



HAL
open science

Risques environnementaux et ongulés sauvages : un sujet à multiples facettes

Anders Mårell, Hélène Verheyden, Christophe Baltzinger, Nadège Bonnot

► To cite this version:

Anders Mårell, Hélène Verheyden, Christophe Baltzinger, Nadège Bonnot. Risques environnementaux et ongulés sauvages : un sujet à multiples facettes : Etude prospective sur des questions émergentes d'intérêt liées aux risques environnementaux : ongulés sauvages. [Rapport de recherche] INRAE UR EFNO; INRAE UR CEFS. 2022, pp.44. hal-03630674

HAL Id: hal-03630674

<https://hal.inrae.fr/hal-03630674>

Submitted on 5 Apr 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Risques environnementaux et ongulés sauvages : un sujet à multiples facettes

Etude prospective sur des questions émergentes
d'intérêt liées aux risques environnementaux : ongulés
sauvages

Résumé

Au niveau mondial, il y a environ 250 espèces d'ongulés sauvages, dont 44% sont menacées d'extinction, principalement à cause de la destruction et la fragmentation des habitats par les activités humaines. La plupart des espèces menacées d'extinction se trouvent dans l'hémisphère sud. Dans l'hémisphère nord, au contraire, les populations de cervidés et de suidés ont fortement augmenté durant le 20^{ème} siècle pour atteindre des densités historiquement élevées, notamment en Amérique du Nord, au Japon et localement en Europe. La présence de ces animaux en forte densité pose un certain nombre de problèmes avec des effets néfastes sur le fonctionnement des écosystèmes et des conflits avec les activités humaines. Les problèmes sont aussi liés au fait que les activités humaines empiètent de plus en plus sur les habitats naturels des ongulés sauvages et que les interactions entre ces animaux et les activités humaines se multiplient.

Les risques associés aux ongulés sauvages peuvent de ce fait être classés en deux grandes catégories. Dans la Catégorie 1, les ongulés sauvages sont la cause directe des conséquences néfastes (par exemple les maladies transmises aux animaux domestiques et aux humains, les collisions routières et ferroviaires, les dégâts sur les productions végétales). Ils font ainsi partie intégralement de la composante aléa du concept de risque. La Catégorie 2 s'oppose à la Catégorie 1 dans le sens que les ongulés sauvages sont eux-mêmes exposés à des menaces, par exemple dans un contexte de conservation des espèces menacées d'extinction. Ils font ainsi partie des enjeux exposés et peuvent être considérés comme vulnérables aux aléas. Nous avons également identifié deux autres catégories de risques auxquels les ongulés sauvages sont associés. Les ongulés sauvages peuvent constituer des facteurs externes agissant sur l'aléa et l'exposition, comme dans le cas des maladies à tiques (Catégorie 3). Finalement, les ongulés sauvages peuvent également faire partie des parades (Catégorie 4). Par exemple, les ongulés sauvages peuvent être un moyen pour restaurer la biodiversité et des dynamiques naturelles en lien avec le concept de ré-ensauvagement, en anglais « rewilding », ou contribuer à la gestion du combustible face au risque lié aux feux de forêt.

La notion du risque est un concept qui est utilisé au moins depuis 30 ans dans les domaines scientifiques d'écologie animale (notamment en lien avec le risque de mortalité et de prédation) et de la santé animale et humaine (maladies et contaminations) avec leurs propres terminologies et cadres théoriques. Le concept du risque a été moins structurant pour la recherche dans les autres domaines scientifiques qui s'intéresse aux ongulés sauvages tels que les dégâts d'ongulés sauvages sur les productions végétales, les collisions routières et ferroviaires et la biologie de la conservation.

Le défi majeur pour la recherche réside dans la prise en compte de l'ensemble des facteurs de risque liés aux ongulés sauvages et de leurs interactions afin d'offrir aux gestionnaires et décideurs les connaissances, les informations et les outils nécessaires pour prendre des décisions éclairées dans un contexte d'incertitude, notamment dans le contexte des changements globaux.

Contributeurs

Coordinateurs et auteurs principaux

Anders MÅRELL

Hélène VERHEYDEN

Auteurs contributeurs

Christophe BALTZINGER (3.3 Continuités écologiques)

Nadège BONNOT (Encadré 1)

Contribution des stagiaires

Cuissot, C. 2021. Les ongulés sauvages vus au travers d'une analyse de risque : cas d'étude sur le renouvellement de la forêt, les collisions et les maladies. DUT génie Biologique Génie environnement, Institut Universitaire de Technologie Saint-Etienne.

Le rapport EFESE sur les ongulés sauvages

Bison, M., Loison, A. (eds.) Sous presse. Fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France. 293 pp. + Annexes.

