantage de recensement de cas chez les animaux non chassés, bien qu'un échantillonnage représentatif dans les populations sauvages ne soit pas réalisable faute de pouvoir réaliser un échantillonnage aléatoire notamment. Toutefois la problématique est d'importance, car dans le cas de certaines zoonoses, la faune sauvage peut jouer un rôle important dans l'émergence et le maintien des pathogènes.

– **Besoin d'amélioration du réseau de surveillance**
▪ Une surveillance renforcée des maladies est nécessaire dans le cadre de la mise en œuvre de la loi européenne de santé animale[102]. Toutefois, cela nécessite de mobiliser un réseau de surveillance composé de divers partenaires, de repenser son organisation, de former du personnel, de financer le fonctionnement des réseaux, des analyses et des programmes de sensibilisation.
▪ Il est aussi important de définir qui doit organiser la surveillance. En fonction des espèces et de leur statut (chassée, protégée) différents acteurs peuvent être impliqués.

102. https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/?uri=CELEX%3A32016R0429&qid=1615392741060

Références

Introduction

Dorioz, J., Peyron, J.-L., et Nivet, C. (2018). Efese : Les écosystèmes forestiers. Commissariat général au développement durable (MTECT). *La Documentation française (ed.), e-publication*.

Gruas, L. (2021). *Côtoyer les sommets, coexister avec l'animal sauvage. Contribution à la sociologie des pratiques sportives en milieu naturel*. PhD thesis, Université Savoie Mont Blanc.

Chapitre 1

Bobbé, S. (2000). Les nouvelles cultures du sauvage ou la quête de l'objet manquant. Etat de la question. Ruralia. *Sciences sociales et mondes ruraux contemporains, (07)*.

Bobbé, S. (2010). De l'aménagement du territoire au ménagement de la faune. Des passeurs de frontière. *halshs-00505372f*.

Descola, P. (2004). Le sauvage et le domestique. *Communications,* 76(1):17–39.

Larrère, R. (1994). Sauvagement artificiel. *Le courrier de l'environnement de l'Inra,* 21(21):35–37.

Mauz, I. (2002). L'arrivée des loups dans les Alpes françaises et la transformation des rapports au sauvage. *Le Monde alpin et rhodanien. Revue régionale d'ethnologie,* 30(1):199–213.

Micoud, A. (2010). Sauvage ou domestique, des catégories obsolètes ? *Sociétés,* (2):99–107.

Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., et Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des ongulés et lagomorphes de France*.

Chapitre 2

Aubry, P., anstett, L., Ferrand, Y., Reitz, F., Klein, F., Ruette, S., Sarasa, M., Arnauduc, J. P., et Migot, P. (2016). Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 2013-2014 : résultats nationaux. Faune sauvage, (310).

Aubry, P. et Guillemain, M. (2019). Attenuating the nonresponse bias in hunting bag surveys: the multiphase sampling strategy. *PloS one,* 14(3) : *e0213670*.

Bacon, L. et Guillemain, M. (2018). La gestion adaptative des prélèvements cynégétiques. *Faune sauvage*.

Barboiron, A., Saint-Andrieux, C., Garel, M., Calenge, C., et Guibert, B. (2018). Inventaire des populations françaises d'ongulés de montagne. Mise à jour 2016. *Faune sauvage,* (320).

Barboiron, A., Saint-Andrieux, C., Maillard, J. F., et Guibert, B. (2020). La présence du daim et du cerf sika en France. Situation en 2018. *Faune sauvage,* (326) : 4–9.

Besnard, A. (2013). D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. *École doctorale EPHE, 472*.

Bison, M. (2015). *Approches taxonomique et fonctionnelle des interactions trophiques entre grands herbivores et communautés végétales dans un écosystème de montagne*. PhD thesis, Université Grenoble Alpes (ComUE).

Buckland, S., Anderson, D., Burnham, K., and Laake, J. (1993). *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*.

Buckland, S., Goudie, I., et Borchers, D. (2000). Wildlife population assessment: past developments and future directions. *Biometrics*, 56(1):1–12.

Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., et Thomas, L. (2001). *Introduction to distance sampling estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press.

Buckland, S. T. (2004). *Advanced distance sampling*. Oxford University Press.

Chevrier, T., Saïd, S., Toïgo, C., Hamard, J.-P., Klein, F., Saint-Andrieux, C., et Chopard, B. (2006). L'indice d'abroutissement : un nouvel indicateur de la relation forêt-gibier? *Faune sauvage,* 271:23–27.

Collier, B. A., Ditchkoff, S. S., Raglin, J. B., et Smith, J. M. (2007). Detection probability and sources of variation in white-tailed deer spotlight surveys. *The Journal of wildlife management,* 71(1):277–281.

Corlatti, L., Gugiatti, A., and Pedrotti, L. (2016). Spring spotlight counts provide reliable indices to track changes in population size of mountain-dwelling red deer cervus elaphus. *Wildlife Biology*, 22(6):268–276.

Corti, R., Saint-Andrieux, C., Guibert, B., Dubray, D., et Barboiron, A. (2013). Les ongulés de montagne en France. Situation en 2010. *Faune sauvage,* (298).

Côté, S., Rooney, T., Tremblay, J., Dussault, C., et Waller, D. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics,* pages 113–147.

Danell, K., B. R. (2010). *Vilt, människa, samhälle*. Liber.

Darmon, G., Bourgoin, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., et Loison, A. (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? a test on chamois in the presence of mouflon. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Maillard, D., et Jullien, J.-M. (2007). Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Canadian journal of zoology*, 85(5):634–643.

Donini, V., Pedrotti, L., Ferretti, F., et Corlatti, L. (2021). Disentangling demographic effects of red deer on chamois population dynamics. *Ecology and Evolution*.

Douhard, M., Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Hamann, J.-L., Garel, M., Michallet, J., et Klein, F. (2013). Roaring counts are not suitable for the monitoring of red deer cervus elaphus population abundance. *Wildlife Biology*, 19(1):94–101.

Eberhardt, L. (1985). Assessing the dynamics of wild populations. *The Journal of wildlife management*, pages 997–1012.

Farnsworth, K., Focardi, S., et Beecham, J. (2002). Grassland-herbivore interactions: How do grazers coexist? *The American Naturalist*, 159(1):24–39.

Fonseca, C., Da Silva, A. A., Alves, J., Vingada, J., et Soares, A. M. (2011). Reproductive performance of wild boar females in Portugal. *European Journal of Wildlife Research*, 57(2):363–371.

Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Santosa, Y., et Maublanc, M.-L. (2005). Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriologica*, 50(1):109–114.

Garel, M., Bonenfant, C., Hamann, J.-L., Klein, F., and Gaillard, J.-M. (2010). Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer cervus elaphus populations? *Wildlife Biology*, 16(1):77–84.

Garmestani, A. S. et Allen, C. R. (2015). *Adaptive management of social-ecological systems*, chapter Adaptive management of social-ecological systems: the path forward, pages 255–262. Springer.

Garnier, A., Besnard, A., Crampe, J., Estèbe, J., Aulagnier, S., et Gonzalez, G. (2021). Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of iberian ibex. *Animal Conservation*.

Gaston, K. J., Cox, D. T., Canavelli, S. B., Garcá, D., Hughes, B., Maas, B., Martnez, D., Ogada, D., and Inger, R. (2018). Population abundance and ecosystem service provision: the case of birds. *BioScience*, 68(4):264–272.

Gilbert, S., Carter, N., and Naidoo, R. (2021). Predation services: Quantifying societal effects of predators and their prey. *Frontiers in Ecology and the Environment*.

Gilot-Fromont, E., Foulché, K., Game, Y., Ezanno, P., Marco, I., and Gibert, P. (2015). Le pestivirus et les isards, une interaction durable. *Faune Sauvage*, (307):17–22.

Gonzalez-Voyer, A., Festa-Bianchet, M., et Smith, K. G. (2001). Efficiency of aerial surveys of mountain goats. *Wildlife Society Bulletin*, pages 140–144.

Hindrikson, M., Remm, J., Pilot, M., Godinho, R., Stronen, A. V., Baltrunaité, L., Czarnomska, S. D., Leonard, J. A., Randi, E., Nowak, C., et al. (2017). Wolf population genetics in e urope: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews*, 92(3):1601–1629.

Hopcraft, J., Olff, H., et Sinclair, A. (2010). Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution,* 25(2):119–128.

Houssin, H., Loison, A., Jullien, J.-M., Gaillard, J.-M., et Taran, E. (1994). Validité de la méthode du pointage-flash pour l'estimation des effectifs de chamois (Rupicapra rupicapra). *Gibier faune sauvage*, 11(4):287–298.

Lambert, S., Gilot-Fromont, E., Toïgo, C., Marchand, P., Petit, É., Garin-Bastuji, B., Gauthier, D., Gaillard, J.-M., Rossi, S., et Thébault, A. (2020). An individual-based model to assess the spatial and individual heterogeneity of *Brucella melitensis* transmission in alpine ibex. *Ecological Modelling*, 425:109009.

Linnell, J., Zachos, F. E., et al. (2010). Status and distribution patterns of European ungulates: genetics, population history and conservation. *Ungulate management in Europe: problems and practices*, pages 12–53.

Loison, A., Appolinaire, J., Jullien, J.-M., et Dubray, D. (2006). How reliable are population counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica? Wildlife Biology*, 12:77–88.

López-Bao, J. V., Blanco, J. C., Rodriguez, A., Godinho, R., Sazatornil, V., Alvares, F., Garcá, E. J., Llaneza, L., Rico, M., Cortés, Y., et al. (2015). Toothless wildlife protection laws. *Biodiversity and Conservation*, 24(8):2105–2108.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., et Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology,* 83(8):2248–2255.

Maillard, D., Jullien, J., Garel, M., Amblard, T., et Loison, A. (2014). Gestion cynégétique du chamois : des comptages traditionnels aux ICE. *Faune Sauvage*, (303):23–28.

Marques, T., Buckland, S., Borchers, D., Tosh, D., and McDonald, R. (2010). Point transect sampling along linear features. *Biometrics*, 66(4):1247–1255.

Melis, C., Szafranska, P. A., Jédrzejewska, B., et Barton, K. (2006). Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in Western Eurasia. *Journal of biogeography,* 33(5):803–811.

Michallet, J., Pellerin, M., Garel, M., Chevrier, T., Saïd, S., Baubet, E., Saint-Andrieux, C., Hars, J., Rossi, S., Maillard, D., et Klein, F. (2015). Vers une nouvelle gestion du grand gibier : les indicateurs de changement écologique. *Brochure ONCFS*.

Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.-M., Ballon, P., et Boscardin, Y. (2001). The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, pages 1243–1252.

Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., et Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44(3):634–643.

Möst, L., Hothorn, T., Müller, J., and Heurich, M. (2015). Creating a landscape of management: Unintended effects on the variation of browsing pressure in a national park. *Forest Ecology and Management*, 338:46–56.

Mysterud, A., Sæther, B., et al. (2010). Climate change and implications for the future distribution and management of ungulates in Europe. *Ungulate management in Europe: problems and practices*, pages 349–375.

Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Fallon, F. W., Fallon, J. E., et Heglund, P. J. (2000). A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk*, 117(2):393–408.

Nichols, J. D., Runge, M. C., Johnson, F. A., et Williams, B. K. (2007). Adaptive harvest management of north american waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology*, 148(2):343–349.

Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., et Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife monographs*, (62):3–135.

Pellerin, M., Labarrere, C., Michallet, J., Chevrier, T., Richard, E., et Guibert, B. (2016). *Vers une nouvelle gestion du grand gibier : les indicateurs de changement écologique. Actes du colloque tenu à Chambord (Loir-et-Cher) les 20 et 21 mai 2015*.

Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., et Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*, pages 3–97.

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., et Saïd, S. (2014). Ïntra-and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PloS one*, 9(2):e84756.

Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I., Levi, T., Lindsey, P. A., et al. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4):e1400103.

Royle, J. A. (2004). Modeling abundance index data from anuran calling surveys. *Conservation Biology*, 18(5):1 378–1 385.

Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., Corti, R., et Guibert, B. (2012). Progression des grands ongulés en France : bilan et conséquences. *Faune Sauvage*, (294):10–17.

Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., et Guibert, B. (2017). Trente ans de suivi du cerf en France (1 985-2015). *Faune Sauvage*, (314):29–36.

Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., et Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des ongulés et lagomorphes de France*.

Strandgaard, H. (1972). *The roe deer (Capreolus capreolus) population at Kalø and the factors regulating its size*. Danish Review Game Biology.

Tablado, Z., Revilla, E., Dubray, D., Saïd, S., Maillard, D., et Loison, A. (2016). From steps to home range formation: species-specific movement upscaling among sympatric ungulates. *Functional Ecology*, 30(8):1 384–1 396.

Torres, R. T. et Fonseca, C. (2016). Perspectives on the Iberian wolf in Portugal: population trends and conservation threats. *Biodiversity and conservation*, 25(3):411–425.

Vallecillo, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Vittecoq, M., Vandewalle, P., Roche, B., and Champagnon, J. (2021). Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. *Ecology and evolution*, 11(5):2 249–2 260.

Williams, B. K., Nichols, J. D., et Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.

Chapitre 3

Anceau, C., Bergeon, J. P., Tardy, X., Caratti, G., Millisher, G., Siméon, D., Morand, A., Loison, A., Gaillard, J. M., Houstin, A., et al. (2015). La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects. *Faune sauvage*, 306:21–36.

Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, J. D., and Duncan, P. (2000). Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 69(4):672–682.

Anderwald, P., Haller, R. M., and Filli, F. (2016). Heterogeneity in primary productivity influences competitive interactions between red deer and Alpine chamois. *PloS one*, 11(1).

Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V. M., and Turlure, C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, 88(2):310–326.

Baltzinger, C., Karimi, S., and Shukla, U. (2019). Plants on the move: Hitch-hiking with ungulates distributes diaspores across landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:38.

Baltzinger, C., Shukla, U., Msweli, L. S., Downs, C. T., et al. (2020). Ungulates as dispersal vectors of non-native plants. In Traveset, A. & Richardson, D. M., editor, *Plant invasions: the role of biotic interactions*, volume 13, chapter Ungulates as dispersal vectors of non-native plants, pages 105–137. CABI.

Basille, M., Herfindal, I., Santin-Janin, H., Linnell, J. D., Odden, J., Andersen, R., Arild Høgda, K., and Gaillard, J.-M. (2009). What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people? *Ecography*, 32(4):683–691.

Beaunée, G., Gilot-Fromont, E., Garel, M., and Ezanno, P. (2015). A novel epidemiological model to better understand and predict the observed seasonal spread of pestivirus in Pyrenean chamois populations. *Veterinary research*, 46(1):1–11.

Berger, J. (2007). Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology letters*, 3(6):620–623.

Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Sad, S., Maillard, D., Taberlet, P., et al. (2015). Upscaling the niche variation hypothesis from the intra-to the inter-specific level. *Oecologia*, pages 1–8.

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L. E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., et al. (2009). Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in ecological research*, 41:313–357.

Bowman, J., Jaeger, J. A., and Fahrig, L. (2002). Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology*, 83(7):2 049–2 055.

Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., and Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, 18(3):119–125.

Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*, 24(3):346–352.

Butler, J. R., Linnell, J. D., Morrant, D., Athreya, V., Lescureux, N., and McKeown, A. (2014). Dog eat dog, cat eat dog: social-ecological dimensions of dog predation by wild carnivores. *Free-ranging dogs and wildlife conservation*, pages 117–143.

Caswell, H. (2000). *Matrix population models*, volume 1. Sinauer Sunderland, MA, USA.

Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., and Hansson, L.-A. (2011). The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120(12):1 764–1 775.

Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., et al. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *science*, 346(6 216):1 517–1 519.

Chassagneux, A., Calenge, C., Marchand, P., Richard, E., Guillaumat, E., Baubet, E., and Sad, S. (2020). Should I stay or should I go? determinants of immediate and delayed movement responses of female red deer (*Cervus elaphus*) to drive hunts. *PloS one*, 15(3):e0228865.

Chauveau, V. (2021). Migration partielle chez le bouquetin des Alpes (Capra ibex) : Phénologie et modélisation de la connectivité. Master's thesis, Université Paris Saclay.

Clutton-Brock, T. and Coulson, T. (2002). Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1 425):1 285–1 298.

Clutton-Brock, T. and Sheldon, B. C. (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in ecology & evolution*, 25(10):562–573.

Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C., and Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426(6 967):655–658.

Coulson, T. (2012). Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos*, 121(9):1 337–1 350.

Crampe, J.-P., Bon, R., Gerard, J.-F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E., and Gonzalez, G. (2007). Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees national park, France. *Canadian journal of zoology*, 85(1):16–25.

Creel, S. and Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in ecology & evolution*, 23(4):194–201.

Cromsigt, J. P., Kuijper, D. P., Adam, M., Beschta, R. L., Churski, M., Eycott, A., Kerley, G. I., Mysterud, A., Schmidt, K., and West, K. (2013). Hunting for fear: innovating management of human–wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology*, 50(3):544–549.

Darmon, G., Bourgoin, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., and Loison, A. (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? a test on chamois in the presence of mouflon. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.-M., Maillard, D., and Lopez, J.-F. (2012). Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35(1):44–53.

Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Maillard, D., and Jullien, J.-M. (2007). Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Canadian journal of zoology*, 85(5):634–643.

Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M., and Mark Hewison, A. (2012). Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: Heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, 81(6):1 327–1 327.

DeMars, C. A. and Boutin, S. (2018). Nowhere to hide: effects of linear features on predator–prey dynamics in a large mammal system. *Journal of Animal Ecology*, 87(1):274–284.

Dickie, M., McNay, S. R., Sutherland, G. D., Cody, M., and Avgar, T. (2020). Corridors or risk? movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, 89(2):623–634.

Donini, V., Pedrotti, L., Ferretti, F., and Corlatti, L. (2021). Disentangling demographic effects of red deer on chamois population dynamics. *Ecology and Evolution*.

Eberhardt, L. (1985). Assessing the dynamics of wild populations. *The Journal of wildlife management*, pages 997–1 012.

Engen, S., Lande, R., and Sæther, B.-E. (2014). Evolutionary consequences of nonselective harvesting in density-dependent populations. *The American Naturalist*, 184(6):714–726.

Fenberg, P. B. and Roy, K. (2008). Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular ecology*, 17(1):209–220.

Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D., and Lovari, S. (2015). Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and apennine chamois. *Behavioral Ecology*, 26:550–559.

Ferretti, F., Pacini, G., Belardi, I., Ten Cate, B., Sensi, M., Oliveira, R., Rossa, M., Burrini, L., and Lovari, S. (2021). Recolonizing wolves and opportunistic foxes: interference or facilitation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(1):196–210.

Forsyth, D. M. and Caley, P. (2006). Testing the irruptive paradigm of large-herbivore dynamics. *Ecology*, 87(2):297–303.

Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A., and Toigo, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, pages 367–393.

Gaillard, J., Yoccoz, N., Lebreton, J., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pontier, D., and Allaine, D. (2005). Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *The American Naturalist*, 166(1):119–123.

Gaillard, J.-M., Coulson, T., and Festa-Bianchet, M. (2010). Demographic processes: lessons from long-term, individual-based studies. *Dynamics of large herbivore populations in changing environments*, pages 98–116.

Gaillard, J.-M., Hewison, A., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., et al. (2008). Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1646):2025–2030.

Gaillard, J.-M., Loison, A., Toïgo, C., Delorme, D., and Van Laere, G. (2003). Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, pages 412–420.

Gaillard, J.-M. and Yoccoz, N. G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, 84(12):3294–3306.

Gamelon, M., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Gimenez, O., Togo, C., Baubet, E., Klein, F., and Lebreton, J.-D. (2012). Making use of harvest information to examine alternative management scenarios: a body weight-structured model for wild boar. *Journal of Applied Ecology*, 49(4):833–841.

Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., Gaillard, J.-M., Hewison, A. M., and Dubray, D. (2007). Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological applications*, 17(6):1607–1618.

Garnier, A., Besnard, A., Crampe, J., Estèbe, J., Aulagnier, S., and Gonzalez, G. (2021). Intrinsic factors, release conditions and presence of conspecifics affect post-release dispersal after translocation of iberian ibex. *Animal Conservation*.

Hebblewhite, M., White, C. A., Nietvelt, C. G., McKenzie, J. A., Hurd, T. E., Fryxell, J. M., Bayley, S. E., and Paquet, P. C. (2005). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86(8):2135–2144.

Hewison, A., Gaillard, J.-M., Morellet, N., Cagnacci, F., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Gehr, B., Kröschel, M., Heurich, M., Coulon, A., et al. (2021). Sex differences in condition dependence of natal dispersal in a large herbivore: dispersal propensity and distance are decoupled. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1946):20202947.

Holbrook, J. D., Olson, L. E., DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Squires, J. R., and Steenweg, R. (2019). Functional responses in habitat selection: clarifying hypotheses and interpretations. *Ecological Applications*, 29(3):e01852.

Jiménez, J., Nuñez-Arjona, J. C., Mougeot, F., Ferreras, P., González, L. M., Garcá-Domnguez, F., Muñoz-Igualada, J., Palacios, M. J., Pla, S., Rueda, C., et al. (2019). Restoring apex predators can reduce mesopredator abundances. *Biological Conservation*, 238:108 234.

Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, pages 57–66.

Kauffman, M. J., Cagnacci, F., Chamaillé-Jammes, S., Hebblewhite, M., Hopcraft, J. G. C., Merkle, J. A., Mueller, T., Mysterud, A., Peters, W., Roettger, C., et al. (2021). Mapping out a future for ungulate migrations. *Science*, 372(6 542):566–569.

Kojola, I. and Kuittinen, J. (2002). Wolf attacks on dogs in finland. *Wildlife Society Bulletin*, pages 498–501.

Kuijper, D., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., and Cromsigt, J. (2016). Paws without claws? ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1 841):20161625.

Kuparinen, A. and Festa-Bianchet, M. (2017). Harvest-induced evolution: insights from aquatic and terrestrial systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1 712):20160036.

Lambert, S., Gilot-Fromont, E., Togo, C., Marchand, P., Petit, É., Garin-Bastuji, B., Gauthier, D., Gaillard, J.-M., Rossi, S., and Thébault, A. (2020). An individual-based model to assess the spatial and individual heterogeneity of brucella melitensis transmission in alpine ibex. *Ecological Modelling*, 425:109 009.

Langvatn, R. and Loison, A. (1999). Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer cervus elaphus in central norway. *Wildlife Biology*, 5(1):213–223.

Laundré, J. W., Hernández, L., and Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the" landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*, 79(8):1 401–1 409.

Lele, S. R., Merrill, E. H., Keim, J., and Boyce, M. S. (2013). Selection, use, choice and occupancy: clarifying concepts in resource selection studies. *Journal of animal ecology*, 82(6):1 183–1 191.

Lescureux, N. and Linnell, J. D. (2014). Warring brothers: The complex interactions between wolves (Canis lupus) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. *Biological conservation*, 171:232–245.

Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., et al. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, 244:108 500.

Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J.-M., and Maillard, D. (2008). Age-and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, 86(6):588–593.

Loison, A., Gaillard, J., Pelabon, C., and Yoccoz, N. (1999a). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1(5):611–633.

Loison, A., Gaillard, J.-M., and Jullien, J.-M. (1996). Demographic patterns after an epizootic of keratoconjunctivitis in a chamois population. *The Journal of wildlife management*, 60:517–527.

Loison, A., Jullien, J., and Menaut, P. (1999b). Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, pages 620–632.

Loosen, A. E., Devineau, O., Zimmermann, B., Cromsigt, J. P., Pfeffer, S. E., Skarpe, C., and Marie Mathisen, K. (2021). Roads, forestry, and wolves interact to drive moose browsing behavior in scandinavia. *Ecosphere*, 12(1):e03358.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2014). Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a french protected area. *Biological Conservation*, 177:1–11.

Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., and Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3):782–801.

Matthysen, E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, 28(3):403–416.

Mech, L. D. (2017). Where can wolves live and how can we live with them? *Biological conservation*, 210:310–317.

Milner, J. M., Nilsen, E. B., and Andreassen, H. P. (2007). Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation biology*, 21(1):36–47.

Milner-Gulland, E., Coulson, T., and Clutton-Brock, T. H. (2004). Sex differences and data quality as determinants of income from hunting red deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology*, 10(1):187–201.

Mysterud, A. (2011). Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology*, 48(4):827–834.

Newsome, T. M., Greenville, A. C., Círovic, D., Dickman, C. R., Johnson, C. N., Krofel, M., Letnic, M., Ripple, W. J., Ritchie, E. G., Stoyanov, S., et al. (2017). Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature communications*, 8(1):1–7.

Padié, S., Morellet, N., Hewison, A. M., Martin, J.-L., Bonnot, N., Cargnelutti, B., and Chamaillé-Jammes, S. (2015). Roe deer at risk: teasing apart habitat selection and landscape constraints in risk exposure at multiple scales. *Oikos*, 124(11):1 536–1 546.

Pioz, M. (2006). *Conséquences du parasitisme sur la dynamique des populations d'hôtes : exemples d'agents abortifs dans des populations de chamois (Rupicapra rupicapra) et d'Isards (Rupicapra pyrenaca)*. PhD thesis, Lyon 1.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. M., Delorme, D., Warnant, C., and Bonenfant, C. (2014). Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *PLoS Biol*, 12(4):e1001828.

Pozo, R. A., Cusack, J. J., Acebes, P., Malo, J. E., Traba, J., Iranzo, E. C., Morris-Trainor, Z., Minderman, J., Bunnefeld, N., Radic-Schilling, S., et al. (2021). Reconciling livestock production and wild herbivore conservation: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*.

Raynor, J. L., Grainger, C. A., and Parker, D. P. (2021). Wolves make roadways safer, generating large economic returns to predator conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(22).

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., and Sad, S. (2014). Ïntra-and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PloS one*, 9(2):e84756.

Rehnus, M., Peláez, M., and Bollmann, K. (2020). Advancing plant phenology causes an increasing trophic mismatch in an income breeder across a wide elevational range. *Ecosphere*, 11(6):e03144.

Richard, E., Calenge, C., Sad, S., Hamann, J.-L., and Gaillard, J.-M. (2013). Studying spatial interactions between sympatric populations of large herbivores: a null model approach. *Ecography*, 36(2):157–165.

Richard, E., Gaillard, J.-M., Sad, S., Hamann, J.-L., and Klein, F. (2010). High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. Öecologia, 163(1):91–97.

Richard, E., Sad, S., Hamann, J.-L., and Gaillard, J.-M. (2014). Daily, seasonal, and annual variations in individual home-range overlap of two sympatric species of deer. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10):853–859.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A., Motley, J. L., Self, K. E., Taylor, D. S., and Wolf, C. (2016). What is a trophic cascade? *Trends in ecology & evolution*, 31(11):842–849.

Rossa, M., Lovari, S., and Ferretti, F. (2021). Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2):1–13.

Sæther, B.-E., Coulson, T., Grøtan, V., Engen, S., Altwegg, R., Armitage, K. B., Barbraud, C., Becker, P. H., Blumstein, D. T., Dobson, F. S., et al. (2013). How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, 182(6):743–759.

Sæther, B.-E., Engen, S., and Solberg, E. J. (2001). Optimal harvest of age-structured populations of moose *Alces alces* in a fluctuating environment. *Wildlife biology*, 7(3):171–179.

Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., and Wabakken, P. (2016). Prey selection of Scandinavian wolves: single large or several small? *PloS one*, 11(12):e0168062.

Say-Sallaz, E., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., and 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.

Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145):27–39.

Seigle-Ferrand, J., Atmeh, K., Gaillard, J.-M., Ronget, V., Morellet, N., Garel, M., Loison, A., and Yannic, G. (2021). A systematic review of within-population variation in the size of home range across ungulates: what do we know after 50 years of telemetry studies? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8:515.

Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K., and Hiraldo, F. (2008). Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39:1–19.

Sidorovich, V., Schnitzler, A., Schnitzler, C., Rotenko, I., and Holikava, Y. (2017). Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus. *Mammalian Biology*, 83:44–50.

Tanner, E., White, A., Acevedo, P., Balseiro, A., Marcos, J., and Gortázar, C. (2019). Wolves contribute to disease control in a multi-host system. *Scientific reports*, 9(1):1–12.

Theuerkauf, J. (2009). What drives wolves: fear or hunger? humans, diet, climate and wolf activity patterns. *Ethology*, 115(7):649–657.

Toïgo, C. and Gaillard, J.-M. (2003). Causes of sex-biased adult survival in ungulates: Sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, 101(2):376–384.

Tolon, V., Dray, S., Loison, A., Zeileis, A., Fischer, C., and Baubet, E. (2009). Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology*, 87(12):1129–1137.

Villaret, J. C., Bon, R., and Rivet, A. (1997). Sexual segregation of habitat by the alpine ibex in the french alps. *Journal of Mammalogy*, 78(4):1273–1281.

Vucetich, J. A. and Peterson, R. O. (2011). Ecological studies of wolves on Isle Royale, 2010-2011.

Xu, C. and Boyce, M. (2010). Optimal harvesting of moose in alberta. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 46:15–35.

Zlatanova, D., Ahmed, A., Valasseva, A., and Genov, P. (2014). Adaptive diet strategy of the wolf (*Canis lupus* L.) in Europe: a review. *Acta zoologica bulgarica*, 66(4):439–452.

Chapitre 4

Albert, A., Auffret, A. G., Cosyns, E., Cousins, S. A., D'hondt, B., Eichberg, C., Eycott, A. E., Heinken, T., Hoffmann, M., Jaroszewicz, B., et al. (2015a). Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos*.

Albert, A., Mårell, A., Picard, M., et Baltzinger, C. (2015b). Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential. *Ecography*, 38(5):440–449.

Allombert, S., Gaston, A. J., et Martin, J.-L. (2005a). A natural experiment on the impact of overabundant deer onsongbird populations. *Biological Conservation*.

Allombert, S., Stockton, S., et Martin, J.-L. (2005b). A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology*, 19(6):1917–1929.

Arsenault, R. and Owen-Smith, N. (2002). Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, 97(3):313–318.

Avolio, M. L., Forrestel, E. J., Chang, C. C., La Pierre, K. J., Burghardt, K. T., and Smith, M. D. (2019). Demystifying dominant species. *New Phytologist,* 223(3):1106–1126.

Bakker, E., Olff, H., Boekhoff, M., Gleichman, J., et Berendse, F. (2004). Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia*, 138(1):91–101.

Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W., Sandom, C. J., Asner, G. P., et Svenning, J.-C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(4):847–855*.

Baltzinger, C. (2016). *Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes*.

Baltzinger, C., Karimi, S., et Shukla, U. (2019). Plants on the move: Hitch-hiking with ungulates distributes diaspores across landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:38.

Baltzinger, M., Mårell, A., Archaux, F., Pérot, T., Leterme, F., et Deconchat, M. (2016). Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stand. *Basic and Applied Ecology*, (17):552–563.

Bardgett, R. D., Wardle, D. A., et Yeates, G. W. (1998). Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(14):1867–1878.

Barrett, M. A. et Stiling, P. (2007). Relationships among key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecological Research*, 22(2):268–273.

Barthelemy, H., Stark, S., Michelsen, A., et Olofsson, J. (2018). Urine is an important nitrogen source for plants irrespective of vegetation composition in an arctic tundra: Insights from a 15N-enriched urea tracer experiment. *Journal of Ecology*, 106(1):367–378.

Baruzzi, C. and Krofel, M. (2017). Friends or foes? Importance of wild ungulates as ecosystem engineers for amphibian communities. *North-Western Journal of Zoology*, 13(2).

Beguin, J., Pothier, D., et Côté, S. D. (2011). Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications*, 21(2):439–451.

Belovsky, G. and Slade, J. (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(26):14412–14417.

Berg, B. et McClaugherty, C. (2003). Plant litter. *Springer*.

Bilotta, G., Brazier, R., et Haygarth, P. (2007). The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in agronomy*, 94:237–280.

Bison, M. (2015). *Approches taxonomique et fonctionnelle des interactions trophiques entre grands herbivores et communautés végétales dans un écosystème de montagne*. PhD thesis, Université Grenoble Alpes (ComUE).

Bloor, J., Jay-Robert, P., Le Morvan, A., et Fleurance, G. (2012). Déjections des herbivores domestiques au pâturage : caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies.

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Ningre, F., Picard, J.-F., et Dupouey, J.-L. (2011). Deer-mediated expansion of a rare plant species. *Plant Ecology*, 212(2):307–314.

Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Mårell, A., et al. (2018). Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology*, 24(2):e485–e495.

Bråthen, K. A. et Oksanen, J. (2001). Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *Journal of vegetation Science*, 12(4):473–480.

Brunet, J., Hedwall, P.-O., Holmström, E., et Wahlgren, E. (2016). Disturbance of the herbaceous layer after invasion of an eutrophic temperate forest by wild boar. *Nordic Journal of Botany*, 34(1):120–128.

Cambi, M., Certini, G., Neri, F., et Marchi, E. (2015). The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *Forest ecology and management*, 338:124–138.

Catorci, A., Tardella, F., Piermarteri, K., Pennesi, R., Malatesta, L., Corazza, M., and Scocco, P. (2016). Effect of red deer grazing on alpine hay meadows: biodiversity and management implications. *Applied Ecology and Environmental Research*.

Chapin III, F. S., Matson, P. A., et Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science & Business Media.

Chollet, S., Baltzinger, C., Maillard, M., and Martin, J.-L. (2021). Deer exclusion unveils abiotic filtering in forest understorey plant assemblages. *Annals of Botany*, 128(3):371–381.

Chollet, S., Maillard, M., Schörghuber, J., Grayston, S., et Martin, J.-L. (2020). Deer slow down litter decomposition by reducing litter quality in a temperate forest. *Ecology*.

Chollet, S. et Martin, J.-L. (2013). Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi? *Diversity and Distributions*, 19(4):481–483.

Cocquelet, A., Mårell, A., Bonthoux, S., Baltzinger, C., et Archaux, F. (2019). Direct and indirect effects of ungulates on forest birds' nesting failure? An experimental test with artificial nests. *Forest Ecology and Management*, (437):148–155.

Coggan, N. V., Hayward, M. W., et Gibb, H. (2018). A global database and "state of the field" review of research into ecosystem engineering by land animals. *Journal of Animal Ecology*, 87(4):974–994.

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335):1302–1310.

Coomes, D. A., Allen, R. B., Forsyth, D. M., et Lee, W. G. (2003). Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology*, 17(2):450–459.

Cottee-Jones, H. E. W. and Whittaker, R. J. (2012). Perspective: the keystone species concept: a critical appraisal. *Frontiers of Biogeography*, 4(3).

Couvreur, M., Christiaen, B., Verheyen, K., et Hermy, M. (2004). Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science*, 7(2):229–236.

Cumming, D. H. et Cumming, G. S. (2003). Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in African savannas. *Oecologia*, 134(4):560–568.

Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., et Pastor, J. (2006). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, volume 11. Cambridge University Press.

Darmon, G., Bourgoin, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., et Loison, A. (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? a test on chamois in the presence of mouflon. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.-M., Maillard, D., et Lopez, J.-F. (2012). Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35(1):44–53.

Daufresne, T. (2021). A consumer-driven recycling theory for the impact of large herbivores on terrestrial ecosystem stoichiometry. *Ecology Letters*.

Doughty, C. E., Wolf, A., et Malhi, Y. (2013). The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nature Geoscience*, 6(9):761–764.

Faust, C., Eichberg, C., Storm, C., et Schwabe, A. (2011). Post-dispersal impact on seed fate by livestock trampling–a gap of knowledge. *Basic and applied ecology*, 12(3):215–226.

Ferretti, F., Sforzi, A., and Lovari, S. (2011). Behavioural interference between ungulate species: roe are not on velvet with fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(5):875–887.

Figueiredo, A. M., Valente, A. M., Fonseca, C., de Carvalho, L. M., and Torres, R. T. (2020). Endoparasite diversity of the main wild ungulates in Portugal. *Wildlife Biology*, 2020(1).

Flowerdew, J. and Ellwood, S. (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, 74(3):277–287.

Fox, J. W. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in ecology & evolution*, 28(2):86–92.

Gates, C. C., Freese, C. H., Gogan, P. J., et Kotzman, M. (2010). *American bison: status survey and conservation guidelines 2010*. IUCN.

Ge, X., Zeng, L., Xiao, W., Huang, Z., Geng, X., and Tan, B. (2013). Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 33(2):102–108.

Gill, R. M. and Fuller, R. J. (2007). The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis*, 149:119–127.

Gordon, I. and Illius, A. (1988). Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional ecology*, pages 15–22.

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., et Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:191–218.

Haynes, A. G., Schütz, M., Buchmann, N., Page-Dumroese, D. S., Busse, M. D., and Risch, A. C. (2014). Linkages between grazing history and herbivore exclusion on decomposition rates in mineral soils of subalpine grasslands. *Plant and Soil*, 374(1):579–591.

Hayward, M. W., Poh, A. S. L., Cathcart, J., Churcher, C., Bentley, J., Herman, K., Kemp, L., Riessen, N., Scully, P., Diong, C. H., et al. (2015). Numbat nirvana: conservation ecology of the endangered numbat (*Myrmecobius fasciatus*) (Marsupialia: Myrmecobiidae) reintroduced to Scotia and Yookamurra sanctuaries, Australia. *Australian Journal of Zoology*, 63(4):258–269.

Heinken, T. et Raudnitschka, D. (2002). Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? a case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt Vereinigt Mit Tharandter Forstliches Jahrbuch*, 121(4):179–194.

Hester, A., Bergman, M., Iason, G., et Moen, J. (2006). Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. *Conservation Biology*.

Hiernaux, P., Bielders, C. L., Valentin, C., Bationo, A., et Fernandez-Rivera, S. (1999). Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soils in Sahelian rangelands. *Journal of Arid Environments*, 41(3):231–245.

Hobbs, N. T. (2006). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*, volume 11, chapter Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems, pages 261–288. Cambridge: Cambridge University Press.

Jedrzejewska, B., et Jedrzejewski, W. (2005). Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: bottom-up and top-down control. *Large carnivores and the conservation of biodiversity*, pages 230–246.

Jones, C. G., Lawton, J. H., et Shachak, M. (1994). *Ecosystem management*, chapter Organisms as ecosystem engineers, pages 130–147. Springer.

Kowalczyk, R., Taberlet, P., Coissac, E., Valentini, A., Miquel, C., Kaminski, T., et Wójcik, J. (2011). Influence of management practices on large herbivore diet: Case of European bison in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management*, 261(4):821–828.

Kurokawa, H. and Nakashizuka, T. (2008). Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rainforest. *Ecology*, 89(9):2 645–2 656.

Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Spain, A., et Martin, S. (1992). Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. *Myths and Science of Soils of the Tropics*, 29:157–185.

Latham, J. (1999). Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest ecology and management*, 120(1):13–21.

Lefebvre, T. (2016). *Influence de l'herbivorie sauvage et domestique en prairie subalpine : réponse métabolique des plantes et conséquences fonctionnelles sur la décomposition des litières*. PhD thesis.

Lefebvre, T. et Gallet, C. (2017). Impacts des grands herbivores sur la végétation des prairies et conséquences sur la décomposition de la litière. *INRA Productions Animales*, 30(5):455–464.

Liehrmann, O., Jégoux, F., Guilbert, M.-A., Isselin-Nondedeu, F., Sad, S., Locatelli, Y., and Baltzinger, C. (2018). Epizoochorous dispersal by ungulates depends on fur, grooming and social interactions. *Ecology and Evolution*, 8(3):1 582–1 594.

Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., et al. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, 244:108 500.

Louthan, A., Valencia, E., Martins, D. J., Guy, T., Goheen, J., Palmer, T., and Doak, D. (2019). Large mammals generate both top-down effects and extended trophic cascades on floral-visitor assemblages. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4):185–198.

Macci, C., Doni, S., Bondi, G., Davini, D., Masciandaro, G., and Pistoia, A. (2012). Effects of wild boar (sus scrofa) grazing on soil properties in mediterranean environment. *Catena*, 98:79–86.

Maillard, M. (2019). *From deer abundance to soil properties: a case study in the forests of Haida Gwaii*. PhD thesis, University of British Columbia.

Maillard, M., Martin, J.-L., Chollet, S., Catomeris, C., Simon, L., and Grayston, S. J. (2021). Belowground effects of deer in a temperate forest are time-dependent. *Forest Ecology and Management*, 493:119 228.

Manning, A. D., Eldridge, D. J., Jones, C. G., et al. (2015). Policy implications of ecosystem engineering for multiple ecosystem benefits. *Advances in reintroduction biology of Australian and New Zealand fauna*, page 1.

Melis, C., Selva, N., Teurlings, I., Skarpe, C., Linnell, J. D., et Andersen, R. (2007). Soil and vegetation nutrient response to bison carcasses in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Ecological Research*, 22(5):807–813.

Melis, C., Teurlings, I., Linnell, J. D., Andersen, R., et Bordoni, A. (2004). Influence of a deer carcass on Coleopteran diversity in a Scandinavian boreal forest: a preliminary study. *European Journal of Wildlife Research*, 50(3):146–149.

Milotic, T., Baltzinger, C., Eichberg, C., Eycott, A. E., Heurich, M., Müller, J., Noriega, J. A., Menendez, R., Stadler, J., Ádám, R., et al. (2019). Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the western palaearctic. *Journal of Biogeography*, 46(1):70–82.

Mohr, D., Cohnstaedt, L. W., et Topp, W. (2005). Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the eifel. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(4):693–700.

Murray, B. D., Webster, C. R., et Bump, J. K. (2013). Broadening the ecological context of ungulate–ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen. *Ecology*, 94(6):1 317–1 326.

Mysterud, A., Qviller, L., Meisingset, E. L., and Viljugrein, H. (2016). Parasite load and seasonal migration in red deer. *Oecologia*, 180(2):401–407.

Norby, R. J. and Cotrufo, M. F. (1 998). A question of litter quality. *Nature*, 396(6 706):17–18.

Olofsson, J. et Oksanen, L. (2001). Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos*, 96(3):507–515.

Pietz, P. J. and Granfors, D. A. (2000). White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) predation on grassland songbird nestlings. *The American Midland Naturalist*, 144(2):419–422.

Pellerin, M., Picard, M., Sad, S., Baubet, E., et Baltzinger, C. (2016). Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Europe. *Basic and Applied Ecology*, 17(4):321–332.

Pellerin, S., Huot, J., et Côté, S. D. (2006). Long-term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. *Biological conservation*, 128(3):316–326.

Pereira, L. M., Owen-Smith, N., et Moleón, M. (2014). Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: Seasonal, regional and intra-guild comparisons. *Mammal Review*, 44(1):44–55.

Picard, M. et Baltzinger, C. (2012). Hitch-hiking in the wild: should seeds rely on ungulates? *Plant Ecology and Evolution*, 145(1):24–30.

Picard, M., Chevalier, R., Barrier, R., Boscardin, Y., et Baltzinger, C. (2016). Functional traits of seeds dispersed through endozoochory by native forest ungulates. *Journal of Vegetation Science*, 27(5):987–998.

Picard, M., Papax, J., Gosselin, F., Picot, D., Bideau, E., et Baltzinger, C. (2015). Temporal dynamics of seed excretion by wild ungulates: implications for plant dispersal. *Ecology and evolution*, 5(13):2 621–2 632.

Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., and Paine, R. T. (1 996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8):609–620.

Putman, R., Apollonio, M., and Andersen, R. (2011). *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press.

Ramirez, J. I. (2021). Uncovering the different scales in deer–forest interactions. *Ecology and Evolution*.

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., den Ouden, J., Moktan, L., Herdoiza, N., et Poorter, L. (2021). Above- and below-ground cascading effects of wild ungulates in temperate forests. *Ecosystems*, 24(1):153–167.

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., et Poorter, L. (2018). Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management*, 424:406–419.

Reimoser, F., Putman, R., et al. (2011). *Ungulate management in Europe: problems and practices.*, chapter Impacts of wild ungulates on vegetation: costs and benefits, pages 144–191.

Riesch, F., Tonn, B., Meißner, M., Balkenhol, N., et Isselstein, J. (2019). Grazing by wild red deer: Management options for the conservation of semi-natural open habitats. *Journal of Applied Ecology*, 56(6):1 311–1 321.

Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I., Levi, T., Lindsey, P. A., et al. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4):e1400103.

Ritchie, M. E. et Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400(6 744):557–560.

Sanders, D., Jones, C. G., Thébault, E., Bouma, T. J., van der Heide, T., van Belzen, J., et Barot, S. (2014). Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos*, 123(5):513–524.

Sandom, C. J., Ejrnæs, R., Hansen, M. D., et Svenning, J.-C. (2014). High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(11):4 162–4 167.

Schley, L. and Roper, T. J. (2003). Diet of wild boar sus scrofa in western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal review*, 33(1):43–56.

Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W.-U., Ellenberg, H., et von Oheimb, G. (2004). Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *European Journal of Forest Research*, 123(2):167–176.

Schmitz, O. J. (2008). Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39:133–152.

Schrama, M., Heijning, P., Bakker, J. P., van Wijnen, H. J., Berg, M. P., et Olff, H. (2013). Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. *Oecologia*, 172(1):231–243.

Sims, N. K. (2006). *The ecological impacts of wild boar rooting in East Sussex*. PhD thesis, University of Sussex.

Stark, S., Wardle, D. A., Ohtonen, R., Helle, T., et Yeates, G. W. (2000). The effect of reindeer grazing on decomposition, mineralization and soil biota in a dry oligotrophic scots pine forest. *Oikos*, 90(2):301–310.

Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Kie, J. G., Cimon, N. J., and Johnson, B. K. (2002). Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. *Journal of Mammalogy*, 83(1):229–244.

Stockton, S. A., Allombert, S., Gaston, A. J., et Martin, J.-L. (2005). A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation*, 126(1):118–128.

Sui, Y., He, W., Pan, X., et Dong, M. (2011). Partial mechanical stimulation facilitates the growth of the rhizomatous plant *Leymus secalinus*: modulation by clonal integration. *Annals of botany*, 107(4):693–697.

Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., and Anderson, J. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Vol. 5. University of California Press.

Teitelbaum, C. S., Huang, S., Hall, R. J., and Altizer, S. (2018). Migratory behaviour predicts greater parasite diversity in ungulates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 285(1875):20180089.

Towne, E. G. (2000). Prairie vegetation and soil nutrient responses to ungulate carcasses. *Oecologia*, 122(2):232–239.

Tschöpe, O., Wallschläger, D., Burkart, M., and Tielbörger, K. (2011). Managing open habitats by wild ungulate browsing and grazing: A case-study in North-Eastern Germany. *Applied Vegetation Science*, 14(2):200–209.

Van Wieren, S. E. and Van Langevelde, F. (2008). Structuring herbivore communities: the role of habitat and diet. pages 237–262.

Vavra, M. and Riggs, R. A. (2010). Managing multi-ungulate systems in disturbance-adapted forest ecosystems in North America. *Forestry*, 83(2):177–187.

Vázquez, D. P. et Simberloff, D. (2003). Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*, 6(12):1077–1083.

Velamazán, M., San Miguel, A., Escribano, R., et Perea, R. (2017). Threatened woody flora as an ecological indicator of large herbivore introductions. *Biodiversity and Conservation*, 26(4):917–930.

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

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H., et Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677):1629–1633.

Wardle, D. A., Barker, G. M., Yeates, G. W., Bonner, K. I., et Ghani, A. (2001). Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs*, 71(4):587–614.

Wessels-de Wit, S. et Schwabe, A. (2010). The fate of sheep-dispersed seeds: Plant species emergence and spatial patterns. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(10):656–665.

Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P., et Liberg, O. (2013). Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PloS one*.

Wilby, A., Shachak, M., et Boeken, B. (2001). Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos*, 92(3):436–444.

Wilkerson, M. L., Roche, L. M., and Young, T. P. (2013). Indirect effects of domestic and wild herbivores on butterflies in an African savanna. *Ecology and evolution*, 3(11):3672–3682.

Wirthner, S., Schütz, M., Page-Dumroese, D. S., Busse, M. D., Kirchner, J. W., et Risch, A. C. (2012). Do changes in soil properties after rooting by wild boars (*Sus scrofa*) affect understory vegetation in Swiss hardwood forests? *Canadian Journal of Forest Research*, 42(3):585–592.

Chapitre 5

Abbas, F., Merlet, J., Morellet, N., Verheyden, H., Hewison, A. M., Cargnelutti, B., Angibault, J., Picot, D., Rames, J., Lourtet, B., et al. (2012). Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe. *Oikos*, 121(8):1271–1278.

Bagchi, S. et Ritchie, M. E. (2010). Introduced grazers can restrict potential soil carbon sequestration through impacts on plant community composition. *Ecology letters*, 13(8):959–968.

Bagchi, S., Roy, S., Maitra, A., and Sran, R. S. (2017). Herbivores suppress soil microbes to influence carbon sequestration in the grazing ecosystem of the trans-Himalaya. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 239:199–206.

ardgett, R. et Wardle, D. (2003). Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. ***Ecology***, 84(9):2 258–2 268.

Barthelemy, H., Stark, S., Michelsen, A., et Olofsson, J. (2018). Urine is an important nitrogen source for plants irrespective of vegetation composition in an arctic tundra: Insights from a 15N-enriched urea tracer experiment. *Journal of Ecology*, 106(1):367–378.

Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., et Hewison, A. M. (2013). Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European journal of wildlife research*, 59(2):185–193.

Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., Adler, P. B., Alberti, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., et al. (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508(7 497):517–520.

Byrnes, R. C., Eastburn, D. J., Tate, K. W., et Roche, L. M. (2018). A global meta-analysis of grazing impacts on soil health indicators. *Journal of environmental quality*, 47(4):758–765.

Capitani, C., Bertelli, I., Varuzza, P., Scandura, M., et Apollonio, M. (2004). A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian biology*, 69(1):1–10.

Catorci, A., Tardella, F., Piermarteri, K., Pennesi, R., Malatesta, L., Corazza, M., et Scocco, P. (2016). Effect of red deer grazing on alpine hay meadows: biodiversity and management implications. *Applied Ecology and Environmental Research*.

Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., et al. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *science*, 346(6 216):1 517–1 519.

Chollet, S., Maillard, M., Schörghuber, J., Grayston, S., et Martin, J.-L. (2020). Deer slow down litter decomposition by reducing litter quality in a temperate forest. *Ecology*.

Chu, L., Ishikawa, Y., Shiraki, K., Wakahara, T., Uchiyama, Y., et al. (2010). Relationship between forest floor cover percentage and soil erosion rate on the forest floor with an impoverished understory grazed by deer (*Cervus nippon*) at Doudaira, Tanzawa mountains. *Journal of the Japanese Forest Society*, 92(5):261–268.

Conant, R. T., et Paustian, K. (2002). Potential soil carbon sequestration in overgrazed grassland ecosystems. *Global biogeochemical cycles*, 16(4):90–1.

Garrido, P., Edenius, L., Mikusinski, G., Skarin, A., Jansson, A., and Thulin, C.-G. (2021). Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio*, 50(1):101.

Kervinio, Y., et Rais Assa, C. (2019). La séquestration de carbone par les écosystèmes en France. Commissariat général au développement durable (MTECT). *La Documentation française (ed.), e-publication*.

Kervinio, Y. (2020). Rapport de première phase de l'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques. Du constat à l'action. Commissariat général au développement durable (MTECT). *La Documentation française (ed.), e-publication*.

Kowalczyk, R., Kaminski, T., and Borowik, T. (2021). Do large herbivores maintain open habitats in temperate forests? *Forest Ecology and Management*, 494:119 310.

Kristensen, J. A., Svenning, J.-C., Georgiou, K., and Malhi, Y. (2021). Can large herbivores enhance ecosystem carbon persistence? *Trends in ecology & evolution*.

Espuno, N. (2004). *Impact du loup (Canis lupus) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour*. PhD thesis, Montpellier 2.

Etienne, M. (2001). Aménagement de la forêt méditerranéenne contre les incendies et biodiversité. *Revue Forestière Française*.

Evans, R. (1997). Soil erosion in the uk initiated by grazing animals: a need for a national survey. *Applied Geography*, 17(2):127–141.

Eze, S., Palmer, S. M., et Chapman, P. J. (2018). Soil organic carbon stock in grasslands: Effects of inorganic fertilizers, liming and grazing in different climate settings. *Journal of environmental management*, 223:74–84.

Frank, D. A., Kuns, M. M., et Guido, D. R. (2002). Consumer control of grassland plant production. *Ecology*, 83(3):602–606.

Gervasi, V., Nilsen, E. B., Odden, J., Bouyer, Y., et Linnell, J. (2014). The spatio-temporal distribution of wild and domestic ungulates modulates lynx kill rates in a multi-use landscape. *Journal of Zoology*, 292(3):175–183.

Houghton, R. (2007). Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, 35:313–347.

Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., Randi, E., Serafini, M., Torretta, E., et Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock? factors influencing wolf diet in northern Italy. *Biological Conservation*, 195:156–168.

IPCC (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. In press.

Iravani, M., Schütz, M., Edwards, P. J., Risch, A. C., Scheidegger, C., et Wagner, H. H. (2011). Seed dispersal in red deer (*Cervus elaphus* L.) dung and its potential importance for vegetation dynamics in subalpine grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 12(6):505–515.

Janeiro-Otero, A., Newsome, T. M., Van Eeden, L. M., Ripple, W. J., et Dormann, C. F. (2020). Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation*, 243:108 433.

Jáuregui, B. M., Garcá, U., Osoro, K., et Celaya, R. (2009). Sheep and goat grazing effects on three Atlantic heathland types. *Rangeland ecology & management*, 62(2):119–126.

Köster, E., Köster, K., Aurela, M., Laurila, T., Berninger, F., Lohila, A., Pumpanen, J., et al. (2013). Impact of reindeer herding on vegetation biomass and soil carbon content: a case study from Sodankylä, Finland. *Boreal Environment Research*.

Köster, K., Berninger, F., Köster, E., et Pumpanen, J. (2015). Influences of reindeer grazing on above-and belowground biomass and soil carbon dynamics. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47(3):495–503.

Kramer, K., Groen, T., et van Wieren, S. v. (2003). The interacting effects of ungulates and fire on forest dynamics: an analysis using the model FORSPACE. *Forest ecology and management*, 181(1-2):205–222.

Lecomte, X., Caldeira, M. C., Catry, F. X., Fernandes, P. M., Jackson, R. B., et Bugalho, M. N. (2019). Ungulates mediate trade-offs between carbon storage and wildfire hazard in Mediterranean oak woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 56(3):699–710.

Linnell, J. D. et Cretois, B. (2018). *Research for AGRI Committee - The revival of wolves and other large predators and its impact on farmers and their livelihood in rural regions of Europe*. European Parliament.

López-Dáz, M., Bentez, R., et Moreno, G. (2017). How do management techniques affect carbon stock in intensive hardwood plantations? *Forest Ecology and Management*, 389:228–239.

Lovreglio, R., Meddour-Sahar, O., and Leone, V. (2014). Goat grazing as a wildfire prevention tool: a basic review. *Iforest-Biogeosciences and Forestry*, 7(4):260.

Maillard, M. (2019). *From deer abundance to soil properties: a case study in the forests of Haida Gwaii*. PhD thesis, University of British Columbia.

Mancilla Leytón, J. M. et Martín Vicente, Á. (2012). Biological fire prevention method: Evaluating the effects of goat grazing on the fire-prone mediterranean scrub. *Forest Systems*, 21 (2), 199-204.

Marino, E., Hernando, C., Planelles, R., Madrigal, J., Guijarro, M., et Sebastián, A. (2014). Forest fuel management for wildfire prevention in spain: a quantitative SWOT analysis. *International journal of wildland fire*, 23(3):373–384.

Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., and Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3):782–801.

McNaughton, S. (1988). Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates.

McSherry, M. E. et Ritchie, M. E. (2013). Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global change biology*, 19(5):1347–1357.

Meriggi, A., Dagradi, V., Dondina, O., Perversi, M., Milanesi, P., Lombardini, M., Raviglione, S., et Repossi, A. (2015). Short-term responses of wolf feeding habits to changes of wild and domestic ungulate abundance in Northern Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 27(4):389–411.

Mestdagh, I., Lootens, P., Van Cleemput, O., et Carlier, L. (2006). Variation in organic-carbon concentration and bulk density in Flemish grassland soils. *Journal of plant nutrition and soil science*, 169(5):616–622.

Milanesi, P., Meriggi, A., et Merli, E. (2012). Selection of wild ungulates by wolves *Canis lupus* (L. 1758) in an area of the Northern Apennines (North Italy). *Ethology Ecology & Evolution*, 24(1):81–96.

Moa, P. F., Herfindal, I., Linnell, J. D., Overskaug, K., Kvam, T., et Andersen, R. (2006). Does the spatiotemporal distribution of livestock influence forage patch selection in eurasian lynx *Lynx lynx? Wildlife Biology*, 12(1):63–70.

Morellet, N., Van Moorter, B., Cargnelutti, B., Angibault, J.-M., Lourtet, B., Merlet, J., Ladet, S., et Hewison, A. M. (2011). Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology*, 26(7):999–1010.

Murray, B. D., Webster, C. R., et Bump, J. K. (2013). Broadening the ecological context of ungulate–ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen. *Ecology*, 94(6):1317–1326.

Nüsse, A., Linsler, D., Kaiser, M., Ebeling, D., Tonn, B., Isselstein, J, et Ludwig, B. (2017). Effect of grazing intensity and soil characteristics on soil organic carbon and nitrogen stocks in a temperate long-term grassland. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 63(12):1776–1783.

Odadi, W. O., Karachi, M. K., Abdulrazak, S. A, et Young, T. P. (2011). African wild ungulates compete with or facilitate cattle depending on season. *science,* 333(6050):1753–1755.

Odden, J., Herfindal, I., Linnell, J. D, et Andersen, R. (2008). Vulnerability of domestic sheep to lynx depredation in relation to roe deer density. *The journal of wildlife management*, 72(1):276–282.

Odden, J., Nilsen, E. B, et Linnell, J. D. (2013). Density of wild prey modulates lynx kill rates on free-ranging domestic sheep. *PloS one*, 8(11):e79261.

Olofsson, J. and Oksanen, L. (2001). Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos*, 96(3):507–515.

Pardini, A., Natali, F, et Tallarico, R. (2007). Horse grazing in firebreaks sown with Trifolium brachycalycinum (Katznl. & Morley) and Cynodon dactylon (L.) Pers. *Agroforestry systems*, 70(1):17–24.

Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R., McInnes, P, et Cohen, Y. (1993). Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology*, 74(2):467–480.

Poulle, M.-L., Carles, L., and Lequette, B. (1997). Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the mercantour mountains (Southeastern France). *Revue d'écologie*.

Riesch, F., Tonn, B., Meißner, M., Balkenhol, N., and Isselstein, J. (2019). Grazing by wild red deer: Management options for the conservation of semi-natural open habitats. *Journal of Applied Ecology*, 56(6):1311–1321.

Rouet-Leduc, J., Pe'er, G., Moreira, F., Bonn, A., Helmer, W., Shahsavan Zadeh, S. A. A. et van der Plas, F. (2021). Effects of large herbivores on fire regimes and wildfire mitigation. *In review*.

Ruiz-Mirazo, J., Robles, A. B., et González-Rebollar, J. L. (2011). Two-year evaluation of fuelbreaks grazed by livestock in the wildfire prevention program in Andalusia (Spain). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(1-2):13–22.

Saïd, S., Saba, C., Laurent, L., Barrère, J., Reeb, M., Tissaux, J.-C., Warnant, C., Lambert, J., et Cuiller, B. (2019). Influence des populations d'ongulés sauvages sur la régénération forestière du chêne : le dispositif EFFORT. *Faune Sauvage*, 322:25–30.

Sand, H., Eklund, A., Zimmermann, B., Wikenros, C., et Wabakken, P. (2016). Prey selection of scandinavian wolves: single large or several small? *PloS one*, 11(12):e0168062.

San Miguel-Ayanz, A., Garcá-Calvo, R. P., Garcá-Olalla, M., et al. (2010). Wild ungulates vs extensive livestock. looking back to face the future. *Options Méditerranéennes*, 92:27–34.

Schirpke, U., Meisch, C., Marsoner, T., and Tappeiner, U. (2018). Revealing spatial and temporal patterns of outdoor recreation in the European Alps and their surroundings. *Ecosystem services*, 31:336–350.

Schmitz, O. J., Wilmers, C. C., Leroux, S. J., Doughty, C. E., Atwood, T. B., Galetti, M., Davies, A. B., and Goetz, S. J. (2018). Animals and the zoogeochemistry of the carbon cycle. *Science*, 362(6419).

Seagle, S. W. (2003). Can ungulates foraging in a multiple-use landscape alter forest nitrogen budgets? *Oikos*, 103(1):230–234.

Singer, F. J. and Schoenecker, K. A. (2003). Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):189–204.

Takumi, K., Sprong, H., et Hofmeester, T. R. (2019). Impact of vertebrate communities on ixodes ricinus-borne disease risk in forest areas. *Parasites & vectors,* 12(1):1–12.

Tanentzap, A. J. and Coomes, D. A. (2012). Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews*, 87(1):72–94.

Tschöpe, O., Wallschläger, D., Burkart, M., et Tielbörger, K. (2011). Managing open habitats by wild ungulate browsing and grazing: A case-study in North-Eastern Germany. *Applied Vegetation Science*, 14(2):200–209.

Velamazan, M., Perea, R., et Bugalho, M. N. (2020). Ungulates and ecosystem services in mediterranean woody systems: A semi-quantitative review. *Journal for Nature Conservation*, 55:125837.

Velamazán, M., San Miguel, A., Escribano, R., et Perea, R. (2018). Use of firebreaks and artificial supply points by wild ungulates: effects on fuel load and woody vegetation along a distance gradient. *Forest ecology and management*, 427:114–123.

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H., et Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677):1629–1633.

Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., Zhou, H., et Hosseinibai, S. (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 23(3):1167–1179.

Chapitre 6

Anses (2018). Avis de l'agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif au risque sanitaire lié à la consommation de gibier au regard des contaminants chimiques environnementaux (dioxines, polychlorobiphényles (PCB), cadmium et plomb). Technical report, ansES.

BIPE. Jobard, E., Marquay, J., Prigent, Q., Radureau, S., and des Robert, M.-L. (2016). Évaluation du service écosystémique chasse en 2015.

Bodnar, K., Benak, A., Skobrak, E. B., et al. (2010). Analyses of consumer preferences and attitudes on hungarian game meat market (preliminary report). *Lucrări Stiintifice*, 53(1):9–12.

Cazes-Valette, G. (2004). Le rapport à la viande chez le mangeur français contemporain. rapport d'étude sociologique.

Cazes-Valette, G. (2008). *Les déterminants du rapport à la viande chez le mangeur français contemporain*. PhD thesis, Paris, EHESS.

Chen, P.-Y., Stokes, A., and McKittrick, J. (2009). Comparison of the structure and mechanical properties of bovine femur bone and antler of the North American elk (*Cervus elaphus canadensis*). *Acta Biomaterialia*, 5(2):693–706.

Dobrowolska, A. (2002). Chemical composition of the red deer (*Cervus elaphus*) antlers, with a particular reference to the toxic metal contents. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft, 48(1):148–155*.

Ducluzeau, P. (2004). Chasse et nutrition. Technical report, CHU Angers.

Figuié, M. and Malivel, R. (2017). La consommation de viande de chasse en France et en Europe. Synthèse bibliographique.

Goguen, A. D., Riley, S. J., Organ, J. F., and Rudolph, B. A. (2018). Wild-harvested venison yields and sharing by Michigan deer hunters. *Human Dimensions of Wildlife*, 23(3):197–212.

Hoffman, L. C. and Wiklund, E. (2006). Game and venison–meat for the modern consumer. *Meat science*, 74(1):197–208.

Ljung, P. E., Riley, S. J., Heberlein, T. A., and Ericsson, G. (2012). Eat prey and love: Game-meat consumption and attitudes toward hunting. *Wildlife Society Bulletin,* 36(4):669–675.

Maaf-IGN (2016). *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats*. Maaf-IGN, Paris, 343p.

Marescotti, M. E., Caputo, V., Demartini, E., and Gaviglio, A. (2019). Discovering market segments for hunted wild game meat. *Meat science*, 149:163–176.

Roudelle, O. (2018). Caractérisation sociologique et économique de la consommation de viande de grand gibier dans l'hérault. Master's thesis, Sorbonne Université.

Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., and Landelle, P. (2012). Ongulés sauvages en captivité. Inventaire national. *Faune Sauvage*, 297:15–23.

Tomasevic, I., Novakovic, S., Solowiej, B., Zdolec, N., Skunca, D., Krocko, M., Nedomova, S., Kolaj, R., Aleksiev, G., and Djekic, I. (2018). Consumers' perceptions, attitudes and perceived quality of game meat in ten European countries. *Meat science*, 142:5.

Winkelmayer, R. and Paulsen, P. (2008). Direct marketing of meat from wild game in Austria. *Fleischwirtschaft*, 88(4):122–125.

Wu, F., Li, H., Jin, L., Li, X., Ma, Y., You, J., Li, S., and Xu, Y. (2013). Deer antler base as a traditional Chinese medicine: a review of its traditional uses, chemistry and pharmacology. *Journal of Ethnopharmacology*, 145(2):403–415.

Chapitre 7

Abildtrup, J. et Garcia, S. (2020). Efese : Les usages récréatifs des forêts métropolitaines. Commissariat général au développement durable (MTECT). *La Documentation française (ed.), e-publication*.

Albert, C., Luque, G. M., et Courchamp, F. (2018). The twenty most charismatic species. *PloS one*, 13(7):e0199149.

Andersen, O., Wam, H. K., Mysterud, A., et Kaltenborn, B. P. (2014). Applying typology analyses to management issues: deer harvest and declining hunter numbers. *The Journal of Wildlife Management*, 78(7):1 282–1 292.

Ballon, P., Hamard, J., et Pesme, X. (2009). A propos des fortes populations d'ongulés dans le massif forestier du Cosson (Sologne). État des lieux et perpectives. In *Colloque SFER « Chasse, Terrritoires et développement durable - Outils d'analyses, enjeux et perspectives »*, pages 13–p. Société Française d'économie rurale.

BIPE. Jobard, E., Marquay, J., Prigent, Q., Radureau, S., et des Robert, M.-L. (2016). Évaluation du service écosystémique chasse en 2015.

Blanco, J., Moreau, C., Guerbois, C., Barnaud, C., Renaud, P.-C., Deconchat, M., and Andrieu, É. (2021). La biodiversité, une ressource, mais aussi un fardeau ? Intérêt et limites des notions de services et disservices écosystémiques pour repenser les interactions nature-sociétés dans les territoires ruraux. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*, 20(3).

Bullock, C., Joyce, D., and Collier, M. (2018). An exploration of the relationships between cultural ecosystem services, socio-cultural values and well-being. *Ecosystem services*, 31:142–152.

Chaban, Q. (2016). Domaine National de Chambord et tourisme de nature. Le cas de l'espèce comme outil de développement pour le tourisme de nature à Chambord. Master's thesis, Université François Rabelais.

Chanteloup, L. (2013). À la rencontre de l'animal sauvage : dynamiques, usages et enjeux du récréotourisme faunique. Une mise en perspective franco-canadienne de trois territoires : Bauges, Gaspésie, Nunavut. PhD thesis, Grenoble.

Chardonnet, P. et al. (1995). *Faune sauvage africaine : la ressource oubliée*. Luxembourg (Luxembourg) Office des Publications Officielles des Communautés.

Cordellier, M. and Dobré, M. (2015). Usages et images de la forêt en France, Enquête forêt et société. Technical report, Université de Caen et ONF.

Creel, S., Fox, J. E., Hardy, A., Sands, J., Garrott, B., et Peterson, R. O. (2002). Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conservation Biology*, 16(3):809–814.

Curtin, S. (2005). Nature, wild animals and tourism: An experiential view. *Journal of ecotourism*, 4(1):1–15.

Curtin, S. (2010). The self-presentation and self-development of serious wildlife tourists. *International Journal of Tourism Research*, 12(1):17–33.

Curtin, S. (2013). Lessons from Scotland: British wildlife tourism demand, product development and destination management. *Journal of Destination Marketing & Management*, 2(3):196–211.

Curtin, S. et Kragh, G. (2014). Wildlife tourism: Reconnecting people with nature. *Human dimensions of wildlife*, 19(6):545–554.

Defraiteur, L. (2019). Chasse de montagne et rapport à la faune sauvage dans le massif des Bauges : une pratique plurielle. Master's thesis, Université Savoie Mont-Blanc.

Ducarme, F., Luque, G. M., et Courchamp, F. (2013). What are charismatic species for conservation biologists. *BioSciences Master Reviews*, 10(2013):1–8.

Duchesne, M., Côté, S. D., et Barrette, C. (2000). Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biological conservation*, 96(3):311–317.

Dybsand, H. N. H. (2020). In the absence of a main attraction–perspectives from polar bear watching tourism participants. *Tourism Management*, 79:104097.

Foote, L. et Wenzel, G. (2007). Conservation hunting concepts, Canada's Inuit, and polar bear hunting. In *Tourism and the Consumption of Wildlife*, pages 137–150. Routledge.

Francou, D. (2016). Le parc animalier des Pyrénées : espace de découverte de la faune. *Espaces. Tourisme et Loisirs*.

Ginelli, L. (2012). Chasse-gestion, chasse écologique, chasse durable. *Enjeux d'une écologisation*. Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires, (327-328):38–51.

Godlewski, P. (2016). De l'observation de la faune à celle de la biodiversité. *Espaces. Tourisme et Loisirs*.

Gössling, S. (2002). Human–environmental relations with tourism. *Annals of tourism research*, 29(2):539–556.

Gruas, L., Perrin-Malterre, C., et Loison, A. (2020). Aware or not aware? A literature review reveals the dearth of evidence on recreationists' awareness of wildlife disturbance. *Wildlife Biology*, 2020(4).

Guilbaud, J. and Colas-Belcour, F. (1999). La Chasse et le Droit.

Guyon, F. (2013). Le tourisme halieutique et cynégétique en France métropolitaine, entre mise en marché et valorisation sociale des territoires : Essai d'identification des facteurs de légitimation. *Téoros: revue de recherche en tourisme*, 32(1):47–55.

Higginbottom, K., Northrope, C., et Green, R. (2001). *Positive effects of wildlife tourism on wildlife*. CRC for Sustainable Tourism Gold Coast.

Kellert, S. R. (1979). *Public attitudes toward critical wildlife and natural habitat issues: phase I*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service & Yale University.

Kervinio, Y., Martinez, Q., et Rayé, G. (2021). Efese : recommandations à partir du cas de la réintroduction des vautours dans les parcs naturels régionaux du vercors et des baronnies provençales. *Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication*.

Leader-Williams, N. (2009). Conservation and hunting: friends or foes. *Recreational Hunting, Conservation and Rural Livelihoods. Oxford: Wiley-Blackwell*, pages 9–25.

Leroux, C. (2016). Le parc de Sainte-Croix : un site de loisir dans un biotope exceptionnel. *Espaces. Tourisme et Loisirs*.

Lovelock, B. (2007). *Tourism and the consumption of wildlife: Hunting, shooting and sport fishing*. Routledge.

Maaf-IGN (2016). *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats*. Maaf-IGN, Paris, 343p.

Margaryan, L. et Wall-Reinius, S. (2017). Commercializing the unpredictable: perspectives from wildlife watching tourism entrepreneurs in Sweden. *Human Dimensions of Wildlife*, 22(5):406–421.

Mauz, I. (2002). Comment est née la conception française des parcs nationaux ? *Revue de géographie alpine*, 90(2):33–44.

McIntosh, D. et Wright, P. A. (2017). Emotional processing as an important part of the wildlife viewing experience. *Journal of Outdoor Recreation and Tourism*, 18:1–9.

Mysterud, A., Rivrud, I. M., Gundersen, V., Rolandsen, C. M., et Viljugrein, H. (2020). The unique spatial ecology of human hunters. *Nature human behaviour*, 4(7):694–701.

Newsome, D., Dowling, R. K., et Moore, S. A. (2005). *Wildlife tourism*. Channel View Publications.

Papouchis, C. M., Singer, F. J., et Sloan, W. B. (2001). Responses of desert bighorn sheep to increased human recreation. *The Journal of wildlife management*, pages 573–582.

Pelletier, F. (2006). Effects of tourist activities on ungulate behaviour in a mountain protected area. *Journal of Mountain Ecology*, 8.

Peyron, J.-L., Harou, P., Niedzwiedz, A., et Stenger, A. (2002). National survey on demand for recreation in French forests.

Reiser, D. (2016). Le parc animalier local, avenir du parc zoologique ? *Espaces tourisme et loisirs*.

Rodger, K., Moore, S. A., et Newsome, D. (2009). Wildlife tourism, science and actor network theory. *Annals of Tourism research*, 36(4):645–666.

Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., et Landelle, P. (2012). Ongulés sauvages en captivité. Inventaire national. *Faune sauvage*, 297:15–23.

Scherrer, V. (2002). Réinventer la chasse pour le XXIe siècle. *Revue du Conseil économique et social*, (20):216.

Sébastien, L. et Ferment, A. (2001). *Forêt cherche propriétaire pour relation durable. Etude sur la propriété forestière de Sologne*. ECOFOR.

Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biological conservation*, 141(9):2159–2173.

Tapper, R. (2006). *Wildlife watching and tourism: a study on the benefits and risks of a fast growing tourism activity and its impacts on species*. UNEP/Earthprint.

Tardif, J. (2003). Écotourisme et développement durable. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*, 4(1).

Tremblay, P. (2002). Tourism wildlife icons: Attractions or marketing symbols? *Journal of Hospitality and Tourism Management*, 9(2):164–181.

Vollet, D. (2013). Analyse de l'impact économique de la chasse sur l'emploi local en France : Quelles perspectives pour un développement territorial durable des activités de loisirs ? *Téoros : revue de recherche en tourisme*, 32(1):56–68.

Vollet, D. et Vial, C. (2018). Rôle des loisirs de nature dans le développement territorial : illustration à partir des loisirs équestres et cynégétiques. *Géographie, économie, société*, 20(2):183–203.

Wall Reinius, S. et Fredman, P. (2007). Protected areas as attractions. *Annals of Tourism Research*, 34(4):839–854.

Yengué, J. L. (2019). Du château à la forêt : la place de la nature à Chambord. *Revue forestière française*.

Chapitre 8

Callou, C. and Haffner, P. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes*, L'Homme et les ongulés et Lagomorphes. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Patrimoines naturels.

Chassagneux, A., Calenge, C., Marchand, P., Richard, E., Guillaumat, E., Baubet, E., and Sad, S. (2020). Should I stay or should I go? Determinants of immediate and delayed movement responses of female red deer (*Cervus elaphus*) to drive hunts. *PloS one*, 15(3): e0228865.

Cheylan, M. (1991). Rapport de synthèse du groupe reptiles-amphibiens. *Observatoire du patrimoine naturel. Ministère de l'Environnement. Paris.*

Gauthier, P., Debussche, M., and Thompson, J. (2009). Proposition d'une méthode pour hiérarchiser les priorités de conservation des espèces végétales : application aux échelles régionale, départementale et locale. *Espace naturel.*

Martin-Sisteron, M. (2007). L'animal et l'homme, l'étonnante aventure de la fable animalière. *Bulletin de l'Académie vétérinaire de France.*

Mauz, I. (2012). Les justifications mouvantes de la patrimonialisation des espèces « remarquables ». L'exemple du bouquetin des Alpes. *ethnographiques.org,* (24) : en–ligne.

Savouré-Soubelet, A. and Meyer, S. (2018). Liste hiérarchisée d'espèces pour la conservation en France. Technical report, UMS PatriNat.

Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., and Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes.*

Schmeller, D. S., Gruber, B., Budrys, E., Framsted, E., Lengyel, S., and Henle, K. (2008). National responsibilities in European species conservation: a methodological review. *Conservation Biology*, 22(3):593–601.

Tzanavaris, C. (2007). *L'animal en tant que symbole et/ou archétype dans la pensée jungienne.* PhD thesis, Faculté de médecine de Créteil.

Chapitres 9 – 10 – 11

Abildtrup, J. and Garcia, S. (2020). Efese : Les usages récréatifs des forêts métropolitaines. Commissariat général au développement durable (CGDD/MTECT). *La Documentation française (ed.), e-publication.*

Abrams, M. D. (2003). Where has all the white oak gone? *BioScience*, 53(10): 927–939.

Algoët, B. (2019). L'observatoire de l'équilibre agro-sylvo-cynégétique : un outil au service des acteurs du territoire du parc national des cévennes. *Revue Forestière Française.*

Altizer, S., Ostfeld, R. S., Johnson, P. T., Kutz, S., and Harvell, C. D. (2013). Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework. *Science*, 341(6145): 514–519.

Andreassen, H. P., Gundersen, H., and Storaas, T. (2005). The effect of scent-marking, forest clearing, and supplemental feeding on moose-train collisions. *The Journal of wildlife management*, 69(3) : 1125–1132.

Anses (2019). Avis et rapport de l'anses relatif à l'évaluation de la pertinence de la vaccination des bouquetins du Bargy contre la brucellose. Technical report, ansES.

Apollonio, M., Belkin, V. V., Borkowski, J., Borodin, O. I., Borowik, T., Cagnacci, F., Danilkin, A. A., Danilov, P. I., Faybich, A., Ferretti, F., et al. (2017). Challenges and science-based implications for modern management and conservation of european ungulate populations. *Mammal research*, 62(3):209–217.

Artois, M. (2003). Wildlife infectious disease control in Europe. *J Mt Ecol*, 7:89–97.

Artois, M., Caron, A., Leighton, F., Bunn, C., and Vallat, B. (2006). Wildlife and emerging diseases. *Revue Scientifique et Technique (International Office of Epizootics)*, 25(3): 897–912.

Ballon, P., Guibert, B., Hamard, J.-P., Guillon, N., Guillon, N., and Boscardin, Y. (1999). Sensibilité de quelques essences forestières de reboisement à l'abroutissement par le chevreuil (capreolus capreolus). *Revue forestière française*.

Ballon, P., Hamard, J.-P., Castex, L., and Corvol, A. (2004). Les dégâts de cervidés en forêt : mythe ou réalité ? pages 331–343.

Ballon, P., Hamard, J.-P., and Klein, F. (2005). Importance des dégâts de cervidés en forêt. Principaux acquis et recommandations suite à la mise en place d'un observatoire national. *Revue forestière française*.

Ballon, P. and Maizeret, C. (1991). Conséquences des dégâts de cervidés sur la productivité du pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Bulletin mensuel de l'ONC*, pages p–37.

Baltzinger, C., Shukla, U., Msweli, L. S., Downs, C. T., et al. (2020). Ungulates as dispersal vectors of non-native plants. In Traveset, A. & Richardson, D. M., editor, *Plant invasions : the role of biotic interactions*, volume 13, chapter Ungulates as dispersal vectors of non-native plants, pages 105–137. CABI.

Barrere, J., Petersson, L. K., Boulanger, V., Collet, C., Felton, A. M., Löf, M., and Sad, S. (2021). Canopy openness and exclusion of wild ungulates act synergistically to improve oak natural regeneration. *Forest Ecology and Management*, 487: 118 976.

Barrientos, R. and Borda-de Água, L. (2017). Railways as barriers for wildlife: current knowledge. *Railway ecology*, pages 43–64.

Barrios-Garcia, M. N. and Ballari, S. A. (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biological Invasions*, 14(11): 2 283–2 300.

Bartoszek, J. and Greenwald, K. R. (2009). A population divided: railroad tracks as barriers to gene flow in an isolated population of marbled salamanders (*Ambystoma opacum*). *Herpetological Conservation and Biology*, 4(2): 191–197.

Baubet, E., Brandt, S., and Fournier-Chambrillon, C. (2009). La consommation de vers de terre par le sanglier : quelle relation avec les dégâts sur prairie. *Faune sauvage*, (283): 8–13.

Beaudesson, P. (2020). Coûts des protections contre le gibier. *Forêt entreprise*, (250): 51–53.

Bernard, M. (2018). *Changements climatiques et herbivorie : influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées*. PhD thesis, Université Montpellier.

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J.-F., and Sad, S. (2017). Deer browsing promotes norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, 400 : 269–277.

Billon, L. (2019). Suivi de la mortalité faune/véhicules sur le réseau routier national premiers résultats. Technical report, UMS PatriNat.

Billon, L., Sordello, R., and Touroult, J. (2015). Protocole de recensement des collisions entre la faune sauvage et les véhicules : proposition d'un socle commun. *Service du patrimoine naturel, muséum national d'Histoire naturelle, Paris. SPN*, 40:18.

Blanco, J., Moreau, C., Guerbois, C., Barnaud, C., Renaud, P.-C., Deconchat, M., and Andrieu, É. (2021). La biodiversité, une ressource, mais aussi un fardeau ? intérêt et limites des notions de services et disservices écosystémiques pour repenser les interactions nature-sociétés dans les territoires ruraux. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*, 20(3).

Bleier, N., Kovács, I., Schally, G., Szemethy, L., and Csányi, S. (2016). Spatial and temporal characteristics of the damage caused by wild ungulates in maize (Zea mays L.) crops. *International journal of pest management*, 63(1): 92–100.

Bleier, N., Lehoczki, R., Újváry, D., Szemethy, L., and Csányi, S. (2012). Relationships between wild ungulates density and crop damage in Hungary. *Acta Theriologica*, 57(4): 351–359.

Bleier, N., Márkus, M., Katona, K., and Szemethy, L. (2008). The role of agriculture areas in the habitat use of red deer. In *92nd annual meeting of the German Society of Mammalogy. Vienna*, volume 14.

Boisvenue, C. and Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity–evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12(5): 862–882.

Borderieux, J., Paillet, Y., Dalmasso, M., Mårell, A., Perot, T., and Vallet, P. (2021). The presence of shade-intolerant conifers facilitates the regeneration of Quercus petraea in mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 491: 119189.

Bradshaw, L. and Waller, D. M. (2016). Impacts of white-tailed deer on regional patterns of forest tree recruitment. *Forest Ecology and Management*, 375: 1–11.

Brandt, S., Baubet, E., Vassant, J., and Servanty, S. (2006). Régime alimentaire du sanglier en milieu forestier de plaine agricole. *Faune Sauvage*, 273 : 20–27.

Bretaud, J. (2013). Protocole de relevé des collisions, DIR ouest, Cerema Ouest, Nantes, 16p.

Brossier, P., Pallu, J., et al. (2016). *Le guide pratique de l'équilibre forêt-gibier. Forêt-Entreprise*, (238): 6–9.

Brunet, J., Bukina, Y., Hedwall, P.-O., Holmström, E., and von Oheimb, G. (2014). Pathogen induced disturbance and succession in temperate forests: evidence from a 100-year data set in Southern Sweden. *Basic and applied ecology*, 15(2): 114–121.

Cahill, S., Llimona, F., Cabaneros, L., and Calomardo, F. (2012). Characteristics of wild boar (*Sus scrofa*) habituation to urban areas in the Collserola natural park (Barcelona) and comparison with other locations. *Animal Biodiversity and Conservation*, 35(2): 221–233.

Calenge, C., Maillard, D., Fournier, P., and Fouque, C. (2004). Efficiency of spreading maize in the garrigues to reduce wild boar (Sus scrofa) damage to mediterranean vineyards. *European Journal of Wildlife Research*, 50(3): 112–120.

Cappa, F., Bani, L., and Meriggi, A. (2021). Factors affecting the crop damage by wild boar (Sus scrofa) and effects of population control in the Ticino and Lake Maggiore Park (North-western Italy). *Mammalian Biology*, pages 1–13.

Carnis, L. and Facchini, F. (2012). Une approche économique des dégâts de gibier. Indemnisation, prix et propriété. *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, (327-328) : 126–142.

Carsignol, J. (2003). Systèmes et mesure visant à réduire le nombre de collisions avec les grands ongulés. *Note d'information Economie Environnement Conception*, (72).

Castillo-Contreras, R., Mentaberre, G., Aguilar, X. F., Conejero, C., Colom-Cadena, A., Ráez-Bravo, A., González-Crespo, C., Espunyes, J., Lavn, S., and López-Olvera, J. R. (2021). Wild boar in the city: Phenotypic responses to urbanisation. *Science of The Total Environment*, 773: 145 593.

Guide d'indemnisation des dégâts de grand gibier. Technical report, Chambre d'Agriculture.

Chandler, J. C., Bevins, S. N., Ellis, J. W., Linder, T. J., Tell, R. M., Jenkins-Moore, M., Root, J. J., Lenoch, J. B., Robbe-Austerman, S., DeLiberto, T. J., et al. (2021). Sars-cov-2 exposure in wild white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *bioRxiv*.

Chandru, G., Pandiyan, J., Durga, V., Govindarajan, M., Alharbi, N. S., Kadaikunnan, S., Khaled, J. M., Panneerselvam, C., and Krishnappa, K. (2020). Seed dispersal by ungulates in the point calimere wildlife sanctuary: A scientific and perspective analysis. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(10):2 790–2 797.

Clevenger, A. P., Chruszcz, B., and Gunson, K. E. (2001). Highway mitigation fencing reduces wildlife-vehicle collisions. *Wildlife Society Bulletin*, pages 646–653.

Clevenger, A. P., Chruszcz, B., and Gunson, K. E. (2003). Spatial patterns and factors influencing small vertebrate fauna road-kill aggregations. *Biological conservation*, 109(1): 15–26.

Coelho, I. P., Kindel, A., and Coelho, A. V. P. (2008). Roadkills of vertebrate species on two highways through the Atlantic forest biosphere reserve, Southern Brazil. *European Journal of Wildlife Research*, 54(4): 689–699

Conejero, C., Castillo-Contreras, R., González-Crespo, C., Serrano, E., Mentaberre, G., Lavn, S., and López-Olvera, J. R. (2019). Past experiences drive citizen perception of wild boar in urban areas. *Mammalian Biology*, 96(1): 68–72.

Côté, S., Rooney, T., Tremblay, J., Dussault, C., and Waller, D. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pages 113–147.

Daniel, M., Danielova, V., Krž, B., Jirsa, A., and Nožicka, J. (2003). Šhift of the tick ixodes ricinus and tick-borne encephalitis to higher altitudes in central Europe. *European Journal of Clinical Microbiology and Infectious Diseases*, 22(5): 327–328.

Darmon, G., Chevrier, T., and Michallet, J. (2016). Forêts et ongulés sauvages. Favoriser une gestion adaptative. Technical report, Conservatoire d'espaces naturels.

Daucourt, E. and Gaudy, M.-L. (2018). Le sanglier, un enjeu majeur pour la gestion de nos territoires : la Creuse et le Territoire-de-Belfort. Technical report, ENTE Ecole d'Aix-en-Provence.

D Schaetzen, F., van Langevelde, F., and WallisDeVries, M. F. (2018). The influence of wild boar (*Sus scrofa*) on microhabitat quality for the endangered butterfly *Pyrgus malvae* in the Netherlands. *Journal of insect conservation*, 22(1): 51–59.

Decors, A. (2005). *L'écorçage par le cerf (Cervus elaphus) : une autovermifugation par les tanins*. PhD thesis, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse.

DeVault, T. L., Beasley, J. C., Humberg, L. A., MacGowan, B. J., Retamosa, M. I., and Rhodes Jr, O. E. (2007). Intrafield patterns of wildlife damage to corn and soybeans in Northern Indiana. *Human-Wildlife Conflicts*, 1(2): 205–213.

Désiré, G. (1992). Grande faune sauvage et circulation routière en France : essai d'analyse géographique et problèmes d'aménagement.

Dorioz, J., Peyron, J.-L., and Nivet, C. (2018). Efese : Les écosystèmes forestiers. *Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication*.

Dorsey, B., Olsson, M., and Rew, L. J. (2015). Ecological effects of railways on wildlife. *Handbook of road ecology*, pages 219–227.

Dovrat, G., Perevolotsky, A., and Ne'Eman, G. (2012). Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas. *Journal of Arid Environments*, 78: 49–54.

Duffett, D., D'Amico, M., Mulero-Pázmány, M., and González-Suárez, M. (2020). Species' traits as predictors of avoidance towards roads and traffic. *Ecological Indicators*, 115: 106 402.

Elmeros, M., Winbladh, J. K., Andersen, P. N., Madsen, A. B., and Christensen, J. T. (2011). Effectiveness of odour repellents on red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a field test. *European journal of wildlife research*, 57(6):1 223–1 226.

Erhouma, E., Guiguen, F., Cheboune, Y., Gauthier, D., Lakhal, L. M., Greenland, T., Mornex, J. F., Leroux, C., and Alogninouwa, T. (2008). Small ruminant lentivirus proviral sequences from wild ibexes in contact with domestic goats. *Journal of general virology*, 89(6): 1 478–1 484.

Farrell, T. M., Sutton, J. E., Clark, D. E., Homer, W. R., Morris, K. I., Finison, K. S., Menchen, G. E., and Cohn, K. H. (1996). Moose' motor vehicle collisions: An increasing hazard in northern New England. *Archives of Surgery*, 131(4): 377–381.

Flament, C. and Hamard, J. (2011). *Observatoire du Donon : Diagnostic de l'impact des cervidés sur l'avenir des peuplements forestiers-Base de travail pour la gestion. (Rapport final).* PhD thesis, IRSTEA.

Forman, R. T., Sperling, D., Bissonette, J. A., Clevenger, A. P., Cutshall, C. D., Dale, V. H., Fahrig, L., France, R. L., Goldman, C. R., Heanue, K., et al. (2003). *Road ecology: science and solutions*. Island press.

Fuller, R. J. and Gill, R. M. (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, *74*(3):193–199.

Gamelon, M., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Gimenez, O., Togo, C., Baubet, E., Klein, F., and Lebreton, J.-D. (2012). Making use of harvest information to examine alternative management scenarios: a body weight-structured model for wild boar. *Journal of Applied Ecology*, 49(4):833–841.

Gatel, J., Loucougaray, G., and Veron, F. (2010). L'impact des dégâts de sanglier sur la végétation en alpage. Technical report, IRSTEA.

Geisser, H. and Reyer, H.-U. (2004). Efficacy of hunting, feeding, and fencing to reduce crop damage by wild boars. *The Journal of Wildlife Management*, 68(4):939–946.

Gill, R. (1992a). A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. deer. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 65(2):145–169.

Gill, R. (1992b). A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. impact on trees and forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 65(4):363–388.

Glista, D. J., DeVault, T. L., and DeWoody, J. A. (2009). A review of mitigation measures for reducing wildlife mortality on roadways. *Landscape and urban planning*, 91(1):1–7.

Gold, S., Korotkov, A., and Sasse, V. (2006). The development of European forest resources, 1950 to 2000. *Forest Policy and Economics*, 8(2):183–192.

Gortázar, C., Ferroglio, E., Höfle, U., Frölich, K., and Vicente, J. (2007). Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research*, 53(4):241–256.

Gourreau (2014). Historique et actualités concernant la brucellose chez les bouquetins du massif du Bargy. Technical report.

Groot Bruinderink, G., Hazebroek, E., and Van Der Voot, H. (1994). Diet and condition of wild boar, Sus scrofa, without supplementary feeding. *Journal of Zoology*, 233(4):631–648.

Groot Bruinderink, G. and Hazebroek, E. (1996). Ungulate traffic collisions in Europe. *Conservation biology*, 10(4):1059–1067.

Guibert, F. (2013). Présentation des accords nationaux entre agriculteurs et chasseurs pour mieux gérer le sanglier et réformer certains aspects de la procédure d'indemnisation. *Lettre du réseau ongulés sauvages*.

Gunson, K. E., Mountrakis, G., and Quackenbush, L. J. (2011). Spatial wildlife-vehicle collision models: A review of current work and its application to transportation mitigation projects. *Journal of environmental management*, 92(4):1074–1082.

Haikonen, H. and Summala, H. (2001). Deer-vehicle crashes: extensive peak at 1 hour after sunset. *American journal of preventive medicine*, 21(3):209–213.

Hamard, J. and Ballon, P. (2009). Guide pratique d'évaluation des dégâts en milieu forestier. Technical report, INRAE.

Hamard, J. and Ballon, P. (2014). Impact des ongulés sauvages sur le renouvellement des peuplements traités en sylviculture irrégulière. Etude de cas, production d'outils de suivis et de diagnostics (rapport final). Technical report, INRAE.

Hamard, J. et al. (1992). Bilan de l'impact des populations de cervidés sur le pin maritime. Technical report, INRAE.

Hamard, J.-P., Ballon, P., and Mesochina, P. (2003). Application d'une nouvelle méthode d'évaluation des dégâts de cervidés en forêt : vers un diagnostic de leur impact sylvicole. *Ingénieries eau-agriculture-territoires*, (35) : p–75.

Heigl, F., Stretz, C. R., Steiner, W., Suppan, F., Bauer, T., Laaha, G., and Zaller, J. G. (2016). Comparing road-kill datasets from hunters and citizen scientists in a landscape context. *Remote Sensing*, 8(10):832.

Hénaux, V., Ngwa-Mbot, D., Memeteau, S., Touratier, A., Bronner, A., and Calavas, D. (2017). Première estimation des coûts vétérinaires et de laboratoire de la surveillance et de la lutte vis-à-vis des maladies réglementées chez les ruminants en France. *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation*, 79:2–11.

Herfindal, I., Tremblay, J.-P., Hester, A. J., Lande, U. S., and Wam, H. K. (2015). Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose. *Forest Ecology and Management*, 348:97–107.

Hewison, A., Vincent, J., and Reby, D. (1998). Social organisation of european roe deer. *The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo*, pages 189–219.

Hubbard, M. W., Danielson, B. J., and Schmitz, R. A. (2000). Factors influencing the location of deer-vehicle accidents in Iowa. *The Journal of Wildlife Management*, pages 707–713.

Huijser, M. P., Duffield, J. W., Clevenger, A. P., Ament, R. J., and McGowen, P. T. (2009). Cost–benefit analyses of mitigation measures aimed at reducing collisions with large ungulates in the United States and Canada: a decision support tool. *Ecology and Society*, 14(2).

IFN (2019). Le mémento. Inventaire forestier. Technical report, IGN.