Réunions de travail

2021-12-01. Séminaire 'Les risques liés aux ongulés sauvages'. En présentiel à l'hôtel IBIS, Montargis et en distanciel via Zoom. Participants : Marjorie Bison, Nadège Bonnot, Karine Chalvet-Monfray, Adélie Chevalier, Catherine Collet, Jean-Pierre Hamard, Emmanuelle Gilot-Fromont, Eric Guinard, Anders Mårell, Kenji Ose, Eric Rigolot, Agnès Rocquencourt, Christine Saint-Andrieux, Hélène Verheyden

Pour citer ce rapport :

Mårell, A., Verheyden, H. (eds.) 2022. Risques environnementaux et ongulés sauvages : un sujet à multiples facettes. Etude prospective sur des questions émergentes d'intérêt liées aux risques environnementaux : ongulés sauvages. Rapport préliminaire, INRAE, 44 pp.

Table des matières

Table des matières.....	3
Liste des encadrés.....	3
1 Introduction.....	4
1.1 Préambule.....	4
1.2 Contexte - Ongulés sauvages.....	4
2 Etat de l'art - risque et ongulés sauvages.....	8
3 Types de risques liés aux ongulés sauvages.....	13
3.1 Quels sont les risques associés aux ongulés sauvages ?.....	13
3.2 Productions végétales.....	16
3.3 Continuités écologiques.....	20
3.4 Sécurité des modes de transport.....	21
3.5 Santé animale et humaine.....	23
4 Services rendus par les ongulés sauvages.....	26
5 La gestion des risques associés aux ongulés sauvages.....	29
5.1 Les parades contre les dégâts sur le renouvellement forestier.....	29
5.2 Les parades contre les maladies.....	31
5.3 Approches multirisques.....	31
6 Recommandations et perspectives.....	32
6.1 Fronts de science en matière de recherche fondamentale.....	32
6.2 Fronts de science en matière de recherche appliquée.....	33
6.3 Synergies à rechercher en matière de collaboration et d'infrastructures.....	33
6.4 Axes prioritaires.....	34
6.5 Conclusions.....	38
7 Références bibliographiques.....	39

Liste des encadrés

Encadré 1. Quels apports des travaux sur le comportement animal face au risque de mortalité.....	11
Encadré 2. L'échec du renouvellement forestier : un problème multifactoriel.....	19
Encadré 3. Les deux facettes des accidents routiers : danger et victime.....	22
Encadré 4. Le rôle ambigu des ongulés sauvages dans la transmission des maladies à tiques.....	25

1 Introduction

1.1 Préambule

Une étude de réflexion prospective interdisciplinaire a été menée en 2019 au sein d'INRAE suite à la fusion entre INRA et Irstea (Caquet et al. 2020). Suite à ce travail, quelques chercheurs ciblés ont été sollicités pour mener des études prospectives sur des questions émergentes d'intérêt liées aux risques environnementaux : (1) la modélisation des risques multiples/en cascade, (2) les grands ongulés, (3) l'histoire et la modélisation du risque, (4) minimiser le risque, quel paradigme ? et (5) la prise en compte de l'incertitude dans la décision publique dans un contexte multirisque. Le présent document constitue le rapport de l'étude prospective sur les risques associés aux grands ongulés sauvages.

Le présent rapport s'appuie à la fois sur (i) une synthèse bibliographique et scientométrique sur le corpus scientifique croisant les études menées sur les risques avec celles sur les ongulés sauvages, (ii) l'expertise scientifique des chercheurs sollicités sur des enjeux identifiés comme important en lien avec les risques associés aux ongulés sauvages et (iii) le rapport sur 'Fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France'¹ qui a été rédigé dans le cadre du programme EFESE, 'Évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques' (Bison et Loison 2022).

1.2 Contexte – Ongulés sauvages

Les ongulés sauvages occupent l'ensemble des biomes terrestres (Olson et al. 2004) et vivent dans des environnements aussi différents que les forêts tropicales (milieux chauds et humides), les déserts (chauds et secs) et la toundra (milieux froids). Cependant, la vaste majorité des espèces d'ongulés vivent dans la savane, les prairies, les forêts tempérées et boréales (UICN 2021).