Jensen, A. M., Götmark, F., and Löf, M. (2012). Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: a field experiment. *Forest Ecology and Management*, 266:187–193.

Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1):65–71.

Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., and Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451(7181):990–993.

Keesing, F., Holt, R. D., and Ostfeld, R. S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology letters*, 9(4):485–498.

Kirby, K. and Watkins, C. (2015). *Europe's changing woods and forests: from wildwood to managed landscapes*. CABI.

Kotulski, Y. and König, A. (2008). Conflicts, crises and challenges: wild boar in the Berlin city–a social empirical and statistical survey. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici*, 17(4):233–246.

Kuijper, D. (2011). Lack of natural control mechanisms increases wildlife–forestry conflict in managed temperate european forest systems. *European Journal of Forest Research*, 130(6):895.

Kuijper, D. P., Cromsigt, J. P., Churski, M., Adam, B., Jedrzejewska, B., and Jedrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in european temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7):1528–1535.

Kuijper, D. P., Cromsigt, J. P., Jedrzejewska, B., Miscicki, S., Churski, M., Jédrzejewski, W., and Kweczlich, I. (2010a). Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the biaowieza primeval forest, poland. *Journal of Ecology*, 98(4):888–899.

Kuijper, D. P., Jedrzejewska, B., Brzeziecki, B., Churski, M., Jedrzejewski, W., and Zybura, H. (2010b). Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the biaowieza primeval forest, poland. *Journal of Vegetation Science*, 21(6):1082–1098.

Lagos, L., Picos, J., and Valero, E. (2012). Temporal pattern of wild ungulate-related traffic accidents in northwest spain. *European Journal of Wildlife Research*, 58(4):661–668.

Langbein, J. (2007). National deer-vehicle collisions project: England 2003–2005. *Final report to the Highways Agency. The Deer Initiative, Wrexham, UK*.

Langbein, J., Putman, R., Pokorny, B., et al. (2010). Traffic collisions involving deer and other ungulates in Europe and available measures for mitigation. *Ungulate management in Europe: problems and practices*, pages 215–259.

Lavsund, S., Nygrén, T., Solberg, E. J., et al. (2003). Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces*, 39(10):109–130.

Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6):1943–1967.

Lindbladh, M. and Foster, D. R. (2010). Dynamics of long-lived foundation species: the history of Quercus in southern Scandinavia. *Journal of Ecology*, 98(6):1330–1345.

Lindgren, E., Tälleklint, L., and Polfeldt, T. (2000). Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental health perspectives*, 108(2):119–123.

Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., et al. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, 244:108500.

Loh, E. H., Zambrana-Torrelio, C., Olival, K. J., Bogich, T. L., Johnson, C. K., Mazet, J. A., Karesh, W., and Daszak, P. (2015). Targeting transmission pathways for emerging zoonotic disease surveillance and control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 15(7):432–437.

Madsen, A. B., Strandgaard, H., and Prang, A. (2002). Factors causing traffic killings of roe deer *Capreolus capreolus* in Denmark. *Wildlife Biology*, 8(1):55–61.

Martin, C., Pastoret, P.-P., Brochier, B., Humblet, M.-F., and Saegerman, C. (2011). A survey of the transmission of infectious diseases/infections between wild and domestic ungulates in Europe. *Veterinary research*, 42(1):1–16.

Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gacic, D., Šprem, N., Kamler, J., Baubet, E., Hohmann, U., Monaco, A., Ozolinš, J., et al. (2015). Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest management science*, 71(4):492–500.

Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csanyi, S., and Stenseth, N. C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, 43(4):721–734.

Montgomery, R. A., Roloff, G. J., and Millspaugh, J. J. (2012). Variation in elk response to roads by season, sex, and road type. *The Journal of Wildlife Management*, 77(2):313–325.

Morand, S. and Lajaunie, C. (2017). Loss of biological diversity and emergence of infectious diseases. In *Bidoiversity and health*, page 29. Elsevier.

Mysterud, A. (2004). Temporal variation in the number of car-killed red deer *Cervus elaphus* in Norway. *Wildlife Biology*, 10(1):203–211.

Mysterud, A. (2006). The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12(2):129–141.

Nezval, V. and Bl, M. (2020). Spatial analysis of wildlife-train collisions on the czech rail network. Ápplied Geography, 125:102 304.

Nichols, R. V., KOeNIGSSON, H., Danell, K., and Spong, G. (2012). Browsed twig environmental DNA: diagnostic PCR to identify ungulate species. *Molecular Ecology Resources*, 12(6):983–989.

Nikula, A., Matala, J., Hallikainen, V., Pusenius, J., Ihalainen, A., Kukko, T., and Korhonen, K. T. (2021). Modelling the effect of moose Alces alces population density and regional forest structure on the amount of damage in forest seedling stands. *Pest Management Science*, 77(2):620–627.

Nilsson, S. G. (1997). Forests in the temperate-boreal transition: natural and man-made features. *Ecological Bulletins*, pages 373–393.

Oja, R., Kaasik, A., and Valdmann, H. (2014). Winter severity or supplementary feeding - which matters more for wild boar? *Acta theriologica*, 59(4):553–559.

Ose, K. and Deshayes, M. (2015). Détection et cartographie des coupes rases par télédétection satellitaire. *Guide méthodologique. Version*, 5.

Pellerin, M., Picard, M., Sad, S., Baubet, E., and Baltzinger, C. (2016). Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Ëurope. *Basic and Applied Ecology*, 17(4):321–332.

Pépin, D. (1991). Alimentation, croissance et reproduction chez la laie : études en conditions naturelles et en captivité. *INRA Productions Animales*.

Perea, A. and Cardoux, J.-N. (2019). Restaurer l'équilibre agro-sylvo-cynégétique pour une pleine maitrise des populations de grand gibier et de leurs dégâts à l'échelle nationale. *Mission parlementaire*.

Périquet, S., Roxburgh, L., L Roux, A., and Collinson, W. J. (2018). Testing the value of citizen science for roadkill studies: A case study from South Africa. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6:15.

Petersson, L. K., Milberg, P., Bergstedt, J., Dahlgren, J., Felton, A. M., Götmark, F., Salk, C., and Löf, M. (2019). Changing land use and increasing abundance of deer cause natural regeneration failure of oaks: Six decades of landscape-scale evidence. *Forest Ecology and Management*, 444:299–307.

Pitaud, J., Rakotoarison, H., Ulrich, E., Piat, J., Moulin, M., Cotten, L., Sédilot-Gasmi, C., and Dumas, N. (2019). Évolution des performances économiques des itinéraires de plantation. Technical report, Office National des Forêts.

Pokorny, B. (2006). Roe deer-vehicle collisions in Slovenia: situation, mitigation strategy and countermeasures. *Veterinarski arhiv*, 76(Suppl.):177–187.

Popp, J. N. and Boyle, S. P. (2017). Railway ecology: underrepresented in science? *Basic and Applied Ecology*, 19:84–93.

Portillo, A., Palomar, A. M., Santibáñez, P., and Oteo, J. A. (2021). Epidemiological aspects of Crimean-Congo hemorrhagic fever in western Europe: what about the future? *Microorganisms*, 9(3):649.

Prentice, J. C., Marion, G., White, P. C., Davidson, R. S., and Hutchings, M. R. (2014). Demographic processes drive increases in wildlife disease following population reduction. *PloS one*, 9(5):e86563.

Puglisi, M. J., Lindzey, J. S., and Bellis, E. D. (1974). Factors associated with highway mortality of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, pages 799–807.

Putman, R. (1997). Deer and road traffic accidents: options for management. *Journal of environmental management*, 51(1):43–57.

Putman, R., Apollonio, M., and Andersen, R. (2011). *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press.

Rakotoarison, H. (2009). *Analyse et modélisation de la gestion du grand gibier : cas de la Région Aquitaine. PhD thesis, Université Montesquieu-Bordeaux IV.*

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., den Ouden, J., Goudzwaard, L., and Poorter, L. (2019). Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 432:478–488.

Rea, R. V. (2003). Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 9(2):81–91.

Reimoser, F. (2003). Steering the impacts of ungulates on temperate forests. *Journal for Nature Conservation*, 10(4):243–252.

Relva, M. A., Nunez, M. A., and Simberloff, D. (2010). Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions*, 12(2):303–311.

Requardt, A., Poker, J., Köhl, M., Schuck, A., Janse, G., Mavsar, R., and Päivinen, R. (2007). Feasibility study on means of combating forest dieback in the European Union. *BFH & EFI Technical Report*.

Roedenbeck, I. A. (2007). *Landscape-scale effects of roads on wildlife*. PhD thesis, Gießen, Univ., Diss., 2007.

Rogeon, G. and Girardet, X. (2012). Identification des points de conflits entre la faune et les routes. Méthode d'observation des collisions par les agents des routes. Retour d'expérience sur le réseau de la DIR est en Franche-Comté.

Ryser-Degiorgis, M.-P., Bischof, D. F., Marreros, N., Willisch, C., Signer, C., Filli, F., Brosi, G., Frey, J., and Vilei, E. M. (2009). Detection of mycoplasma conjunctivae in the eyes of healthy, free-ranging alpine ibex: possible involvement of alpine ibex as carriers for the main causing agent of infectious keratoconjunctivitis in wild Caprinae. *Veterinary microbiology*, 134(3-4):368–374.

Saïd, S., Saba, C., Laurent, L., Barrère, J., Reeb, M., Tissaux, J.-C., Warnant, C., Lambert, J., and Cuiller, B. (2019). Influence des populations d'ongulés sauvages sur la régénération forestière du chêne : le dispositif EFFORT. *Faune sauvage,* 322:25–30.

Saint-Andrieux, C. (1994). Présence du grand gibier en forêt. *Dégâts et méthodes de protection. Phytoma-la Défense des Végétaux,* (463):24–30.

Saint-Andrieux, C., Bonenfant, C., Togo, C., Basille, M., and Klein, F. (2009). Factors affecting beech Fägus sylvatica bark stripping by red deer Cervus elaphus in a mixed forest. *Wildlife Biology*, 15(2):187–196.

Saint-Andrieux, C., Calenge, C., and Bonenfant, C. (2020). Comparison of environmental, biological and anthropogenic causes of wildlife–vehicle collisions among three large herbivore species. *Population Ecology*, 62(1):64–79.

Santos, R. A. L., Ascensão, F., Ribeiro, M. L., Bager, A., Santos-Reis, M., and Aguiar, L. M. (2017). Assessing the consistency of hotspot and hot-moment patterns of wildlife road mortality over time. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1):56–60.

Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., and Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes*.

Schley, L., Dufrêne, M., Krier, A., and Frantz, A. C. (2008). Patterns of crop damage by wild boar (sus scrofa) in Luxembourg over a 10-year period. *European Journal of Wildlife Research,* 54(4):589–599.

Schulze, E. D., Bouriaud, O., Wäldchen, J., Eisenhauer, N., Walentowski, H., Seele, C., Heinze, E., Pruschitzki, U., Dănilă, G., Marin, G., et al. (2014). Ungulate browsing causes species loss in

deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in central and southeastern Europe. *Annals of Forest Research*, 57(2):267–288.

Seiler, A. (2004). Trends and spatial patterns in ungulate-vehicle collisions in Sweden. *Wildlife Biology*, 10(1):301–313.

Seiler, A. and Olsson, M. (2017). Wildlife deterrent methods for railways' an experimental study. Pages 277–291.

Servanty, S., Besnard, S., Michau, F., et al. (2010). La modélisation démographique : un outil d'aide à la gestion du sanglier ? *Faune sauvage*, 288 : 37–43.

Seureau, L. (2020). Analyse des collisions avec le sanglier sur l'axe ferroviaire Le Mans-Nantes et propositions de solutions adaptées. Master's thesis, Université Paris-Saclay.

Sokolow, S. H., Nova, N., Pepin, K. M., Peel, A. J., Pulliam, J. R., Manlove, K., Cross, P. C., Becker, D. J., Plowright, R. K., McCallum, H., et al. (2019). Ecological interventions to prevent and manage zoonotic pathogen spillover. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 374(1782):20180342.

Spake, R., Bellamy, C., Gill, R., Watts, K., Wilson, T., Ditchburn, B., and Eigenbrod, F. (2020). Forest damage by deer depends on cross-scale interactions between climate, deer density and landscape structure. *Journal of Applied Ecology*, 57(7):1376–1390.

Spitz, F. and Lek, S. (1999). Environmental impact prediction using neural network modelling. An example in wildlife damage. *Journal of Applied Ecology*, 36(2):317–326.

Stillfried, M., Fickel, J., Börner, K., Wittstatt, U., Heddergott, M., Ortmann, S., Kramer-Schadt, S., and Frantz, A. C. (2017a). Do cities represent sources, sinks or isolated islands for urban wild boar population structure? *Journal of Applied Ecology*, 54(1):272–281.

Stillfried, M., Gras, P., Börner, K., Göritz, F., Painer, J., Röllig, K., Wenzler, M., Hofer, H., Ortmann, S., and Kramer-Schadt, S. (2017b). Secrets of success in a landscape of fear: urban wild boar adjust risk perception and tolerate disturbance. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5:157.

Stokely, T. D., Kormann, U. G., and Betts, M. G. (2020). Synergistic effects of wild ungulates and management intensification suppress native plants and promote exotics. *Forest Ecology and Management*, 460:117772.

Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N. C., Valverde, F. H. C., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E. G., and Paine, C. T. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(6):1757–1768.

Thérond, O. and Tichit, M. (2017). Efese : Les écosystèmes agricoles. *Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication*.

Thurfjell, H., Ball, J. P., Åhlén, P.-A., Kornacher, P., Dettki, H., and Sjöberg, K. (2009). Habitat use and spatial patterns of wild boar Sus scrofa (L.): agricultural fields and edges. *European journal of wildlife research*, 55(5):517–523.

Tomback, D. F. and Achuff, P. (2010). Blister rust and western forest biodiversity: ecology, values and outlook for white pines. *Forest Pathology*, 40(3-4):186–225.

Touzot, L. (2020). *Impact du masting du chêne sur la dynamique des populations de sangliers (Sus scrofa) dans un contexte de changements climatiques*. PhD thesis, Université de Lyon.

Vajas, P., Calenge, C., Gamelon, M., Girard, F., Melac, O., Chandosne, C., Richard, E., Said, S., and Baubet, E. (2021). Catch-effort model used as a management tool in exploited populations: Wild boar as a case study. *Ecological Indicators*, 124:107442.

Van Wieren, S. E. and Van Langevelde, F. (2008). Structuring herbivore communities: the role of habitat and diet. Pages 237–262.

Vassant, J. (1997). Agrainage et gestion des populations de sangliers. *Faune Sauvage*.

Vavra, M., Parks, C., and Wisdom, M. (2007). Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management*, 246(1):66–72.

Vecellio, G. M., Yahner, R. H., and Storm, G. L. (1994). Crop damage by deer at Gettysburg Park. *Wildlife Society Bulletin*, pages 89–93.

Velamazán, M., San Miguel, A., Escribano, R., and Perea, R. (2018). Use of firebreaks and artificial supply points by wild ungulates: effects on fuel load and woody vegetation along a distance gradient. *Forest ecology and management,* 427:114–123.

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

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., and Saint-Andrieux, C. (2006). Variations in bark-stripping by red deer Cervus elaphus across Europe. *Mammal Review*, 36(3):217–234.

Vignon, V. and Barbarreau, H. (2008). Collisions entre véhicules et ongulés sauvages : quel coût économique. *Une tentative d'évaluation. Faune sauvage*, 279:31–35.

Vourc'h, G., Moutou, F., Morand, S., and Jourdain, E. (2021). *Les zoonoses.* Editions Quae.

Ward, A. I., White, P. C., Walker, N. J., and Critchley, C. H. (2008). Conifer leader browsing by roe deer in English upland forests: Effects of deer density and understorey vegetation. *Forest Ecology and Management*, 256(6):1333–1338.

Zürcher-Gasser, N. and Frehner, M. (2019). Forêts protectrices et coûts induits par l'abroutissement. *La Forêt*, (2/19):22–24.

Chapitre 12

Allen, B. L., Allen, L. R., Andrén, H., Ballard, G., Boitani, L., Engeman, R. M., Fleming, P. J., Ford, A. T., Haswell, P. M., Kowalczyk, R., et al. (2017). Can we save large carnivores without losing large carnivore science? *Food Webs*, 12:64–75.

Arlettaz, R., Schaub, M., Fournier, J., Reichlin, T. S., Sierro, A., Watson, J. E., and Braunisch, V. (2010). From publications to public actions: when conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *BioScience*, 60(10):835–842.

Barraud, R. and Périgord, M. (2013). Rewilding Europe: A renewal of natural heritage-making? *L'espace géographique*, 42(3):254–269.

Bastien, F. and Klinger, M. (2021). *Quand la biosécurité redéfinit les relations entre éleveurs et faune sauvage en alpages.* Master's thesis, VetAgro Sup.

Bauer, K. (2009). On the politics and the possibilities of participatory mapping and GIS: using spatial technologies to study common property and land use change among pastoralists in central Tibet. *Cultural geographies*, 16(2):229–252.

Bocherens, H. (2018). The rise of the anthroposphere since 50,000 years: an ecological replacement of megaherbivores by humans in terrestrial ecosystems? *Frontiers in Ecology and Evolution*, page 3.

Carver, S., Convery, I., Hawkins, S., Beyers, R., Eagle, A., Kun, Z., Van Maanen, E., Cao, Y., Fisher, M., Edwards, S. R., et al. (2021). Guiding principles for rewilding. *Conservation Biology*, 35(6):1882–1893.

Cook, C. N., Mascia, M. B., Schwartz, M. W., Possingham, H. P., and Fuller, R. A. (2013). Achieving conservation science that bridges the knowledge–action boundary. *Conservation Biology*, 27(4):669–678.

Corlett, R. T. (2016). Restoration, reintroduction, and rewilding in a changing world. *Trends in ecology & evolution*, 31(6):453–462.

Cromsigt, J. P., Te Beest, M., Kerley, G. I., Landman, M., le Roux, E., and Smith, F. A. (2018). Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761):20170440.

Donlan, C.J., Berger, J., Bock, C. E., Bock, J. H., Burney, D. A., Estes, J. A., Foreman, D., Martin, P. S., Roemer, G. W., Smith, F. A., et al. (2006). Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation. *The American Naturalist*, 168(5):660–681.

Dubois, N. S., Gomez, A., Carlson, S., and Russell, D. (2020). Bridging the research-implementation gap requires engagement from practitioners. *Conservation Science and Practice*, 2(1):e134.

Fernández, N., Navarro, L. M., and Pereira, H. M. (2017). Rewilding: a call for boosting ecological complexity in conservation. *Conservation Letters*, 10(3):276–278.

Garcá-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., and Álvarez-Farizo, B. (2020). Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land use policy*, 99:104850.

Gonçalves, F., Galetti, M., and Streicker, D. G. (2021). Management of vampire bats and rabies: a precaution for rewilding projects in the neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(1):37–42.

Gordon, I. J., Pérez-Barberá, F. J., and Manning, A. D. (2021). Rewilding lite: Using traditional domestic livestock to achieve rewilding outcomes. *Sustainability*, 13(6):3347.

Hall, C. M. (2019). Tourism and rewilding: an introduction–definition, issues and review. *Journal of Ecotourism*, 18(4):297–308.

Hodder, K. H., Buckland, P. C., Kirby, K. K., and Bullock, J. M. (2009). Can the mid-holocene provide suitable models for rewilding the landscape in Britain? *British Wildlife*, 20(5):4–15.

Holmes, G., Marriott, K., Briggs, C., and Wynne-Jones, S. (2019). What is rewilding, how should it be done, and why? a q-method study of the views held by European rewilding advocates. *Conservation & Society*, 18(2):77–88.

Houdet, J., Trommetter, M., and Weber, J. (2011). Understanding changes in business strategies regarding biodiversity and ecosystem services. *Ecological Economics,* 73:37–46.

Jakes, A. F., Jones, P. F., Paige, L. C., Seidler, R. G., and Huijser, M. P. (2018). A fence runs through it: A call for greater attention to the influence of fences on wildlife and ecosystems. *Biological Conservation*, 227:310–318.

Jarvis, R. M., Borrelle, S. B., Forsdick, N. J., Pérez-Hämmerle, K.-V., Dubois, N. S., Griffin, S. R., Recalde-Salas, A., Buschke, F., Rose, D. C., Archibald, C. L., et al. (2020). Navigating spaces between conservation research and practice: Are we making progress? *Ecological Solutions and Evidence*, 1(2):e12028.

Jepson, P., Schepers, F., and Helmer, W. (2018). Governing with nature: a European perspective on putting rewilding principles into practice. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761):20170434.

Johnson, C. N., Prior, L. D., Archibald, S., Poulos, H. M., Barton, A. M., Williamson, G. J., and Bowman, D. M. (2018). Can trophic rewilding reduce the impact of fire in a more flammable world? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761):20170443.

Jørgensen, D. (2015). Rethinking rewilding. *Geoforum*, 65:482–488.

Kervinio, Y., Martinez, Q., and Rayé, G. (2021). Efese : Recommandations à partir du cas de la réintroduction des vautours dans les parcs naturels régionaux du Vercors et des baronnies provençales. *Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication.*

Koninx, F. (2018). Ecotourism and rewilding: The case of Swedish Lapland. *Journal of Ecotourism*, 18(4):332–347.

Kopnina, H., Leadbeater, S., and Cryer, P. (2019). Learning to rewild: Examining the failed case of the dutch new wilderness Oostvaardersplassen. *International Journal of Wilderness*, 25(3):72–89.

Kremen, C. (2015). Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1 355(1):52–76.

Kuijper, D., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., and Cromsigt, J. (2016). Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1 841):20161625.

Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., et al. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, 244:108 500.

Malhi, Y., Lander, T., le Roux, E., Stevens, N., Macias-Fauria, M., Wedding, L., Girardin, C., Kristensen, J. Å., Sandom, C. J., Evans, T. D., et al. (2022). The role of large wild animals in climate change mitigation and adaptation. *Current Biology*, 32(4):R181–R196.

Margaillan, L. (2021). Simultaneous GPS monitoring during summer reveals habitat selection in male Alpine ibex is shaped by resource and interference competition with sheep herds. Master's thesis, Université Paris Sciences et Lettres.

Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., and Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3):782–801.

Martinez-Jauregui, M., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B., and Soliño, M. (2020). Addressing social attitudes toward lethal control of wildlife in national parks. *Conservation Biology*, 34(4):868–878.

Mason, C. M. and Donovan, L. A. (2014). Does investment in leaf defenses drive changes in leaf economic strategy? A focus on whole-plant ontogeny. *Oecologia*, pages 1–14.

Mattiello, S., Redaelli, W., Carenzi, C., and Crimella, C. (2002). Effect of dairy cattle husbandry on behavioural patterns of red deer (cervus elaphus) in the italian alps. *Applied Animal Behaviour Science*, 79(4):299–310.

Mauz, I. (2009). Les alpes, de la société de la vache au parc animalier. *Larrère R., Lizet B., Berlan-Darqué M.(Coord.)*, pages 187–204.

McCann, N. P., Walberg, E. M., Forester, J. D., Schrage, M. W., Fulton, D. C., and Ditmer, M. A. (2021). Integrating socioecological suitability with human-wildlife conflict risk: Case study for translocation of a large ungulate. *Journal of Applied Ecology*, 69(9):298.

Mech, L. D. (2017). Where can wolves live and how can we live with them? *Biological conservation*, 210:310–317.

Merckx, T. and Pereira, H. M. (2014). Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding. *Basic and Applied Ecology*, 16(2):95–103.

Michelot, M. (2015). Origine, statut et perspectives. *Revue scientifique Bourgogne-Nature,* 21:348–357.

Moorhouse, T. P. and Sandom, C. J. (2015). Conservation and the problem with 'natural' – does rewilding hold the answer? *Geography*, 100(1):45–50.

Morizot, B. (2016). *Les diplomates.* Wildproject.

Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., and Sanders, N. J. (2016). Rewilding is the new pandora's box in conservation. *Current Biology*, 26(3):R87–R91.

Nyhus, P. J. (2016). Human–wildlife conflict and coexistence. *Annual review of environment and resources*, 41:143–171.

Odadi, W. O., Karachi, M. K., Abdulrazak, S. A., and Young, T. P. (2011). African wild ungulates compete with or facilitate cattle depending on season. *Science*,333(6 050):1 753–1 755.

Pascual-Rico, R., Martin-Lopez, B., Sanchez-Zapata, J. A., and Morales-Reyes, Z. (2020). Scientific priorities and shepherds' perceptions of ungulate's contributions to people in rewilding landscapes. *Science of The Total Environment*, 705:135 876.

Pellis, A. (2019). Reality effects of conflict avoidance in rewilding and ecotourism practices – the case of western Iberia. *Journal of Ecotourism*, 18(4):316–331.

Pellis, A. and de Jong, R. (2016). Rewilding Europe: exploring the governance of an experimental discourse and practice in European nature conservation. Technical report, Wageningen University.

Pereira, H. M. and Navarro, L. M. (2015). *Rewilding European landscapes*. Springer International Publishing New York.

Perino, A., Pereira, H. M., Navarro, L. M., Fernández, N., Bullock, J. M., Ceausu, S., Cortés-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., et al. (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science,* 364(6 438):eaav5570.

Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P. A., Durant, S. M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C. J., Wentworth, J., and du Toit, J. T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology*, 55(3):1 114–1 125.

Pozo, R. A., Cusack, J. J., Acebes, P., Malo, J. E., Traba, J., Iranzo, E. C., Morris-Trainor, Z., Minderman, J., Bunnefeld, N., Radic-Schilling, S., et al. (2021). Reconciling livestock production and wild herbivore conservation: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*.

Ranglack, D. H., Durham, S., and du Toit, J. T. (2015). Competition on the range: science vs. perception in a bison-cattle conflict in the western USA. *Journal of Applied Ecology*, 52(2):467–474.

Ribereau-Gayon, R. (1 994). La race bovine bordelaise. Programme de sauvegarde et état de la population en 1 992 et 1 993.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A., Motley, J. L., Self, K. E., Taylor, D. S., and Wolf, C. (2016). What is a trophic cascade? *Trends in ecology & evolution*, 31(11):842–849.

Sandom, C. J., Middleton, O., Lundgren, E., Rowan, J., Schowanek, S. D., Svenning, J.-C., and Faurby, S. (2020). Trophic rewilding presents regionally specific opportunities for mitigating climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1 794):20190125.

Schieltz, J. M. and Rubenstein, D. I. (2016). Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environmental Research Letters*, 11(11):113 003.

Schou, J. S., Bladt, J., Ejrnæs, R., Thomsen, M. N., Vedel, S. E., and Fløjgaard, C. (2020). Economic assessment of rewilding versus agri-environmental nature management. *Ambio*, 50(5):1 047–1 057.

Schulze, K. A., Rosenthal, G., and Peringer, A. (2018). Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling*, 379:10–21.

Stears, K. and Shrader, A. M. (2020). Coexistence between wildlife and livestock is contingent on cattle density and season but not differences in body size. *Plos one*, 15(7):e0236895.

Stürck, J., Schulp, C. J., and Verburg, P. H. (2015). Spatio-temporal dynamics of regulating ecosystem services in Europe–the role of past and future land use change. *Applied Geography*, 63:121–135.

Svenning, J.-C., Munk, M., and Schweiger, A. (2019). Trophic rewilding: ecological restoration of top-down trophic interactions to promote self-regulating biodiverse ecosystems. *Rewilding*, pages 73–89.

Svenning, J.-C., Pedersen, P. B., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W., et al. (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4):898–906.

Torres, A., Fernández, N., Zu Ermgassen, S., Helmer, W., Revilla, E., Saavedra, D., Perino, A., Mimet, A., Rey-Benayas, J. M., Selva, N., et al. (2018). Measuring rewilding progress. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761):20170433.

Van Meerbeek, K., Muys, B., Schowanek, S. D., and Svenning, J.-C. (2019). Reconciling conflicting paradigms of biodiversity conservation: Human intervention and rewilding. *BioScience, 69(12):997–1007*.

Chapitre 13

Baubet, E., Brandt, S., and Fournier-Chambrillon, C. (2009). La consommation de vers de terre par le sanglier : quelle relation avec les dégâts sur prairie. *Faune Sauvage*, (283):8–13.

Bondon, R., Mathevet, R., Mounet, C., et Chamaillé-Jammes, S. (2021). Passer les limites, rythmer le territoire. Paysage et mobilités du sanglier en Valbonnais (Isère, France). *Géocarrefour*, 95(95/4).

Börger, L., Bijleveld, A. I., Fayet, A. L., Machovsky-Capuska, G. E., Patrick, S. C., Street, G. M., et Vander Wal, E. (2020). Biologging special feature. *Journal of Animal Ecology*.

Crouzat, E. (2015). Etude des compromis et synergies entre services écosystémiques et biodiversité : Une approche multidimensionnelle de leurs interactions dans le socio-écosystème des Alpes françaises.

Crouzat, E. et Lavorel, S. (2018). Efese : Les écosystèmes rocheux et de haute-montagne. Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication.

Downey, H., Amano, T., Cadotte, M., Cook, C. N., Cooke, S. J., Haddaway, N. R., Jones, J. P., Littlewood, N., Walsh, J. C., Abrahams, M. I., et al. (2021). Training future generations to deliver evidence-based conservation and ecosystem management. Ecological Solutions and Evidence, 2(1):e12032.

Gamelon, M., Nater, C. R., Baubet, E., Besnard, A., Touzot, L., Gaillard, J.-M., Lebreton, J.-D., et Gimenez, O. (2021). Efficient use of harvest data: a size-class-structured integrated population model for exploited populations. *Ecography*.

Gastineau, A. (2019). *Patrons spatiaux et processus écologiques de déprédation par les grands carnivores : le cas de l'ours brun et des troupeaux domestiques en Europe de l'Ouest*. PhD thesis, Sorbonne université.

König, H. J., Kiffner, C., Kramer-Schadt, S., Fürst, C., Keuling, O., and Ford, A. T. (2020). Human–wildlife coexistence in a changing world. *Conservation Biology*, 34(4):786–794.

Mounet, C. (2012). Conflits et reconfigurations socio-spatiales autour du sanglier. Des postures générales aux arrangements locaux. Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires, (327-328):79–95.

Pascual-Rico, R., Martin-Lopez, B., Sanchez-Zapata, J. A., and Morales-Reyes, Z. (2020). Scientific priorities and shepherds' perceptions of ungulate's contributions to people in rewilding landscapes. *Science of The Total Environment*, 705:135 876.

Thérond, O. et Tichit, M. (2017). Efese : *Les écosystèmes agricoles. Commissariat général au développement durable (MTECT). La Documentation française (ed.), e-publication*.

Vajas, P., Calenge, C., Gamelon, M., Girard, F., Melac, O., Chandosne, C., Richard, E., Said, S., et Baubet, E. (2021). Catch-effort model used as a management tool in exploited populations: Wild boar as a case study. *Ecological Indicators*, 124:107 442.

Vajas, P., Calenge, C., Richard, E., Fattebert, J., Rousset, C., Saïd, S., et Baubet, E. (2020). Many, large and early: Hunting pressure on wild boar relates to simple metrics of hunting effort. *Science of the Total Environment*, 698:134 251.

Velamazan, M., Perea, R., et Bugalho, M. N. (2020). Ungulates and ecosystem services in Mediterranean woody systems: A semi-quantitative review. *Journal for Nature Conservation*, 55:125 837.

Annexes

Annexe 0 – Membres des groupes de travail et du comité de pilotage

Tableau 1. membres des groupes de travail et du comité de pilotage des travaux de l'Efese « ongulés sauvages »

Rôle	Membre	Structure d'appartenance
Supervision et production du rapport	Anne Loison	LECA - CNRS
Pilotage, coordination et production du rapport	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Anne Loison	LECA - CNRS
Comité de pilotage	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Catherine Julliot	MTECT - CGDD - SRI
	Grégory Obiang-Ndong	MTECT - CGDD - SEVS
	Romain Loiseau	MTECT - CGDD - SEVS
	Éric Tromeur	MTECT - CGDD - SEVS
	Antonin Vergez	MTECT - CGDD - SEVS
	Emmanuel Faure	LECA - CNRS
	Éric Marboutin	DRAS - OFB
	Maryline Pellerin	DRAS - OFB
	Sonia Saïd	DRAS - OFB
	Christophe Baltzinger	INRAE
	Mark Hewison	INRAE
	Grégory Loucougaray	INRAE
	Jean-Louis Martin	CEFE - CNRS
	Vincent Boulanger	ONF
	Audrey Savouré-Soubelet	SFEPM
	Pierre Paccard	PNR Bauges
	Sylvain Pillon	CNPF
Groupe de travail : définition du périmètre de l'étude	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Audrey Savouré-Soubelet	SFEPM
Groupe de travail : état et tendances d'évolution des populations de grands herbivores	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Maryline Pellerin	DRAS - OFB
	Christine Saint-Andrieux	OFB
	Aurélie Barboiron	OFB
	Mark Hewison	INRAE
	Audrey Savouré-Soubelet	SFEPM
Groupe de travail : variables influençant les populations de grands herbivores	Anne Loison	LECA - CNRS

Rôle	Membre	Structure d'appartenance
Groupe de travail : fonctions écologiques des ongulés dans les écosystèmes	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Jean-Louis Martin	CEFE - CNRS
	Christophe Baltzinger	INRAE
	Nadège Bonnot	INRAE
	Mark Hewison	INRAE
	Grégory Loucougaray	INRAE
	Maryline Pellerin	DRAS - OFB
	Sonia Saïd	DRAS - OFB
Groupe de travail : services de régulation	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Christophe Baltzinger	INRAE
	Nadège Bonnot	INRAE
	Grégory Loucougaray	INRAE
	Maryline Pellerin	DRAS - OFB
	Sonia Saïd	DRAS - OFB
	Cécile Vanpé	OFB
	Jean-Louis Martin	CEFE - CNRS
	Morgane Maillard	Bureau des Sciences et de la Technologie à l'ambassade de France en Australie (doctorat au CEFE)
	Julia Rouet-Leduc	German Centre for Integrative Biodiversity Research
Groupe de travail : biens	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Emmanuelle Richard	FFS
	Eva Faure	FNC
	Gérard Bédarida	ANCGG
	Maryline Pellerin	DRAS - OFB
	Christine Saint-Andrieux	OFB
Groupe de travail : services culturels	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Christophe Baltzinger	INRAE
	Louis Defraiteur	EDYTEM - CNRS
	Clémence Perrin-Malterre	EDYTEM - CNRS
	Laine Chanteloup	Université de Lausanne
	Frédérick Guyon	Université de Franche Comté
	Gérard Bédarida	ANCGG
	Emmanuel Faure	LECA - CNRS
	Raphaël Devred	UVSQ/Paris Saclay

Rôle	Membre	Structure d'appartenance
Groupe de travail : patrimoine naturel	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Audrey Savouré-Soubelet	SFEPM
	Gérard Bédarida	ANCGG
	Raphaël Devred	UVSQ/Paris-Saclay
Groupe de travail : dégâts agricoles	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Eric Baubet	OFB
Groupe de travail : dégâts sylvicoles	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Vincent Boulanger	ONF
	Sylvain Pillon	CNPF
	Isabelle Flouret	Fransylva
	Sonia Saïd	DRAS - OFB
	François Hermant	MAA
	Jean-Pierre Hamard	INRAE
	Anders Marell	INRAE
	Agnès Rocquencourt	INRAE
	Stéphanie Wurpillot-Lucas	IGN
	Baptiste Algoët	PN Cévennes
Groupe de travail : collisions routières et ferroviaires	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Lucille Billon	UMS PatriNat - MNHN
	Eric Guinard	CEREMA
	Christine Saint-Andrieux	OFB
	Marc Chautan	FRC AuRA
	Vincent Vignon	OGE
	Marine Le Lay	SNCF Réseau
	Lou Seureau	SNCF Réseau
	Laura Clevenot	SNCF Réseau
	Loïc Pianfetti	SNCF Réseau

Rôle	Membre	Structure d'appartenance
Groupe de travail : transmission de maladies	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Camille Fligny	VetAgro Sup
	Emmanuelle Gilot-Fromont	VetAgro Sup
	Céline Couderc-Obert	MTECT - CGDD - SRI
	Gilles Bourgoin	VetAgro Sup
	Ariane Payne	OFB
	Céline Richomme	Anses
	Charlotte Dunoyer	Anses
	Dominique Gauthier	LDA 05
	Olivier Plantard	INRAE
	Serge Morand	CIRAD
	Eva Faure	FNC
	Pauline Chaigneau	FNC
	Hélène Verheyden	INRAE
	Gwenaël Vourc'h	INRAE
Groupe de travail : rewilding	Anne Loison	LECA - CNRS
	Marjorie Bison	LECA - CNRS
	Emmanuel Faure	LECA - CNRS
	Fabien Quétier	Biotope
	Gilles Rayé	Consultant
	Vincent Vignon	OGE
	Marc Michelot	ARTHEN
	François Sarrazin	UMR CESCO - CNRS

Source : *auteurs*

Annexe 1 – Fiches synthétiques

Bouquetin des Alpes (*Capra ibex*)

Statut métropole : Quasi menacée (UICN 2017). Espèce protégée.
Taille moyenne en France : 110-160 cm (mâle adulte), 105-130 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 75-90 cm (mâle adulte), 70-78 cm (femelle adulte)
Poids moyen : 65-100 kg (mâle adulte), 35-50 kg (femelle adulte
Cornes/bois : cornes chez les mâles (jusqu'à 85-100 cm) et femelles (jusqu'à 100-300 g)
Habitat : milieux de haute montagne (parois abruptes), milieux ouverts (prairies et pelouses)
Domaine vital moyen :
Socialité : animal social vivant en hardes dont la composition varie au cours des saisons
Période de rut : fin novembre à mi-janvier
Durée de gestation : environ 170 jours
Période des naissances : mai à juin
Nombre de jeunes par portée : 1 cabri (parfois 2) par portée par an

Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)

Statut métropole : Préoccupation mineure (UICN 2017)
Taille moyenne en France : 200-250 cm (mâle adulte), 160-190 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 100-130 cm (mâle adulte), 90-110 cm (femelle adulte)
Poids moyen : 160-250 kg (mâle adulte), 80-130 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : bois chez les mâles à partir de 8 mois, dont la taille augmente avec l'âge de l'animal, avant régression à la sénescence. Le cerf perd ses bois entre février et mai, puis ceux-ci repoussent rapidement.
Habitat : massifs forestiers de basse altitude et de plaine bien que ce soit à l'origine une espèce de milieux ouverts/semi-ouverts, occupe aujourd'hui des milieux ouverts en altitude
Domaine vital moyen : plusieurs milliers d'ha avec de fortes variations saisonnières (mâle adulte), 500 à 2 000 ha selon la distribution des sources d'alimentation et des zones de protection (femelle adulte)
Socialité : hardes matriarcales (biches, faons, bichettes, jeunes cerfs) et hardes composées de mâles de plus de deux ans dont la cohésion varie selon la saison
Période de rut : mi-septembre à mi-octobre
Durée de gestation : environ 235 jours
Période des naissances : mai à juin
Nombre de jeunes par portée : 1 faon par an

Cerf sika (*Cervus nippon*)

Statut métropole : préoccupation mineure (UICN 2015)
Taille moyenne en France : 125-165 cm (mâle adulte), 110-145 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 75-85 cm (mâle adulte), 65-80 cm (femelle adulte)
Poids moyen : 50-60 kg (mâle adulte), 28-40 kg (femelle adulte), 3,2 kg (nouveau-né)
Cornes/bois : bois chez les mâles
Habitat : habitats forestiers à sous-étage dense et milieux humides
Domaine vital moyen : quelques hectares
Socialité : animal solitaire ou en hardes de tailles variables
Période de rut : mi-septembre à mi-novembre
Durée de gestation : environ 219 jours
Période des naissances : mai-juin
Nombre de jeunes par portée : 1 faon, occasionnellement deux

Chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*)

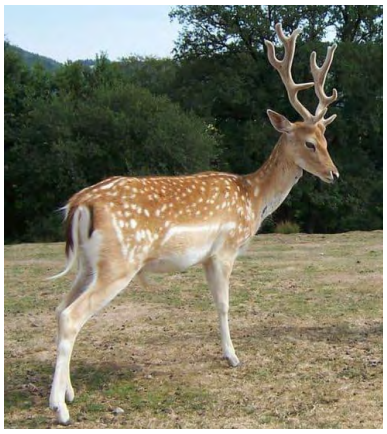
Statut métropole : préoccupation mineure (UICN 2017)
Taille moyenne en France : 120-135 cm (mâle adulte), 120-130 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 75-85 cm (mâle adulte), 65-80 cm (femelle adulte)
Poids moyen : 35-65 kg (mâle adulte), 25-40 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : cornes chez les mâles et femelles (longueur : 22-26 cm)
Habitat : massifs montagneux, forêts et milieux ouverts
Domaine vital moyen : entre 20 et 100 ha (mâle adulte), 50 à 500 ha (femelle adulte)
Socialité : animal sociable mais pas grégaire. Animal tantôt seul, tantôt en groupes ou hardes de mâles et de femelles séparément (excepté lors du rut), de tailles et de composition variées.
Période de rut : mi-octobre à décembre
Durée de gestation : 160 à 170 jours
Période des naissances : mi-mai à mi-juin
Nombre de jeunes par portée : 1 chevreau par portée par année

Chevreuil (*Capreolus capreolus*)

Statut métropole : préoccupation mineure (UICN 2017)
Taille moyenne en France : 90-125 cm (mâle et femelle adulte)
Hauteur au garrot : 60-74 cm (mâle et femelle adulte)
Poids moyen : 20-34 kg (mâle adulte), 17-25 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : bois chez les mâles à partir d'un an. Chute des bois entre octobre et décembre, puis repousse aussitôt.
Habitat : tous types (landes et fourrés, bois, forêts, grandes cultures, milieux ouverts, secteurs péri-urbains), on les retrouve jusqu'à 2500m d'altitude

Domaine vital moyen : très variable selon la structure du paysage, la densité de population, etc. 15 à 50 ha, voire 100 ha et plus en milieux ouverts ou marqués par une forte saisonnalité
Socialité : solitaire la majeure partie de l'année, grégaire en automne et hiver. La cellule familiale (chevrette et ses deux jeunes de l'année) constitue le noyau de base de l'organisation sociale.
Période de rut : mi-juillet à mi-août
Durée de gestation : environ 300 jours (dont une période de diapause embryonnaire ou ovo-implantation différée mettant en « pause » la gestation pendant environ 170 jours)
Période des naissances : début mai à mi-juin
Nombre de jeunes par portée : 2 à 3 jeunes par portée et par an

Daim (*Dama dama*)



Statut métropole : NAa – non applicable car espèce introduite en France métropolitaine dans la période récente (Préoccupation mineure en Europe, UICN 2007)
Taille moyenne en France : 135-160 cm (mâle adulte), 115-140 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 85-100 cm (mâle adulte), 75-90 cm (femelle adulte)
Poids moyen : 55-100 kg (mâle adulte), 35-60 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : bois chez les mâles. Chute des bois en avril-mai, puis repousse aussitôt.
Habitat : forêts claires de feuillus, mais aussi milieux ouverts
Domaine vital moyen : 50 à 200 ha, voire 500 ha en milieu méditerranéen
Socialité : groupes stables d'une ou deux femelles avec leurs faons de l'année et éventuellement le jeune de l'année précédente, les groupes se rassemblent parfois en hardes. Les mâles sont solitaires ou vivent en petits groupes, et rejoignent les femmes à l'approche du rut. La taille des groupes varie selon les milieux (petits groupes en forêts, grands groupes en milieux ouverts) et selon l'effectif de la population.
Période de rut : mi-octobre à mi-novembre
Durée de gestation : environ 240 jours
Période des naissances : juin à juillet
Nombre de jeunes par portée : 1 faon par portée et par an

Isard des Pyrénées (*Rupicapra pyrenaica*)

Statut métropole : Préoccupation mineure (UICN 2017)
Taille moyenne en France : 100-130 cm (mâle adulte), 90-110 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 70-80 cm
Poids moyen : 25-35 kg (mâle adulte), 20-28 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : cornes chez les mâles et femelles
Habitat : habitats boisés, prairies, pelouses alpines et subalpines
Domaine vital moyen : entre 20 et 100 ha (mâle adulte), 50 à 500 ha (femelle adulte)
Socialité : groupes à hiérarchie marquée. Excepté lors du rut, les mâles adultes et femelles vivent séparément.
Période de rut : mi-octobre à décembre
Durée de gestation : 160 à 170 jours
Période des naissances : mi-mai à mi-juin
Nombre de jeunes par portée : 1 chevreau par portée par année

Mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*)
Mouflon de Corse (*Ovis gmelini musimon var. corsicana*)

*Les mouflons méditerranéens résultent de l'introduction de mouflon de Corse sur le continent. Au cours des introductions, des cas d'hybridations entre des *Ovis* sauvages et domestiques sont notées. Ces populations hybrides sont nommées *Ovis gmelini musimon x Ovis sp*. Selon leurs disponibilités, les informations données ci-dessous concernent soit le mouflon méditerranéen soit le mouflon de Corse.

Statut : espèce protégée, quasi menacé (UICN monde 2020, classé *0. gmelini*) (mouflon de Corse), préoccupation mineure (mouflon méditerranéen)
Taille moyenne en France : 122-145 cm (mâle adulte), 108-129 cm (femelle adulte) (mouflon de Corse)
Hauteur au garrot : 73-85 cm (mâle adulte), 65-77 cm (femelle adulte) (mouflon de Corse)
Poids moyen : 29-49 kg (mâle adulte), 21-32 kg (femelle adulte) (mouflon de Corse)
Cornes/bois : Cornes chez les mâles et femelles (plus petites chez les femelles)
Habitat : forêts, landes, maquis (mouflon de Corse)
Domaine vital moyen : 950 ha (femelles adultes) et 1700 ha (mâles adultes) (mouflon de Corse), 200 à 350 ha et jusqu'à 1000-1500ha là où la neige impose une migration altitudinale importante et l'utilisation de domaines vitaux saisonniers séparés (mouflon méditerranéen)
Socialité : animaux grégaires dont les groupes varient en taille et en composition. En dehors du rut, les mâles et femelles vivent dans des groupes séparés.
Période de rut : fin octobre à début janvier (mouflon de Corse)
Durée de gestation : 148 à 159 jours (mouflon de Corse)
Période des naissances : fin mars à début juin (mouflon de Corse), février à mi-mai (mouflon méditerranéen)

Nombre de jeunes par portée : 1 agneau par portée et par an (mouflon de Corse), 1 ou 2 agneaux par portée et par an (mouflon méditerranéen)

Sanglier (*Sus scrofa*)

Statut métropole : préoccupation mineure (UICN 2017)
Taille moyenne en France : 140-165 cm (mâle adulte), 125-145 cm (femelle adulte)
Hauteur au garrot : 55-110 cm
Poids moyen : 100-110 kg (mâle adulte), 70-80 kg (femelle adulte)
Cornes/bois : Absent
Habitat : tous types, trouvés jusqu'à 2 000m d'altitude
Domaine vital moyen : 2 000 ha (mâle), 1 000 ha (femelle)
Socialité : mâles solitaires sauf lors de la saison de reproduction, femelles et marcassins en groupe génétiquement liés
Période de rut : décembre à juillet
Durée de gestation : 115 jours
Période des naissances : février à juin
Nombre de jeunes par portée : 3 à 10 (en moyenne de 4 à 7), 1 portée par an (2 si la première est perdue)

Annexe 2 – Taxonomie

Les ongulés « vrais » (Euungulata) sont un taxon regroupant des mammifères placentaires classés en deux ordres : les périssodactyles (équidés, rhinocérotidés et tapiridés) et les cétartiodactyles (ruminants, suines, tylopodes, hippopotamidés et cétacés) se différenciant selon leur nombre de doigts sur les membres postérieurs (*figure 1). Les périssodactyles en possèdent un nombre impair alors que les cétartiodactyles terrestres en ont un nombre pair.*

En France, le taxon des ongulés regroupe un périssodactyle et des cétartiodactyles terrestres. Ce sont des animaux coureurs, onguligrades (hormis les Camélidés), dont les doigts sont terminés par des sabots plus ou moins enveloppants.

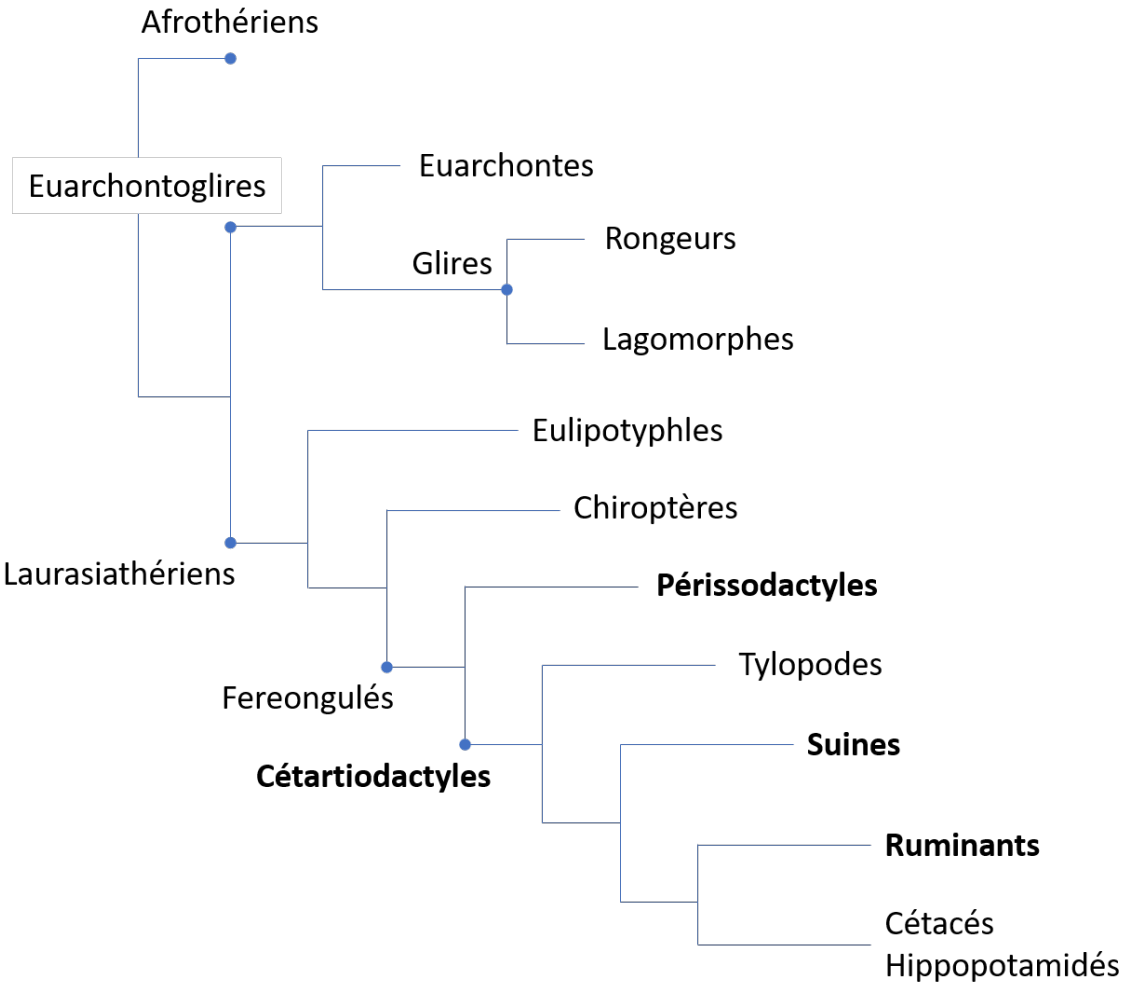
Parmi les périssodactyles, deux familles sur trois ne sont plus présentes en France : les rhinocétoridés disparus il y a environ 20 000 ans et les équidés sauvages (cheval sauvage d'Europe Equus ferus et hydrontin Equus hydruntinus) disparu durant l'Holocène. Une forme génétiquement diluée du cheval sauvage, le tarpan, a été probablement présente jusqu'à l'époque historique. Une souche relictuelle sauvée en Pologne et domestiquée, le « konik », est présente dans certains espaces naturels.

Concernant la troisième famille, celle des tapiridés, seule une espèce sur quatre la constituant est encore représentée dans la faune sauvage française guyanaise, *Tapirus terrestris (Groves et Grubb 2011, Medici 2011*).

Quant aux cétartiodactyles terrestres, deux lignées sont représentées en France : les suines et les ruminants. Parmi les deux familles composant les suines, autrement dit les suidés et les tayassuidés, seul Sus scrofa, le sanglier (suidé), est présent en France métropolitaine. Au sein des ruminants, ce sont les familles des cervidés et des bovidés qui sont représentées en France (*tableau 1*). Parmi les cétartiodactyles, le bison d'Europe (*Bos bonasus*), l'aurochs (*Bos primigenius*), le renne (*Rangifer tarandus*) et l'élan (*Alces alces*) ont disparu de la métropole. L'aurochs peut toutefois être considéré comme étant toujours présent à l'état domestique, génétiquement dilué dans quelques races bovines anciennes ou par « reconstitution ».

Deux espèces de cervidés, le cerf sika et le daim, et une espèce de bovidés, le mouflon méditerranéen, ont été introduites à des fins cynégétiques.

Figure 1. Phylogénie simplifiée des mammifères euthériens centrée sur les groupes constitutifs des ongulés de France



Source : *issu de l'atlas des ongulés et des lagomorphes, d'après Lecointre et le Guyader 2017*

RÉFÉRENCES

- Lecointre, G. and L Guyader, H. (2017). Classification phylogénétique du vivant : tome 2.
- Groves, C. and Grubb, P. (2011). *Ungulate taxonomy*. JHU Press.
- Medici, E. (2011). *Handbook of the mammals of the world*, volume 2, chapter Family Tapiridae (Tapirs), pages 182–204. Hoofed mammals, Lynx Edicions Barcelona.

Annexe 3 – Morphologie et physiologie

Les cétartiodactyles, incluant tous les ongulés sauvages de France métropolitaine, possèdent un nombre pair de doigts (deux ou quatre, excepté chez les tayassuidés qui n'ont que trois doigts aux membres postérieurs) sur leurs membres postérieurs. Les espèces de montagne (le chamois, l'isard, le mouflon, le bouquetin des Alpes, le bouquetin ibérique), possèdent des adaptations morphologiques adaptées à des terrains difficiles (fortes pentes, neige en hiver, forte saisonnalité) : des pattes courtes et solides et une période de mue entre l'hiver et l'été (*Loison et al. 2003*). Le chamois possède aussi une membrane interdigitale permettant de se déplacer plus facilement dans la neige, un plus gros cœur et un nombre plus important de globules rouges que les ongulés de tailles similaires (*Catusse et al. 1996*). Les bouquetins quant à eux, ont des sabots où alternent bords saillants pour agripper les aspérités et des parties plus souples pour adhérer à la roche. L'absence de membrane interdigitale lui permet d'écarter les doigts pour mieux tenir les prises rocheuses.

Les ongulés sauvages de France métropolitaine sont répartis sur un gradient de masse corporelle allant du chevreuil (20-30 kg) au cerf (100-200 kg) (*figure 5*). Le dimorphisme sexuel de masse corporelle (poids des mâles/poids des femelles) est commun parmi les ongulés, allant de 1.1 pour le chamois, 1.3 pour le cerf (*Perez-Barberia et al. 2000*), à 2.0 pour le bouquetin (*Loison et al. 1999*). Chez certaines espèces, les bois sont présents uniquement chez les mâles (cerf, chevreuil), chez d'autres les cornes sont beaucoup plus grandes chez les mâles que chez les femelles (bouquetin, mouflon), permettant ainsi une identification aisée des sexes, excepté lorsque les animaux sont jeunes ou lorsque les bois tombent. Au contraire, chez d'autres espèces, le dimorphisme physique est nettement moins marqué, comme par exemple chez le chamois pour lequel les deux sexes possèdent des cornes et ont des masses corporelles similaires, et l'identification n'est pas aisée, excepté pour les professionnels ou ceux habitués à leur observation.

Le fonctionnement du système digestif diffère entre les cétartiodactyles et les périssodactyles, et au sein de ceux-ci. Les périssodactyles possèdent un estomac simple et un caecum volumineux (plus de 30 litres chez le cheval, le caecum est situé à la limite entre l'intestin grêle et le gros intestin) abritant une flore microbienne capable de digérer la cellulose, constituant l'essentiel des plantes herbacées. Chez les cétartiodactyles, les suidés et les tayassuidés possèdent un estomac à deux poches, simple et sans compartimentation. Le caecum est présent et aucune de ces espèces ne pratique la rumination. Les ruminants, quant à eux, possèdent un estomac compartimenté en quatre chambres (panse ou rumen, bonnet ou reticulum, feuillet, caillette) qui abrite une flore microbienne permettant la fermentation anaérobie de la cellulose, qui compense chez ces espèces l'absence d'enzymes nécessaires à sa dégradation. Les aliments transitent deux fois par l'estomac : tout d'abord les aliments sont avalés sans être broyés, passent par l'estomac une première fois, puis sont régurgités pour être mastiqués (ruminés) dans la bouche et passer par l'estomac une seconde fois. Ces deux passages permettent une assimilation complète des aliments.

RÉFÉRENCES

• Loison, A., Gaillard, J., Pelabon, C., and Yoccoz, N. (1999). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1(5):611–633.

• Loison, A., Togo, C., and Gaillard, J.-M. (2003). Large herbivores in European alpine ecosystems: current status and challenges for the future. In *Alpine Biodiversity in Europe*, pages 351–366. Springer.

• Catusse, M. (1996). *La grande faune de montagne*. Dubray.

• Pérez-Barberiá, F. J. and Gordon, I. J. (2000). Differences in body mass and oral morphology between the sexes in the Artiodactyla: evolutionary relationships with sexual segregation. *Evolutionary Ecology Research*, 2(5):667–684.

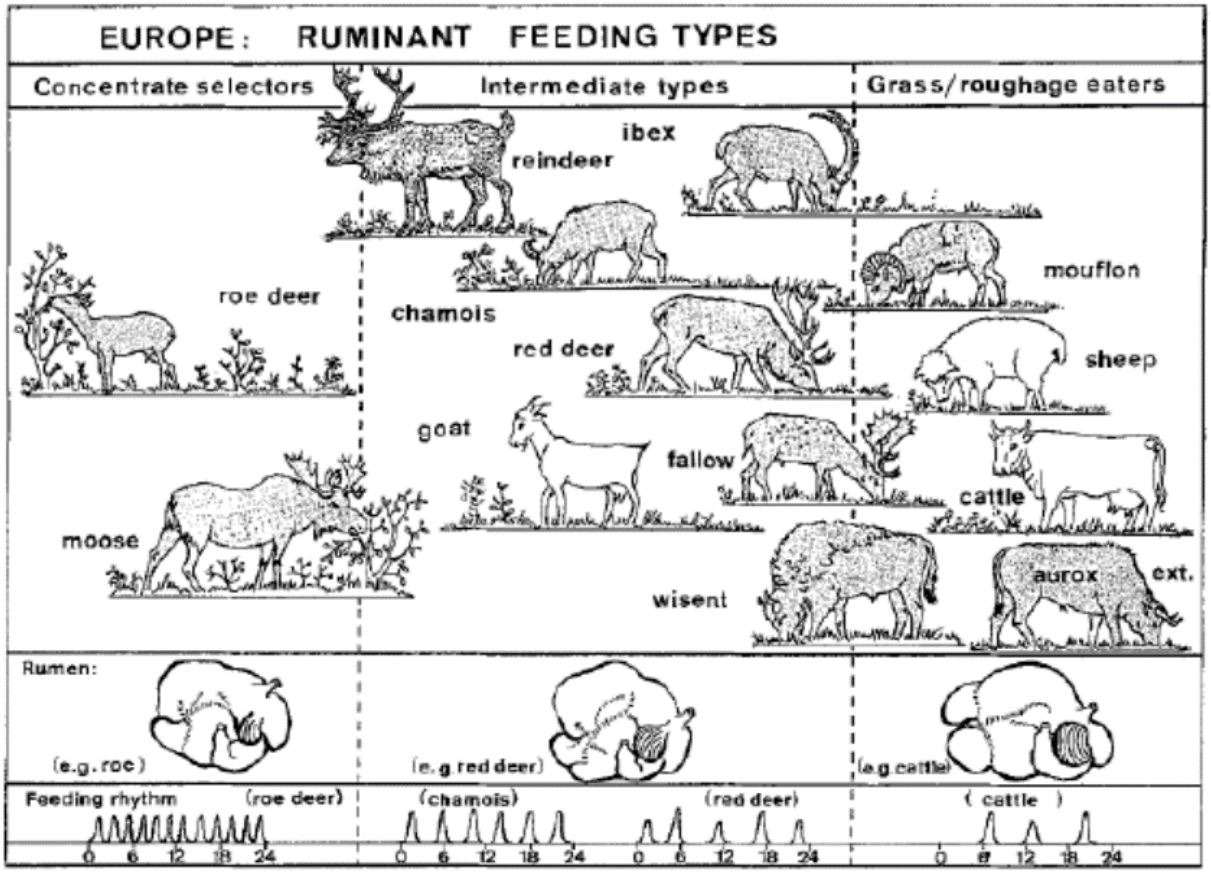
Annexe 4 – Régime alimentaire

Les ongulés regroupent des espèces aux régimes alimentaires très variés. Alors que les suines, pourvus de canines développées et de molaires bunodontes sont omnivores ; les ruminants, quant à eux caractérisés par l'absence d'incisives, voire de canines et par la présence d'un estomac volumineux à plusieurs poches, sont exclusivement herbivores.

A) Classification selon le type alimentaire

Trois types alimentaires définis par le type de plantes prédominantes dans le régime alimentaire tout au long de l'année sont identifiés chez les herbivores : les paisseurs « grazer », les cueilleurs « browser » et les intermédiaires au régime varié « intermediate feeder » (*Hofmann 1989*). Les paisseurs « grazer » ont un régime principalement composé de monocotylédones (poacées). Ce sont généralement des espèces qui favorisent la quantité plutôt que la qualité des ressources. A l'opposé, on retrouve les brouteurs « browser » dont le régime est composé à plus de 90 % de dicotylédones (feuilles d'arbres ou d'arbustes, herbacées dicotylédones, fruits, bourgeons). Leur régime alimentaire est caractérisé par une nourriture de haute qualité énergétique et ces espèces sont capables de digérer les composés toxiques et de défense des plantes. Entre ces deux extrêmes, on identifie les espèces intermédiaires « intermediate feeders » capables de se nourrir de graminées et de dicotylédones. Une classification des ruminants selon ces différentes stratégies alimentaires a été réalisée par Hofmann (1989) (*figure 4*).

Figure 1. Classification des grands herbivores selon leur régime alimentaire et la morpho- physiologie de leur rumen



Source : *issu d'Hoffmann 1989*

Tableau 1. Classification selon le type alimentaire

Cueilleurs « browser »	Intermédiaires « intermediate feeder »	Paisseurs « grazer »
Chevreuil Elan	Chamois/Isard Daim Bouquetin Cerf Mouflon Bison d'Europe	

Note : le système digestif des sangliers (suidés) étant différent des ruminants, ils ne sont pas classés dans ce tableau.
Source : *Hoffman 1989*

Bien que ces espèces soient classifiées selon un type alimentaire, elles montrent cependant une grande flexibilité dans leur régime alimentaire, en fonction de la saison et de l'habitat (bouquetin : *Klansek et al. 1997*, chamois/isard : *Perez-Barberia et al. 1997*, chevreuil : Tixier et *Duncan 1996, Cornelis et al. 1999, Abbas et al. 2013*). Notamment, le mouflon qui est habituellement classifié comme paisseur est en fait capable de se nourrir sur une grande diversité de plantes le classifiant finalement comme « intermédiaire » (*Cransac et al. 1997, Marchand et al. 2013*).

B) Classification selon les caractéristiques morpho-physiologiques

Une autre classification complémentaire selon les caractéristiques morpho-physiologiques des ruminants a été proposée par *Clauss et al. 2003a, 2009, 2010*. À une extrémité du gradient se trouvent les espèces ayant un réticulo-rumen de grande capacité rapporté à leur poids – rumen de type « vache » « cattle-type » – leur permettant d'être efficace dans la digestion des fibres et des parois cellulosiques (*Clauss et al. 2008, 2010*). La taille de leurs glandes salivaires est plus petite que celle des brouteurs suggérant un plus faible besoin de synthèse de protéine salivaire se liant aux tannins et une plus faible capacité à digérer des plantes lignifiées riches en tannins et en composés toxiques. À l'opposé se trouvent des espèces avec rumen de type « élan » « moose-type » moins adapté pour digérer des fibres (*Clauss et al. 2010*). Leurs glandes salivaires produisent des composés qui leur permettent de faire face aux molécules astringentes, toxiques et/ou qui réduisent la digestibilité des items consommés (*Austin et al. 1989, McArthur et al. 1995*) permettant aux animaux de se nourrir sur des plantes riches en nutriments mais synthétisant des composés anti-herbivores (polyphénols comme les tannins).

Tableau 2. Classification selon les caractéristiques morpho-physiologiques

Type élan « moose-type »	Intermédiaires	Type vache « cattle-type »
Chevreuil	Chamois/Isard Daim Bouquetin Cerf Elan	Mouflon Bison d'Europe

Note : le système digestif des sangliers (suidés) étant différent des ruminants, ils ne sont pas classés dans ce tableau.
Source : *Clauss et al. 2009a*

Une vision simplifiée de la classification des ruminants pourrait ainsi nous mener à penser que les types « vache » « cattle-type » adoptent un comportement de paisseur « grazer ». Or, ce n'est pas toujours le cas comme cela a été montré pour le mouflon, classifié comme paisseur, qui modifie la composition de son régime alimentaire selon la variabilité spatio-temporelle de la disponibilité en ressources, confirmant qu'il est capable de se nourrir sur une grande diversité de plantes (*Marchand et al. 2013*). Les espèces peuvent donc montrer une grande flexibilité dans leur régime alimentaire en fonction de la saison et de l'habitat (*Klansek et al. 1995* chez le

bouquetin, *Perez-Barberia et al. 1997* chez l'isard, *Minder et al. 2012* chez le chevreuil, *Marchand et al. 2013* chez le mouflon, Bison 2015 chez le chamois).

La masse corporelle est aussi un critère important dans l'évaluation des besoins énergétiques et de la taille des bouchées, influençant de ce fait les choix alimentaires. Les espèces de grande taille ont des besoins énergétiques globalement plus élevés que les petites espèces et consomment donc une plus grande quantité de nourriture. Cependant, rapporté au poids, les exigences énergétiques sont plus grandes pour les espèces de petite taille (principe de *Jarman-Bell, Geist 1974*). Ces dernières, qui ont donc un taux métabolique élevé et de hauts besoins énergétiques, ont aussi un plus petit rumen entraînant un plus faible taux de rétention des aliments dans l'estomac. Elles sont ainsi plus sélectives et recherchent donc de la nourriture de haute qualité plus rare mais aussi plus rapidement digérée.

La masse corporelle étant corrélée à la taille de l'animal (*Clutton-Brock et Harvey 1983, Gordon et Illius 1988*), les espèces de petite taille ont une largeur de barre incisive plus petite leur permettant un prélèvement sélectif des plantes consommées (*Demment et Van Soest 1985, Gordon et Illius 1988*). Au contraire, les espèces de grande taille sont en général désavantagées dans la végétation hétérogène où les ressources de qualité sont rares ou peu accessibles, comme dans des strates herbacées rases où la profondeur des prises est limitée *(Illius et Gordon 1990, Savouré-Soubelet et al. 2021*).

C) Classification selon le degré de spécialisation alimentaire

Les herbivores diffèrent aussi dans le nombre d'espèces de plantes qu'ils sont capables de digérer. Ils sont classés sur un gradient allant des généralistes incluant plusieurs espèces de plantes dans leur régime, aux spécialistes qui se nourrissent uniquement sur quelques plantes (*Freeland 1991, Shipley et al. 2009*).

RÉFÉRENCES

• Abbas, F., Picot, D., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.-M., Daufresne, T., Aulagnier, S., and Verheyden, H. (2013). A typical browser, the roe deer, may consume substantial quantities of grasses in open landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, 59(1):69–75.

• Austin, P. J., Suchar, L. A., Robbins, C. T., and Hagerman, A. E. (1989). Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, 15(4):1335–1347.

• Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Sad, S., Maillard, D., Taberlet, P., et al. (2015). Upscaling the niche variation hypothesis from the intra-to the inter-specific level. *Oecologia*, pages 1–8.

• Clauss, M., Frey, R., Kiefer, B., Lechner-Doll, M., Loehlein, W., Polster, C., Rössner, G., and Streich, W. J. (2003). The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. *Oecologia*, 136(1):14–27.

• Clauss, M., Fritz, J., Bayer, D., Hummel, J., Streich, W. J., Südekum, K.-H., and Hatt, J.-M. (2009). Physical characteristics of rumen contents in two small ruminants of different feeding type, the mouflon (Ovis ammon musimon) and the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Zoology*, 112(3):195–205.

• Clauss, M., Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., and Hummel, J. (2008). Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia*, 157(3):377–385.

• Clauss, M., Hume, I., and Hummel, J. (2010). Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal*, 4(07):979–992.

• Clutton-Brock, T. and Harvey, P. (1983). *Advances in the study of mammalian behavior*, chapter The functional significance of body size among mammal, pages 632–663. Number 7. American Society of Mammalogists.

• Cornelis, J., Casaer, J., and Hermy, M. (1999). Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (capreolus capreolus): a review. *Journal of Zoology*, 248(2):195–207.

• Cransac, N., Valet, G., Cugnasse, J.-M., and Rech, J. (1997). Seasonal diet of mouflon (Ovis gmelini): comparison of population sub-units and sex-age classes. *Revue d'écologie*, 52(1):21–36.

• Demment, M. W. and Van Soest, P. J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, 125:641–672.

• Freeland, W. (1991). Plant secondary metabolites: biochemical coevolution with herbivores. *Plant defenses against mammalian herbivory. CRC Press, Boca Raton, FL*, pages 61–81.

• Geist, V. (1974). On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American zoologist*, 14(1):205–220.

• Gordon, I. and Illius, A. (1988). Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional ecology*, pages 15–22.

• Hofmann, R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4):443–457.

• Illius, A. and Gordon, I. (1990). Constraints on diet selection and foraging behaviour in mammalian herbivores. In *Behavioural mechanisms of food selection*, pages 369–393. Springer.

• Klansek, E., Vavra, I., and Onderscheka, K. (1995). The composition of the rumen contents among alpine ibex (*Capra ibex*) in relation to the seasons, age and browse supply. *Zeitschrift fur Jagdwissenschaft*, 41(3):171–181.

• Marchand, P., Redjadj, C., Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., and Loison, A. (2013). Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review*, 43:275–291.

• McArthur, C., Sanson, G. D., and Beal, A. M. (1995). Salivary proline-rich proteins in mammals: roles in oral homeostasis and counteracting dietary tannin. *Journal of Chemical Ecology, 21(6):663–691.*

• Minder, I. (2012). Local and seasonal variations of roe deer diet in relation to food resource availability in a mediterranean environment. *European journal of wildlife research*, 58(1):215–225.

• Peréz-Barberia, F. J., Oliván, M., Osoro, K., and Nores, C. (1997). Sex, seasonal and spatial differences in the diet of cantabrian chamois Rupicapra pyrenaica parva. *Acta Theriologica*, 42(1):37–46.

• Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., and Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes*.

• Shipley, L., Forbey, J., and Moore, B. (2009). Revisiting the dietary niche: When is a mammalian herbivore a specialist? *Integrative and Comparative Biology,* 49(3):274–290.

• Tixier, H. and Duncan, P. (1996). Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. Rev. Ecol. (*Terre Vie*), 51.

Annexe 5 – Habitats et domaines vitaux des ongulés sauvages

Les ongulés sont présents dans une large diversité d'habitats et dans différents types de conditions biogéographiques et climatiques, expliquant ainsi leur présence dans tout l'hémisphère Nord (*Savouré-Soubelet et al. 2021*). Les espèces d'ongulés peuvent être classées selon des grandes catégories d'habitats. Ainsi, les espèces occupant des habitats fermés (exemple le cerf) sont définies comme passant la plupart de l'année dans des habitats denses (exemple forêts, bois, maquis, brousse). Les espèces occupant des habitats ouverts sont retrouvées quant à elles dans les prairies, zones agricoles ou milieux d'altitude (exemple le bouquetin), alors que les espèces des habitats mixtes (exemple le chevreuil, le sanglier) occupent à la fois des milieux ouverts ou fermés selon la période de l'année ou selon la population (Fritz and Loison 2006). Le type d'habitat utilisé par les différentes espèces d'ongulés et leur type alimentaire sont intimement associés. Ainsi, les types paisseurs et mixtes utilisent majoritairement des habitats ouverts tandis que les brouteurs occupent plutôt des milieux fermés (*Jarman 1974, Perez-Barberia 2001, Stewart et al. 2002, Janis 2008*). Certaines espèces comme le chamois ou l'isard, les mouflons de Corse et méditerranéen, le bouquetin des Alpes ou le bouquetin ibérique sont essentiellement présents dans les massifs montagneux (Alpes, Jura, Vosges, Massif central, Pyrénées). Le chamois est retrouvé en forêt et dans les prairies alpines, alors que les bouquetins occupent principalement des terrains pentus et des falaises.

Tableau 1. Classification selon le type d'habitat principal utilisé

Milieux fermés	Intermédiaires	Milieux ouverts
	Chamois/Isard Chevreuil Sanglier Bison d'Europe Daim Cerf	Mouflon Bouquetin

Source : *auteurs*

Les tailles des domaines vitaux –autrement dit la surface au sein de laquelle les animaux effectuent leurs activités de nourrissage, d'accouplement, et de soins aux jeunes par les femelles (*Burt 1943*) – varient fortement entre et au sein des espèces d'ongulés. Les facteurs les influençant ont fait et font encore l'objet de multiples études empiriques, et d'efforts de simulation et de modélisation (*Moorcroft et al. 1999, Mitchell and Powell 2004, Börger et al. 2008, Buchmann et al. 2013*).

Tout d'abord, pour un contexte écologique donné, les variations de taille des domaines vitaux peuvent être expliquées par plusieurs facteurs relatifs à l'espèce et aux caractéristiques individuelles, telles que la masse corporelle, le sexe, l'âge. Il a notamment été montré que la taille du domaine vital annuel augmente avec la masse corporelle du fait des plus grands besoins énergétiques absolus chez les espèces de grande taille (*Oftsad et al. 2016*), et de leur plus grande capacité de déplacement couverte par unité de temps. Cependant, la force de cette relation varie aussi selon la saison et le régime alimentaire (browser/grazer) (*Mysterud et al. 2001b*). Enfin des variations inter-individuelles de la taille du domaine vital sont aussi observées au sein des populations, selon le sexe, l'âge, le statut social, le fait pour une femelle d'être accompagnée ou non par un jeune ou encore la personnalité des individus. Par exemple, la taille du domaine vital semble plus faible chez les femelles du fait d'une masse corporelle inférieure à celle des mâles (*Loison et al. 1999, Pérez-Barberia et Gordon 2000*), d'un nourrissage plus sélectif, et des contraintes de mouvement par les jeunes (*Ruckstuhl et Neuhaus 2002, Viana et al. 2018*).

Cependant, ces différences entre sexes pour une masse corporelle donnée ne sont pas toujours significatives selon les études (*Mysterud et al. 2001b, Ofstad et al. 2016*).

Par la suite, divers facteurs environnementaux tels que les ressources, l'hétérogénéité du paysage et le risque (*Seigle-Ferrand et al. 2021*) influencent les tailles des domaines vitaux. Cependant, les réponses des tailles des domaines vitaux aux changements environnementaux entre individus d'une même population sont encadrées par les contraintes spécifiques à l'espèce et à l'individu présentées ci-dessus. Les informations données ci-après sont donc présentées pour une condition physique donnée (espèce, sexe, âge). La relation entre la taille du domaine vital et les ressources correspond à l'hypothèse de la productivité de l'habitat (« Habitat productivity hypothesis », *Harestad et Bunnel 1979*). Elle suppose que dans un habitat où les ressources sont diversifiées et de bonne qualité, les individus auraient des domaines vitaux plus réduits que dans un habitat pauvre, car ils auraient moins besoin de se déplacer pour combler leurs besoins énergétiques. Par exemple, dans les forêts les plus pauvres, les chevreuils doivent faire de plus grands déplacements pour accéder à une ressource alimentaire suffisante. Ainsi, le domaine vital du chevreuil peut aller de 25 ha dans un milieu riche à 100 ha dans un milieu plus pauvre (*Savouré-Soubelet et al. 2021*).

L'hétérogénéité de l'habitat influence aussi la taille des domaines vitaux. En effet, selon le théorème de la valeur marginale (« Marginal Value Theorem »[103], *Charnov 1976*) qui propose une relation théorique entre la théorie du nourrissage optimal (« Optimal Foraging Theory »[104], *McArthur et Pianka 1966, Pyke et al. 1977, Stephens et Krebs 1986*) et les caractéristiques d'un habitat dont la ressource est distribuée de manière hétérogène « patchy habitat », une plus forte hétérogénéité spatiale augmente les taux de mouvements entre patchs pour trouver une nourriture optimale (*Calcagno et al. 2014, Calcagno et al. 2014a*), et ainsi la taille des domaines vitaux. Par exemple, chez le bouquetin, les domaines vitaux sont plus grands au printemps et en automne quand les bouquetins migrent altitudinalement pour rechercher une nourriture optimale, qu'en hiver et en été où la qualité des ressources est plus homogène spatialement (*Viana et al. 2018*). En croisant ces caractéristiques environnementales avec les types alimentaires des individus, il apparaît que des individus avec un rumen de type « élan » devraient être plus sensibles aux variations dans la disponibilité des ressources que les individus de type « vache », qui ont une niche alimentaire plus large (*Codron and Clauss, 2010*, mais effet opposé dans *Seigle-Ferrand et al. 2021*). Ainsi, comme les ressources de haute qualité sont distribuées de manière plus éparses (*Jarman 1974, Gordon 2003*), la taille des domaines vitaux des individus de type « élan » devraient être plus sensibles aux changements d'hétérogénéité de l'habitat et de saisonnalité (*Seigle-Ferrand et al. 2021*).

Enfin, au-delà des ressources et de l'habitat, les animaux font face à des risques létaux (chasse, prédation, collisions) et des perturbations non-létales perçues comme des risques (présence humaine dans la nature pour une autre raison que la chasse, *Ciuti et al. 2012, Berger-Tal and Saltz 2019*) qui varient dans le temps et dans l'espace. Ces risques létaux et non-léthaux génèrent un paysage de la peur (*Laundré et al. 2001*) qui peut entraîner des modifications dans la taille des domaines vitaux, via par exemple le besoin d'inclure des zones de refuge (*Taylor 1988, Powell et al. 1996, Tufto et al. 1996, White et Berger 2001*). Enfin, quand les habitats assurant différentes

---

103. Théorème de la valeur marginale « Marginal Value Theorem » : Ce théorème constitue un des modèles de la théorie du nourrissage optimal et prédit combien de temps un animal en train de se nourrir devrait rester dans une zone avant de la quitter pour en trouver une nouvelle (c'est-à-dire le temps de résidence optimal).

104. Théorie du nourrissage optimal « Optimal Foraging Theory » : À l'origine établie pour les carnivores, elle prédit que les individus maximisent leurs apports énergétiques par unité de temps tout en minimisant les coûts relatifs à la recherche, la manipulation et la digestion. Les ruminants doivent prendre des décisions sur un gradient opposant deux options comportementales : maximiser le temps de recherche pour maximiser l'apport énergétique « energy maximizers », ou minimiser le temps de recherche et être moins sélectifs dans la qualité de la nourriture ingérée pour gagner du temps pour d'autres tâches « time minimizers ». Avec cette vision, des compromis sont par conséquent nécessaires entre choisir une nourriture optimale (en termes de quantité et de qualité), perdre le moins d'énergie possible avec les déplacements et la manipulation, et allouer un temps optimal au patch de nourriture (le taux d'ingestion diminue avec le temps dans un patch donné). La théorie du nourrissage optimal a été décrite dans un environnement où la seule contrainte est la distribution hétérogène des ressources. Cependant, des contraintes biotiques et abiotiques tels que les interactions intra- et inter-spécifiques, la prédation, et les perturbations environnementales jouent un rôle important dans les prises de décisions.

fonctions sont éloignés les uns des autres, la taille des domaines vitaux augmente pour inclure ces différents habitats nécessaires pour la ressource et le refuge. Dans ce cas, l'hypothèse de la productivité de l'habitat présentée plus haut, uniquement basée sur la ressource en nourriture, apparaît limitée.

Les tailles moyennes des domaines vitaux par espèce de ce rapport sont données dans les fiches synthétiques de la partie 8 de ce chapitre.

RÉFÉRENCES

• Berger-Tal, O. and Saltz, D. (2019). Invisible barriers: anthropogenic impacts on inter-and intra-specific interactions as drivers of landscape-independent fragmentation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1781):20180049.

• Börger, L., Dalziel, B. D., and Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology letters*, 11(6):637–650.

• Buchmann, C. M., Schurr, F. M., Nathan, R., and Jeltsch, F. (2013). Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities' the role of interspecific competition and individual space use. *Ecological Informatics*, 14:90–98.

• Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*, 24(3):346–352.

• Calcagno, V., Grognard, F., Hamelin, F. M., Wajnberg, E., and Mailleret, L. (2014a). The functional response predicts the effect of resource distribution on the optimal movement rate of consumers. *Ecology Letters*, 17(12):1570–1579.

• Calcagno, V., Mailleret, L., Wajnberg, É., and Grognard, F. (2014b). How optimal foragers should respond to habitat changes: a reanalysis of the marginal value theorem. *Journal of mathematical biology*, 69(5):1237–1265.

• Charnov, E. L. et al. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*.

• Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A., and Boyce, M. S. (2012). Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PloS one*, 7(11):e50611.

• Codron, D. and Clauss, M. (2010). Rumen physiology constrains diet niche: linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology*, 88(11):1129–1138.

• Fritz, H. and Loison, A. (2006). *Large herbivores ecology, ecosystem dynamics and conservation*, chapter Large Herbivores across biomes, pages 19–49. Cambridge Unversity Press.

• Harestad, A. S. and Bunnel, F. (1979). Home range and body weight–a reevaluation. *Ecology*, 60(2):389–402.

• Janis, C. (2008). An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In *The ecology of browsing and grazing*, pages 21–45. Springer.

• Jarman, P. (1974). The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48:215–267.

• Laundré, J. W., Hernández, L., and Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in yellowstone national park, usa. *Canadian Journal of Zoology*, 79(8):1401–1409.

• Loison, A., Gaillard, J., Pelabon, C., and Yoccoz, N. (1999). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1(5):611–633.

• MacArthur, R. H. and Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100:603–609.

• Mitchell, M. S. and Powell, R. A. (2004). A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling*, 177(1-2):209–232.

• Moorcroft, P. R., Lewis, M. A., and Crabtree, R. L. (1999). Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology*, 80(5):1656–1665.

• Mysterud, A., Pérez-Barberá, F. J., and Gordon, I. J. (2001). The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia*, 127(1):30–39.

• Ofstad, E. G., Herfindal, I., Solberg, E. J., and Sæther, B.-E. (2016). Home ranges, habitat and body mass: simple correlates of home range size in ungulates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845):20161234.

• Pérez-Barberá, F. J. and Gordon, I. J. (2000). Differences in body mass and oral morphology between the sexes in the artiodactyla: evolutionary relationships with sexual segregation. *Evolutionary Ecology Research*, 2(5):667–684.

• Pérez-Barberá, F. J., Gordon, I. J., and Nores, C. (2001). Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates. *Evolutionary Ecology Research*, 3(2):221–230.

• Powell, R. A., Zimmerman, J. W., Seaman, D. E., and Gilliam, J. F. (1996). Demographic analyses of a hunted black bear population with access to a refuge. *Conservation Biology*, 10(1):224–234.

• Pyke, G. H., Pulliam, H. R., and Charnov, E. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52:137–154.

• Ruckstuhl, K. and Neuhaus, P. (2002). Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77(01):77–96.

• Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., and Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes*.

• Seigle-Ferrand, J., Atmeh, K., Gaillard, J.-M., Ronget, V., Morellet, N., Garel, M., Loison, A., and Yannic, G. (2021). A systematic review of within-population variation in the size of home range across ungulates: what do we know after 50 years of telemetry studies? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8:515.

• Stephens, D. W. and Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.

• Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Kie, J. G., Cimon, N. J., and Johnson, B. K. (2002). Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. *Journal of Mammalogy*, 83(1):229–244.

• Taylor, R. J. (1988). Territory size and location in animals with refuges: influence of predation risk. *Evolutionary Ecology*, 2(2):95–101.

• Tufto, J., Andersen, R., and Linnell, J. (1996). Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, pages 715–724.

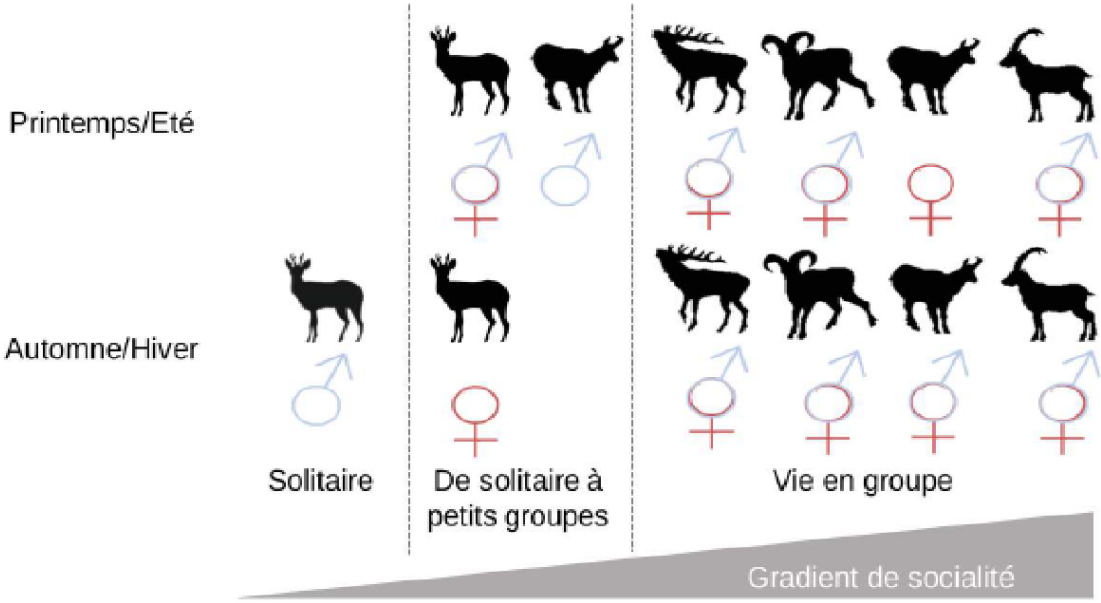
• Viana, D. S., Granados, J. E., Fandos, P., Pérez, J. M., Cano-Manuel, F. J., Burón, D., Fandos, G., Aguado, M. Á. P., Figuerola, J., and Soriguer, R. C. (2018). Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement ecology*, 6(1):1–11.

• White, K. S. and Berger, J. (2001). Antipredator strategies of Alaskan moose: are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology*, 79(11):2055–2062.

Annexe 6 – Structures sociales des ongulés sauvages

La socialité définit l'inclination d'individus à partager un même environnement spatio-temporel et à établir une diversité de liens sociaux (*Silk 2007, Silk et al. 2003*). Il existe chez les ongulés un large éventail de structures sociales, allant d'espèces majoritairement solitaires ou vivant parfois en paires (comme le chevreuil mâle qui est solitaire en été et les femelles qui sont accompagnées de leurs faons – cependant en hiver ils forment des groupes pouvant aller jusqu'à 50 individus – *Gaudry 2015*) à des espèces grégaires vivant en grands groupes (comme le mouflon ou le bouquetin qui vivent dans des groupes instables en taille et en composition). Sur ce continuum se trouve le chamois où les mâles sont solitaires ou forment des groupes de 2 à 3 individus (Bonenfant et al. 2007, Loison et al. 2008), alors que les femelles forment des groupes génétiquement proches (*Cassar 2007*). Il existe dans les groupes de mouflons et bouquetins une ségrégation sociale et spatiale entre les sexes hors période de reproduction (*Villaret and Bon 1995, Bourgoin et al. 2018*). On distingue ainsi le plus souvent des groupes matriarcaux, généralement composés de femelles adultes, des jeunes de l'année et parfois de l'année précédente d'une part, et des groupes de mâles adultes d'autre part. Le cerf forme aussi de larges groupes avec une ségrégation sexuelle forte (*Bonenfant et al. 2004*), et des harems pendant la période de reproduction. Cette variabilité de la socialité chez les ongulés a motivé de nombreuses recherches (*Ebensperger et al. 2012, Silk 2007*) pour tenter d'expliquer les facteurs expliquant ces différentes stratégies et leur maintien au cours de l'évolution. Quel que soit le degré de socialité, il résulte d'un compromis entre bénéfices et coûts qui varie selon les espèces. En effet, vivre en groupe apporte une protection plus efficace contre les prédateurs, un accès optimal aux partenaires, une aide pour l'élevage communautaire des jeunes et un transfert d'informations (*Caraco and Pulliam 1984, Krause and Ruxton 2002, Standen and Foley 1989, Van Schaik 1983)*. Cependant, cela peut aussi entraîner une compétition locale pour les ressources si elles sont en quantité limitée, impliquer la coordination des activités, pouvant ainsi générer des conflits entre individus (*Alexander 1974, Krause and Ruxton 2002*), favoriser les transmissions de maladies (*Craft 2015*), ou encore faciliter la détection par un prédateur (*Silk 2007*).

Figure 1. Organisation sociale descinq espèces étudiées, selon leur sexe, selon les saisons



Note : pour les especes dimorphiques, les groupes presentent une segregation sexuelle.
Source : *issue de seigle-ferrand 2021*

Tableau 1. Classification selon le degré de socialité

Solitaires	Intermédiaires	Grégaires
Chevreuil1	Chamois/Isard2	Mouflon3
		Bison d'Europe4
		Bouquetin5
		Cerf6
		Sanglier
		Daim

Note : [1]Dzieciolowski 1979, [2]Perez-Barberia et al. 1997, Boschi et Nievergelt 2003, [3]Petit et al. 1997, Cransac et al. 1998, [4]Ramos et al. 2019, [5]Villaret et al. 1997, [6]Bonenfant et al. 2004.

Source : *auteurs*

Chez les ongulés grégaires, les causes de la ségrégation sexuelle au sein d'une espèce font l'objet de débat, et plusieurs hypothèses ont été émises pour en expliquer l'origine (*voir Main et al. 1996* pour les références citées). Tout d'abord, l'hypothèse de dimorphisme sexuel « sexual dimorphism-body size hypothesis » suggère que les mâles, ayant une masse corporelle plus importante que les femelles, devraient avoir de plus grands besoins métaboliques, mais aussi une plus grande capacité à convertir les fibres en énergie du fait de leur plus grand tractus digestif, impliquant ainsi des choix de nourriture de qualité et quantité différentes selon les sexes. Par conséquent, une ségrégation serait observée entre les sexes et entre des individus de classes d'âge différentes. Ensuite, l'hypothèse de la stratégie reproductive « reproductive–strategy hypothesis » suppose que chez des ongulés polygynes, la sélection naturelle favoriserait les mâles qui maximisent la condition physique, celle-ci ayant une forte influence sur le succès reproducteur. À l'opposé, les femelles maximiseraient plutôt la sécurité de leur descendance, même quand cela implique de diminuer la qualité de la nourriture. Au vu de ces différentes pressions de sélection, les mâles et femelles adultes opteraient pour différents habitats et vivraient séparément hors période de rut. Enfin, l'hypothèse du facteur social « social factor hypothesis » suggère différentes causes sociales variées expliquent cette ségrégation, comme par exemple le fait que les mâles se regroupent pour développer des compétences de combat dans le but d'améliorer leur succès reproductif, ou encore que les femelles adoptent un comportement d'isolation pré-partum (*Cransac et al. 1998*).

Au-delà de la ségrégation sexuelle, l'organisation sociale des populations au sein d'une espèce peut aussi varier dans l'espace et dans le temps au gré des associations entre individus. Ceci correspond au mécanisme de « fission – fusion » (*Kummer 1971*). Divers paramètres peuvent influencer la dynamique de fusion, bien que leurs effets ne soient pas totalement élucidés : variables environnementales abiotiques (exemple les troupeaux de buffles sont plus éparses lors d'une sécheresse – *Cross et al. 2004* ; la couverture de neige favorise le regroupement des animaux où la végétation est disponible), opportunités de reproduction (exemple en novembre/décembre les chamois mâles rejoignent les femelles pendant la période de rut ; les mâles adultes mouflons rejoignent les groupes matriarcaux à la recherche de femelles en oestrus formant des groupes mixtes très instables), densité de population, hétérogénéité de l'habitat, qualité de la végétation (le nombre d'oribis par groupe est plus important lorsque l'abondance du fourrage est élevée – *Brashares et Arcese 2002*), attraction sociale ou encore la pression de prédation. La fission quant à elle se produit lorsque les coûts de la compétition pour les ressources ou pour l'appariement deviennent trop élevés (*Couzin et Laidre 2009*). Elle a également lieu lorsque la connaissance des patchs rentables diffère entre individus expérimentés qui se séparent et sont suivis par d'autres membres du groupe (*Lesmerises et al. 2018, Lewis et al. 2011*), ou lorsque la probabilité de détection par les prédateurs augmente avec la taille du groupe (*Fortin et al. 2009*). La dynamique de fission-fusion peut accroître la

vulnérabilité de certains groupes aux perturbations, mais peut aussi augmenter leurs valeurs adaptatives en permettant aux animaux de modifier la taille de leur groupe en réponse aux conditions environnementales, selon les avantages et les inconvénients (*Holmes et al. 2016*).