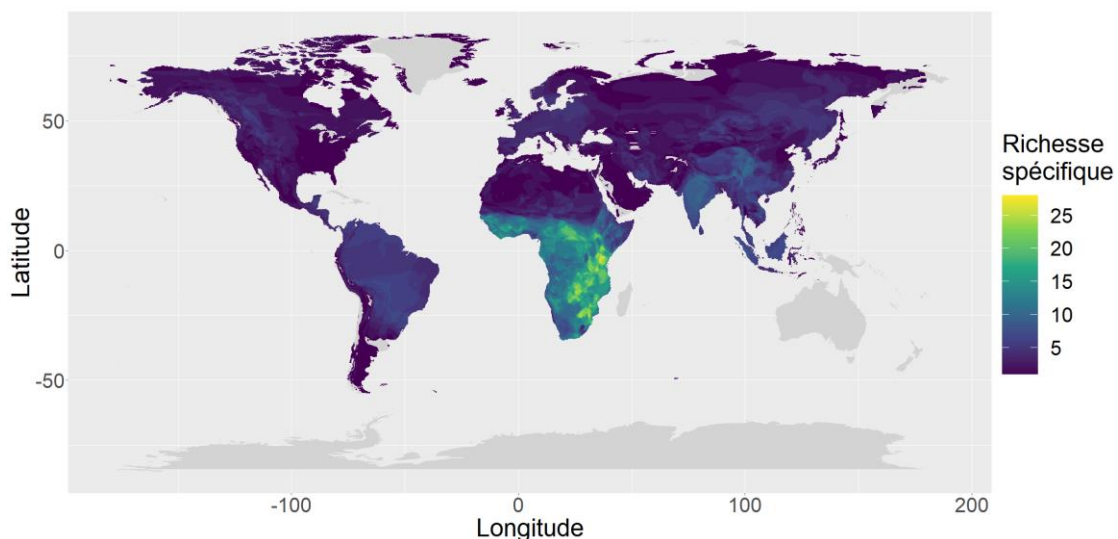


Figure 1. Richesse spécifique d'ongulés sauvages à l'échelle mondiale UICN 2021).

¹ Le rapport par Bison et Loison (2022) dresse un bilan complet des fonctions écologiques, des biens, du patrimoine naturel, des services écosystémiques et des contraintes associés aux ongulés sauvages. Nous recommandons ce rapport comme lecture complémentaire et pour obtenir plus d'informations sur des points précis.

Selon l’UICN, il y a 251 espèces d’ongulés terrestres dans le monde dont environ 44% sont menacées d’extinction (catégories : en danger et vulnérable) (UICN 2021). La savane d’Afrique australe abrite la plus grande diversité d’espèces d’ongulés (Figure 1), mais c’est aussi dans l’hémisphère sud qu’une grande partie des populations d’ongulés est en déclin (Figure 3). Les causes principales des menaces qui pèsent sur la viabilité des populations d’ongulés sauvages sont la destruction et la modification des habitats par les activités humaines (Figure 2). Environ 50% des populations menacées le sont par des causes multiples (2 ou plus) et les restant 50% par une cause principale (UICN 2021). En France, les enjeux de conservation des espèces d’ongulés sauvages concernent principalement les populations du bouquetin ibérique (*Capra pyrenaica*) classé en catégorie « En danger » (EN), du mouflon d’Arménie (*Ovis gmelinii*) en catégorie « Vulnérable » (VU) et du bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) classé comme « Quasi menacée » (NT). Les enjeux de conservation concernent également la réintroduction des espèces d’ongulés sauvages de très grande taille dites de « mega-herbivores ». Ces animaux ont disparu de France il y a plusieurs milliers d’années, mais des projets de réintroduction sont en cours dans des parcs et réserves naturelles concernant les espèces suivantes : l’élan (*Alces alces*), le bison d’Europe (*Bison bonasus*), l’aurochs (*Bos primigenius* reconstitué à partir de races domestiques), le tarpan et le cheval de Przewalski (*Equus ferus* reconstitué à partir de races domestiques).