RÉFÉRENCES

• Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual review of ecology and systematics*, 5(1):325–383.

• Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Dray, S., Loison, A., Royer, M., and Chessel, D. (2007). Testing sexual segregation and aggregation: old ways are best. *Ecology*.

• Bonenfant, C., Loe, L. E., Mysterud, A., Langvatn, R., Stenseth, N. C., Gaillard, J.-M., and Klein, F. (2004). Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271(1542):883–892.

• Boschi, C. and Nievergelt, B. (2003). The spatial patterns of alpine chamois (Rupicapra rupicapra rupicapra) and their influence on population dynamics in the swiss national park. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68(1):16–30.

• Bourgoin, G., Marchand, P., Hewison, A. M., Ruckstuhl, K. E., and Garel, M. (2018). Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in mediterranean mouflon. *Animal Behaviour*, 136:87–100.

• Brashares, J. S. and Arcese, P. (2002). Role of forage, habitat and predation in the behavioural plasticity of a small african antelope. *Journal of Animal Ecology*, pages 626–638.

• Caraco, T. and Pulliam, H. R. (1984). *Sociality and survivorship in animals exposed to predation*.

• Cassar, S. (2007). *Organisation spatiale de la variabilité génétique et phénotypique à l'échelle du paysage : le cas du chamois et du chevreuil, en milieu de montagne*. PhD thesis, Lyon 1.

• Couzin, I. D. and Laidre, M. E. (2009). Fission–fusion populations. *Current biology*, 19(15):R633–R635.

• Craft, M. E. (2015). Infectious disease transmission and contact networks in wildlife and livestock. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1669):20140107.

• Cransac, N., Gerard, J.-F., Maublanc, M.-L., and Pépin, D. (1998). An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology*, 244(03):371–378.

• Cross, P. C., Lloyd-Smith, J. O., Bowers, J. A., Hay, C. T., Hofmeyr, M., and Getz, W. M. (2004). Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate: bovine tuberculosis in african buffalo in the Kruger national park. Pages 879–892.

• Dzieciolowski, R. (1979). Structure and spatial-organization of deer populations. *Acta theriologica*, 24(1-11):3–21.

• Ebensperger, L. A., Rivera, D. S., and Hayes, L. D. (2012). Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates. *Journal of Animal Ecology*, pages 1013–1023.

• Fortin, D., Fortin, M.-E., Beyer, H. L., Duchesne, T., Courant, S., and Dancose, K. (2009). Group-size-mediated habitat selection and group fusion–fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology*, 90(9):2480–2490.

• Gaudry, W. (2015). *Utilisation de l'habitat par le chevreuil (Capreolus capreolus) dans des environnements variables et contrastés*. PhD thesis, Université Claude Bernard-Lyon I.

• Holmes, S. M., Gordon, A. D., Louis, E. E., and Johnson, S. E. (2016). Fission-fusion dynamics in black-and-white ruffed lemurs may facilitate both feeding strategies and communal care of infants in a spatially and temporally variable environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(11):1949–1960.

• Krause, J., Ruxton, G. D., Ruxton, G., Ruxton, I. G., et al. (2002). *Living in groups*. Oxford University Press.

• Kummer, H. (1971). *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Routledge.

• Lesmerises, F., Johnson, C. J., and St-Laurent, M.-H. (2018). Landscape knowledge is an important driver of the fission dynamics of an alpine ungulate. *Animal Behaviour*, 140:39–47.

• Lewis, J. S., Wartzok, D., and Heithaus, M. R. (2011). Highly dynamic fission–fusion species can exhibit leadership when traveling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(5):1061–1069.

• Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J.-M., and Maillard, D. (2008). Age-and sex-specific settlement patterns of chamois (rupicapra rupicapra) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, 86(6):588–593.

• Main, M. B., Weckerly, F. W., and Bleich, V. C. (1996). Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy*, 77(2):449–461.

• Perez-Barberia, F. J., Olivan, M., Osoro, K., and Nores, C. (1997). Sex, seasonal and spatial differences in the diet of cantabrian chamois rupicapra pyrenaica parva. *Acta Theriologica*, 42:37–46.

• Petit, E., Aulagnier, S., Bon, R., Dubois, M., and Crouau-Roy, B. (1997). Genetic structure of populations of the mediterranean mouflon (ovis gmelini). *Journal of Mammalogy*, 78(2):459–467.

• Ramos, A., Manizan, L., Rodriguez, E., Kemp, Y. J., and Sueur, C. (2019). The social network structure of a semi-free roaming european bison herd (bison bonasus). *Behavioural processes*, 158:97–105.

• Silk, J. B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480):539–559.

• Silk, J. B., Alberts, S. C., and Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, 302(5648):1231–1234.

• Standen, V. and Foley, R. (1989). *Comparative socioecology*. Blackwell Scientific Publications.

• Van Schaik, C. P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, pages 120–144.

• Villaret, J. C. and Bon, R. (1995). Social and spatial segregation in alpine ibex (capra ibex) in bargy, french alps. *Ethology*, 101(4):291–300.

• Villaret, J. C., Bon, R., and Rivet, A. (1997). Sexual segregation of habitat by the Alpine ibex in the French Alps. *Journal of Mammalogy*, 78(4):1273–1281.

Annexe 7 – Reproduction des ongulés sauvages

Les ongulés sont tous des espèces longévives et itéropares, c'est-à-dire qu'elles se reproduisent au cours de plusieurs événements de reproduction étalés tout au long de leur vie. Plusieurs paramètres peuvent servir à caractériser la reproduction d'un individu : son âge de première reproduction (l'âge de primiparité), l'intervalle entre les naissances, le nombre de jeunes produits par événement de reproduction (monotoque vs polytoque), et enfin, la survie des jeunes pendant la période au cours de laquelle ils dépendent de leur mère. Au niveau populationnel, on utilisera de façon similaire la distribution des âges de primiparité, le pourcentage de femelles qui se reproduit à un âge donné, le pourcentage de femelles produisant un ou plusieurs jeunes et la survie des jeunes. Sanglier à part, les points communs des ongulés en France sont (*Gaillard et al. 2020*) :

- un âge de primiparité de deux ans dans les populations non limitées par leurs ressources. Cet âge de primiparité recule ensuite dans les populations établies, bien que dans une moindre mesure chez le chevreuil que chez les autres espèces. L'accession plus tardive à la reproduction est ainsi un signe du ralentissement de la dynamique d'une population. Au niveau individuel et chez plusieurs espèces d'ongulés où cet effet à été étudié, l'accession précoce à la reproduction (âge de primiparité faible) semble être un indice de qualité individuelle, les individus se reproduisant tôt ayant un succès annuel de reproduction plus élevé que les autres ;
- un fort taux de reproduction annuel des femelles au cours d'une période qui s'étale sur plusieurs années (entre 5 et 10 ans), avec un taux moyen qui diminue quand la population atteint une certaine densité, et une probabilité de reproduction qui diminue aussi avec l'âge chez les individus sénescents (sans que ne soit documenté, cependant, de ménopause chez ce groupe d'espèces) ;
- une survie juvénile (de la naissance à 1 an) relativement faible par rapport à celle des adultes, et plus variable d'une année à l'autre.

Une différence notable entre les différentes espèces présentes en France est leur capacité à produire un seul ou plusieurs jeunes, de façon régulière ou exceptionnelle. Le chamois et l'isard sont strictement monotoques et à l'extrême opposé, le chevreuil est pratiquement systématiquement polytoque, produisant donc régulièrement deux, voire trois faons (de façon moins fréquente dans les populations à forte densité). La polytoquie est rare chez le bouquetin et le cerf, et variable suivant les populations chez le mouflon, notamment, en fonction des croisements avec des moutons domestiques qui ont pu avoir lieu avant leurs introductions. La capacité à produire plusieurs nouveaux-nés influence le taux d'accroissement maximal (le taux avec les populations augmente dans des conditions non limitantes) des populations d'une espèce donnée, et celui-ci est donc plus élevé chez le chevreuil que les autres espèces.

La période de reproduction des ongulés varie selon les espèces et celle-ci est détaillée dans les fiches synthétiques de la partie 8 de ce chapitre. Malgré des variations, les naissances ont toujours lieu à la fin du printemps, et ce sont donc les périodes de gestation (généralement associées à la masse corporelle) et les périodes de rut qui peuvent expliquer les différences entre espèces et entre populations. Les dates de naissance varient souvent d'une population à l'autre, notamment en fonction de l'altitude et de la date du pic de croissance de la végétation dans une population. Chez le chamois et l'isard, le pic des accouplements se situe mi-décembre dans les populations alpines et pyrénéennes d'altitude, mais est plus précoce en piémont. Les naissances ont lieu autour de fin avril à mi-juin suivant les populations. Les accouplements chez le cerf sont plus précoces au cours de l'automne (septembre-octobre), avec des naissances au cours du mois de mai. Le bouquetin s'accouple plus tardivement (en décembre), les naissances s'étalant alors au mois de juin. Une exception concerne le rut du chevreuil qui a lieu de mi-juillet à mi-août, et pour lequel la gestation dure 300 jours comprenant une période de 170 jours de diapause embryonnaire ou ovo-implantation différée qui débute quelques jours après la fécondation (*Beyes et al. 2017*). La période de rut du sanglier est quant à elle étendue de décembre à juillet. Au niveau individuel, la date de naissance d'un nouveau-né conditionne

en partie son devenir (survie néonatale, survie la première année, voire survie adulte et performance de reproduction – résultats obtenus sur le chevreuil en France, mais difficile à obtenir chez les autres espèces), notamment parce que l'intervalle de temps pendant lequel il va pouvoir grandir avant la saison d'hiver est d'autant plus longue qu'il nait tôt. Cet avantage à une naissance précoce est toutefois limité par le besoin pour les femelles de mettre bas à un moment où la végétation est de bonne qualité et relativement abondante, et non avant. On comprend donc tout l'enjeu et le défi posé par les variations de phénologie printanière (notamment l'avancement observé à la fin du XX^{e} siècle), les naissances devant idéalement être synchronisées avec le pic de croissance de la végétation, mais étant déterminées en grande partie par la date du rut à l'été (chevreuil) ou l'automne précédent (les autres espèces) et la durée de gestation. Nous reviendrons sur ce point dans le *chapitre 4*. L'impact des conditions de ressources que rencontrent les femelles en fin de gestation et au moment de la lactation pourrait cependant être tamponné, en partie, par les réserves énergétiques de la femelle, si elle ne les a pas épuisées au cours de l'hiver. La possibilité pour une femelle de constituer des réserves énergétiques et de les mobiliser pour la reproduction constitue en réalité une des deux stratégies d'allocation des ressources à la reproduction chez les animaux. En effet, les espèces animales ont été classées sur un continuum « capital-income », représentant à une extrémité les espèces qui assurent leur reproduction à partir de réserves énergétiques accumulées en amont, et à l'autre extrémité, les espèces qui assurent la reproduction en allouant à la reproduction de l'énergie qu'ils acquièrent « en temps réel » (*Jönsson 1997*). Peu d'espèces sont à ces extrémités, mais au sein des ongulés, on considère que le chevreuil est une espèce de type « income breeder », qui fait peu de réserves de graisse alors que cerfs, chamois et bouquetins sont plus proches de la tactique « capital breeder » (même s'il est improbable qu'ils puissent assurer leur gestation et leur lactation uniquement sur leurs réserves de graisse). Bien que cela ait été peu étudié empiriquement sur les ongulés, les stratégies d'allocation d'énergie à la reproduction devraient avoir des conséquences importantes sur les réponses démographiques des populations aux variations environnementales (*Stephens et al. 2009*). Nous y reviendrons au *chapitre 4*.

Toutes les espèces d'ongulés en France sont polygynes, c'est-à-dire que les mâles peuvent s'accoupler avec plusieurs femelles. Les mâles ne prennent pas part aux soins des jeunes, et différents niveaux de polygynie par les mâles comme l'accaparement d'une femelle « tending male » ou de plusieurs femelles « harem-holding territorial male » par un mâle sont les systèmes d'accouplement les plus communs (Perez-Barberia et al. 2002). Le degré de polygynie varie donc en fonction des espèces et celles avec un fort dimorphisme sexuel tendent à avoir des systèmes d'accouplement hautement polygynes (Loison et al. 1999, Vanpé et al. 2008). Ainsi, le chevreuil interagit avec peu de chevrettes, alors que les bouquetins, chamois et cerfs sont hautement polygynes. Chez certaines espèces comme le sanglier, il a aussi été observé de la polyandrie avec des femelles qui s'accouplent avec plusieurs mâles lors d'une même saison de reproduction (groupe mixte ouvert), et de la polygynandrie lorsque plusieurs mâles se reproduisent exclusivement avec plusieurs femelles (groupe mixte fermé). Ainsi, les marcassins d'une même portée peuvent avoir plusieurs pères différents. Ceci a été aussi observé chez le chevreuil où une femelle peut être fécondée par plusieurs mâles (Vanpé et al. 2009).

Pour les espèces où le dimorphisme sexuel est marqué, le succès reproducteur est le plus important lorsque les attributs sexuels secondaires et la masse ont atteint leur plein développement permettant d'assurer une victoire lors des confrontations (chocs de cornes chez les bouquetins et mouflons ou de bois chez les cervidés). Les jeunes mâles adoptent quant à eux des stratégies alternatives pour s'assurer une partie des fécondations tout en évitant des affrontements directs avec les mâles matures (Willisch et al. 2012, Corlatti et al. 2015, Savouré-Soubelet et al. 2021), comme par exemple la poursuite ou la séquestration des femelles.

RÉFÉRENCES

• Beyes, M., Nause, N., Bleyer, M., Kaup, F.-J., and Neumann, S. (2017). Description of post-implantation embryonic stages in European roe deer (capreolus capreolus) after embryonic diapause. *Anatomia, histologia, embryologia*, 46(6):582–591.

• Corlatti, L., Fattorini, L., and Nelli, L. (2015). The use of block counts, mark-resight and distance sampling to estimate population size of a mountain-dwelling ungulate. *Population ecology*, 57(2):409–419.

• Gaillard, J.-M. and Lematre, J.-F. (2020). Ân integrative view of senescence in nature. *Functional Ecology*, 34(1):4–16.

• Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, pages 57–66.

• Loison, A., Gaillard, J., Pelabon, C., and Yoccoz, N. (1999). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1(5):611–633.

• Pérez-Barberá, F. J., Gordon, I., and Pagel, M. (2002). The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56(6):1 276–1 285.

• Savouré-Soubelet, A., Arthur, C., Aulagnier, S., Body, G., Callou, C., Haffner, P., Marchandeau, S., Moutou, F., and Saint-Andrieux, C. (2021). *Atlas des mammifères sauvages de France. Volume 2. Ongulés et Lagomorphes*.

• Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., and Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8):2 057–2 067.

• Vanpé, C., Kjellander, P., Gaillard, J.-M., Cosson, J.-F., Galan, M., and Hewison, A. (2009). Multiple paternity occurs with low frequency in the territorial roe deer, capreolus capreolus. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(1):128–139.

• Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.-F., Aulagnier, S., Liberg, O., and Hewison, A. M. (2008). Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, 19(2):309–316.

• Willisch, C. S., Biebach, I., Koller, U., Bucher, T., Marreros, N., Ryser-Degiorgis, M.-P., Keller, L. F., and Neuhaus, P. (2012). Male reproductive pattern in a polygynous ungulate with a slow life-history: the role of age, social status and alternative mating tactics. *Evolutionary Ecology*, 26(1):187–206.

Annexe 8 – Un patrimoine faunique : conserver et gérer les ongulés dans l'histoire

Si le mot de gestion est bien un mot du XX^{e} siècle, cela ne veut pas dire que les humains du passé n'ont pas agi de manière consciente et délibérée dans la conservation des ongulés. Observation et chasse s'alliaient dans le but d'obtenir du gibier, de la viande et des matériaux comme les os, tendons, peaux, bois, cornes. Mais plus que de simples tueurs d'ongulés, les humains des sociétés historiques ont développé de nombreux dispositifs dont nous sommes les héritiers pour gouverner la faune, du parc, au système de capture et de repeuplement.

Après avoir rappelé les grandes étapes historiques de l'histoire de la gestion des ongulés, nous proposons quelques exemples de lieux ayant eu un rôle spécifique dans la gestion des populations d'ongulés en France.

Le Néolithique, la domestication et la cynégétisation : choisir le sauvage et le domestique

Jean-Denis Vigne démontre qu'en parallèle d'une domestication des espèces il existe une cynégétisation de certains animaux au Néolithique. C'est-à-dire que les humains décident de maintenir certaines espèces comme des animaux sauvages qu'ils peuvent chasser et d'autres qu'ils domestiquent[105]. Le cas des cervidés qui peuvent être apprivoisés en est un exemple parfait. Le travail et l'influence de la faune sauvage et des ongulés en particulier doit être restituée dans une histoire longue des interactions entre les ongulés et les sociétés humaines.

Un patrimoine aristocratique et princier et une dépossession populaire de la faune sauvage en France (Moyen Âge - XIX^{e} siècle)

Les espèces d'ongulés font le fruit de politiques de conservation depuis le Moyen Âge, comme le soulignent les nombreuses lois sur le gibier et les vestiges matériels archéologiques et historiques. Alors que le gibier est *res nullius* dans le droit romain, c'est-à-dire qu'il n'appartient à personne lorsqu'il est vivant et devient *res propria* lorsqu'il est tué, les ongulés sont appropriés par les seigneurs, princes et rois de l'Ancien Régime, dans un but politique : la possession de riches territoires de chasse, où règne l'abondance de gibier qu'ils sont les seuls à pouvoir mettre à mort, leur permet de mettre en scène leur souveraineté territoriale et leur puissance absolue sur les espaces, les hommes et les bêtes. Cette appropriation et cette mise en réserve juridique et matérielle par le biais des parcs, des réserves et des capitaineries a eu pour conséquence la conservation d'espaces boisés et densément peuplés en ongulés sauvages. Mais ces politiques ont eu tendance également à créer des injustices sociales en privant les populations de leurs accès à la ressource que représentent les ongulés et plus largement aux habitats de cette faune.

Afin d'alimenter les chasses seigneuriales et princières en ongulés-gibiers, se mettent en place des systèmes de conservation des animaux sous la forme des réserves et des parcs à gibier du Moyen Âge à l'échelle européenne et même mondiale. Les seigneurs se sont donc fait les premiers conservateurs des ongulés, en les protégeant momentanément dans leurs propriétés, afin de les chasser. Toutefois, cet entretien du gibier ne saurait-être idéalisé, les seigneurs ne sont pas des écologistes, comme en témoigne les tableaux de chasse et des pratiques comme dans la chasse dans les toiles où des centaines de sangliers, chevreuils, cerfs et daims étaient mis à mort pour les plaisirs royaux.

Au XVIII^{e} siècle, la conservation entre dans un nouvel âge où la notion de population animale, pour le cerf, émerge sous la plume de *Jacques d'Yauville*, officier de la vénerie du roi, mais aussi sous celle de *Charles-Georges Le Roy*, lieutenant des chasses de Versailles. On commence à compter les animaux, à estimer leur nombre pour savoir et estimer la ressource toujours dans un but cynégétique. Les ongulés en premier lieu desquels le cerf élaphe, deviennent une sorte de

105. Vigne Jean-Denis, « Domestication ou appropriation pour la chasse : histoire d'un choix socio-culturel depuis le Néolithique ». L'exemple des cerfs (Cervus) , Anthropolozoologica HS 1, Exploitation des animaux sauvages à travers le temps, 1993.

patrimoine royal, de bien à conserver entre le Moyen Âge et la Révolution. Les rois dépossèdent officiellement, non seulement les roturiers, mais aussi les nobles de la chasse du cerf, par les lois et le système foncier (droit féodal) qui régit l'accès aux ressources naturelles (coutumes, octrois, récoltes des bois morts par exemple). Il ne faut pas omettre que malgré les règlements, les seigneurs et les paysans braconnaient les cerfs, sangliers, bouquetins, chamois afin de se nourrir et de protéger leurs récoltes.

Au XIX[e] siècle, avec le changement du droit de chasse, change la conservation du gibier. La Révolution (1789-1804) a marqué dans les forêts de l'Île-de-France une réduction drastique des populations sous les coups de feu et de collets des populations qui subissaient les densités fortes des gibiers seigneuriaux, qui venaient ponctionner leurs aliments dans les champs et pâturages. L'une des caricatures de la Révolution affiche ainsi un braconnier surpris par un garde, sous-titrée, « des gardes et capitaineries des chasses, délivrez-nous seigneurs ».

Au cours du XIX[e] siècle, les forêts royales et impériales sont repeuplées grâce à des systèmes de réserves à gibier et de circulations d'animaux. Les notables sont à nouveau les plus favorisés par le droit de chasse des années 1789-1793 et par la loi de 1844, qui associent à nouveau, l'accès aux ongulés à la propriété de la terre et du droit de chasse. Il ne faut pas oublier qu'à cette époque, les populations rurales dont les existences dépendent des fruits de la terre (récolte, bétail, pâturages) voient les ongulés avant tout comme des animaux responsables des dégâts agricoles et par extension comme une ressource alimentaire (la viande de gibier est une aubaine en des temps où la viande coûte cher).

D'ailleurs la gestion paysanne de certains ongulés comme le sanglier est des plus efficaces, par leur parfaite connaissance du territoire rural, par leur volonté commune de protéger les cultures, les paysans organisent des battues ou bien des affûts (borduriers) pour abattre ces animaux jugés nuisibles. Il ne faut donc pas oublier aujourd'hui, à l'heure d'une gestion problématique du sanglier, que les populations rurales, par leurs pratiques traditionnelles permettaient de contrôler les populations ; le droit d'affût ayant été retiré aux paysans en 1964 par la loi Verdeille. Mais en opposition avec cette gestion de protection culturale, les notables et les propriétaires visaient eux, l'objectif contraire, c'est-à-dire l'entretien d'une faune gibier abondante, à même de fournir des chasses abondantes pour l'aristocratie. Les deux visions se confrontaient à travers le phénomène du braconnage et des tensions rurales diverses.

La conservation des ongulés dans les périodes historiques est forcément liée à l'histoire de la chasse. Elle était jusque dans les années 1970 la seule pratique de conservation et de gestion de la faune, complétée aujourd'hui par les politiques conservationnistes et préservationnistes, qui sont l'objet de vifs débats. Le cas du canton de Genève en Suisse est l'un des rares lieux où la régulation est organisée selon un mode gestionnaire et où la chasse a été supprimée totalement. Bien entendu, tirer un ongulé avec une arme à feu reste un acte de chasse, mais la frontière repose sur le contexte, l'idéologie et les motivations de l'acte dans ce nouveau discours et ces nouvelles volontés de gestion.

Espèce nuisible, espèce utile : les ongulés entre deux catégories légales

Selon qui observait l'ongulé, et selon le moment de l'année, les ongulés pouvaient passer du statut de gibier à celui du nuisible : les biches des forêts domaniales étaient ainsi à la fin de la saison de chasse détruites lors de battues par les forestiers ou les locataires du droit de chasse afin de réduire la population sous la supervision des Eaux et Forêts, qui exigeaient un certain nombre de pièces tuées durant la saison. Face à cette demande, les veneurs qui louaient la chasse faisaient en sorte de ne tirer que les biches, afin de ne pas gêner leur stock de cerf à chasser à courre. À Rambouillet, à partir de 1899-1900, voyant que les membres de l'équipage n'accomplissaient pas le quota demandé, l'administration a autorisé les propriétaires limitrophes à tirer le gibier en surplus. Pour se faire, les cultivateurs se postaient les jours de battue à la sortie des bois où avait lieu la chasse et tiraient les animaux qui en sortaient, ce qui n'était pas sans s'attirer les foudres des veneurs des différents équipages à Rambouillet ou ailleurs. Le tir d'un cerf mâle passait, du XIX[e] siècle aux années 1950, comme un acte délictueux pour les veneurs.

La chasse à l'approche et à l'affût : de la chasse de bracos, à la chasse de l'élite et du gestionnaire

Le tir des grands mâles chez les ongulés est devenu après la Seconde guerre mondiale sous l'impulsion des grands domaines d'État et privés comme Rambouillet ou Chambord, ou Dampierre et Belval, une pratique valorisée par l'aristocratie. Inspirée des pratiques autrichiennes et allemandes du pirsch, la chasse à l'approche est à l'origine la pratique du braconnier qui se camouflait la nuit à l'affût pour tuer un gibier pour se nourrir, à vendre au marché noir, ou bien pour protéger ses récoltes. L'approche-affût est aujourd'hui très valorisée comme tir sanitaire précis, discret et peu dérangeant pour la faune dans le contexte d'une chasse-gestion. Mais si le tir répond en effet à ces enjeux contemporains, il faut encore s'assurer de la qualité et de la cible. La chasse des grands mâles s'oppose à la chasse de sélection, d'un côté on valorise le tir des plus grands trophées dans un objectif de prestige social, dans l'autre, le chasseur se veut le gestionnaire absolu qui sélectionne son cheptel gibier, comme un éleveur sélectionne le bélier et les brebis pour la lutte. Le chasseur devient le décideur du mauvais et bon animal en le jugeant plus ou moins rigoureusement sur son apparence ou autre : un animal aux petits bois, un vieil animal, un boiteux ou un animal malade. Cette pratique peut avoir des influences négatives sur les populations d'ongulés qui se voient privés d'une partie la diversité génétique et dans le cas de l'abattage des plus grands mâles, ce sont les reproducteurs qui sont souvent ôtés à la population.

Aujourd'hui l'approche est l'une des pratiques les plus prestigieuses et des plus onéreuses pour un chasseur. Le prix de chasse dans les forêts domaniales du Sud-Yvelines est en battue, pour un cerf daguet de 400 euros, un cerf de plus de 13 cors : 2 400 euros ; à l'approche le cerf de 4 à 8 cors revient à 500 euros et le cerf de 18 points ONF coûte 3 740 euros. La chasse des ongulés dans les forêts d'Île-de-France est un marché économique important qui rapporte à l'État grâce à ses forêts domaniales et la Fédération interdépartementale des chasseurs d'Île-de-France (FICIF), mais aussi aux particuliers qu'ils soient chasseurs ou non en profitant de ce marché (magasins spécialisés, magasins généraux).

Annexe 9 – Cartographies de l'état de l'équilibre sylvo-cynégétique

En forêts domaniales (ONF)

Dans les forêts domaniales, l'évaluation de l'équilibre forêt-gibier est évaluée par un accord tacite entre le bailleur forestier et le locataire chasseur (consensus établi à dire d'experts), et est officialisée dans un contrat cynégétique et sylvicole depuis 2016. Ainsi, la situation est évaluée selon trois niveaux (satisfaisant, dégradé, compromis) pour chaque lot forestier à partir de différentes informations disponibles (enclos/exclos, diagnostic de régénération, notation de dégâts en forêt lors des martelages à dire d'expert…). Ces données d'équilibre sont à prendre avec précaution, car elles ne sont pas validées scientifiquement. Les résultats sont publiés dans le bilan patrimonial des forêts domaniales (*ONF, 2015*).

En forêts privées

En forêts privées, le CNPF, Fransylva, les coopératives forestières et les Experts forestiers de France mettent en place deux indicateurs pour suivre l'équilibre sylvo-cynégétique :

• Des cartes de pression à l'échelle de chaque propriété avec une visualisation également à l'échelle communale évaluées à partir de mesures de réussite de régénération seront réalisées. Ces cartes utiliseront les évaluations des forêts domaniales et en forêt privée, l'évaluation se fera sur le terrain avec un protocole léger permettant d'indiquer un état d'équilibre selon trois catégories (satisfaisant, dégradé, compromis). La mise en place de cet indice a été évaluée dans la région Centre et particulièrement dans le Cher. Une comparaison avec les résultats d'autres méthodes scientifiques a permis de valider la fiabilité de cet indice. Ce dernier n'est à utiliser que pour faire un focus sur des territoires en déséquilibre. Cela permet d'avoir des éléments concrets pour les décisions d'attribution de plan de chasse mais aussi de retourner sur le terrain pour trouver des solutions concrètes. C'est donc à la fois un outil d'alerte et de suivi à moyen terme par comparaison.

• L'évaluation de la pression d'herbivorie à partir par exemple de la méthode Brossier et Pallu 2016 (taux d'abroutissement, frottis, écorçage) et de la détermination de leur impact par l'expert (classes de dégâts et observations sur la densité de régénération, les regarnis, les essences objectifs…). La mise en place de cette méthode permettra notamment de réinitier le dialogue avec les chasseurs. Cette mise en œuvre peut aussi être réalisée en forêt publique.

Actuellement, aucune carte de l'équilibre sylvo-cynégétique n'est disponible pour les forêts privées. Les données échantillonnées sont éparses et non regroupées en bases de données. Il existe toutefois des cartes d'alerte qui pourraient alimenter les discussions au sein des Commission départementale de la chasse et de la faune sauvage (CDCFS), l'identification de zones géographiques susceptibles de rencontrer des problèmes étant un atout. Une plateforme nationale réunissant forêt privée et publique permettra d'obtenir des cartes communes de pression et de dégâts.

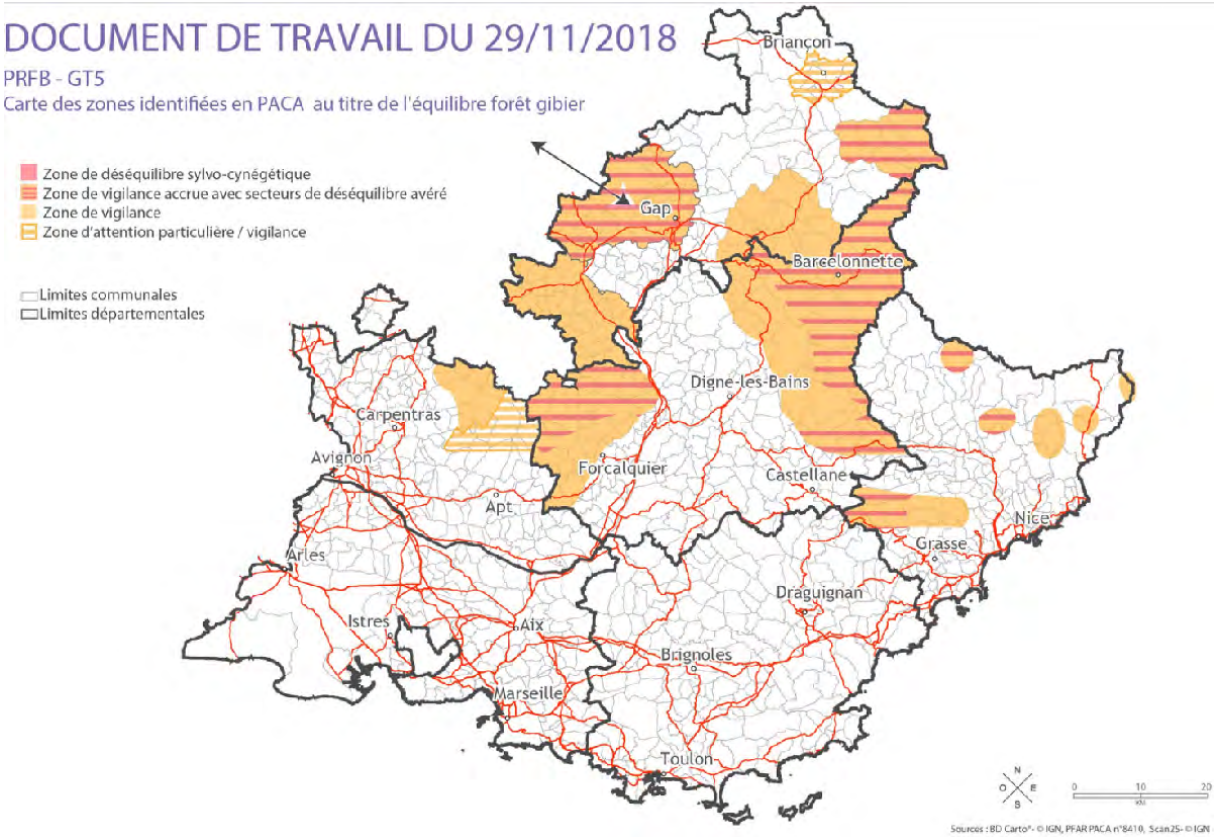
Par région

Des cartographies de l'équilibre sylvo-cynégétique ont été réalisées par des comités paritaires à l'échelle de certaines régions comme en AURA (*figure 56*), dans le Grand-Est[106] (*figure 55*), en Nouvelle-Aquitaine, en PACA (*figure 57*), dans le Centre-Val de Loire et en Occitanie.

106. http://draaf.grand-est.agriculture.gouv.fr/Reunion-du-comite-paritaire-du-28

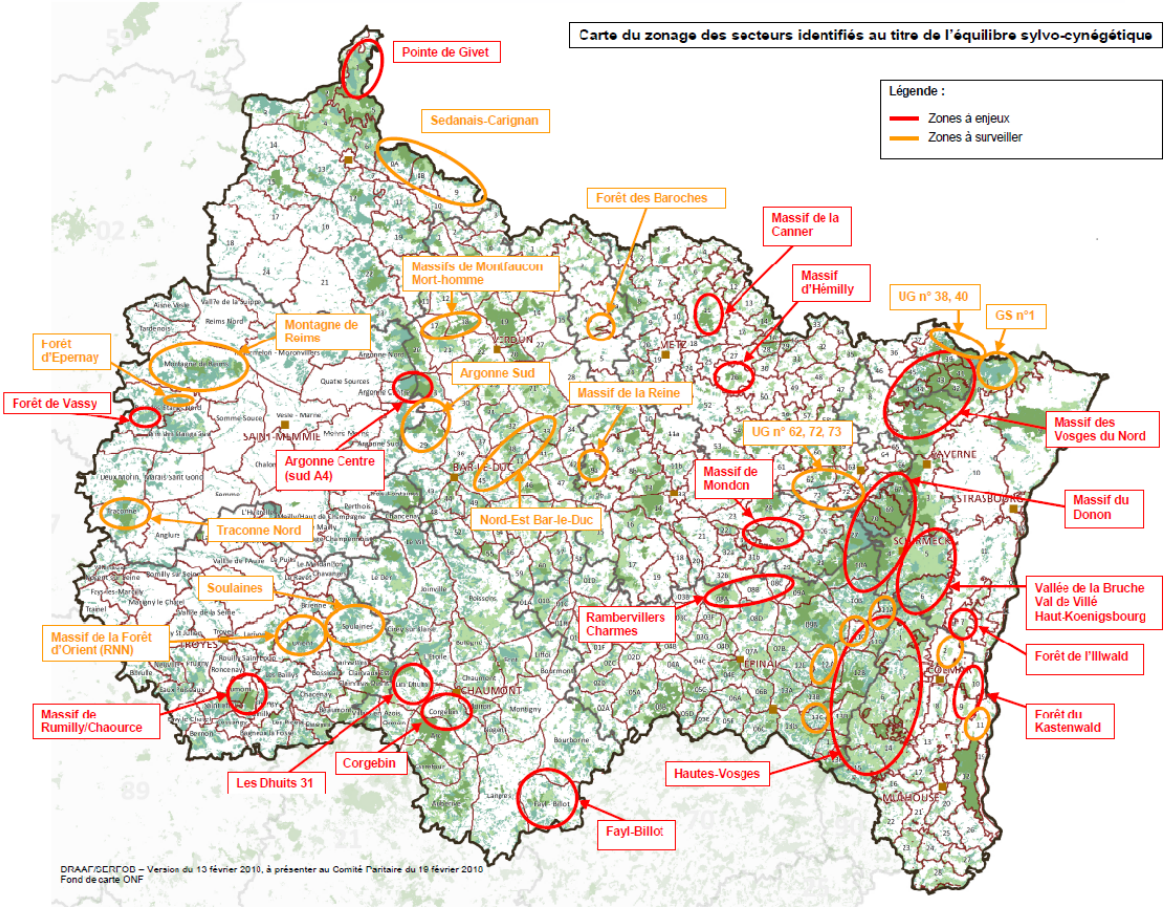
Ces cartographies permettent d'identifier les zones à enjeux où des suivis sont nécessaires.

Figure 1. Carte des zones identifiées en PACA au titre de l'équilibre sylvo-cynégétique 2018



Source : *issu du prfb de la région PACA*

Figure 2. Carte du zonage des secteurs identifiés au titre de l'équilibre sylvo-cynégétique en région Grand-Est (comité paritaire 2018)



RÉFÉRENCES

• Brossier, P., Pallu, J., et al. (2016). Le guide pratique de l'équilibre forêt-gibier. *Forêt-Entreprise*, (238):6–9.

• ONF (2015). Bilan patrimonial des forêts domaniales. Technical report, Office national des forêts.

Annexe 10 – Maladies à risque sanitaire chez les ongulés sauvages en France

Au vu de la taille conséquente du tableau, celui-ci ne peut pas être présenté dans ce document. Il est accessible avec ce lien :

https://docs.google.com/spreadsheets/d/1qb39-NWhzuhtdlinIG4Few2pMVzhve8En4zZQdKghb0/edit#gid=0

Annexe 11 – Termes clés liés aux maladies

	Définitions	Exemples	Bibliographie
Agent pathogène (biologique)	Un agent pathogène est un micro-organisme dont la présence ou l'excès est responsable de l'apparition d'une maladie infectieuse chez une ou plusieurs espèces animales ou végétales. Il peut être un virus, une bactérie, un protozoaire, un prion ou un champignon.	La maladie de Leptospirose est causée par l'agent pathogène Leptospira interrogans (bactérie).	(1) http://aeema.vet-alfort.fr/
Compétence en tant qu'hôte de nourrissage d'un vecteur	La compétence en tant qu'hôte de nourrissage	Les cervidés possèdent la compétence en tant qu'hôte de nourrissage pour le vecteur Ixodes ricinus.	(1) Wodecka et 2016
Compétence en tant que réservoir	La compétence en tant que réservoir est de maintenir et de multiplier l'agent pathogène au sein de la population réservoir et de le transmettre à une population cible.	Les sangliers possèdent la compétence en tant que réservoir pour Trichinella spiralis.	(1) Haydon et al. 2002
Compétence vectorielle	La compétence vectorielle est la capacité pour un vecteur d'héberger des transformations indispensables au cycle biologique des agents pathogènes.	Les culicoïdes possèdent une compétence vectorielle pour la fièvre catarrhale ovine.	(1) Moutou 2015
Effet d'amplification	Hypothèse selon laquelle la diversité élevée de la communauté d'hôtes augmente le risque sanitaire en raison d'une abondance accrue de sources pour un hôte donné (1). Les effets de dilution et d'amplification ne sont pas mutuellement exclusifs (2).	La diminution des grands ruminants sauvages de la savane en Afrique est corrélé à une augmentation des petits rongeurs et une abondance d'agents pathogènes (3).	(1) Pagan et al. 2012 (2) Levi et al 2016 (3) Young et al. 2014
Effet de dilution	Hypothèse selon laquelle une diversité élevée de la communauté d'hôtes limite la propagation des agents pathogènes. Plusieurs mécanismes sont impliqués dont la régulation de la population d'hôtes sensibles (par compétition, par prédation), l'interférence avec la transmission (hôtes non compétents).	Cas de l'encéphalite à tique : le chevreuil est l'hôte de nourrissage principal du vecteur avec effet de dilution.	(1) Keesing et al. 2006 (2) Civitello et al. 2015
Hôte accidentel « spillover host » en anglais)	Sujet (ou espèce) réceptif(ve) à un agent pathogène biologique donné mais exceptionnellement atteint(e) par cet agent. On peut parler dans ce cas de « débordement ».	Le cheval est un hôte accidentel pour la trichine. L'humain est un hôte accidentel pour la maladie de Lyme	(1) http://aeema.vet-alfort.fr/

	Définitions	Exemples	Bibliographie
Hôte cul-de-sac (épidémiologique) « dead end host » en anglais	Espèce ou individu hôte d'un agent pathogène mais ne permettant pas sa transmission dans les conditions habituelles et qui ne peut maintenir l'infection sans une source extérieure.	Les chats sont des hôtes cul-de-sac pour la maladie d'Aujeszky.	(1) http://aeema.vet-alfort.fr/ (2) Rhyan and Spraker 2010
Hôte de liaison ou hôte de non maintenance	Hôte qui ne peuvent pas conserver indéfiniment la maladie, capable de maintenir l'infection pendant une période mais nécessitant un apport périodique d'une autre source de contamination. Dans certaines circonstances, si l'infection perdure dans l'espèce hôte de liaison, elle peut contaminer d'autres espèces.	Les Ongulés Sauvages sont des hôtes de liaison de la Tuberculose.	(1) Haydon et al. 2002
Hôte de maintenance « maintenance host » en anglais	L'hôte de maintenance est capable de maintenir l'agent pathogène entre autres par multiplication, sans autre source de contamination. Les hôtes de maintenance ont une forte capacité de transmission inter-spécifique des maladies si plusieurs espèces y sont sensibles.	Les Sangliers sont un réservoir et des hôtes de maintenance pour la maladie d'Aujeszky.	(1) Haydon et al. 2002
Hôte de nourrissage	Dans le cas d'un arthropode hématophage : hôte transitoire ou permanent dont l'insecte se nourrit du sang.	Les cervidés sont l'hôte de nourrissage principal de la tique Ixodes ricinus.	(1) Wodecka et al. 2016
Hôte intermédiaire	Dans le cas des parasites à cycle complexe: hôte obligatoire où le parasite vit sous forme larvaire ou immature et accomplit une partie ou la totalité de son développement jusqu'à la forme infestante. Par opposition à l'hôte définitif, qui héberge la forme adulte du parasite et dans lequel a lieu la reproduction (sexuée).	Les cervidés sont des hôtes intermédiaires de l'échinococcose kystique.	(1) Bowman 2020 (2) http://aeema.vet-alfort.fr/
Maladie émergente	Maladie dont l'incidence réelle augmente de manière significative dans une population donnée, d'une région donnée et pendant une période donnée, par rapport à la situation épidémiologique habituelle de cette maladie	La maladie due au virus Schmallenberg en Europe occidentale, en 2012	(1) http://aeema.vet-alfort.fr/

	Définitions	Exemples	Bibliographie
Population/espèce cible	Une population cible est définie comme toute population qui est réceptive et sensible à l'agent pathogène.	Les humains sont une population cible de l'hépatite E (signes cliniques sévères contrairement au sanglier).	(1) Moutou 2015
Population source	Une population source est définie comme toute population qui transmet l'infection directement à la population cible. Les populations sources sont elles-mêmes des populations de maintenance ou, à défaut, peuvent constituer tout ou partie d'un lien de transmission d'une population de maintenance à la population cible.	Les sangliers sont une population source de l'hépatite E pour l'humain.	(1) Haydon et al. 2002
Réservoir	Une ou plusieurs populations ou environnements, connectés épidémiologiquement, dans lesquels l'agent pathogène peut se maintenir indéfiniment et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible. Le réservoir peut inclure des populations d'hôtes de maintenance et d'hôtes de liaison.	Les sangliers sont un réservoir de Trichinella spiralis.	(1) Haydon et al. 2002
Risque d'émergence d'une maladie	Agent pathogène présentant un risque d'arriver en France métropolitaine ou en Corse et d'impacter les ongulés sauvages, pour des raisons de changement globale et, ou, de dérèglement climatique.	La fièvre de Crimée-Congo présente des risques d'être émergente en France	(1) Okely et al. 2020 (2) Dreshaj et al. 2016 (3) Maltezou and Papa 2010
Transmission directe	Transmission de l'agent pathogène d'un animal à l'autre par contact direct, voie aérienne…	Transmission de la tuberculose par contact entre un animal infecté et un animal avec une lésion cutanée	(1) Levi et al 2016
Transmission indirecte	Transmission de l'agent pathogène par le milieu ou par un vecteur (mécanique ou biologique)	Transmission de l'hépatite E par l'eau (voie hydrique)	(2) Levi et al 2016

	Définitions	Exemples	Bibliographie
Vecteur	Pour l'OMS et certains parasitologues, les vecteurs ne peuvent être que des arthropodes hématophages chez lesquels les microorganismes subissent des transformations indispensables à leur cycle biologique. Les épidémiologistes envisagent une définition plus large avec des vecteurs qui incluent également les mollusques, mais aussi des supports inanimés capables de transporter l'agent pathogène sans qu'une partie de son cycle biologique ne s'y déroule.	Les culicoïdes sont vecteurs de la fièvre catarrhale ovine.	(1) Moutou 2015

Source : *auteurs*

RÉFÉRENCES

• Dreshaj, S., Ahmeti, S., Ramadani, N., Dreshaj, G., Humolli, I., and Dedushaj, I. (2016). Current situation of crimean-congo hemorrhagic fever in southeastern Europe and neighboring countries: a public health risk for the European Union? *Travel medicine and infectious disease*, 14(2):81–91.

• Haydon, D. T., Cleaveland, S., Taylor, L. H., and Laurenson, M. K. (2002). Identifying reservoirs of infection: a conceptual and practical challenge. *Emerging infectious diseases*, 8(12):1 468–1 473.

• Levi, T., Keesing, F., Holt, R. D., Barfield, M., and Ostfeld, R. S. (2016). Quantifying dilution and amplification in a community of hosts for tick-borne pathogens. *Ecological Applications*, 26(2):484–498.

• Maltezou, H. C. and Papa, A. (2010). Crimean–Congo hemorrhagic fever: risk for emergence of new endemic foci in Europe? *Travel medicine and infectious disease*, 8(3):139–143.

• Moutou, F. (2015). Rôle des animaux vertébrés dans l'épidémiologie des zoonoses. *Revue Francophone des Laboratoires*, 2015(472):25–33.

• Okely, M., Anan, R., Gad-Allah, S., and Samy, A. M. (2020). Mapping the environmental suitability of etiological agent and tick vectors of crimean-congo hemorrhagic fever. *Acta tropica*, 203:105 319.

• Pagán, I., González-Jara, P., Moreno-Letelier, A., Rodelo-Urrego, M., Fraile, A., Piñero, D., and Garcá-Arenal, F. (2012). Effect of biodiversity changes in disease risk: exploring disease emergence in a plant-virus system. *PLoS Pathogens*, 8(7):e1002796.

• Rhyan, J. and Spraker, T. (2010). Emergence of diseases from wildlife reservoirs. *Veterinary pathology*, 47(1):34–39.

• Wodecka, B. and Skotarczak, B. (2016). Identification of host blood-meal sources and borrelia in field-collected ixodes ricinus ticks in north-western Poland. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 23(1).

• Young, H. S., Dirzo, R., Helgen, K. M., McCauley, D. J., Billeter, S. A., Kosoy, M. Y., Osikowicz, L. M., Salkeld, D. J., Young, T. P., and Dittmar, K. (2014). Declines in large wildlife increase landscape-level prevalence of rodent-borne disease in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(19):7 036–7 041.

Annexe 12 – Contamination des humains par la manipulation et l'ingestion de gibier, à l'origine d'une zoonose

De nombreux agents pathogènes contaminent les humains à la suite d'une manipulation de carcasse ou une ingestion de gibiers issus de la chasse, et parmi ces agents certains sont à l'origine d'atteintes fréquentes et/ou graves. Parmi les ongulés sauvages, le cerf, le chevreuil, le sanglier, le mouflon, le chamois et l'isard sont des **espèces chassables**. Le bouquetin est la seule exception d'espèces d'ongulés sauvages non chassables en France métropolitaine et en Corse.

De manière systématique, des **examens de venaison** sont donc réalisés sur les carcasses par les chasseurs formés à rechercher les principaux dangers sanitaires visibles. Si des lésions sont observées, les informations sont transmises au **réseau Sagir**.

Le gibier peut être mis sur le marché uniquement s'il est accompagné d'une fiche d'examen initial, remplie par un chasseur agréé. S'il s'agit d'un sanglier, un échantillon doit être systématiquement envoyé au Laboratoire Vétérinaire Départemental pour la détection de **trichinellose**. Il n'y a pas d'obligation si la consommation de viande se réalise dans le cadre privé.

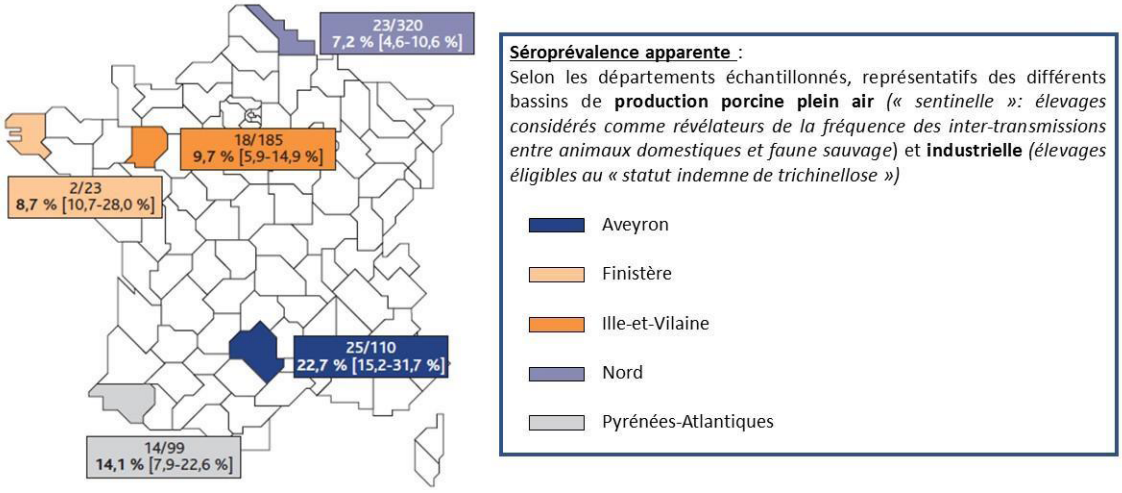
En ce qui concerne les mesures de **traçabilité** de la viande, chaque individu appartenant à une espèce soumise à un plan de chasse doit présenter un marquage obligatoire et un numéro d'identification sur chaque pièce. Le gibier doit également être stocké dans un centre de collecte dans des conditions réglementaires (température). La découpe, pour éviter tout risque de contamination viscérale et du milieu extérieur, et la congélation préalable sont interdites. Cependant, certaines analyses de maladies transmissibles à l'humain ne sont pas réalisées systématiquement. Par exemple, le **virus de l'hépatite E** (VHE) est une maladie détectable par une sérologie anticorps anti VHE. Le porc et le sanglier en sont un **réservoir asymptomatique**, ce qui rend la surveillance du virus compliquée. Le virus est transmissible par plusieurs voies dont la voie alimentaire, via **la viande contaminée crue ou insuffisamment cuite**, le contact direct avec un animal infecté ou le contact indirect via des selles contaminées. On retrouve le virus en particulier dans les viandes de sanglier, de cerf, le foie de porc et les saucisses de foie de porc (figatelli). Dans les pays industrialisés, le nombre de cas autochtones de VHE est en augmentation. De plus, c'est une **maladie zoonotique professionnelle** avec les éleveurs de porcs et les vétérinaires porcins signalés comme des **groupes à haut risque.**

Exemple de maladie illustrant cet enjeu
-> Nom courant : hépatite E
Famille et genre de classification du virus : *hepeviridae, hepevirus*

Présence en France et localisation : Présente en France, endémique (gradient croissant du Nord au Sud chez les sangliers).

Prévalence :
- chez les porcs : 30 à 80 % présentent des anticorps anti-VHE en France métropolitaine ;
- chez les sangliers : 7,2 et 22,7 % selon les départements échantillonnés en France métropolitaine ;
- chez les humains : environ 2 000 cas par an depuis 2013 avec 95 % de cas autochtones, nombre de cas humains autochtones diagnostiqués en France augmente : la séroprévalence chez les humains est élevée et varie selon les régions. La consommation de produits à base de foie de porc cru, en particulier de figatelli, apparaît comme un des facteurs de risque les plus importants, dans le sud-est de la France et en Corse.

Figure 1. Résultats des sérologies hépatite E chez le sanglier. Données de l'enquête 2009-2010



Source : *Payne et al. 2015*

Biologie :

Espèces sensibles : humain, porc, lapin, rat

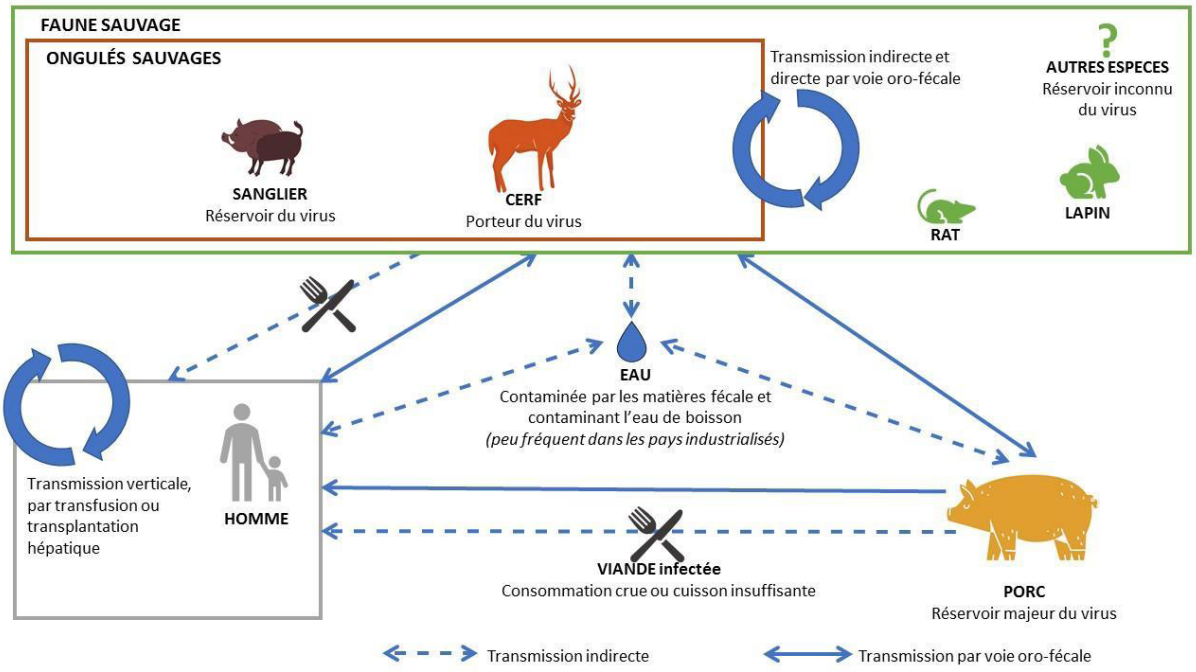
Le Porc est un réservoir majeur de l'hépatite E.

Les ongulés sauvages réceptifs : sanglier qui est également un réservoir majeur de la maladie, cerf, chevreuil.

Transmission pour l'humain : voie hydrique, voie alimentaire par viande contaminée crue ou insuffisamment cuite, rarement de personne à personne (transmission féco-orale), transplantation hépatique et contact direct ou indirect avec des selles contaminées. Transmission pour les animaux : voie oro-fécale.

L'analyse des séquences isolées chez l'humain et l'animal suggère que l'animal est bien la source des contaminations humaines, indépendamment de la voie de contamination.

Figure 2. Voies de transmission de l'hépatite E



Source : *auteurs*

Autres enjeux de la maladie : Santé Publique (zoonose professionnelle), économique (perte des produits contaminés et coût des analyses)

Importance médico-vétérinaire :

– chez l'humain : gravité + à +++

Forme aiguë : fréquence élevée des formes asymptomatiques (>70 %). Les formes symptomatiques sont plus fréquentes avec ictère associé à malaise, anorexie, nausées et vomissements. Complications sévères (hépatite fulminante) possibles.
Forme chronique : concerne toute personne dont le système immunitaire est déficient. Manifestations extra-hépatiques : atteintes neurologiques dans environ 15 % des cas. Des atteintes rénales sont également décrites.

Formes graves chez les femmes enceintes avec possible transmission verticale vers le fœtus ;

– chez les animaux de rente/animaux domestiques : gravité +

Formes décrites asymptomatiques, les jeunes porcs sont davantage affectés que les adultes ;

– chez les ongulés sauvages : gravité +

Formes décrites asymptomatiques avec des lésions microscopiques sur le foie.

Moyens de lutte et de prévention :

– chez l'humain : développement de méthodes de diagnostic dans les denrées alimentaires, mise en place de mesures de gestion des procédés de transformation permettant de limiter les contaminations des aliments (pas de réglementation concernant la surveillance du VHE dans les denrées animales, programme ANR-07-PNRA-008_ HEVZOONEPI), cuisson à coeur des viandes à risques, hygiène et lavage des mains, nettoyage des ustensiles et surfaces après manipulation, éducation des professionnels exposés ;
– chez les animaux de rente et domestiques : mesures de biosécurité, séparation stricte porc/sanglier.

Sources permettant l'accès aux données de surveillance chez les ongulés sauvages : Bulletin épidémiologique Anses - DGAl, Publications scientifiques

Laboratoire national de référence : Anses - Laboratoire de sécurité des aliments - Site de Maisons-Alfort

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2013, relatif à la « Demande d'évaluation du risque lié à la contamination des produits de charcuterie à base de foie cru par le virus de l'hépatite E (VHE) ».

• Carpentier et al. 2012, High Hepatitis E Virus Seroprevalence in Forestry Workers and in Wild Boars in France.

• Couturier, Bulletin Epidémiologique, 2010, l'hépatite E : synthèse de l'épidémiologie humaine.

• Jori et al. 2016, Assessment of Domestic Pigs, Wild Boars and Feral Hybrid Pigs as Reservoirs of Hepatitis E Virus in Corsica, France.

• Lhomme et al.2015, Wildlife Reservoir for Hepatitis E Virus, Southwestern France.

• Meng et al. 2011, From Barnyard to Food Table: the Omnipresence of Hepatitis E virus and Risk for Zoonotic Infection and Food Safety.

• Pavio et al. Bulletin Epidémiologique, 2010, Hépatite E : nouvelles connaissances du côté animal.

• Payne et al. Bulletin Epidémiologique, 2015, bilan sanitaire du sanglier vis-à-vis de la trichinellose, de la maladie d'Aujeszky, de la brucellose, de l'hépatite E et des virus influenza porcins en France.

Annexe 13 – Ongulés sauvages constituant un réservoir vis-à-vis des animaux domestiques

Les populations d'ongulés sauvages peuvent constituer des réservoirs de maladies vis-à-vis des animaux domestiques d'élevage ou de compagnie. Un réservoir est constitué d'une ou plusieurs populations ou environnements, connectés épidémiologiquement, dans lesquels l'agent pathogène peut se maintenir indéfiniment et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible. Le réservoir peut inclure des populations d'hôtes de maintenance et d'hôtes de liaison. Ce rôle de réservoir confère aux ongulés sauvages un rôle important pour la santé des animaux domestiques et pour l'économie.

Par exemple, le sanglier (*Sus scrofa scrofa*) et le porc domestique (*Sus scrofa domesticus*) appartiennent à la même espèce et possèdent donc la même communauté d'agents pathogènes. Bien que les facteurs de risque diffèrent largement entre les espèces domestiques et sauvages et que les connaissances dans ce dernier domaine devraient être améliorées. Certaines maladies sont hautement contagieuses (exemple la peste porcine classique) et nécessitent une surveillance de la faune sauvage afin d'adapter les mesures de lutte pour prévenir leur transmission dans les troupeaux domestiques et chez les animaux de compagnie.

La maladie d'Aujeszky en est un exemple. La séroprévalence du virus chez les sangliers est disparate entre les départements français, avec des zones de circulation à bas bruit et quelques zones de forte circulation virale (dont la Corse). Cette espèce constitue un réservoir de la maladie et menace les élevages porcins en plein air.

Les facteurs de risque d'échange d'agent pathogène à l'interface domestique-sauvage sont nombreux :

- depuis les années 1990, les pratiques d'élevage se sont modifiées : le développement des élevages en plein air augmente les possibilités de contacts entre les ongulés domestiques et sauvages ;
- depuis plus de vingt ans, les effectifs de sangliers sont en constante augmentation, ainsi que dans une moindre mesure ceux de chevreuils et de cerfs.

Ces évolutions augmentent les risques de transmission, mais aussi de persistance d'agents pathogènes partagés par ces deux espèces qui sont de réservoirs majeurs. Un réservoir consiste en une ou plusieurs populations ou environnements, connectés épidémiologiquement, dans lesquels l'agent pathogène peut se maintenir indéfiniment et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible. Le réservoir peut inclure des populations d'hôtes de maintenance et d'hôtes de liaison.

La transmission est souvent possible dans les deux sens et les animaux domestiques peuvent être un danger pour la faune sauvage (cf. fiche « Risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques aux ongulés sauvages »).

Exemple de maladie

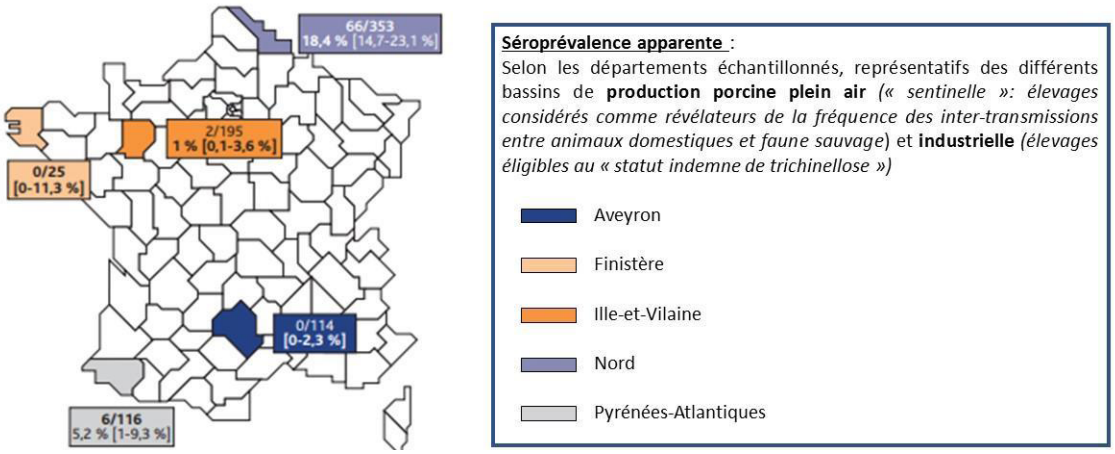
-> Nom courant : maladie d'Aujeszky (pseudo-rage, herpèsvirus porcin 1)

Famille et genre de classification du virus : *herpesviridae, varicellovirus*

Présence en France et localisation : maladie endémique chez le sanglier. L'élevage porcin a un statut officiellement indemne jusqu'en 2021. « Des foyers primaires en élevages de porcs plein air ont été découverts régulièrement ces dernières années dans plusieurs zones géographiques en France continentale, entraînant la suspension provisoire du statut indemne du département concerné. Ainsi, depuis 2019, ont été notifiés à l'OIE des foyers en élevages de porcs plein air en Haute-Garonne, Alpes de Haute Provence (suivi d'un élevage en lien épidémiologique dans le Vaucluse), Haute-Marne et Hautes Alpes » (*rapport Anses 2021,* à paraître bientôt).

Prévalence : 0 à 18,4 % [14,7-23,1 %] chez les sangliers, forte disparité entre les départements selon une étude de septembre 2009 à août 2010 (*Payne et al. 2010*).

Figure 1. Résultats de l'enquête sérologique concernant la maladie d'Aujeszky réalisée chez le sanglier en 2009-2010



Source : *Payne et al. 2010*

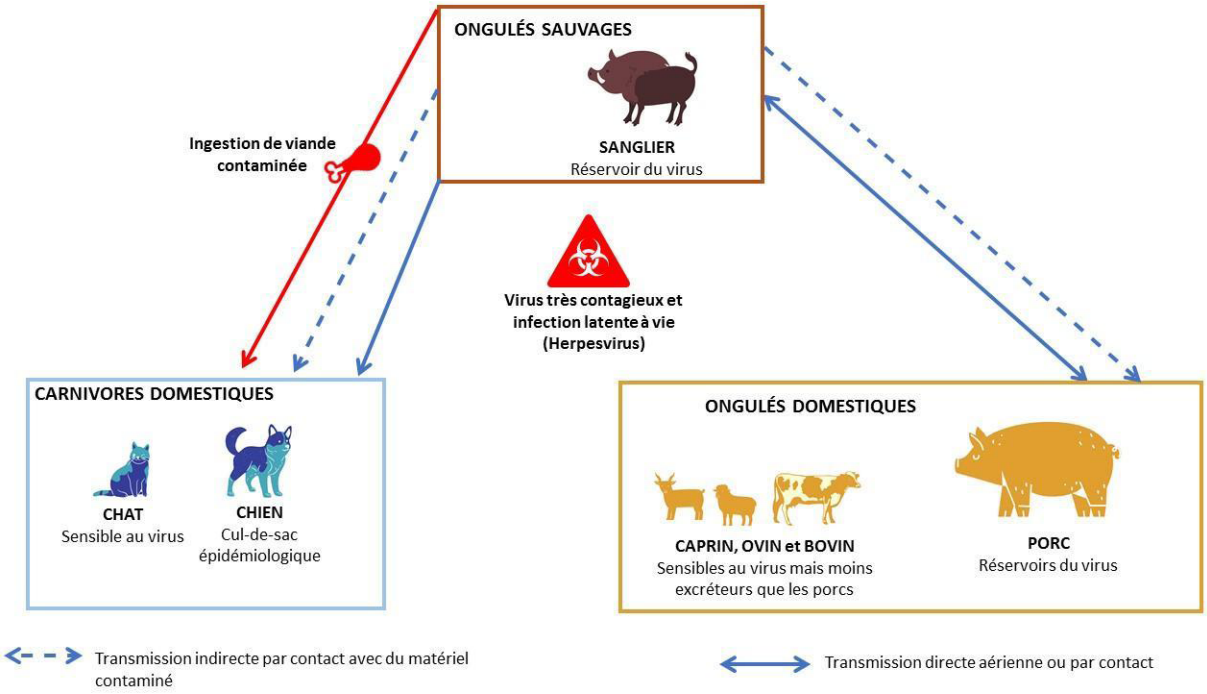
Biologie :

Espèces sensibles : porcins, ovins, bovins, caprins, carnivores dont chiens et chats

Ongulés sauvages réceptifs : sanglier : compte-tenu des mesures de lutte et de surveillance en place chez le porc, le sanglier est le réservoir du virus en France

Maladie très contagieuse : transmise par voie directe (aérienne ou vénérienne) par contact avec du matériel ou de la viande contaminés.

Figure 2. Cycle de transmission du virus de la maladie d'Aujeszky



Source : *auteurs*

Importance médico-vétérinaire :

– chez le porc : gravité + à +++, encéphalite (fièvre, convulsions, tremblements, pédalages), troubles respiratoires (associés à une paralysie laryngée) et de la reproduction (avortements ? Autre ?), infection souvent subclinique. Létalité : 100 % chez les porcelets de moins de deux semaines et proche de 0 % chez les adultes ;
– chez le chien et le chat : gravité ++++, signes neurologiques ressemblant à ceux de la rage avec un prurit intense « démangeaison folle » conduisant à l'auto-mutilation. L'évolution clinique est rapide et la plupart des animaux touchés meurent en quelques jours ;
– chez le sanglier : Gravité + à +++, mortelle chez les marcassins avec hyperexcitabilité, ataxie, coma, paralysie progressive, avortement non diagnostiqué chez les laies.

Enjeux : économique (pertes financières en élevages porcins naisseurs), santé vétérinaire (mortalité chez les chiens de chasse essentiellement et absence de traitement, nécessité d'un dépistage sérologique annuel ou trimestriel pour les élevages à risque).

Moyens de lutte et de prévention pour les animaux de rente et domestiques :

Pas de traitement spécifique et aucune vaccination préventive. Mesures de biosécurité (séparation élevage porcin/sanglier), surveillance programmée dans les élevages porcins (pour maintien du statut indemne), gestion des viscères dans les élevages et au cours de la chasse, contrôle de la population de sanglier.

Gestionnaire de surveillance : Direction générale de l'alimentation (DGAl).

Sources permettant l'accès aux données de surveillance chez les ongulés sauvages : bulletin épidémiologique ansES – DGAl.

Laboratoire national de référence : Anses-laboratoire de Ploufragan-Plouzané-Niort-site de Ploufragan.

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Charrier et al. 2018, Aujeszky's Disease and Hepatitis E Viruses Transmission between Domestic Pigs and Wild Boars in Corsica: Evaluating the Importance of Wild/Domestic Interactions and the Efficacy of Management Measures.

• Coudert, 2018, les principales maladies du porc.

• Gonzalez-Barrio, 2015, Shedding patterns of endemic Eurasian wild boar (Sus scrofa) pathogens.

• Hars et al. 2010, évaluation des risques sanitaires liés à l'augmentation des effectifs de sangliers en France.

• Payne et al. 2010, bilan sanitaire du sanglier vis-à-vis de la trichinellose, de la maladie d'Aujeszky, de la brucellose, de l'hépatite E et des virus influenza porcins en France.

• Quinn et al. 2011, Veterinary Microbiology and Microbial Disease, Second Edition.

Annexe 14 – Régulation de la transmission de l'agent pathogène impliquant les ongulés sauvages

Les changements globaux en cours (changement climatique, effondrement de la biodiversité…) liés aux activités humaines (déforestation, modification de l'usage des sols…) peuvent induire des modifications dans la dynamique de transmission des agents pathogènes dont le cycle comporte plusieurs espèces hôtes.

Bien que notre compréhension de l'écologie des maladies s'améliore, les options pour gérer ou contrôler la propagation chez les hôtes sauvages restent limitées. Les solutions conventionnelles comme l'abattage, la vaccination et la lutte chimique (médicaments, insecticides et désinfectants) peuvent avoir des conséquences néfastes telles qu'une atteinte à la biodiversité, la perturbation du bon fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème, l'évolution de la résistance ou des effets non ciblés. Par ailleurs, elles sont souvent difficiles à mettre en œuvre sur le plan logistique. Dans tous les cas, un préalable à la mise en œuvre de mesures de gestion consiste à étudier les interactions entre les espèces sauvages impliquées dans l'éco-épidémiologie de la maladie dans leur environnement complexe afin de déterminer le rôle des différentes populations hôtes et comprendre le système multi-hôtes.

Dans le cas de la maladie de Lyme, l'infection des humains par *Borrelia burgdorferi sensu lato* est acquise à partir du réservoir chez les animaux sauvages via un vecteur, la tique *Ixodes ricinus*. Les cervidés ne sont pas compétents pour la multiplication de la bactérie mais sont l'hôte de nourrissage principal des stades nymphe et surtout adulte d'Ixodes ricinus. Ainsi, on pourrait penser qu'une approche conventionnelle de lutte contre cette zoonose consisterait en une limitation des populations de cervidés afin de limiter la multiplication des vecteurs. Cependant, il apparaît que les cervidés pourraient contribuer à un effet de dilution du pathogène car ils ne multiplient pas les bactéries du genre Borrelia dans leur sang. Leur piqûre par les tiques semble contribuer à diminuer la fréquence de tiques infectées par ces bactéries au sein des écosystèmes, réduisant ainsi la propagation de la maladie de Lyme.

Exemple de maladie
-> Noms courants : maladie de Lyme, borréliose de Lyme
Nom latin : *Borrelia burgdorferi sensu lato*

Présence en France et localisation : présente, zoonose la plus fréquente actuellement en France.

Prévalence :

Estimation des cas humains : incidence estimée entre 50 000 et 60 000 cas par an par santé publique France (sur la base du réseau des médecins sentinelles), possiblement sous-estimée en raison de la fréquence hétérogène des cas selon les régions (et donc de la sensibilisation variable des médecins), des manifestations cliniques très polymorphes et de l'absence de confirmation biologique d'interprétation simple et formelle.

Estimation du risque pour l'humain : basée sur l'estimation des densités de tiques et des taux d'infection par *B. burgdorferi sl ou d'Ixodes ricinus* réalisée dans le cadre de recherche dans certaines régions, pas de surveillance nationale.

Biologie :

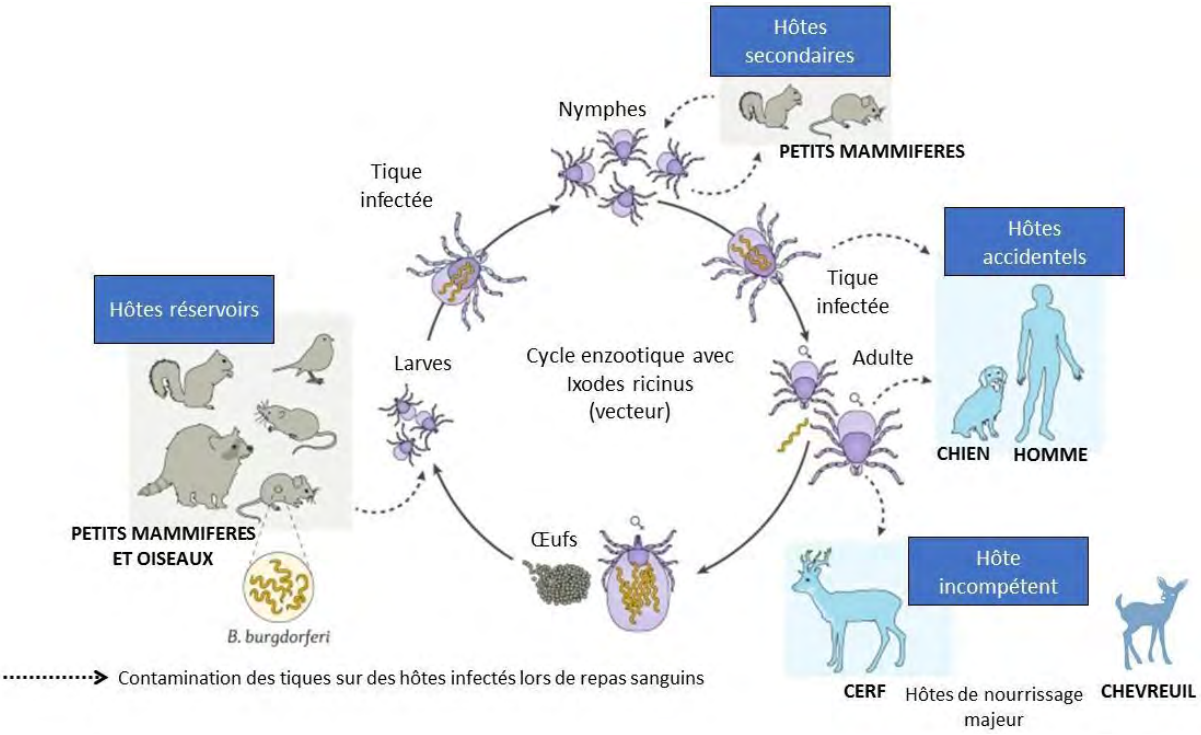
Espèces sensibles : humain (hôte accidentel), chien.

Réservoir : différents vertébrés notamment des petits et micro mammifères et oiseaux.

Ongulés réceptifs : Cerf, Chevreuil : réceptifs mais non compétents. Ils ne multiplient pas *Borrelia* (compétence nulle en tant que réservoir) - mais contribuent efficacement à multiplier le vecteur (compétence forte en tant qu'hôte de nourrissage pour la tique *Ixodes ricinus*, le vecteur de la Borréliose).

Transmission par piqûre de tique (du genre Ixodes) (*Jaenson, 1992*).

Figure 1. Cycle de transmission du vecteur Ixodes et de Borrelia burgdorferi sl



Source : *Kurokawa et al. 2020*

Importance médico-vétérinaire :

– chez l'humain : Gravité +++ si non traité rapidement. Présence d'un érythème migrant, pathognomonique mais non systématique. En l'absence de traitement, la maladie évolue vers différentes formes (arthrite (douleur et inflammation), signes neurologiques tels engourdissement, douleurs insomniantes, paralysie des muscles faciaux ou des membres…). Parfois des cas de méningites, plus rarement rythme cardiaque irrégulier ou encore atteintes hépatiques ou oculaires. Rarement mortelle ;
– chez les animaux domestiques : Gravité + à +++, généralement asymptomatique ;
– chez le chien : boiterie, fièvre, fatigue, troubles neurologiques, cardiaques, rénaux ;
– chez les ongulés sauvages : Gravité 0 ? : non réceptif. En revanche, les ongulés sauvages jouent un rôle important comme hôte de nourrissage pour le principal vecteur de la maladie.

Enjeux : Santé publique (1e zoonose en France, caractère possiblement émergent et gravité potentielle).

Moyens de lutte et de prévention :

– pour l'humain : prévention contre les tiques (utilisation de répulsif, port de vêtements couvrants), inspection corporelle et détiquage précoce, traitement antibiotique en cas de diagnostic de maladie de Lyme (notamment d'érythème migrant).
*Aux USA : expérience de diminution des populations de tiques via traitement des cervidés avec des acaricides (Four Bait station).
*Illustration du rôle des cervidés dans l'épidémiologie de la maladie de Lyme via des expériences d'exclusion ou d'éradication (îles).
– pour les animaux de rente et domestiques : prévention contre les tiques (acaricides), vaccination chez le chien.

Sources permettant l'accès aux données de surveillance chez les ongulés sauvages : pas de surveillance nationale chez les ongulés sauvages, programme de recherche en cours sur le chevreuil comme outil d'épidémio-surveillance pour la maladie de Lyme (doctorant ELIZ, co-encadrants INRAE et CNRS).

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Chapuis et al. 2010, Borréliose de Lyme : situation générale et conséquences de l'introduction en Île-de-France d'un nouvel hôte, le tamia de Sibérie.

• Goldstein et al. 2018, ouvrage tiques et maladies transmises par les tiques, Facteurs responsables de l'abondance des nymphes d'*Ixodes ricinus* : les caractéristiques du sol sont-elles des indicateurs de l'abondance des tiques dans une région française où la borréliose de lyme est endémique ?

• Huang, 2019, High burdens of Ixodes scapularis larval ticks on white-tailed deer may limit Lyme disease risk in a low biodiversity sett.

• Jaenson, 1992, Incompetence of Roe Deer as Reservoirs of the Lyme borreliosis spirochete rugosicauda Journal of medical Entomology.

• Kurokawa, C., Lynn, G.E., Pedra, J.H.F. et al. Interactions between Borrelia burgdorferi and ticks. Nat Rev Microbiol 18, 587–600 (2020). https://doi.org/10.1038/s41579-020-0400-5.

• Mysterud, 2014, Attachment site selection of life stages of Ixodes ricinus ticks on a main large host in Europe, the red deer (*Cervus elaphus*)W.

• Mysterud et al. 2018, Genospecies of Borrelia burgdorferi sensu lato detected in 16 mammal species and questing ticks from northern Europe Scientific.

• Mysterud et al. 2019, Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems NATURE COMMUNICATIONS.

• Qviller et al, 2016, The influence of red deer space use on the distribution of *Ixodes ricinus* ticks in the landscape.

Annexe 15 – Risque d'une émergence liée aux ongulés sauvages

À la fin des années 1980, la notion d'**émergence** est créée dans un contexte d'apparition de nombreuses maladies. Une maladie émergente est qualifiée par une **augmentation réelle d'incidence** et une **délimitation précise de l'aire géographique** où cette augmentation est constatée, par rapport à la situation habituelle de la maladie. L'agent pathogène peut se propager dans une nouvelle population par différents processus : soit par l'**introduction** de la maladie dans une zone géographique où elle était absente, soit par une **adaptation** de l'agent pathogène à des changements de l'écologie des hôtes sauvages, soit par des **changements des modes de production ou de consommation** d'animaux ou de leurs produits.

Cet enjeu se concentre sur le risque des maladies actuellement absentes, dont les ongulés sauvages sont réceptifs, à arriver en France métropolitaine ou en Corse. On s'intéresse particulièrement à celles présentant une gravité clinique pour l'humain et/ou les animaux.

La peste porcine africaine est une maladie virale à risque d'émergence touchant le porc et le sanglier. Son arrivée en France est particulièrement redoutée du fait de sa létalité élevée entraînant de lourdes pertes dans la filière porcine. Sa détection et sa prévention précoces sont complexes du fait d'une transmission lente et donc d'un nombre d'animaux concernés initialement bas. Ils peuvent donc passer inaperçus dans une grande population, que ce soit en élevage ou en population naturelle. Les professionnels de santé et de production animale et les chasseurs sont donc sensibilisés aux signes évocateurs de la maladie. Elle peut se propager par différents cycles de transmission, mais c'est par les activités humaines qu'elle circule sur de grandes distances.

La majorité des maladies émergentes ont pour origine la faune sauvage et deviennent une préoccupation majeure pour la santé publique. Au cours des dernières décennies, l'évolution des **facteurs de risque d'émergence** est étroitement liée à l'action des humains.

On peut citer :
- **le dérèglement climatique global** entraînant des modifications du nombre et de la distribution des hôtes sauvages et des vecteurs ;
- la **mondialisation** et les échanges croissants ;
- l'**évolution de la démographie** et les modifications associées du paysage et des **pratiques agricoles (changement d'usage des sols et déforestation**, intensification, élevage familial à proximité d'habitats naturels de la faune sauvage…) ;
- les **changements de comportement** des populations humaines vis à vis des productions animales.

Pour suivre l'évolution de la maladie, il convient donc d'étudier la prévalence de l'agent pathogène dans les populations d'hôtes et de vecteurs, l'exposition des différents hôtes et la probabilité d'infection. Il est donc essentiel d'analyser les facteurs de risque de la maladie pour éviter son apparition et de prendre des mesures à ce niveau. Il est plus que jamais nécessaire d'agir pour la sécurité sanitaire des systèmes de production animale et des nœuds clés épidémiologiques tels que les marchés de produits vivants. Le risque de maladies infectieuses est considérable du fait de l'**expansion des marchés et des systèmes de production d'animaux**, propices à l'évolution et à l'amplification de nouveaux agents pathogènes. Ce phénomène est renforcé par l'**augmentation des mouvements et des échanges** entre les humains, les animaux domestiques et la faune sauvage.

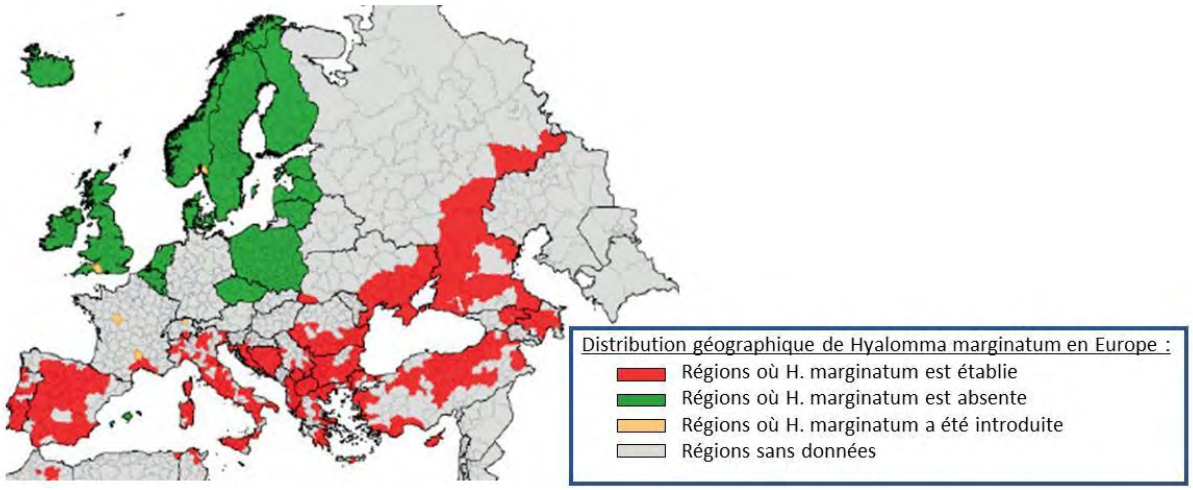
Exemple de maladie
-> Nom courant : fièvre hémorragique de Crimée-Congo
Famille et genre de classification : *Nairoviridae, Orthonairovirus*

Présence en France :

absence de détection directe en France métropolitaine mais vecteur installé sur tout le pourtour méditerranéen depuis une dizaine d'années et en progression ;

- en France : réactions sérologiques mises en évidence chez des bovins et petits ruminants dans le sud de la France et en Corse, sans que le virus n'ait encore été directement détecté. Séroprévalence en Corse de 9,1 % (13,3 bovins, 3,1 % chèvres, 2,5 % moutons) donc non connaissance du rôle de la faune sauvage française dans l'épidémiologie du virus (Grech-Angelini et al. 2020) ;
- en août 2016, deux cas humains autochtones à Madrid : les deux premiers cas humains jamais signalés en Europe de l'Ouest (hypothèse de transport de tiques infectées par des oiseaux migrateurs)-(Mercier, 2016) ;
- en avril et juin 2021 : deux cas humains autochtones (Latasa et al. 2021).

Figure 1. Distribution géographique de Hyalomma marginatum en Europe (ECDC Europa)



Source : *Site ECDC*

Biologie :

Espèces sensibles : lièvres, rongeurs, oiseaux, bovins, moutons, chèvresX.

Ongulés sauvages réceptifs : non connaissance chez la faune sauvage française, cerf, daim, renard roux, bovins, moutons, sanglier, chevaux, mouflons, chiens (*Portillo et al. 2021*).

Rôle du chevreuil en cours d'étude, mais *a priori* pas majeur.

Les animaux semblent essentiellement maintenir la population de tique dans l'environnement

Transmission :

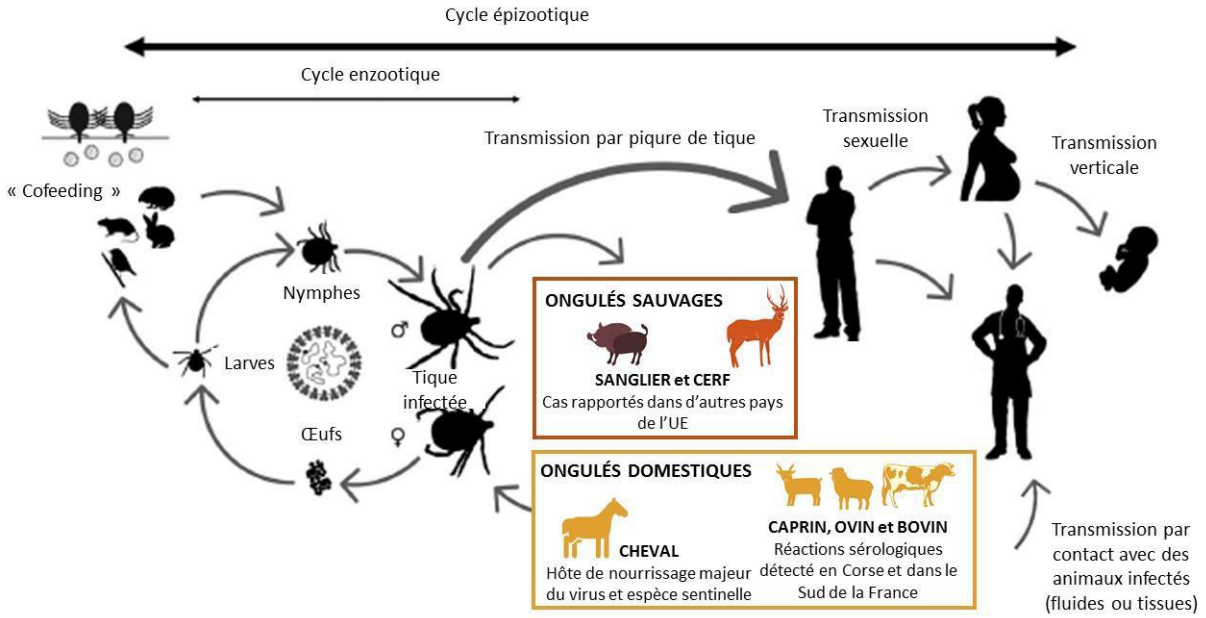
Pour les animaux : piqûres de tique *Hyalomma marginatum*, rôle fondamentale de la tique comme vecteur et réservoir.

Transmissions multiples du virus chez la tique : verticale, sexuel, par « co-feeding ».

Un des « hôtes de nourrissage » majeur de la tique semble être le cheval (animaux sentinelles).

Pour l'humain : soit aérosols (abattoirs, maladie nosocomiale), soit par les piqûres de tiques, soit par contact avec du sang ou des tissus d'animaux infectés.

Figure 2. Cycle épidémiologique du virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo



Source : *Portillo et al. 2021*

Importance médico-vétérinaire :

- chez l'humain : Gravité +++, La phase pré hémorragique dure environ 1 à 7 jours. Elle correspond à un syndrome grippal non spécifique avec fièvre, céphalées, myalgies, troubles digestifs, conjonctivite et hyperhémie du visage, du cou et de la poitrine. La phase hémorragique dure deux à trois jours. Elle est caractérisée par l'apparition d'ecchymoses, de pétéchies ou d'hématomes spontanés ainsi que d'épistaxis, d'hémorragies digestives, de méno-métrorragies, d'hématurie et d'hémoptysies. Létalité de 10 à 40 % ;
- chez les animaux : Gravité - : asymptomatique, virémie transitoire sans signe de maladie ;
- chez les ongulés sauvages : non connaissance pour la faune sauvage.

Autres enjeux : Santé Publique (Zoonose mortelle).

Facteurs de risque d'émergence :

- les changements climatiques et environnementaux ont un impact significatif sur la dynamique des populations du vecteur tique Hyalomma sp. (y compris les changements d'abondance des espèces d'ongulés hôtes de ces tiques) ;
- l'influence des oiseaux migrateurs sur l'introduction de Hyalomma sp. ;
- les facteurs anthropiques tels que des changements dans les activités agricoles et de chasse, le commerce international de bétail.

Compte tenu de l'abondance de son vecteur, des nombreux animaux qui peuvent lui servir d'hôtes et des paramètres climatiques et écologiques favorables dans les pays méditerranéens, c'est donc une maladie à fort risque d'émergence. Elle fait partie des dix maladies devant faire l'objet d'un effort prioritaire de recherche selon l'OMS (Mehand et al. 2018.).

Moyens de lutte et de prévention :

- chez l'humain : vaccin en cours de développement, éviter les piqûres de tique (port de vêtements couvrants, utilisation de produits répulsifs et le retrait rapide de tiques fixées à la peau) et l'exposition au sang et aux liquides biologiques des animaux et des humains infectés ;
- chez les animaux de rente et domestiques : prévention primaire contre les tiques et précautions lors de l'introduction de bétail sur le territoire français.

Gestionnaire de surveillance de la maladie : CIRAD : surveillance de chevaux en Camargue (sentinelles) -> étude de la prévalence du vecteur *Hyalomma marginatum* chez les chevaux en pâtures arbustives ou arborées.

Source permettant l'accès aux données de surveillance : veille sanitaire internationale (Plateforme ESA).

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Bulletin épidémiologique Santé Animale et Alimentation, 2018, Installation de la tique Hyalomma marginatum, vectrice du virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, en France continentale ;

• Dreshaj, 2016, Current situation of Crimean-Congo hemorrhagic fever in Southeastern Europe and neighboring countries: a public health risk for the European Union?

• ECDC Europa : https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/surveillance-and-disease-data/tick-maps ;

• Haddad N. et al. Les zoonoses infectieuses, Polycopié des Unités de maladies réglementées des Écoles vétérinaires françaises, Boehringer Ingelheim (Lyon), juin 2020, 213 p.

• Kock et al. 2014, Drivers of disease emergence and spread: Is wildlife to blame?

• Latasa et al. 2021, Absence of IgG antibodies among high-risk contacts of two confirmed cases of Crimean-Congo haemorrhagic fever in the autonomous region of Madrid (Spain), J Infect Public Health. 2020 Oct; 13(10):1595-1598. doi: 10.1016/j.jiph.2020.07.016 ;

• Mehand MS, Al-Shorbaji F, Millett P, Murgue B. The WHO R&D blueprint: 2018 review of emerging infectious diseases requiring urgent research and development efforts. Antivir. Res. 2018; 159:63–67. doi: 10.1016/j.antiviral.2018.09.009 ;

• Mercier, 2016, DÉCLARATION DE DEUX CAS HUMAINS DE FIÈVRE HÉMORRAGIQUE DE CRIMÉE-CONGO EN ESPAGNE - POINT DE SITUATION 2016-01 AU 05 SEPTEMBRE 2016 ;

• Okely et al. 2020, Acta tropica, Mapping the environmental suitability of etiological agent and tick vectors of Crimean-Congo hemorrhagic fever ;

• Portillo et al. 2021, Epidemiological Aspects of Crimean-Congo Hemorrhagic Fever in Western Europe: What about the Future?

• Stavropoulou, 2018, Fièvre hémorragique de Crimée-Congo : une maladie virale émergente en Europe ;

• Vial et al. 2016, Strong evidence for the presence of the tick Hyalomma marginatum Koch, 1844 in southern continental France TTBD 2016 ;

• Yon et al. 2019, RECENT CHANGES IN INFECTIOUS DISEASES IN EUROPEAN WILDLIFE.