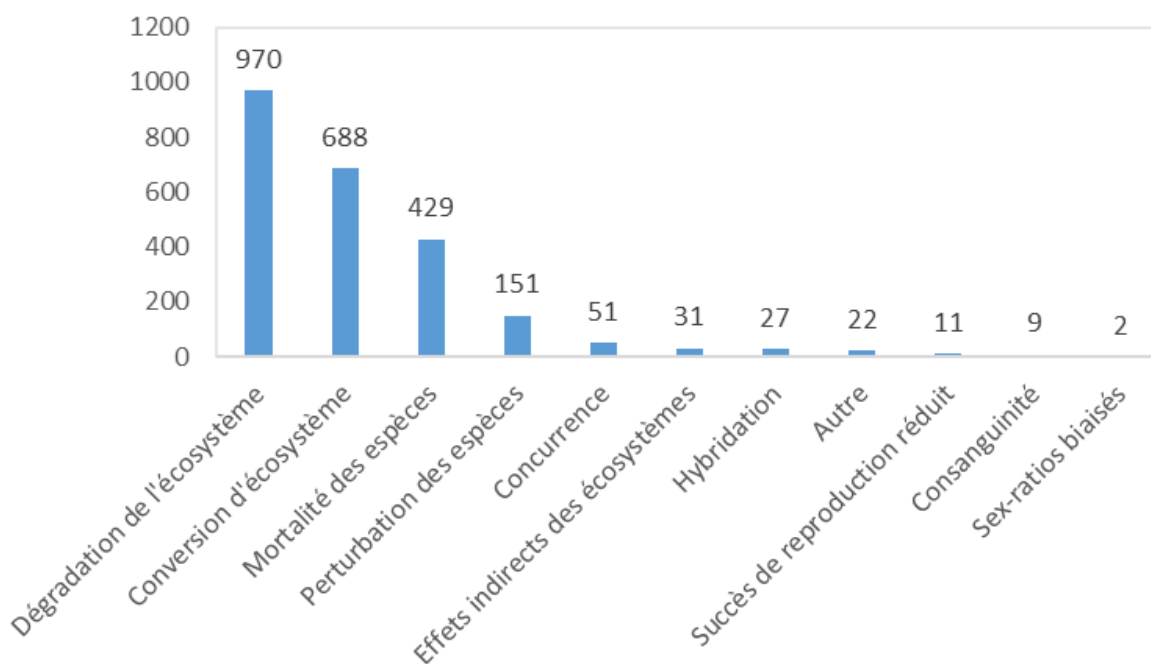


Figure 2. Les facteurs principaux du déclin parmi les 1494 populations d’ongulés sauvages menacées d’extinction listés par l’UICN (2021, cf. <https://www.iucnredlist.org/resources/stresses-classification-scheme> pour la définition des stress et <https://www.iucnredlist.org/resources/threat-classification-scheme> pour la définition des menaces).

Dans l’hémisphère nord, au contraire, les populations de cervidés et de suidés ont fortement augmenté depuis la seconde guerre mondiale (Apollonio et al. 2010 ; Kaji et al.

2010 ; Hewitt 2011). Ainsi de nombreuses études scientifiques ont été menées dans un contexte de surabondance (244 articles). Caughley (1981) définit la surabondance comme étant des situations dans lesquelles les ongulés sauvages (i) menacent la vie humaine ou les moyens de subsistance, (ii) sont trop nombreux pour leur « propre bien », (iii) abaissent les densités d'espèces économiquement ou esthétiquement importantes ou (iv) provoquent un dysfonctionnement de l'écosystème. Il s'agit en particulier de la surabondance des populations de cervidés et suidés dans l'hémisphère nord (Figure 3 et Tableau 1). Ces études montrent également que la surabondance est une problématique liée à l'introduction de ces espèces (espèces exotiques), notamment sur des îles avec des écosystèmes qui ont évolué sans la présence d'ongulés sauvages. La majorité de ces études (106 études) démontrent les conséquences néfastes que ces animaux ont en forte densité sur le fonctionnement et la biodiversité (plantes, invertébrés, oiseaux...) des écosystèmes (Côté al. 2004 ; Habeck et Schultz 2015, Tableau 1). De nombreuses études ont également été consacrées aux différentes parades (chasse, contrôle de la fertilité...) pour limiter l'abondance des populations (60 études) et la compréhension de la dynamique de ces populations (18 études), à la restauration des écosystèmes (19 études), au suivi des impacts (18 études) ainsi que à la perception par le public des méthodes de gestion du risque (14 études, Tableau 1). En France, les problèmes de surabondance sont liés aux sanglier (*Sus scrofa*), cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et chevreuil européen (*Capreolus capreolus*). Parmi les espèces exotiques figurent le cerf sika (*Cervus nippon*) et le daim européen (*Dama dama*) qui pour l'instant ne sont pas en situation de surabondance et ne posent pas de problème, mais ils pourraient potentiellement le devenir si la limitation de leur abondance n'est pas maîtrisée. Les problèmes que posent les ongulés sauvages ne sont pas toujours liés à la surabondance des populations animales, mais ils surviennent souvent à cause de l'empreinte anthropogénique de plus en plus prégnante dans le milieu naturel et les interactions qui deviennent de plus en plus fréquentes entre la faune sauvage et les activités humaines.

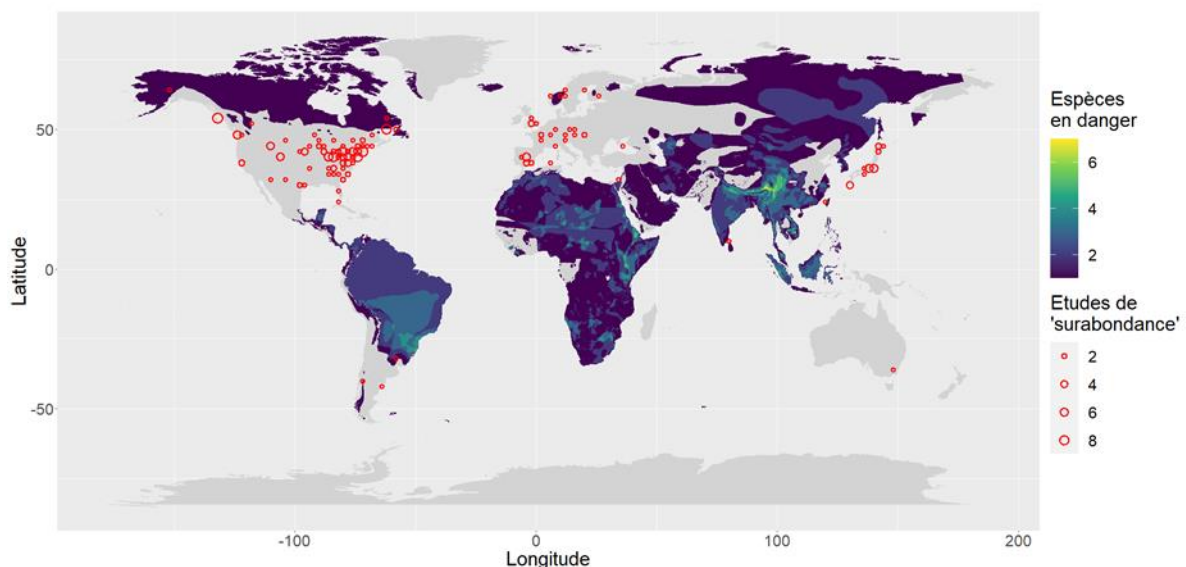


Figure 3. Richesse spécifique d'ongulés sauvages menacés d'extinction (catégories : en danger et vulnérable) à l'échelle mondiale (UICN 2021) et le nombre d'études scientifiques traitant le sujet de surabondance d'ongulés sauvages.