Annexe 16 – Surveillance des ongulés sauvages pour le contrôle de maladies dans les troupeaux domestiques

Pour les maladies transmissibles entre ongulés sauvages et domestiques, l'épidémiosurveillance dans la faune sauvage permet de mesurer et de gérer le risque de transmission à l'interface domestique-sauvage. Cette surveillance est primordiale pour la gestion de maladies multi-hôtes, impactant les humains, mais aussi les animaux de rente et domestiques. Dans le cas de la **Tuberculose Bovine (TB), zoonose à enjeux sanitaires (en santé publique et en santé animale) et économiques**, pouvant impliquer de nombreux hôtes, un dispositif national nommé **Sylvatub**, créé en septembre 2011, met en œuvre des mesures de surveillance dans la faune sauvage française. Cette surveillance est basée sur le risque local d'infection par la TB et les mesures sont mises en œuvre en fonction de ce **niveau de risque**. Le **réservoir principal** de la TB est constitué par les **bovins**. Des programmes d'éradication en élevage ont ainsi été mis en place. Toutefois dans les zones de foyers bovins la transmission de Mycobacterium bovis, agent principal de la TB, à la faune sauvage est observée et dans certains cas une transmission des animaux sauvages aux bovins est suspectée. Il est donc nécessaire de **surveiller les populations d'animaux sauvages** afin d'évaluer leur rôle dans la circulation de l'agent pathogène et les risques de transmission. Les mesures de gestion sont ensuite adaptées en fonction des résultats de cette surveillance.

Exemple de maladie
-> Nom courant : tuberculose Bovine
Nom latin : *Mycobacterium bovis*

Présence en France et Localisation :

chez les bovins : présente localement, de manière sporadique ou enzootique (notamment dans plusieurs départements de Nouvelle Aquitaine), mais France officiellement indemne pour les cheptels (car prévalence troupeau nationale inférieure à 0,1 %) ;
- chez les ongulés sauvages : présente localement chez les sangliers et parfois les cervidés dans les zones de foyers bovins (principalement en Nouvelle-Aquitaine).

Données descriptives :

chez l'humain : en France, en 2017, 1,6 % soit 23 cas/1 487 des souches tuberculeuses du complexe M. tuberculosis identifiées isolées chez l'humain par le Centre national de référence des mycobactéries appartenaient à l'espèce *M. bovis* (tuberculose « zoonotique » rare dans les pays industrialisés) (CNR-MyRMA, Rapport d'activité pour l'année 2018) ;
- chez les animaux domestiques : en France, en 2019 : 92 foyers bovins de tuberculose bovine (source DGAl - Direction générale de l'alimentation) ;
- dans la faune sauvage : en France, uniquement dans les régions concernées par la tuberculose chez les bovins, entre 2012 et 2016 et selon la méthode d'analyse (bactériologique jusqu'à 2014, PCR ensuite), 1,5 % à 5,7 % des sangliers testés étaient infectés par *M. bovis* (et 2,5 à 6,5 % chez les blaireaux), chez les cerfs et les chevreuils, entre 2012 et 2016, quelques cas sporadiques rapportés (rôle épidémiologique mineur) - (*Desvaux et al. 2017*).

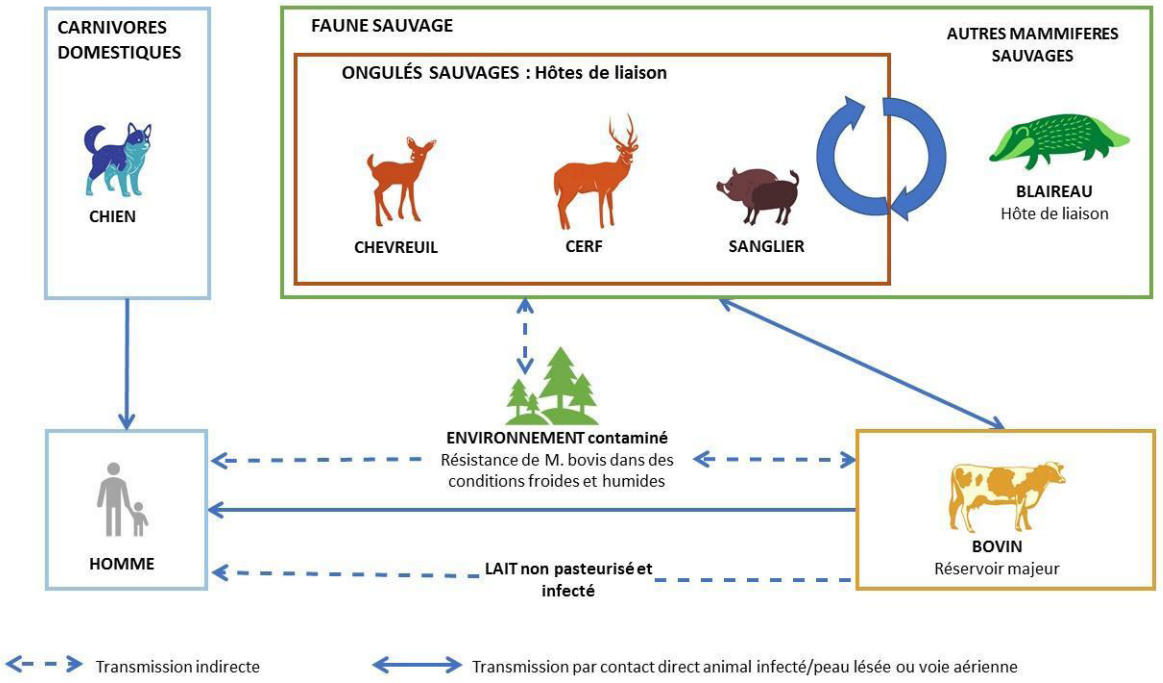
Biologie de l'agent pathogène :

Espèces sensibles : humain, bovin (principal réservoir en France), ovins, caprins, blaireau, renard, autres carnivores domestiques (chiens, chats) et sauvages (autres mustélidés par exemple).

Ongulés sauvages réceptifs : cerf, sanglier, daim, chevreuil (hôtes de liaison).
- Chevreuil : peu exposé du fait de son régime alimentaire (brouteur sélectif) et de son comportement (moins grégaire que les autres ongulés) (*Lambert et al. 2016*).
- Sanglier : de par sa forte exposition (régime alimentaire), sa grande réceptivité et sa forte abondance, le Sanglier apparaît comme un indicateur sensible de la circulation de M. bovis dans l'écosystème. En France, en zone infectée, il est considéré comme hôte de liaison au

sein de la communauté d'hôtes, capable de jouer un rôle dans l'extension géographique de la maladie en connectant épidémiologiquement différentes populations de blaireaux éloignées spatialement (*Rapport Anses 2019*).
– Cerf : prévalence d'infection très élevée, développe plus souvent que le sanglier des formes évolutives de la maladie laissant supposer une forte excrétion bactérienne (*Zanella et al. 2008*).

Figure 1. Voies de transmission de Mycobacterium bovis en France métropolitaine



Source : *auteurs*

Importance médico-vétérinaire :

– chez l'humain : les symptômes et la gravité sont fonction du mode de contamination (respiratoire, digestif ou cutanée) et variable selon les individus : forme pulmonaire (toux, fièvre, amaigrissement) ou extra-pulmonaire (ulcère cutané, lymphadénite) ; maladie d'évolution lente possiblement mortelle ;
– chez les animaux de rente/animaux domestiques : maladie subaiguë ou chronique, avec faiblesse, perte d'appétit, fièvre irrégulière, amaigrissement, dyspnée, diarrhée, diminution de production laitière ;
– chez les ongulés sauvages : diagnostic clinique difficile, car les signes sont peu visibles en dehors des stades avancés de l'infection (amaigrissement progressif); lors de l'examen nécropsique, suspicion reposant sur l'observation de lésions d'hypertrophie ou d'abcès au niveau des noeuds lymphatiques et des organes internes (poumon, foie). Ce développement de lésions est variable selon les espèces et les individus. -> Sanglier : souvent porteur asymptomatique avec des lésions microscopiques au niveau des nœuds lymphatiques de type caséo-calcaire.
-> Cerf et chevreuil : dyspnée, diarrhée associés à des abcès digestifs et poumons ; amaigrissement progressif.

Autres enjeux de la maladie :

– santé Publique (Zoonose) ;
– santé publique vétérinaire (élevage bovin, petits ruminants, aliments crus pour chiens et chats (8)) ;
– risque d'antibiorésistance en médecine humaine (interdiction de traiter en médecine vétérinaire) ;
– économique (pertes financières sur les viandes saisies en abattoirs et le lait, gène commerce et exportation, indemnisation des animaux abattus dans les cheptels touchés) ;

Moyens de lutte et de prévention :

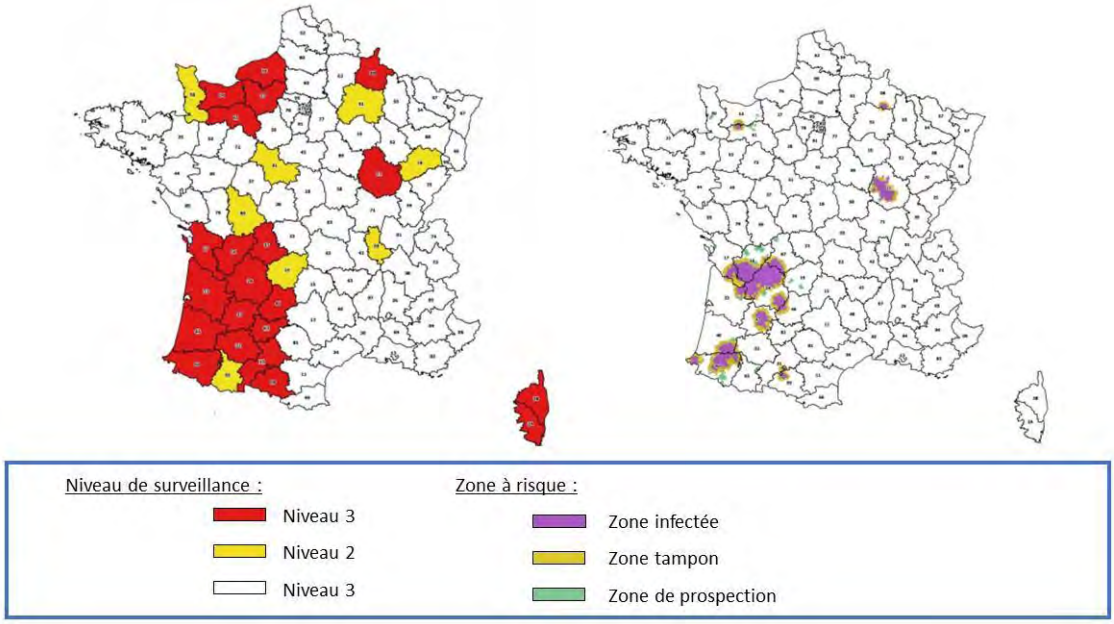
– chez l'humain : précaution lors de la manipulation, de la préparation et de la consommation de gibier ;
– chez les animaux de rente : plan national de lutte contre la tuberculose bovine incluant une surveillance avec dépistage en élevage et à l'abattoir, un contrôle aux frontières et importation de bovins de cheptels indemnes, un contrôle à l'introduction dans les cheptels, la maîtrise du risque de voisinage (gestion des pâtures, mesures de biosécurité) et de résurgence (surveillance rapprochée des élevages antérieurement reconnu infestés) ;
– chez les animaux sauvages : dépistage lors de l'examen initial de la venaison, surveillance événementielle et programmée dans le cadre du réseau Sylvatub.

Gestionnaire de la surveillance de la maladie chez les ongulés sauvages : ministère en charge de l'agriculture - Direction générale de l'alimentation (DGAl) avec un dispositif dédié à la surveillance nationale dans la faune sauvage, Sylvatub, géré par l'OFB.

Classification du niveau de surveillance à l'échelle locale chez les ongulés sauvages : Le réseau Sylvatub définit trois niveaux de surveillance selon les départements :

- niveau 3 : appliqué dans les départements dans lesquels ont été mis en évidence des foyers bovins et l'infection d'animaux sauvages ;
- niveau 2 : appliqué aux départements présentant au moins un foyer sporadique en élevage (bovins, espèces de la faune sauvage ou porcs plein air) considéré comme à risque sans toutefois de cas (ou autres cas) avéré dans la faune sauvage. L'objectif de la surveillance autour de ces foyers est d'explorer localement la présence – ou non - de TB dans la faune sauvage ;
- niveau 1 : appliqué sur l'ensemble du reste du territoire où il n'y a pas de facteur de risque particulier vis-à-vis de la faune sauvage.

Figure 2. Niveaux de surveillance et zones à risque de la tuberculose bovine du réseau Sylvatub en mars 2021



Source : *Sylvatub, Plateforme ESA, 2021*

Définition officielle des cas (pour la faune sauvage) :

Cas suspect : présence d'abcès interne, résultats de PCR ou culture positifs dans un des laboratoires départementaux agréés ;

Cas confirmés : culture et/ou PCR confirmés par le Laboratoire national de référence.

Surveillance mis en place chez les ongulés :

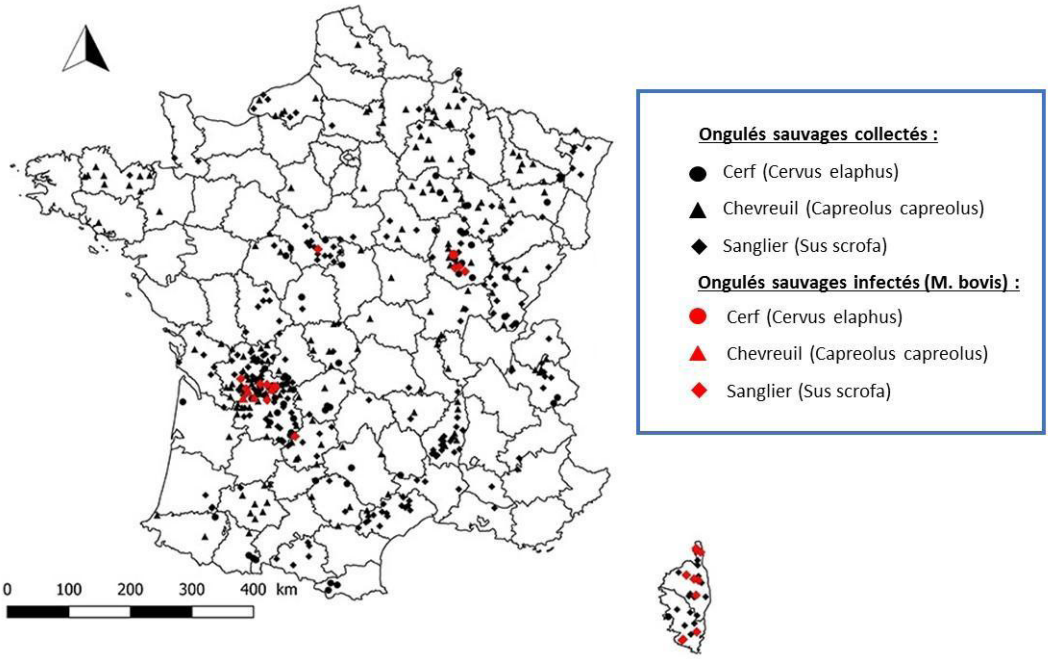
- surveillance événementielle dans tous les départements (Niveaux 1, 2, 3) :
- Examen de la venaison du grand gibier (cervidés, sangliers) soumis à un plan de chasse : *recherchede lésions suspectes (abcès, nœuds lymphatiques anormaux) sur les carcasses de cervidés et sangliers par des chasseurs formés à l'examen de carcasse. Toute suspicion conduit au renseignement d'une fiche d'accompagnement du gibier, à l'appel d'un référent chargé de valider la suspicion et de prendre en charge la carcasse et/ou les prélèvements à destination du laboratoire départemental le plus proche*.
  - Surveillance des sangliers et cervidés prélevés dans le cadre du réseau Sagir : *surveillance événementielle dans le cadre du fonctionnement normal du réseau Sagir appliquée sur tout territoire national. Le réseau Sagir (ONCFS/FNC/FDC) assure une surveillance événementielle généraliste et diagnostique les causes de mortalité de la faune sauvage. Ainsi, il détecte l'apparition de maladies (nouvelles ou non) provoquant de la mortalité dans la faune sauvage et décrit les processus morbides et épidémiologiques associés*.
- Surveillance événementielle renforcée (SER) = Sagir renforcé (Niveaux 2, 3) :
  - Surveillance renforcée des cervidés et sangliers prélevés par Sagir : Renforcement du réseau Sagir, recherche systématique de tuberculose sur tous les cadavres Sagir collectés avec sensibilisation des acteurs de terrain pour collecter davantage d'animaux.
- Surveillance programmée (SP) en fonction de la situation épidémiologique (Niveau 3) :
  - Surveillance active de la tuberculose chez les sangliers :

Lorsqu'une contamination de la faune sauvage a déjà été mise en évidence, une surveillance est mise en œuvre pour suivre plus l'évolution de la contamination parallèlement à la mise en œuvre de mesures de gestions spécifiques. Dans les zones infectées, une surveillance programmée des sangliers par sérologie sur une zone plus étendue est mise en œuvre (ainsi que, pour mémoire, un programme de surveillance active des blaireaux pendant plusieurs années).

Source permettant l'accès aux données de surveillance : site web de la Plateforme ESA (mettre le lien), article scientifique relatant les résultats de la surveillance (*Réveillaud et al. 2018*).

Résultats des surveillances : localisation des ongulés sauvages collectés et infectés par la surveillance événementielle de 2011 à 2017 en France métropolitaine et en Corse (*Réveillaud et al., 2018*).

Figure 3. Localisation des ongulés sauvages collectés par surveillance évènementielle entre 2011 et 2017



Source : *rapport Sylvatub*

Laboratoire national de référence : Anses-Laboratoire de santé animale

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

- Anses, 2011, Tuberculose bovine et faune sauvage.
- Anses, 2019, Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux.
- Boschiroli et al. 2013, tuberculose bovine en France : cartographie des souches de Mycobacterium bovis entre 2000-2013.
- CNR-MyRMA, rapport d'activité pour l'année 2018, 108 p.CNR-MyRMA, 2018 (Centre national de référence des mycobactéries et de la résistance des mycobactéries aux antituberculeux).
- Crozet et al. 2020, la tuberculose animale, Polycopié des unités de maladies contagieuses des écoles nationales vétérinaires françaises, Mérial (Lyon), 114p.
- Desvaux et al. 2017, Bulletin épidémiologique, SYLVATUB : BILAN 2015-2017 DE LA SURVEILLANCE DE LA TUBERCULOSE DANS LA FAUNE SAUVAGE.
- Lambert et al. 2016, Host status of wild roe deer in bovine tuberculosis endemic areas.
- Note de service Sylvatub, Surveillance épidémiologique de la tuberculose dans la faune sauvage en France : dispositif Sylvatub, 2018,
- https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2018-708
- Niveau de surveillance Sylvatub, Plateforme ESA, Mars 2021, www.plateforme-esa.fr/sites/default/files/Actualisation2021_Niveaux_Sylvatub_0.pdf
- O'Halloran et al. 2020, Feline tuberculosis caused by Mycobacterium bovis infection of domestic UK cats associated with feeding a commercial raw food diet.

• Payne, A. 2014. Rôle de la faune sauvage dans le cycle épidémiologique de M. bovis et risque de transmission entre faune sauvage et bovins. Etude expérimentale en Côte d'Or.Université de Lyon I - Réveillaud et al. 2018, Infection of Wildlife by Mycobacterium bovis in France Assessment Through a National Surveillance System, Sylvatub, Frontiers in veterinary science.

• Zanella G, Durand B, Hars J, Moutou F, Garin-Bastuji B, Duvauchelle A, et al. Mycobacterium bovis in wildlife in France. J Wildl Dis. 2008;44(1):99-108.

Annexe 17 – Risque de création d'un réservoir par transmission de l'agent pathogène des troupeaux d'ongulés domestiques vers les ongulés sauvages

De nombreux agents pathogènes, communs avec les cheptels domestiques, peuvent être transmis des troupeaux domestiques vers les animaux sauvages. Cette transmission est à l'origine de deux enjeux : le risque possible de diminution des effectifs et donc de mise en danger pour les espèces menacées, et le risque de constitution d'un nouveau réservoir sauvage.

La difficulté majeure de cet enjeu est le manque d'études concernant la transmission d'agents pathogènes des troupeaux domestiques vers la faune sauvage, comparativement aux études analysant le risque inverse. Pour certaines maladies, il est suspecté que la transmission dans ce sens est plus probable que dans le sens des ongulés sauvages au troupeau domestique. Par exemple, le CAEV, « Caprine Encephalitis Arthritis Virus » semble être transmis entre les ongulés domestiques et sauvages à l'occasion des accouplements entre des chèvres et des bouquetins sauvages (*Erhouma et al. 2008*), comme en atteste la présence d'hybrides dans les zones d'alpage. Les alpages sont des espaces d'échanges entre les ongulés sauvages et domestiques. Ces échanges participent à la transmission des agents pathogènes entre troupeaux sauvages et domestiques. Une similarité de séquence du virus entre les chèvres suggère une transmission des chèvres aux bouquetins et aux hybrides. La transmission inverse apparaît moins probable compte-tenu que le virus est très pathogène pour les bouquetins.

Un autre exemple est celui de la transmission de la pestivirose, maladie des frontières, entre ovins et isards dans les Pyrénées : la phylogénie suggère que le virus des isards trouve son origine dans une souche ovine. Les souches des isards se seraient différenciées des souches ovines (*Luzzago et al. 2014*). Les transmissions du pestivirus entre les espèces aurait eu lieu historiquement, tout en étant possible ponctuellement, et serait la cause de l'émergence des virus dans les populations sauvages. Le manque de données ne permet pas de confirmer le sens des échanges plus récents de ce virus, mais des arguments liés au patron temporel de la reproduction suggèrent une transmission plus probable dans le sens des animaux sauvages vers les domestiques, compte-tenu de l'absence de femelles isards gestantes pendant la saison de cohabitation entre les espèces (*Anses 2017*).

La *Brucellose à Brucella melitensis* est une **zoonose grave**, d'origine professionnelle ou alimentaire, posant un problème de santé publique. C'est également un enjeu de santé animale dans les troupeaux domestiques (bovins, ovins et caprins) de par le retentissement de l'infection sur la reproduction des femelles (avortements). Enfin on peut envisager un enjeu de conservation pour les populations de bouquetins avec une baisse de fécondité, des avortements et des arthrites limitant le déplacement des animaux.

Dans les années 1960, l'État et les différents organismes liés à l'élevage ovin, caprin et bovin, ont débuté un programme de lutte afin d'éradiquer la maladie. Depuis 2005, la France est officiellement indemne de brucellose à B. melitensis.

En 2012, la présence de la maladie est détectée en Haute-Savoie suite à la contamination d'un élevage laitier bovin à l'origine de deux cas humains. Suite à une enquête sérologique chez les ongulés sauvages, la brucellose est mise en évidence chez quelques chamois mais surtout dans la population de bouquetins du massif du Bargy dans le nord des Alpes.

Le bouquetin des Alpes est une espèce protégée, la population du massif du Bargy est issue d'une réintroduction effectuée en 1974 et 1976. À l'époque, les tests sérologiques pour la brucellose, effectués l'ensemble des bouquetins introduits, ont donné des résultats négatifs. Il est donc probable que les bouquetins se soient infectés à partir des derniers animaux domestiques infectés dans cette zone, avant son éradication locale en 1999 puis que l'infection a circulé dans la population de bouquetins, avant que cette population joue un rôle de réservoir pour les

bovins en 2012 Anses 2015). Les isolats obtenus en 2012 à partir des bovins et des bouquetins présentaient une grande similarité génétique avec ceux dans les derniers cheptels infectés localement dans les années 90.

En 2013, du fait du caractère inédit de la situation, les autorités sanitaires ont mis en place dans l'urgence des mesures visant à éliminer les animaux atteints. Compte-tenu des premières observations sur la prévalence, les mesures ont visé les animaux de cinq ans et plus, qui étaient les plus souvent porteurs d'anticorps.

Depuis l'émergence du foyer, les mesures de gestion appliquées ont évolué : entre 2012 et 2015, elles consistaient en une combinaison de deux modalités, la capture avec test des animaux et élimination des séropositifs (277 captures entre 2012 et 2015) et tir d'animaux non capturés et donc de statut sanitaire inconnu, mais considérés comme les plus à risque (325 pendant la même période). Depuis 2016, le nombre de tirs d'animaux non capturés est devenu plus réduit et les mesures sont donc essentiellement basées sur les captures. Ainsi entre 2016 et 2020, 179 captures et 20 tirs ont été effectués. Au fil du temps, la situation épidémiologique dans la population de bouquetins a évolué favorablement, la séroprévalence passant de plus de 40 % jusqu'en 2015 à moins de 10 % depuis 2019 (*Rossi et al. 2021*). L'infection reste cependant présente (juin 2021) dans le cœur du massif. Des mesures de surveillance et de gestion dans la population de bouquetins sont donc prises chaque année en fonction de l'évolution de la situation, en plus des mesures prises dans les autres compartiments : surveillance événementielle des animaux sauvages dans le cadre du réseau SAGIR, surveillance programmée chez les chamois chassés, mesures de biosécurité et de surveillance sanitaire dans tous les troupeaux présents dans les alpages du massif.

La difficulté de gestion de cette épizootie réside dans les incertitudes liées à la dynamique des populations de bouquetins et à l'évolution de la maladie. Les enjeux concernent la gestion sanitaire pour l'élevage et la santé publique, et des enjeux de protection de l'espèce (*Rossi et al. 2021*). Une surveillance étroite de la maladie est donc recommandée (*Anses 2017*), en faisant intervenir le processus de gestion adaptative (encadré 1, Rossi et al. 2021).

Exemple de maladie
-> Nom courant : Brucellose
Nom latin : *Brucella melitensis*

Présence en France et distribution géographique : sporadique localement, 1 cas en France récemment (Haute-Savoie).

Prévalence si possible :

- pour l'humain : en France, en 2017, 32 cas humains déclarés et confirmés (majoritairement B. melitensis) incluant 30 cas « importés » (personnes contaminées lors de voyage en zone d'enzootie), 1 cas de contamination en laboratoire de diagnostic et un cas d'éleveur ovin retraité (réactivation d'une infection connue de Brucellose) (6).

Biologie :

Biovars 1 et 3 en France (3 le plus fréquent)

Absence de spécificité d'hôte.

Espèces réceptives (hors ongulés sauvages) : humain, ovin, caprin, bovin, porc et camélidés (rare), chien.

Ongulés sauvages (présents en France) réceptifs connus: bouquetins, chamois, bouquetin ibérique (et ailleurs : buffle, bisons, yack, wapiti, antilopes diverses, camélidés).

La population de bouquetins du massif du Bargy est le seul exemple de réservoir sauvage en Europe, les autres cas sont sporadiques ou infection auto-limitée (chamois, bouquetin)

Transmission dans la population de bouquetins.

Pour le chamois, mortelle le plus souvent, diminuant la possibilité de transmission, il peut être cul-de-sac épidémiologique potentiel.

Hétérogénéité significative d'infection : potentiel d'excrétion élevé chez les jeunes femelles Bouquetin.

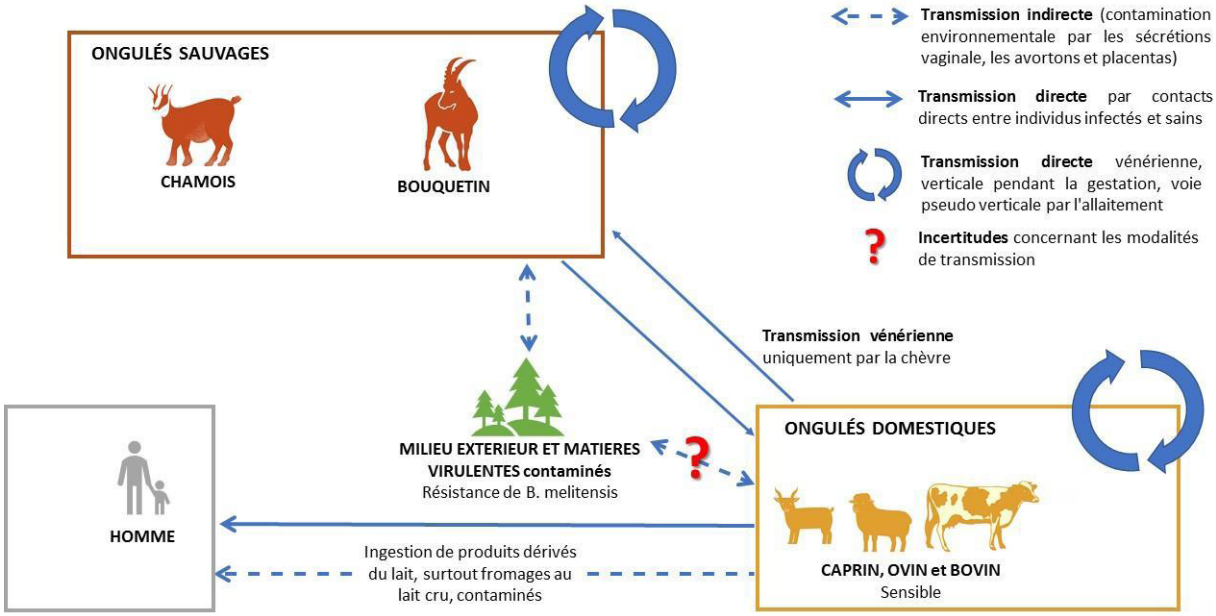
Transmission : voie indirecte (contamination environnementale par les sécrétions vaginale, les avortons et placentas et contamination par voie orale) ou voie directe (transmission vénérienne, verticale pendant la gestation, voie pseudo verticale par l'allaitement), transmission à l'humain par voie orale (produits laitiers).

Transmission chez les ongulés domestiques.

En milieu indemne (chez les domestiques) : avortements nombreux la première année puis rares et disparaissent mais l'infection persiste souvent avec réapparition des avortements (Laaberki et al. 2020).

En région anciennement infectée : brucellose latente sans symptomatologie perceptible et révélée par des avortements isolés ou petites flambées cycliques.

Figure 1. Cycle de transmission de Brucella melitensis



Source : *auteurs*

Importance médico-vétérinaire :

– chez l'humain : gravité + à +++ : pouvoir pathogène élevé pour l'humain, c'est une zoonose majeure ;
– chez les bovins, ovins et caprins : gravité + à +++.
Atteinte génitale : avortement (souvent à partir du 3ème mois de gestation), rétention placentaire (moins fréquente), stérilité temporaire (fréquente, même en l'absence de rétention placentaire avec 10 % des femelles dans un troupeau la première année d'infection). Chez les mâles, l'infection demeure généralement inapparente (possible d'observer des cas d'orchite, d'épididymite ou une baisse de fertilité).
Autres localisations : mammite (affecte de nombreux sujets et le stade clinique possible avec formation de nodules inflammatoires, lait grumeleux); arthrite et bursite rares ;
– chez les ongulés sauvages : gravité + à +++ (sévère chez le chamois et bouquetin).
Atteinte génitale : baisse de fécondité, avortements, orchite, épididymite.
Atteinte générale : arthrite, boiterie.

Enjeux :
- menace pour le statut sanitaire régional des autres espèces, et particulièrement le bétail et dont dépendent des enjeux économiques considérables liés au secteur agricole ;
- économique : pertes financières liés aux avortements et stérilités, pertes des produits (lait et fromages frais détruits) de ruminants contaminés ;

Exemple : dans la commune du Grand Bornand où l'économie locale repose pour 40 % sur la production de Reblochon, l'enjeu financier est estimé être une perte de 70 000 euros de produits laitiers non indemnisés en 2012. (Gourreau, 2014).
- *écologique (diminution des populations sauvages) potentiellement.*

Gestionnaire de surveillance chez les ongulés sauvages : Direction générale de l'alimentation.

Moyens de lutte et de prévention :
- chez l'humain : mesures hygiéniques pour les personnes exposées telles que les éleveurs, les vétérinaires, les inséminateurs, les personnels d'abattoir ou d'équarrissage (lavage des mains, port d'équipements de protection individuelle), pasteurisation ou stérilisation du lait, utilisation de lait cru provenant seulement de troupeaux reconnus officiellement indemnes ;
- chez les animaux de rente : prophylaxie nationale obligatoire, surveillance des avortements, isolement et élimination précoce des animaux infectés avec désinfection des locaux et vide sanitaire.

Dans le massif du Bargy : biosécurité dans le but de limiter la transmission des bouquetins vers les troupeaux domestiques jusqu'à l'extinction dans la population sauvage ;
- chez les ongulés sauvages : dans la population des bouquetins du Bargy : programme de captures et de test, et le cas échéant de tir, permettant de réduire le nombre d'individus infectés dans la population, afin d'augmenter la probabilité d'obtenir une extinction naturelle de l'infection.

Dans les autres populations (chamois) : l'objectif de diminuer la probabilité de contact direct et indirect des animaux domestiques et sauvages.

Sources permettant l'accès aux données de surveillance chez les ongulés sauvages : rapports d'étude/Publications OFB-Anses, bulletin épidémiologique Anses - DGAl, site web de la plateforme ESA.

Laboratoire national de référence : Anses-Laboratoire de santé animale-site de Maisons-Alfort.

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Gourreau, 2014, historique et actualités concernant la brucellose chez les bouquetins du massif du Bargy (Haute-Savoie).

• Hars et al. 2015, bulletin épidémiologique, la brucellose des bouquetins du massif du Bargy (Haute-Savoie) : où en est-on en 2015 ?

• Laaberki et al. 2020, brucellose animale, polycopié des unités de maladies contagieuses des écoles nationales vétérinaires françaises, Mérial (Lyon), 62p.

• Lambert et al. 2018, High Shedding Potential and Significant Individual Heterogeneity in Naturally-Infected Alpine ibex (Capra ibex) With Brucella melitensis.

• Lambert, 2019, Thèse « Transmission and management of brucellosis in a heterogeneous wild population of Alpine ibex (Capra ibex) ». Université Lyon 1.

• Luzzago C., Ebranati E., Lanfranchi P., Cabezón O., Lavín S., Rosell R., Rossi L., Zehender G., Marco I., 2014, Spatial and temporal phylogeny of border disease virus in pyrenean chamois, Chamois International Congress, Majella National Park (Italie).

• Mick et al. 2014, Brucella melitensis in France: Persistence in Wildlife and Probable Spillover from Alpine Ibex to Domestic Animals.

Rapport Anses, 2015, mesures de maîtrise de la brucellose chez les bouquetins du Bargy : https://www.anses.fr/fr/system/files/SANT2014sa0218Ra.pdf.

Annexe 18 – Impact démographique des agents pathogènes sur les populations d'ongulés sauvages

La connaissance des agents pathogènes circulant dans les populations d'animaux sauvages est importante pour la santé publique et son impact sur la production animale. Étudier la distribution et les caractéristiques écologiques des espèces sauvages est primordiale pour une meilleure compréhension des conséquences des maladies sur la propagation des agents pathogènes au sein de la faune sauvage. Certaines maladies peuvent avoir un impact important sur la dynamique des populations sauvages, en particulier celles dont les taux de mortalité sont élevés. D'autres maladies ont des conséquences indirectes sur les taux de survie ou de reproduction. À ce jour, il y a peu d'informations sur l'impact de la plupart des maladies infectieuses sur la démographie des ongulés sauvages.

Parmi les maladies émergentes de la faune menaçant les grands herbivores, les pestivirus sont des modèles biologiques pertinents d'épizooties causées par la transmission domestique-faune et documentés chez de nombreuses espèces, en particulier chez le sanglier et le chamois des Pyrénées (*Lambert et al. 2018*).

Dans les années 1990, dans les Pyrénées, les populations d'isards connaissent une augmentation de leur effectif. En 1994, le pestivirus est détecté chez les isards, en Ariège, dans le cadre d'un suivi sanitaire. À partir de 2001, des mortalités massives ont été observées dans certaines populations en Espagne, ainsi qu'une diminution d'autres populations, et le pestivirus est alors mis en cause. Aujourd'hui, dans les populations de l'est de la chaîne pyrénéenne, la circulation du virus varie entre populations et au fil du temps, tandis que certaines populations de l'ouest de la chaîne pyrénéenne n'ont jamais été atteintes.

Malgré de nombreuses mesures de surveillance et de recherche sur la transmission entre les espèces, aucune solution ne paraît être évidente pour sa gestion.

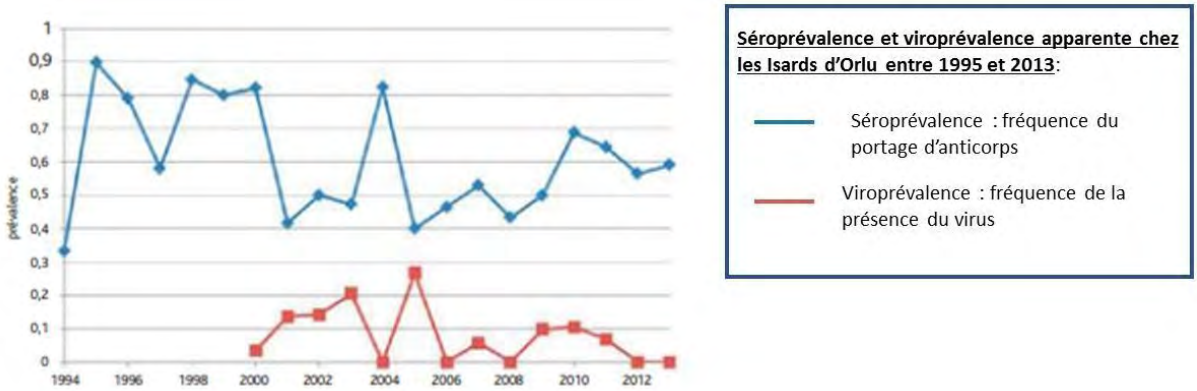
Exemple de maladie

-> Nom courant : Pestivirose de type Border Disease ou Maladie des Frontières ou Aveyronite
Nom latin : *Border disease virus*, **Famille :** *Flaviviridae*

Présence en France et distribution géographique : présence localement dans les Pyrénées.

Prévalence si possible : en ariège, à Orlu, entre 1995 et 2013, 64 % des isards étaient porteurs d'anticorps et 8 % de virus.

Figure 1. Séroprévalence et viroprévalence chez les Isards d'Orlu en Ariège entre 1995 et 2013



Source : *Gilot-Fromont et al. 2015*

Biologie :

Espèce sensible : Ovin, Bovin

Ongulés réceptifs : Isard, Chamois avec un rôle non défini.

Anticorps contre des pestivirus ont été détectés chez des mouflons et cervidés (sans pouvoir distinguer le virus de la maladie des frontières de celui de la maladie des muqueuses, rapport Anses 2017).

La létalité est très élevée (66 % des animaux infectés meurent en quelques semaines) mais les individus qui survivent développent une réponse immunitaire humorale persistante, possiblement toute la vie de l'animal infecté.

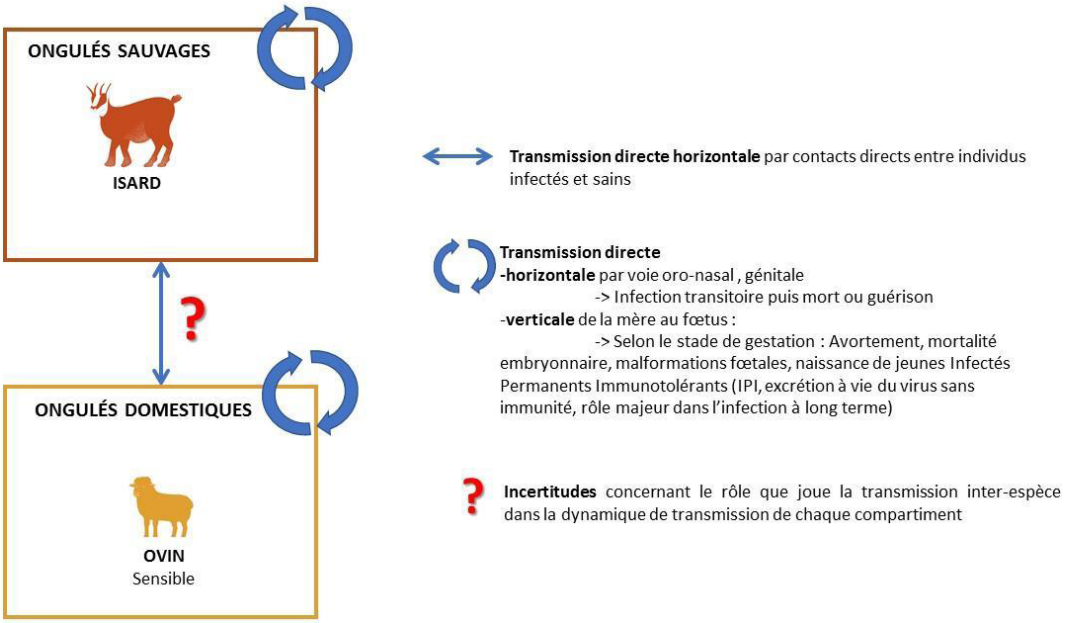
Transmission horizontale par contact direct par voie oro-nasale ou génitale à l'origine d'infection transitoire, ou transmission verticale (avortement, malformation ou naissance d'infectés permanents immunotolérants IPI).

Transmission entre troupeaux domestiques et Isard : récemment, des souches de groupes génétiques légèrement différents ont été isolées chez les Isards et chez les ovins mais les virus ont une origine commune -> Hypothèse d'une transmission à l'origine du virus chez les Isards. Les données sont manquantes (manque de souches issues des deux espèces) pour confirmer l'existence d'une transmission actuelle.

Les populations d'Isards qui n'ont pas été atteintes ne sont pas non immunisées face au virus et donc sensibles.

L'hypothèse a été émise du développement d'une immunité chez les Isards à proximité des troupeaux d'ovins et donc en contact avec le virus, formant une « barrière immunitaire ».

Figure 2. Cycle de transmission du border disease virus



Source : *auteurs*

Importance médico-vétérinaire :

– chez les animaux de rente : Gravité ++ Ovin :
Atteinte de la reproduction : avortement ou naissance d'agneaux IPI présentant des tremblements, conformations anormales, chétifs et toison hirsute (appelée maladie des trembleurs hirsutes « hairy shaker disease »).
Atteinte générale chez l'adulte : fièvre, immunodépression, anorexie, jetage, dyspnée, diarrhée ;

– chez les ongulés sauvages : Gravité ++++.
Isard : souvent mortelle (66 % de mortalité chez les infectés), diarrhée, pneumonie, cachexie, alopécie, kérato-conjonctivite, signes respiratoires, difficultés locomotrices.

Enjeux :

- économique (pertes financières liés aux pertes en élevage), écologique (diminution des populations sauvages). Par exemple, des diminutions allant jusqu'à 80 % des effectifs ont été observées lors d'épisodes de mortalité massive. Même si certaines populations se sont reconstituées par la suite, le risque d'extinction des populations à l'échéance de 50 ans est doublé lorsqu'une population est atteinte par ce virus (*Serrano et al. 2015*).

Gestionnaire de surveillance chez les ongulés sauvages : surveillance par les gestionnaires FDC et FRC pour les animaux chassés, OFB pour les réserves d'Orlu et de Bazès, parc national des Pyrénées

Moyens de lutte et de prévention :
– pour les animaux de rente : dépistage ovin dans régions touchées, surveillance des avortements, isolement et élimination précoce des animaux infectés avec désinfection des locaux et vide sanitaire ;
– pour les ongulés sauvages : l'éradication du virus n'est pas pertinente, il ne faut pas créer des populations sensibles, pouvant être victimes d'épidémies majeures en cas de retour du virus.

Mesures classiques de gestion des épidémies (vaccination, élimination des animaux infectés) : limitées vis -à -vis du coût et de leur faisabilité.

Mesures envisageables : limitation des contacts entre les populations saines et les populations environnantes atteintes. Les populations denses. À l'inverse, lorsqu'une population est touchée, l'arrêt de la chasse limite l'impact de l'infection (Lambert et al. 2018).

Nécessité d'étudier davantage : la fréquence des transmissions inter-espèces, l'impact sur le taux de mortalité, les conséquences sur la reproduction, le statut épidémiologique de nombreuses populations ou les modalités de l'évolution du virus.

Sources permettant l'accès aux données de surveillance chez les ongulés sauvages : rapports d'étude/Publications OFB-Anses

Laboratoire national de référence : néant

RÉFÉRENCES

L'ensemble de ces références ont été utilisées pour écrire cette fiche et elles ne sont pas toutes citées explicitement.

• Colom-Cadena A., Espunyes J., Cabezón O., Fernández-Aguilar X., Rosell R., Marco I., 2018, New insights on pestivirus infections in transhumant sheep and sympatric Pyrenean chamois (Rupicapra pyrenaica).

• Gilot-Fromont E., Foulché K., Game Y., Ezanno P., Marco I., Gibert P., 2015, Le pestivirus et les isards, une interaction durable, Faune Sauvage numéro 307.

• Lambert et al. 2018Demographic stochasticity drives epidemiological patterns in wildlife with implications for diseases and population management.

• Martin C., 2011, Thèse : LES PESTIVIRUS À L'INTERFACE FAUNE SAUVAGE/FAUNE DOMESTIQUE : Pathogénie chez l'isard gestant et épidémiologie dans la région Provence-Alpes-Côte D'azur.

• Pioz M., Loison A., Gibert P., Dubray D., Menaut P., Le Tallece B., Artois M., Gilot-Fromont E., 2007, Transmission of a pestivirus infection in a population of Pyrenean chamois.

- Rapport ansES 2017, Pestivirose dans les Pyrénées.
- Richomme C., Gauthier D., Gilot-Fromont E., 2005, Contact rates and exposure to interspecies.

■ Francisco Ruiz-Fons, Joaquim Segalés, Christian Gortázar, A review of viral diseases of the European wild boar: Effects of population dynamics and reservoir rôle, Vet J. 2008 May;176(2): 158–169. Published online 2007 Apr 8. doi: 10.1016/j.tvjl.2007.02.017.
■ Serrano E., Colom-Cadena A., Gilot-Fromont E., Garel M., Cabezón O., Velarde R., Fernández-Sirera L., Fernández-Aguilar X., Rosell R., Lavín S., Marco I., 2015, Border Disease Virus: An Exceptional Driver of Chamois Populations Among Other Threats.

- Disease transmission in mountain ungulates.

Annexe 19 – « Rewilding »

1. Origines du concept de rewilding

Bien que les contributions récentes sur le sujet s'attachent à la notion de « wildness », entendue comme « l'autonomie des processus naturels » (*Perino et al 2019*), le concept de « rewilding » trouve ses origines dans le mythe états-unien de « wilderness » (*Barraud et Périgord 2013*). Celui-ci, pensé au XIXe siècle par Thoreau et Muir comme l'essence des derniers espaces sauvages devant le front pionnier américain, sert d'inspiration aux premiers parcs nationaux (*Yellowstone, 1872*) avant d'être entériné par le « Wilderness Act » de 1964 (*Cronon 1995, Jørgensen 2015*). Il trouve sa résurgence en 1990 dans la première définition de « rewild », comme « revenir à un état sauvage et plus naturel » (*OED 2014*), puis en 1991 dans le Wildlands Project nord-américain (*Lorimer et al. 2015*). Le « rewilding », en tant qu'approche distincte en conservation, gagne ensuite en visibilité autour du triptyque « Cores, Carnivores and Corridors », illustré par la réintroduction du loup gris à Yellowstone (*Soulé et Noss 1998*). Généralisé à l'ensemble des processus écologiques, comme la dispersion de graines ou l'herbivorie, le concept gagne progressivement l'attention de la communauté scientifique (*Lorimer et al. 2015*), notamment en Europe où il propose de « tirer parti » des espaces concernés par la déprise agricole (*Jørgensen 2015*). En parallèle, il essaime rapidement dans l'activisme environnementaliste du continent européen, par la mise en réseau ou la création d'ONG dédiées à la mise en pratique des principes du « rewilding » : Large Herbivore Network (1998), Rewilding Europe (2009), etc. Plus inspirés par la vision nord-américaine de « wilderness » que par l'idéal de « nature sauvage » issu du romantisme européen (*Barraud et Périgord 2013*), ces collectifs appuient en revanche leur discours sur la place nouvelle à donner à la « nature », davantage qu'au retour à un état passé (*Jørgensen 2015*). Porté enfin par une visibilité croissante à l'international, le « rewilding » fait désormais l'objet d'un groupe de travail dédié de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) - (*Carver et al. 2021*) ; ses objectifs sont ainsi mis en avant auprès d'organes publics de protection de la biodiversité, notamment dans l'optique des accords mondiaux post-2020 (*Perino et al. 2019*).