Tableau 1. Statistiques descriptives des études scientifiques publiées entre 1991 et 2021, répertoriées dans Web of Science (téléchargé le 27 novembre 2021), qui ont été menées dans un contexte de surabondance d'un ou plusieurs espèces d'ongulés sauvages

Famille	Espèce surabondante	Nombre d'études	Problématiques traitées
Bovidae	<i>Ammotragus lervia</i>	2	Ecosystem impacts (2), Impacts monitoring (1)
	<i>Bison bison</i>	3	Demography (2), Migration patterns (1)
	<i>Capra hircus</i>	1	Population limitation measures (1)
	<i>Capra pyrenaica</i>	2	Ecosystem impacts (1), Public perception (1)
	<i>Oreamnos americanus</i>	1	Population abundance monitoring (1)
Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	1	Demography (1)
Cervidae	<i>Alces alces</i>	12	Ecosystem impacts (5), Ecosystem management (3), Ecosystem recovery (3), Demography (2), Ecosystem restoration (1)
	<i>Axis axis</i>	1	Population limitation measures (1)
	<i>Cervus elaphus</i>	23	Ecosystem impacts (3), Disease monitoring (1), Habitat suitability (1), Impact mitigation measures (1), Impacts monitoring (1), Population limitation measures (1)
	<i>Cervus nippon</i>	25	Ecosystem impacts (7), Population limitation measures (6), Population abundance monitoring (3), Demography (2), Impact mitigation measures (2), Impacts monitoring (2), Ecosystem restoration (1), Public perception (1)
	<i>Capreolus capreolus</i>	8	Ecosystem impacts (12), Population limitation measures (4), Demography (2), Disease monitoring (2), Population abundance monitoring (2), Foraging behavior (1), Impact mitigation measures (1), Impacts monitoring (1)
	<i>Dama dama</i>	5	Demography (2), Ecosystem impacts (2), Population limitation measures (1)
	<i>Muntiacus reevesi</i>	2	Ecosystem impacts (2)
	<i>Odocoileus virginianus</i>	137	Ecosystem impacts (12), Ecosystem recovery (3), Population limitation measures (3), Demography (1), Impact mitigation measures (1), Population abundance monitoring (1), Public perception (1), Research needs (1)
	<i>Odocoileus hemionus</i>	19	Ecosystem impacts (54), Population limitation measures (35), Ecosystem recovery (13), Impacts monitoring (11), Public perception (11), Demography (5), Impact mitigation measures (4), Habitat use (3), Disease control (2), Ecosystem management (2), Foraging behavior (2), Population abundance monitoring (2), Disease control measures (1), Disease monitoring (1), Habitat suitability (1), Hazard monitoring (1), Research needs (1), Societal impacts (1)
<i>Rusa unicolor</i>	1	Ecosystem impacts (1), Impacts monitoring (1)	
Equidae	<i>Equus ferus</i>	2	Population abundance monitoring (1), Population limitation measures (1)
Suidae	<i>Sus scrofa</i>	17	Population limitation measures (7), Ecosystem impacts (5), Disease monitoring (2), Disease prevention measures (2), Demography (1), Habitat use (1), Impacts monitoring (1)
Total		262	

2 Etat de l'art – risque et ongulés sauvages

La littérature scientifique sur les ongulés sauvages est abondante et une recherche dans la base de données Clarivate Analytics Web of Science (WoS, <http://apps.webofknowledge.com>) sur l'ensemble des espèces d'ongulés sauvages (251 espèces) relève 567 714 documents pour la période 1990-2021. Pour cette étude, nous n'avons pas eu les moyens d'explorer et analyser l'ensemble de ce corpus de littérature scientifique. Afin d'identifier l'utilisation du concept du risque en lien avec les ongulés sauvages, nous avons choisi de restreindre notre analyse aux ongulés sauvages de l'hémisphère nord suite au constat du paragraphe précédent. Plus particulièrement, nous avons voulu étudier si le cadre de l'analyse du risque est utilisé en lien avec les ongulés sauvages qui suscite des problèmes sociétaux liés à leur présence et dans certains cas à la surabondance de ces animaux.

Pour cette analyse, nous avons procédé en plusieurs étapes :

1. une recherche bibliographique sur WoS avec des mots-clefs pour la période 1990-2021 ;
2. une analyse descriptive de la littérature scientifique ;
3. une analyse factorielle pour identifier des grandes thématiques de recherche et de leurs évolutions dans le temps.

L'ensemble des analyses bibliométriques ont été effectuées avec le logiciel R version 4.0.1 (R Core Team 2020) et avec les packages Bibliometrix (Aria et Cuccurullo 2017).

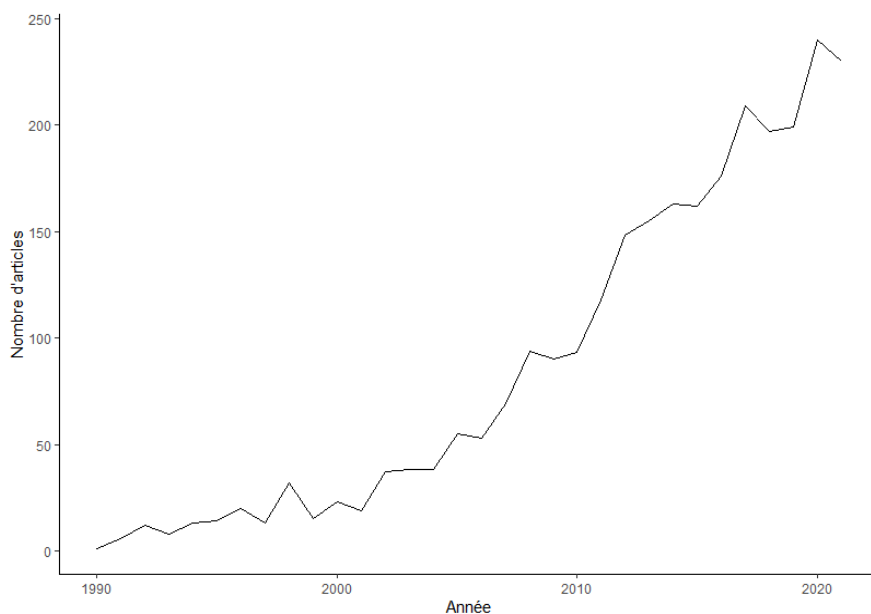


Figure 4 Nombre d'articles scientifiques par année mentionnant le cadre conceptuel du risque en lien avec les ongulés sauvages de l'hémisphère nord.

Nous avons trouvé 2758 articles, sur 3103 documents au total, publié dans 670 revues scientifiques et rédigé par 9690 auteurs. La France est citée en 11^{ème} place parmi les mots clefs, derrière les pays suivants en ordre décroissant : Etats-Unis, Espagne, Canada, Norvège, Allemagne, Chine, Pologne, Japon, Italie et Suède. Le nombre d'articles a

augmenté depuis le début des années 1990 avec en moyenne un taux de croissance annuel de 19% (Figure 4). Les mots qui ressortent le plus souvent dans les titres et mots-clés auteurs sont (Figure 5) : deer, wildlife, risk, boar diseases, infect, popul, effect, use, habitat. La plupart des études ont été menées en Amérique du Nord, principalement sur l'espèce de cerf de Virginie (*Oedocoileus virginianus*).

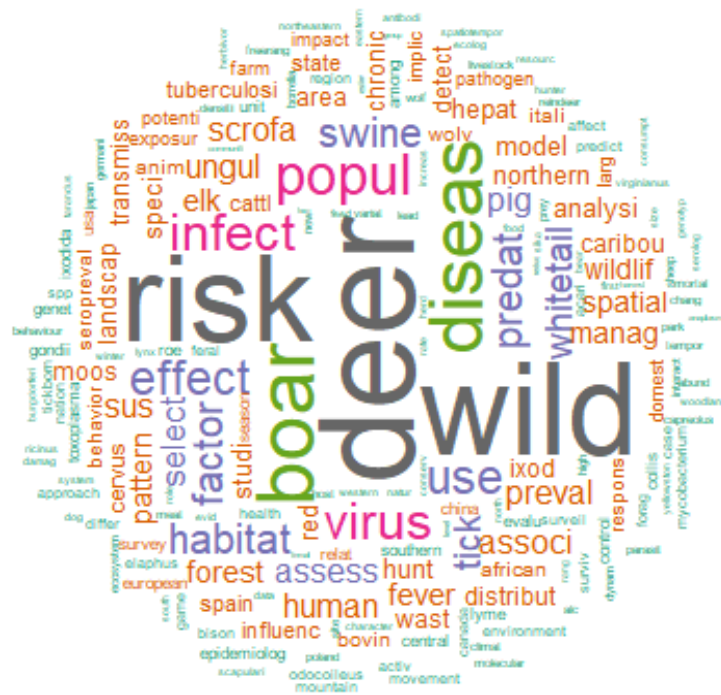


Figure 5. Nuage de mots basé sur la fréquence des mots dans les titres et les mots clés de 2758 articles qui associent les termes risque et ongulés.