2. Entre Pléistocène et anthropocène : des paysages en mosaïque à la fermeture des milieux

Les objectifs de restauration écologique connaissent aujourd'hui une montée en puissance à l'échelle mondiale (*ONU 2019*) ; leur définition et leur mise en pratique imposent de s'accorder sur un état de référence pour les écosystèmes (*McDonald et al. 2016*). Celui-ci peut s'appuyer sur la connaissance des milieux tels qu'ils étaient avant l'accélération de leur dégradation par les humains (Anthropocène), voire avant que ceux-ci ne se sédentarisent et n'impriment leurs premiers impacts sur la biodiversité, au début de l'Holocène (*Lorimer et al 2015*). Or, la composition antérieure des paysages européens (début du Pléistocène), entre forêts et espaces ouverts, ne fait pas l'objet d'un consensus dans la littérature scientifique (*Vera et al 2006*). La théorie dominante élaborée aux XIXe et XXe siècles, ou « classical forest theory » (*Peterken 1996*), postule ainsi qu'en l'absence totale d'intervention humaine, l'Europe tempérée devait être recouverte d'un vaste couvert de forêts caducifoliées. Selon ce paradigme, les ongulés (cerf élaphe, chevreuil, aurochs…) pouvaient être qualifiés de « forestiers », puisque leurs faibles densités de populations ne faisaient que suivre les évolutions de la végétation, sans influencer son développement (*Whittaker 1977*).

Cette vision, considérant comme « primaires » les milieux forestiers et attribuant à ces ongulés un faible rôle dans l'évolution de la végétation, a été remise en question au début du XXIe siècle par les travaux de Frans Vera (*Vera 2000, Vera 2009*). En effet, si les essences héliophiles (tolérantes au soleil : chêne, noisetier…) ne peuvent se maintenir sous couvert d'autres essences

sciaphiles (tolérantes à l'ombre : hêtre, charme…), elles parviennent en revanche à se régénérer efficacement dans des prés-bois « wood-pastures », y compris en présence d'ongulés. Leurs semis peuvent alors s'implanter dans des milieux ouverts, à condition d'être protégés de l'herbivorie par d'autres essences dites « nourrices » (avec épines, défenses chimiques, etc.). Dans un schéma cyclique qualifié de « succession régressive », à moduler selon les caractéristiques du sol et de la communauté d'ongulés (*Bakker et al. 2016*), le patch d'épineux et d'essences héliophiles ainsi formé est ensuite dégradé de l'intérieur (par sénescence des arbres, pression croissante d'herbivorie…), ramenant le système à son état ouvert initial (*Vera et al. 2006*).

Selon Vera, le paysage dominant de l'Europe dès l'Holocène moyen (entre - 7000 et - 3000 av. J.-C.) était ainsi constitué d'une mosaïque de forêts et de prairies, entretenue par l'herbivorie sauvage, et favorisée par une atmosphère pauvre en CO_2 (*Bakker et al. 2016*). Cette hypothèse s'appuie sur l'étude récente des registres fossiles (pollens, ossements), qui atteste de l'abondance préhistorique de mégaherbivores (> 44 kg) et d'essences héliophiles (en coexistence avec les essences sciaphiles). Elle est renforcée par la coïncidence observée entre la disparition des mégaherbivores (mammouths, etc.) et de leurs prédateurs, sous l'influence débattue des humains ou du climat (*Bocherens 2018*), et la raréfaction des pollens d'essences héliophiles au cours du Pléistocène (*Sutherland 2002*). Selon l'hypothèse de Vera, celles-ci auraient alors été éliminées par leurs compétiteurs sciaphiles et palatables, conduisant à l'expansion de forêts hautes à canopée fermée telles qu'on les retrouve aujourd'hui en Europe (*Bakker et al. 2016*).

La domestication par l'humain d'ongulés de plus petite taille (bovins, ovins, équins) au cours de l'Holocène a cependant permis de substituer localement leur pression d'herbivorie à celle des mégaherbivores disparus à la fin du Pléistocène, permettant le maintien de milieux ouverts et de leur cortège floristique et faunistique (*Bocherens et al. 2018*). Dans un contexte plus récent, l'exode rural et l'intensification agricole enclenchés en Europe à la Révolution industrielle ont conduit au XX^{e} siècle à la marginalisation de nombre de zones agricoles peu productives (*Strijker et al. 2005*). Faute du pâturage, de la fauche ou de la mise en jachère qui les maintenaient à l'état ouvert, ou des ongulés sauvages qui auraient pu s'y substituer, les surfaces ainsi abandonnées ont ainsi connu un embroussaillement progressif, menaçant la diversité d'espèces et d'habitats qui leur était inféodée (*MacDonald et al. 2000*). C'est dans ce contexte qu'a émergé l'un des principaux paradigmes de conservation en Europe, qui repose sur l'entretien des paysages et des milieux ouverts par une herbivorie domestique faisant l'objet d'incitations financières publiques (*Sutherland 2002*).

Les connaissances sur le lien entre herbivorie des ongulés et végétation, et sur sa variation en présence de prédateurs, ont été consolidées par l'étude des systèmes paléotropicaux (supposément plus proches de l'état théorique du Pléistocène) et paléarctiques (*Bakker et al. 2016*). Pour pouvoir transposer l'hypothèse de Vera au contexte contemporain, l'équivalence entre l'herbivorie des mégaherbivores disparus et celle des espèces actuelles doit cependant faire l'objet d'approfondissements (*Bocherens 2018, Delibes-Mateos et al. 2019*). En effet, le contrôle exercé par la prédation sur les ongulés, d'une part, s'est substantiellement modifié suite à l'extinction locale ou totale de plusieurs espèces de grands carnivores (*Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014*). D'autre part, bien que son régime moyen soit resté celui d'intermediate feeders, la guilde d'ongulés sauvages en Europe a diminué en diversité, autant qu'en densité d'individus (estimée à 125kg/ha en Grande-Bretagne au Pléistocène, pour 3,5kg/ha dans les forêts actuelles) - (*Bakker et al. 2016, Fløjgaard et al. 2020*). Or, ces deux paramètres, joints aux conditions abiotiques du milieu, sont déterminants pour prédire l'impact de l'herbivorie sur la végétation. Plusieurs études récentes cherchent ainsi à démontrer le potentiel des guildes contemporaines d'herbivores, sauvages (cervidés, bisons…) ou dé-domestiqués (tarpan, etc.), pour le maintien de milieux semi-ouverts, par la modélisation (*Schulze et al. 2018*) ou l'expérimentation (*Garrido et al. 2020*) ; peu d'entre elles reconnaissent cependant l'importance de la prédation dans la structuration de ces processus (*Kuijper et al. 2013, Martin et al. 2020*).

En dépit des incertitudes qui continuent à les entourer (*Kopnina et al. 2019*), voire de leur réfutation partielle en matière d'horizon de référence (*Sandom et al. 2014*), une partie de la

littérature en conservation s'est constituée autour des hypothèses de Vera (*Lorimer et al 2015*), et plus généralement autour du constat de défaunation massive connue depuis le Pléistocène (*Svenning et al. 2019, Lundgren et al. 2020*), pour proposer le renforcement ou l'introduction de populations comme outil de restauration écologique (*Garrido et al. 2020, Fløjgaard et al. 2020*).

3. Limites intrinsèques et obstacles à la concrétisation d'un nouveau concept

L'historique du concept de « rewilding » témoigne de la diversité d'approches qui l'entourent, tant sur sa définition *(Jørgensen 2015*) que sur sa mise en pratique (*Holmes et al. 2019*). En dépit de caractéristiques communes, chacune véhicule son lot de critiques (*Delibes-Mateos et al. 2019*). Les projets de « trophic rewilding », pour l'instant concentrés sur les continents européen et nord-américain, comportent d'abord une forte part d'imprévisibilité, liée à l'impact incertain du climat futur sur les systèmes à restaurer (*Svenning et al. 2016*) et à la forte contexte-dépendance des processus écologiques qu'ils impliquent, notamment l'herbivorie (*Nogués-Bravo et al. 2016*). Ainsi, plusieurs contre-exemples confirment la difficulté à anticiper les effets de l'introduction de superprédateurs, ou d'ongulés sauvages, tant sont complexes les systèmes d'interactions biotiques (*Lorimer et al. 2015, Delibes-Mateos et al. 2019*). Cette incertitude, intrinsèque au concept en raison de son caractère « à visée ouverte » « open-ended » (*Perino et al. 2019*), pèse sur les attentes que peuvent en avoir les gestionnaires, en accroissant notamment le risque économique associé à ces projets (*Pettorelli et al. 2018*). Les échecs constatés dans plusieurs tentatives de translocation d'espèces constituent pour certains auteurs une autre source de risque, incitant à la prudence dans les analyses ex ante de projets de « rewilding » (*Nogués-Bravo et al. 2016*). Pour dépasser ces difficultés, la majorité des auteurs appelle malgré tout à multiplier les expérimentations, en veillant à soigneusement évaluer les coûts et bénéfices en amont du projet (*Perino et al. 2019*), puis à assurer un suivi régulier tout au long de son déploiement (*Svenning et al. 2019*). Les questionnements éthiques associés au « rewilding » n'en demeurent pas moins nombreux, qu'ils soient suscités par l'évolution d'ongulés sous enclos (*Kopnina et al. 2019*), inhérents aux réintroductions (conditions de transport, inadaptation au milieu…) - (*Thulin et Röcklinsberg 2020*), ou spécifiques au retour d'espèces localement éteintes (*Gordon et al. 2021*). Les contraintes qu'implique leur proximité pour les sociétés humaines sont donc identifiées comme l'un des enjeux majeurs associés aux projets de « trophic rewilding » (*Svenning et al. 2016, Perino et al. 2019*), et plus encore de « passive rewilding » en raison de leur étendue (*voir chapitre 7*) ; elles rejoignent les contraintes généralement associées aux ongulés sauvages, détaillées au *chapitre 9*.

La pluralité des courants de « rewilding » n'a pas non plus manqué d'attirer les critiques sur la difficulté à le définir (*Nogués-Bravo et al. 2016 ; Hayward et al. 2019*), et le terme continue à faire lui-même l'objet de débats (*Kopnina et al. 2019*). En 2015, Jørgensen listait ainsi six acceptions du mot en huit ans de publications scientifiques (« passive », « trophic », etc.), pointant le risque que cette coexistence n'affaiblisse le concept en introduisant une confusion. Tandis que d'autres soulignent au contraire dans ces définitions la transversalité d'une « autonomie de la nature sans l'homme » (*Prior and Ward 2015*), cette même imprécision a cependant pu renforcer le caractère « plastique » du mot, facilitant sa diffusion de la sphère académique aux milieux activistes par réappropriation (*Jørgensen 2015*). L'émergence de la restauration « à visée ouverte », non reliée initialement au « rewilding » quoique conceptuellement très proche (*Hughes et al. 2012*), a contribué à brouiller la frontière entre « rewilding » et restauration écologique stricto sensu (Pettorelli et al. 2018) ; elle a pu conduire certains auteurs à opposer les deux termes (*Garcia-Ruiz et al. 2020*), tandis que d'autres les considèrent comme indiscernables sur le plan écologique (*Hayward et al. 2019*), ou encore comme entièrement distincts (*du Toit et Pettorelli 2019*). En découle d'une part un manque de lisibilité hors de la sphère académique, qui freine la transposition du concept de « rewilding » en politiques publiques (*Pettorelli et al. 2018*), voire justifierait d'abandonner totalement le concept, jugé contre-productif (*Hayward et al. 2019*). D'autre part, cette confusion peut induire un

manque apparent de cohérence, certains projets se réclamant du « rewilding » tout en adoptant des objectifs prédéfinis (*Garrido et al. 2020*). Le degré d'intervention humaine en conservation peut enfin être apprécié par d'autres concepts connexes, comme celui de « naturalness » : initialement cantonné au monde forestier, dont il permet d'éclairer les pratiques de gestion en évaluant la similarité des écosystèmes à un « état naturel » (*Winter 2012*), il a récemment été mobilisé autour de la gestion des ongulés sauvages en zone de montagne (*van Beeck-Calkoen et al. 2020*).

Dans toute cette terminologie, la « naturalité » semble seule avoir rencontré un réel écho dans la littérature académique francophone, où elle a fait l'objet d'approfondissements conceptuels (Guetté et al. 2018) ; elle s'appuie, entre autres, sur une critique de la gestion « traditionnelle » des espaces naturels via une forte intervention humaine (*Schnitzler et al. 2008*). À l'exception notable de quelques parutions scientifiques *(voir Baltzinger et al. 2019*), le terme de « réensauvagement » peine quant à lui à émerger dans la littérature (grise ou académique) en France en tant que traduction du « rewilding » (du moins dans sa déclinaison « trophique »). Le recoupement de signification entre les mots « wild » et « sauvage » dans leurs langues respectives n'est en effet que partiel (*OED 2021 ; Le Robert 2021 consultés le 29 avril 2021*), ce dernier étant lui-même toujours débattu dans le monde de la conservation et des humanités environnementales (*Descola 2005, Arpin 2020*). Partant, les réactions suscitées par le terme de « réensauvagement », entre circonspection et franche appréhension (notamment dans le monde agricole), peuvent participer à son relatif délaissement. Sa reprise dans une optique territoriale « passive rewilding » connaît en revanche une forte résonance récente, notamment hors des sphères académiques (*Cochet et Durand 2018, Cochet et Kremer-Cochet 2020*) ; elle fait l'objet d'une discussion dans le *chapitre 7*.

Ces difficultés de traduction contribuent peut-être à la lenteur de diffusion en France de pratiques inspirées du « rewilding », ou du moins estampillées comme telles. En effet, si le pays a accueilli un long historique d'introductions et réintroductions d'ongulés sauvages au cours du XX^{e} siècle (*voir chapitre 1*), essentiellement à des fins conservatoires ou cynégétiques, il ne compte en avril 2021 que deux « initiatives de rewilding »[107] parmi les 65 labellisées comme telles sur le site de l'ONG Rewilding Europe[108]. Outre les flottements sémantiques déjà évoqués, deux pistes d'explications peuvent y être apportées. D'une part, le paradigme de conservation « compositionnaliste », qui prévaut historiquement en Europe continentale (*Pettorelli et al. 2018*), est particulièrement prégnant en France où il permet la rencontre entre objectifs de préservation de la biodiversité (ou de certaines de ses formes) et objectifs de production (agropastorale ou sylvicole) - (*Barnaud et al. 2021*). Cette rencontre de visions et d'intérêts est illustrée par le concept de multifonctionnalité agricole et forestière, plutôt acceptée dans les espaces protégés français (*Barnaud et Couix 2020*), et qui consiste à rechercher la fourniture locale de multiples services écosystémiques par les milieux, notamment agropastoraux (*Mastrangelo et al. 2014*). Elle souligne la tension du « compositionnalisme » d'avec le « fonctionnalisme » du « rewilding » (*Jepson 2016*), celui-ci recherchant moins la multifonctionnalité que la restauration d'écosystèmes « auto-régulés » pour leur valeur intrinsèque (*Carver et al. 2021*). Prendre le parti du « rewilding », à l'encontre de la majorité des acteurs locaux, reviendrait alors à briser un « tabou » en reconnaissant l'échec des efforts déployés pour endiguer la fermeture des paysages (*Barnaud et Couix 2020*).

D'autre part, plusieurs limitations d'ordre juridique, partagées avec d'autres pays européens, freinent le déploiement d'initiatives reposant sur la libre évolution d'herbivores dé-domestiqués (*Garrido et al. 2020*). Le paradigme « compositionnaliste » est ainsi encouragé par la politique européenne Natura 2000, centrée sur la notion d'état à atteindre dans les communautés, et donc incompatible avec une approche « à visée ouverte » (*van Meerbeek et al. 2019*). D'autres

107. Réserve de vie sauvage du Grand Barry (Drôme), projet BioRestore (Hérault). NB : seuls sont labellisés les sites ayant candidaté auprès de Rewilding Europe.

108. https://rewildingeurope.com/

limitations découlent du statut légal des animaux domestiques, qui impose en Europe de leur garantir l'accès aux soins, à un abri et à un apport alimentaire (*Thulin et Röcklinsberg 2020*), et proscrit donc toute mise en liberté hors du cadre productif (*Garrido et al. 2020*). Certaines expérimentations à petite échelle, comme la gestion écologique de prairies du Bugey par des chevaux Tarpan en libre pâture (*ARTHEN 2021*), font néanmoins figure d'exception. Enfin, les subventions de la Politique agricole commune (PAC) entretiennent la valorisation des zones marginales par le pastoralisme ; ajoutée au fort morcellement qui caractérise le foncier français de plaine, et aux tensions qui accompagnent le retour des grands prédateurs, ces réglementations hypothèquent pour l'heure toute velléité de changement d'échelle dans le « rewilding » des espaces semi-naturels (*Pettorelli et al. 2018, Perino et al. 2019*) - (*voir chap 7*).

L'autre objection majeure à la libre évolution des milieux, notamment sur d'anciennes zones pastorales, consiste dans la perte de biodiversité et de services écosystémiques qu'elle peut induire faute d'une herbivorie suffisante (*Nogués-Bravo et al. 2016, Delibez-Mateos et al. 2019*). Sur le plan fonctionnel, cette évolution est préoccupante en contexte de changement climatique : sur des prairies d'altitude, la croissance d'une végétation ligneuse peut ainsi tarir les apports d'eau en aval (*Begueria et al. 2003*) et augmenter les risques locaux de sécheresses (*Rolo et Moreno 2019*) ou d'incendies (*Nogués-Bravo et al. 2016*). Son effet sur la stabilité des sols est plus discuté : après avoir démontré son utilité dans la politique française de Restauration des terrains de montagne (RTM), cet embroussaillement pourrait à l'inverse favoriser les glissements de terrain (*Tasser et al. 2003*). Enfin, ses effets sur la biodiversité varient dans l'espace et dans le temps : la diversité d'espèces (*Laiolo et al. 2004*) et de paysages (*Zimmermann et al. 2010*) peut augmenter à court terme avec l'embroussaillement, tandis que certains habitats ouverts à forte valeur patrimoniale, ainsi que les espèces qui leur sont inféodées, tendent à disparaître à long terme (*Niedrist et al. 2009, Pellissier et al. 2012*). Enfin, la reconquête forestière de paysages anciennement maintenus par l'élevage dans une forme « ouverte » constitue pour certains habitants une perte de repères et d'identité (*Krauss et Olwig 2018, Perino et al. 2019*), particulièrement affirmée dans certains secteurs des Alpes (*Höchtl et al. 2005*), du bassin méditerranéen (*Garcia-Ruiz et al. 2020*), des Pyrénées et du Massif central (*Barnaud et al. 2021*). Plusieurs auteurs soulignent ainsi le besoin de suivre les milieux au cas par cas lors de projets de restauration « à visée ouverte », bien distincte d'un laisser-faire total (*Hughes et al. 2012*), en particulier pour certains milieux très dépendants de la gestion classique (*Svenning et al. 2019*).

4. Exemples en Europe

La réserve d'Oostvaardersplassen (Pays-Bas), créée sur un polder périurbain, fait historiquement figure de pionnière (*Lorimer et al. 2015*) : ses 5 400 ha de zones humides et de prairies ont accueilli à partir des années 1980 plusieurs espèces d'ongulés sauvages (cerf élaphe, chevreuil) et dé-domestiqués (chevaux Konik, vaches Heck), laissés en libre évolution sous enclos (*Vera 2009*). L'objectif affiché était de confirmer leur potentiel dans la restauration d'une mosaïque prés-bois, sous l'effet de leur herbivorie et de celle de certains oiseaux nicheurs (*Vera 2009*). Cependant, leur densité croissante a fini par excéder les capacités de régénération du couvert ligneux, qui a disparu au profit d'un couvert herbacé (*Delibes-Mateos et al. 2019*), progressivement dégradé par le surpâturage (*Kopnina et al. 2019*). Faute d'une superficie suffisante pour permettre aux ongulés en surpopulation de trouver toute l'année leur alimentation, face à la montée des critiques que soulevait leur forte mortalité (jusqu'à 60 % par hiver) dans l'opinion publique et face à l'absence de prédateurs, la politique de non-intervention fut finalement abandonnée en 2018 (*van Meerbeek et al. 2019*). Le cas controversé d'Oostvaardersplassen incarne donc une certaine vision du « trophic rewilding » (*Gordon et al. 2021*), reposant sur des populations d'ongulés que seule régulerait la disponibilité de nourriture, donc paradoxalement détachée des processus de prédation et de migration consubstantiels du concept de « rewilding » - (« Carnivores » and « Corridors ») - (*Kopnina et al. 2019*). D'autres projets européens proposent une pratique différente du « rewilding » : le site de Knepp Estate (Angleterre), qui s'appuie également sur des ongulés sauvages et domestiques, a par exemple intégré l'intervention humaine (abattage,

vente de viande, écotourisme) dès la conception en 2001, vu sa petite échelle (1 400 ha) et l'absence de prédateurs (*Gordon et al. 2021*).

Aujourd'hui, « Rewilding Europe » déploie sur le continent huit sites « pilotes », couvrant chacun des territoires d'une centaine de milliers d'hectares, et gérés par divers gestionnaires locaux (*Pellis et deJong 2016*). Presque tous impliquent sur une partie de leur étendue des herbivores en semi-liberté (*Lorimer et al. 2015*), sur un gradient allant du domestique au sauvage (*Gordon et al. 2021*), dans des optiques tenant pourtant davantage du « passive » que du « trophic rewilding » (*Jepson 2016*) : lutte contre les incendies (vallée de la Côa, Portugal), conservation du bison (Carpates du sud) et de l'élan (delta de l'Oder), restauration d'une mosaïque paysagère (montagnes Velebit et Rhodope dans les Balkans) … (Rewilding Europe 2021). En parallèle, certains États en Europe adoptent à leur tour des politiques favorables au développement de la « wilderness » : la stratégie nationale pour la biodiversité en Allemagne y a ainsi consacré 2 % du territoire fédéral entre 2016 et 2020 (*Schulze et al. 2018*). En France, la stratégie nationale pour les aires protégées (SAP) prévoit que 10 % du territoire[109] soit sous protection forte d'ici 2022, et présente la libre-évolution[110] comme un des outils de gestion de ces espaces parmi d'autres pratiques de gestion basées sur les solutions fondées sur la nature.

RÉFÉRENCES

• Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W., Sandom, C. J., Asner, G. P., and Svenning, J. C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4):847–855.

• Baltzinger, C., Karimi, S., and Shukla, U. (2019). Plants on the move: Hitch-hiking with ungulates distributes diaspores across landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:38.

• Barnaud, C. and Couix, N. (2020). The multifunctionality of mountain farming: Social constructions and local negotiations behind an apparent consensus. *Journal of Rural Studies*, 73:34–45.

• Barnaud, C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., Mckee, A., Reyes, J., et al. (2021). Is forest regeneration good for biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate. *Environmental Science & Policy*, 120:63–72.

• Barraud, R. and Périgord, M. (2013). Rewilding europe: A renewal of natural heritage-making? *L'espace geographique*, 42(3):254–269.

• Beguerá, S., López-Moreno, J. I., Lorente, A., Seeger, M., and Garcá-Ruiz, J. M. (2003). Assessing the effect of climate oscillations and land-use changes on streamflow in the central Spanish pyrenees. *AMBIO: A journal of the Human Environment*, 32(4):283–286.

• Bocherens, H. (2018). The rise of the anthroposphere since 50,000 years: an ecological replacement of megaherbivores by humans in terrestrial ecosystems? F*rontiers in Ecology and Evolution*, page 3.

• Carver, S., Convery, I., Hawkins, S., Beyers, R., Eagle, A., Kun, Z., Van Maanen, E., Cao, Y., Fisher, M., Edwards, S. R., et al. (2021). *Guiding principles for rewilding. Conservation Biology*, 35(6):1882–1893.

• Cochet, G. and Durand, S. (2018). Ré-ensauvageons la France: plaidoyer pour une nature sauvage et libre.

109. https://www.ecologie.gouv.fr/aires-protegees-en-france

110. https://uicn.fr/avis-sur-le-projet-de-strategie-nationale-des-aires-protegees/

• Cochet, G. and Kremer-Cochet, B. (2020). *L'Europe réensauvagée: Vers un nouveau monde*. Éditions Actes Sud.

• Cronon, W. et al. (1995). Uncommon ground: toward reinventing nature.

• Delibes-Mateos, M., Barrio, I. C., Barbosa, A. M., Martnez-Solano, Í., Fa, J. E., and Ferreira, C. C. (2019). Rewilding and the risk of creating new, unwanted ecological interactions.

• Descola, P. (2005). Par-delà nature et culture. 1.

• du Toit, J. T. and Pettorelli, N. (2019). The differences between rewilding and restoring an ecologically degraded landscape. *Journal of Applied Ecology*, 56(11):2 467–2 471.

• Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B., et al. (2011). Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333(6 040):301–306.

• Fløjgaard, C., Pedersen, P. B., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., and Ejrnæs, R. (2020). Exploring a natural baseline for large herbivore biomass. *BioRxiv*.

• Garcá-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., and Álvarez-Farizo, B. (2020). Rewilding and restoring cultural landscapes in mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land use policy*, 99:104 850.

• Garrido, P., Edenius, L., Mikusinski, G., Skarin, A., Jansson, A., and Thulin, C.-G. (2021). Éxperimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio*, 50(1):101.

• Genot, J.-C. and Schnitler, A. (2008). Empreinte des protecteurs, réserves forestières intégrales et naturalité.

• Gordon, I. J., Pérez-Barberá, F. J., and Manning, A. D. (2021). Rewilding lite: Using traditional domestic livestock to achieve rewilding outcomes. *Sustainability*, 13(6):3 347.

• Guetté, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., and Robin, M. (2018). Naturalité: concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo: European Journal of Geography*.

• Hayward, M. W., Scanlon, R. J., Callen, A., Howell, L. G., Klop-Toker, K. L., Di Blanco, Y., Balkenhol, N., Bugir, C. K., Campbell, L., Caravaggi, A., et al. (2019). Reintroducing rewilding to restoration–rejecting the search for novelty. *Biological conservation*, 233:255–259.

• Höchtl, F., Lehringer, S., and Konold, W. (2005). â€œwildernessâ€: what it means when it becomes a realityâ€ a case study from the southwestern alps. *Landscape and urban planning*, 70(1-2):85–95.

• Holmes, G., Marriott, K., Briggs, C., and Wynne-Jones, S. (2019). What is rewilding, how should it be done, and why? A q-method study of the views held by european rewilding advocates. *Conservation & Society*, 18(2):77–88.

• Hughes, F. M., Adams, W. M., and Stroh, P. A. (2012). When is open-endedness desirable in restoration projects? *Restoration Ecology*, 20(3):291–295.

• Jepson, P. (2016). A rewilding agenda for Europe: creating a network of experimental reserves. *Ecography*, 39(2).

• Jørgensen, D. (2015). Rethinking rewilding. *Geoforum*, 65:482–488.

• Kopnina, H., Leadbeater, S., and Cryer, P. (2019). Learning to rewild: Examining the failed case of the Dutch â€˜new wildernessâ€™ oostvaardersplassen. *International Journal of Wilderness*, 25(3):72–89.

• Krauß, W. and Olwig, K. R. (2018). Special issue on pastoral landscapes caught between abandonment, rewilding and agro-environmental management. Is there an alternative future? *Landscape Research*, 43(8):1 015–1 020.

• Kuijper, D. P. J., De Kleine, C., Churski, M., Van Hooft, P., Bubnicki, J., and Jedrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in biaowieza primeval forest, *Poland*. *Ecography*, 36(12):1 263–1 275.

• Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E., and Rolando, A. (2004). Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41(2):294–304.

• Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., and Kirby, K. J. (2015). Rewilding: science, practice, and politics. *Annual Review of Environment and Resources*, 40:39–62.

• Lundgren, E. J., Ramp, D., Rowan, J., Middleton, O., Schowanek, S. D., Sanisidro, O., Carroll, S. P., Davis, M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., et al. (2020). Introduced herbivores restore late pleistocene ecological functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(14):7 871–7 878.

• Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., and Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3):782–801.

• Mastrangelo, M. E., Weyland, F., Villarino, S. H., Barral, M. P., Nahuelhual, L., and Laterra, P. (2014). Concepts and methods for landscape multifunctionality and a unifying framework based on ecosystem services. *Landscape Ecology*, 29(2):345–358.

• McDonald, T., Gann, G. D., Jonson, J., and Dixon, K. W. (2016). Standards internationaux pour la restauration écologique–incluant les principes et les concepts clés. *Society for Ecological Restoration, Washington DC*.

• Niedrist, G., Tasser, E., Lüth, C., Dalla Via, J., and Tappeiner, U. (2009). Plant diversity declines with recent land use changes in European alps. *Plant Ecology*, 202(2):195–210.

• Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., and Sanders, N. J. (2016). Rewilding is the new pandora's box in conservation. *Current Biology*, 26(3):R87–R91.

• Pellis, A. and de Jong, R. (2016). Rewilding europe: exploring the governance of an experimental discourse and practice in European nature conservation. *Technical report, Wageningen University*.

• Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J.-N., Guisan, A., and Rasmann, S. (2012). Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and Evolution*, 2(8):1 818–1 825.

• Perino, A., Pereira, H. M., Navarro, L. M., Fernández, N., Bullock, J. M., Ceausu, S., Cortés-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., et al. (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364(6 438):eaav5570.

• Peterken, G. F. (1996). Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions.

• Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P. A., Durant, S. M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C. J., Wentworth, J., and du Toit, J. T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology*, 55(3):1 114–1 125.

• Prior, J. and Ward, K. J. (2015). Rethinking rewilding: A response to jørgensen. *Geoforum*, 69:132–135.

• Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., et al. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6 167):1241484.

• Rolo, V. and Moreno, G. (2019). Shrub encroachment and climate change increase the exposure to drought of mediterranean wood-pastures. *Science of the Total Environment*, 660:550–558.

• Sandom, C. J., Ejrnæs, R., Hansen, M. D., and Svenning, J.-C. (2014). High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(11):4 162–4 167.

• Schulze, K. A., Rosenthal, G., and Peringer, A. (2018). Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling*, 379:10–21.

• Soule, M. and Noss, R. (1998). Rewilding and biodiversity: complementary goals for continental conservation. *Wild Earth*, 8:18–28.

• Strijker, D. (2005). Marginal lands in europeâ€"causes of decline. *Basic and Applied Ecology*, 6(2):99–106.

• Sutherland, W. J. (2002). Openness in management. *Nature*, 418(6900):834–835.

• Svenning, J.-C., Munk, M., and Schweiger, A. (2019). Trophic rewilding: ecological restoration of top-down trophic interactions to promote self-regulating biodiverse ecosystems. *Rewilding*, pages 73–89.

• Tasser, E., Mader, M., and Tappeiner, U. (2003). Effects of land use in alpine grasslands on the probability of landslides. *Basic and Applied Ecology*, 4(3):271–280.

• Thulin, C.-G. and Röcklinsberg, H. (2020). Ethical considerations for wildlife reintroductions and rewilding. *Frontiers in veterinary science*, 7:163.

• Van Beeck Calkoen, S. T., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balciauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., et al. (2020). Ungulate management in european national parks: Why a more integrated european policy is needed. *Journal of environmental management*, 260:110068.

• Vera, F., Bakker, E., and Olff, H. (2006). Large herbivores: missing partners of western european light-demanding tree and shrub species? *Conservation Biology Series - Cambridge*, 11:203.

• Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*. Cabi.

• Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.*, 10:1–67.

• Winter, S. (2012). Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry*, 85(2):293–304.

• Zimmermann, P., Tasser, E., Leitinger, G., and Tappeiner, U. (2010). Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European alps. *Agriculture, ecosystems & environment*, 139(1-2):13–22.

Sigles et acronymes

ACCA	Association communale de chasse agréée
ANCGG	Association nationale des chasseurs de grand gibier
Anses	Agence nationale de sécurité sanitaire
ARTHEN	Association pour le retour des grands herbivores dans les espaces naturels
CDCFS	Commission départementale de la chasse et de la faune sauvage
CEFE	Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive
Cerema	Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement
CGDD	Commissariat général au développement durable
Cirad	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
CNPF	Centre national de la propriété forestière
CRPF	Centre régional de la propriété forestière
CNRS	Centre national de la recherche scientifique
DDT	Direction départementale des territoires
DRAS	Direction de la recherche et appui scientifique
EDYTEM	Environnements dynamiques et territoires de montagne
Efese	Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques
FAO	Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture
FNC	Fédération nationale des chasseurs
FDC	Fédération départementale des chasseurs
FRC	Fédération régionale des chasseurs
FFS	Fondation François Sommer
ICE	indicateur de changement écologique
IGN	Institut national de l'information géographique et forestière
INRAE	Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement
LDA	Laboratoire départemental vétérinaire et d'hygiène alimentaire
LECA	Laboratoire d'écologie alpine
LTER	Long-Term Ecosystem Research
MAA	ministère de l'agriculture et de l'alimentation
MNHN	muséum national d'histoire naturelle
MTE	ministère de la Transition écologique
OFB	Office français de la Biodiversité (anciennement ONCFS)
OGE	Office de génie écologique
OIE	Organisation mondiale de la santé animale
OMS	Organisation mondiale de la santé
ONCFS	Office national de la chasse et de la faune sauvage
ONF	Office national des forêts

PNFB	Plan national forêt bois
PN	Parc national
PNR	Parc naturel régional
SDCG	schéma départemental de gestion cynégétique
SFEPM	Société française pour l'étude et la protection des mammifères
SNCF	Société nationale des chemins de fer français
UICN	Union internationale pour la conservation de la nature
UMS	Unité mixte de service
UVSQ	Université de Versailles-Saint-Quentin-en-Yvelines
SEVS	service de l'économie verte et solidaire
SRI	service de la recherche et de l'innovation
VetAgro Sup	Institut national d'enseignement supérieur et de recherche en alimentation, santé animale, sciences agronomiques et de l'environnement

Lexique

Fonction écologique : ensemble de processus et d'interactions qui permettent de caractériser le fonctionnement d'un écosystème. Il s'agit notamment des fonctions de base et d'entretien de la fonctionnalité des écosystèmes (cycle des nutriments, formation des sols, production primaire, etc.). Les fonctions écologiques constituent la dynamique qui assure le maintien de l'état écologique, physique et chimique des milieux et peut soutenir la production des biens et services écosystémiques. Elles comprennent les services de support, autrement appelés services écosystémiques intermédiaires.

Bien écosystémique : bien produit par un écosystème (bois, poisson, champignon, etc.).

Service écosystémique : utilisation par l'humain des écosystèmes à son avantage. Un service peut être décrit à travers, les dimensions des écosystèmes considérées comme directement utiles, appelées fonctions des écosystèmes, (dimension biophysique), les avantages dérivés des fonctions d'un écosystème (dimension socio-économique) ou les usages associés. Les services écosystémiques, qui découlent de valeurs utilitaires, se distinguent des dimensions patrimoniales, complémentaires et qui découlent de valeurs non-utilitaires. Ils sont organisés en trois catégories :

- les services culturels désignent les avantages dérivés des usages récréatifs, éducatifs et expérientiels des écosystèmes ;
- les services de régulation désignent les avantages qui résultent de la capacité des écosystèmes à réguler les cycles climatiques, hydrologiques et biogéochimiques, les processus de surface de la Terre et une variété de processus biologiques ;
- la fourniture de bien comprend l'ensemble des biens prélevés dans les écosystèmes.

Patrimoine naturel : éléments des écosystèmes et de leur fonctionnement auxquels sont attachés des valeurs patrimoniales. Le processus de reconnaissance peut se traduire par l'attribution d'un statut particulier à travers, par exemple, des mesures de protection réglementaire ou des labels.

Avantage : augmentation du bien-être, individuel ou collectif, induite par la satisfaction d'un besoin ou d'un désir sur l'une ou plusieurs de ses dimensions. Ces dimensions du bien-être couvrent le niveau de vie matériel, la santé, la sécurité, la qualité du cadre de vie, la qualité des relations sociales et l'atténuation des inégalités.

(Entités) bénéficiaires/avantagés : usagers, collectivités, porteurs de politiques publiques qui bénéficient des avantages des services écosystémiques pour l'amélioration d'au moins une des cinq composantes du bien-être humain, à savoir : le besoin de sécurité physique, la santé, le cadre de vie, les relations sociales et les besoins économiques.

Contrainte (écosystémique) : coût associé au fonctionnement d'un écosystème. Lorsqu'une fonction d'un écosystème peut s'avérer être un coût ou un avantage, comme c'est le cas par exemple pour la séquestration *in situ* du carbone, l'utilisation de la notion de service écosystémique est privilégiée. Les contraintes se distinguent des « dyservices », car elles portent exclusivement sur les liens des écosystèmes vers les sociétés humaines et ne couvrent donc pas les pressions anthropiques sur les écosystèmes.

(Entités) déficitaires/désavantagées : usagers, collectivités, porteurs de politiques publiques qui subissent des désagréments dus aux contraintes écosystémiques, et qui subissent des coûts (environnementaux, sociaux ou financiers) ou une diminution du bien-être. À noter qu'un service écosystémique/contrainte peut à la fois contribuer positivement ou négativement à une composante du bien-être selon les acteurs en jeu. Ce concept n'existe pas dans le cadre conceptuel de l'Efese et a été défini ici pour les besoins de l'étude.

Auteurs

Auteurs coordinateurs : Anne Loison (CNRS/LECA) et Marjorie Bison (CNRS/LECA)

Auteurs contributeurs : Marjorie Bison (CNRS/LECA), Anne Loison (CNRS/LECA), Camille Fligny (VetAgro Sup), Emmanuel Faure (CNRS/LECA) et Raphaël Devred (UVSQ/Paris-Saclay).

Cette évaluation a bénéficié de l'appui d'un groupe de travail réuni à plusieurs reprises lors de l'étude de cas et de l'atelier d'usagers réunis dans le cadre de la conception de la méthode générique. Elle a fait l'objet de plusieurs avis du conseil scientifique et technique de l'Efese et les messages clés à l'attention des décideurs qui en sont issus, ont été discutés et approuvés le 11 mai 2022 par le comité national des parties prenantes de l'Efese.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement :

– Les membres des groupes de travail : Baptiste Algoët (PN Cévennes), Christophe Baltzinger (INRAE), Aurélie Barboiron (OFB), Éric Baubet (OFB), Gérard Bédarida (ANCGG), Lucille Billon (UMS PatriNat), Nadège Bonnot (INRAE), Vincent Boulanger (ONF), Gilles Bourgoin (VetAgro Sup), Pauline Chaigneau (FNC), Laine Chanteloup (Université de Lausanne), Marc Chautan (FRC AuRA), Laura Clevenot (SNCF Réseau), Céline Couderc-Obert (MTECT – CGDD – SRI), Louis Defraiteur (EDYTEM – CNRS), Raphaël Devred (UVSQ/Paris Saclay), Charlotte Dunoyer (Anses), Eva Faure (FNC), Emmanuel Faure (LECA – CNRS), Camille Fligny (VetAgro Sup), Isabelle Flouret (Fransylva), Jean-Michel Gaillard (LBBE-CNRS), Dominique Gauthier (LDA 05), Emmanuelle Gilot-Fromont (VetAgro Sup), Éric Guinard (Cerema), Frédérick Guyon (Université de Franche-Comté), Jean-Pierre Hamard (INRAE), François Hermant (MAA), Mark Hewison (INRAE), Marine Le Lay (SNCF Réseau), Grégory Loucougaray (INRAE), Morgane Maillard (Bureau des Sciences et de la Technologie à l'ambassade de France en Australie), Éric Marboutin (OFB), Anders Mårell (INRAE), Jean-Louis Martin (CEFE – CNRS), Marc Michelot (ARTHEN), Serge Morand (CIRAD), Pierre Paccard (PNR Bauges), Ariane Payne (OFB), Maryline Pellerin (OFB), Clémence Perrin-Malterre (EDYTEM – CNRS), Loïc Pianfetti (SNCF Réseau), Sylvain Pillon (CNPF), Olivier Plantard (INRAE), Fabien Quétier (Biotope), Gilles Rayé (Consultant), Emmanuelle Richard (Fondation François Sommer), Céline Richomme (Anses), Agnès Rocquencourt (INRAE), Julia Rouet-Leduc (German Centre for Integrative Biodiversity Research), Sonia Saïd (OFB), Christine Saint-Andrieux (OFB), François Sarrazin (UMR CESCO – CNRS), Audrey Savouré-Soubelet (SFEPM), Lou Seureau (SNCF Réseau), Cécile Vanpé (OFB), Hélène Verheyden (INRAE), Vincent Vignon (OGE), Gwenaël Vourc'h (INRAE), Stéphanie Wurpillot-Lucas (IGN), pour leurs nombreux conseils et avis éclairés, pour le partage de leurs connaissances, pour leur implication, pour les diverses relectures de ce rapport, et pour les riches échanges que nous avons eu lors des comités de pilotage et réunions des groupes de travail.

– Les membres du CST de l'Efese, et en particulier : Améline Vallet (AgroParisTech), Anaïs Tibi (INRAE), Anne-Charlotte Vaissière (CNRS), Alexia Stokes (CIRAD), Driss Ezzine-de-Blas (CIRAD), Émilie Crouzat (INRAE), Emmanuelle Porcher (MNHN), Éric Thiébaut (Station biologique Roscoff), Frédéric Gosselin (INRAE), Gabrielle Bouleau (INRAE, présidente du CST), Harold Levrel (AgroParisTech), Ilse Geijzendorffer (Louis Bolk Instituut), Jean-Baptiste Mihoub (MNHN), Jean-Louis Yengué (Université de Poitiers), Jean-Michel Salles (CNRS), Léa Tardieu (INRAE), Michel Duru (INRAE), Nicolas Viovy (LSCE), Philippe Roche (INRAE), Rutger De Wit (CNRS), Stéphanie Gaucherand (INRAE) et Vincent Martinet (INRAE), pour avoir lu une version préliminaire du rapport et avoir fourni un certain nombre de commentaires pertinents et utiles qui ont permis d'améliorer les analyses et le rapport.

– Les participants au CNPP de l'Efese et les membres de l'équipe projet du CGDD : Catherine Julliot, Grégory Obiang Ndong, Éric Tromeur, Julien Hardelin, Romain Loiseau et Antonin Vergez, pour avoir encadré avec bienveillance ce travail, pour leur relecture et leur soutien à chaque étape du projet.

Enfin, nous remercions le CGDD d'avoir financé cette étude.

Conditions générales d'utilisation :

Le « concédant » concède au « réutilisateur » un droit non exclusif et gratuit de libre « réutilisation » de « l'information » objet de la présente licence, à des fins commerciales ou non, dans le monde entier et pour une durée illimitée, dans les conditions exprimées ci-dessous.

Le « réutilisateur » est libre de réutiliser « l'information », de la reproduire, la copier, de l'adapter, la modifier, l'extraire et la transformer, pour créer des « informations dérivées », des produits ou des services, de la communiquer, la diffuser, la redistribuer, la publier et la transmettre et de l'exploiter à titre commercial, par exemple en la combinant avec d'autres informations, ou en l'incluant dans son propre produit ou application, sous réserve de mentionner le nom du « concédant » et la date de dernière mise à jour de « l'information » réutilisée.

Réalisation de ce livre numérique :
© Direction de l'information légale et administrative, Paris 2021.
Dépôt légal : décembre 2022
ISBN : 9782111578135 (version PDF)
ISBN : 9782111578142 (version ePub)

Directeur de la publication : Thomas Lesueur
Coordinatrice éditoriale : Claude Baudu-Baret
Maquette et réalisation : Dila

MINISTÈRE
DE LA TRANSITION
ÉCOLOGIQUE
ET DE LA COHÉSION
DES TERRITOIRES
*Liberté
Égalité
Fraternité*

**Commissariat général
au développement durable**

Résumé

Cette évaluation des fonctions écologiques, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages de France métropolitaine s'inscrit dans le cadre du programme d'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (Efese).

Elle s'appuie sur une synthèse des connaissances disponibles à ce sujet en France ou en Europe. Sur la base d'une analyse des populations d'ongulés et de leurs dynamiques, la présente évaluation souligne le rôle des grands ongulés sauvages en France (cerfs, chevreuils, chamois, isards, mouflons, daims, bouquetins, sangliers) dans la fourniture de multiples services écosystémiques, mais également les contraintes liées à certaines espèces. Entre autres, cette synthèse des connaissances souligne l'importance du service de récréation lié à la chasse ou à l'observation des ongulés sauvages. Elle permet également de mieux comprendre les contraintes liées aux ongulés sauvages, comme par exemple celles liées aux dégâts agricoles et sylvicoles ou aux collisions routières et ferroviaires qu'ils engendrent, ou les enjeux sanitaires majeurs qu'ils représentent à travers notamment leurs interactions avec les animaux domestiques. Des besoins de connaissances et des questions de recherche à développer pour améliorer les connaissances actuelles et éclairer la décision publique sont enfin proposés.

Présentation de l'Efese

L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (Efese) est une plateforme science-politique-société pilotée par le ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires qui vise à caractériser les multiples valeurs de la biodiversité et à faciliter leur prise en compte dans les décisions publiques et privées en France. L'Efese s'appuie sur un cadre conceptuel partagé et une gouvernance nationale qui associe experts, décideurs et parties prenantes. Une première phase a été achevée à la fin de l'année 2018 avec la publication des évaluations des six grandes catégories d'écosystèmes français. Le programme entre dans une deuxième phase dont le caractère opérationnel et stratégique sera renforcé, afin de développer les éclairages et les outils d'évaluation nécessaires pour accompagner la transition écologique de la société française.

Efese
L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques

Pour accéder aux rapports et en savoir plus
www.ecologique-solidaire.gouv.fr/Efese

Pour rejoindre la communauté de l'Efese
plateforme-Efese.developpement-durable.gouv.fr/
(inscription libre)

Service de l'économie verte et solidaire
92 055 La Défense Cedex
Courriel : diffusion.cgdd@developpement-durable.gouv.fr