La vaste majorité des études scientifiques sur les risques associés aux ongulés sauvages peut être classée en deux grandes thématiques (Figure 6) : des études sur le comportement et la dynamique des populations animales (environ 720 articles), d'une part, et celles en lien avec la santé animale et humaine (environ 1450 articles), d'autre part (cf. Pascual-Rico et al. 2021 pour une synthèse sur les interactions entre les humains et ongulés sauvages). La première thématique englobe surtout des études sur les risques de mortalité, y compris des maladies qui affectent la santé des populations d'ongulés. La recherche sur le risque de prédation par les grands prédateurs et ses conséquences numériques (dynamique de la population animale) et comportementale (sélection d'habitat) pour les populations d'ongulés sauvages est un domaine de recherche très actif depuis les années 2000 et constitue une thématique motrice (Figure 7). La deuxième thématique sur la santé animale et humaine est plus diversifiée et implique un plus grand nombre de disciplines scientifiques (par exemple les sciences vétérinaires, zoologie, maladies infectieuses, sciences environnementales & écologie, santé publique, parasitologie, microbiologie), y compris de la recherche interdisciplinaire. Un champ de recherche spécifique et prégnant dans ce domaine concerne les études qui ont été menées sur les maladies à tiques. Ce champ de recherche a été présent pendant toute la période étudiée, même si l'importance relative de ce champ de recherche a diminué les dix dernières années (Figure 7). Pour cette

thématique, nous pourrions différencier trois grandes types de risque associés à la santé animale et humaine. Premièrement, ça concerne les maladies qui sont un facteur de risque de mortalité pour les ongulés (par exemple l'encéphalopathie spongiforme transmissible). Deuxièmement, il s'agit des maladies qui composent un risque pour les cheptels domestiques et pour lesquelles les ongulés peuvent jouer un rôle de réservoir (par exemple la tuberculose bovine). Finalement, il y a aussi les problèmes liés à la santé humaine comme les maladies transmises de manière directe (les ongulés sont porteurs de pathogène, comme la tuberculose) ou indirecte (par d'autres vecteurs de pathogènes que les ongulés comme la maladie de Lyme) ainsi que les contaminations par le traitement des animaux tués à la chasse et la consommation de venaison (maladies, métaux lourds, parasites, radioactivité...). Dans cette analyse générique, les risques associés aux collisions avec des moyens de transport (environ 90 articles) et les impacts sur les écosystèmes (biodiversité) et sur les productions végétales (agriculture et sylviculture) (environ 225 articles) n'apparaissent pas comme des thèmes structurants dans l'utilisation du cadre conceptuel 'risques' en lien avec les ongulés sauvages.

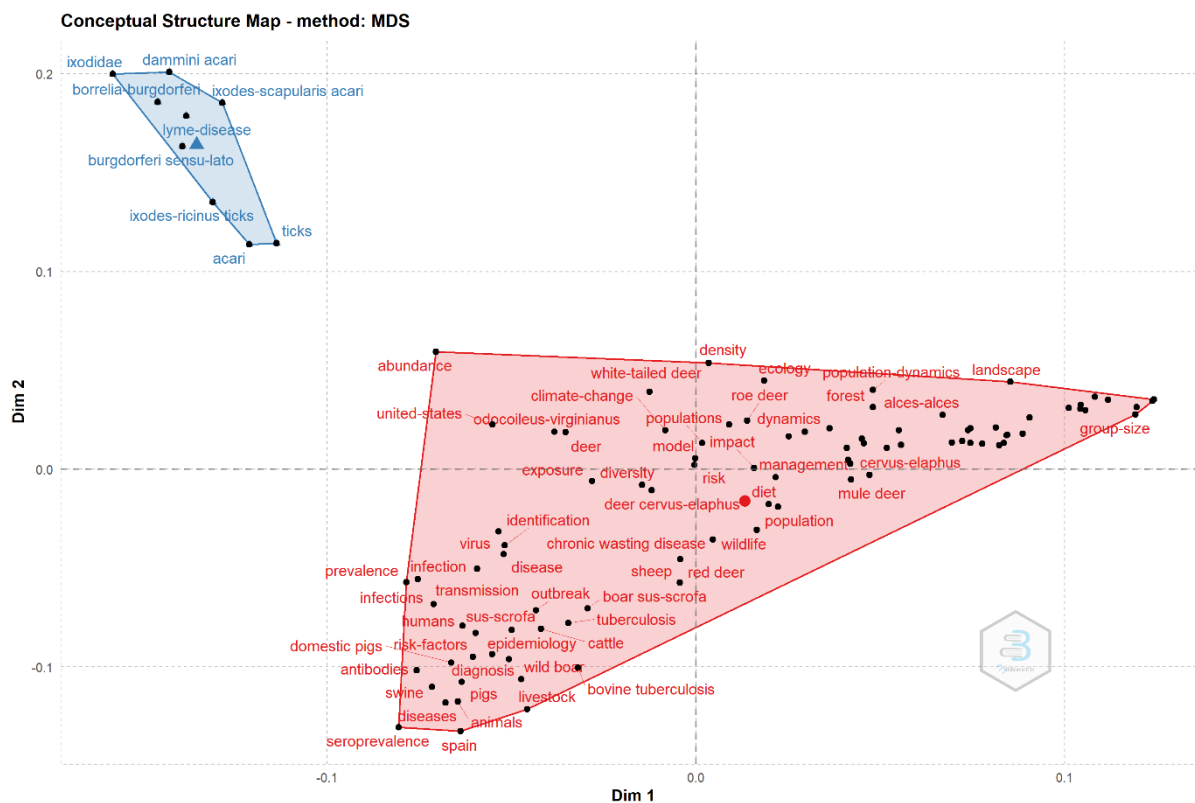


Figure 6. Analyse factorielle sur les mots clés de 2758 articles associant les termes risque et ongulés.

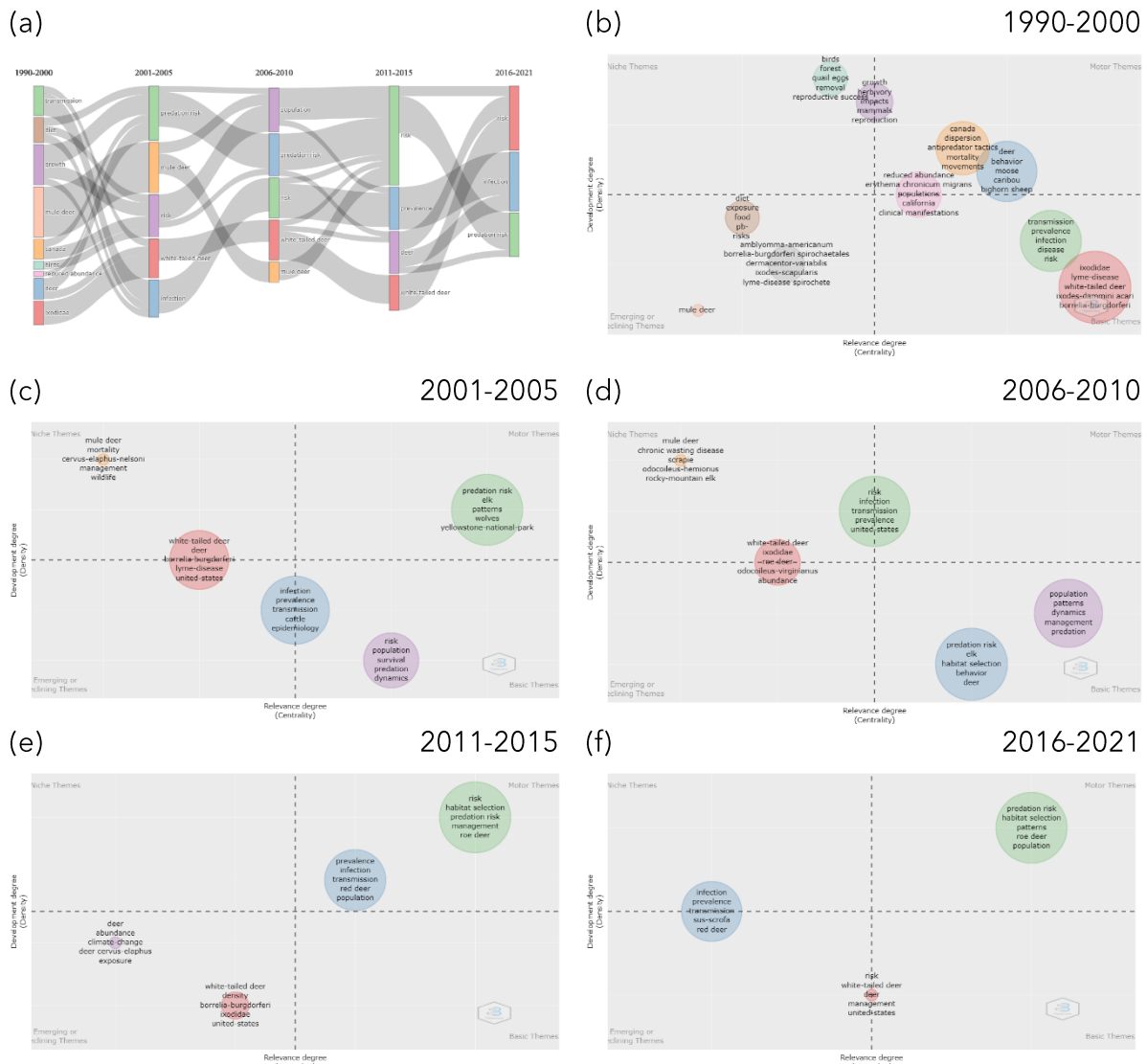


Figure 7. (a) Analyse de l'évolution des thématiques pour la période 1990-2021 basée sur les mots clés de 2758 articles associant les termes risque et ongulés avec des diagrammes stratégiques pour les périodes (b) 1990-2000, (c) 2001-2005, (d) 2006-2010, (e) 2011-2015 et (f) 2016-2021.

Encadré 1. Quels apports des travaux sur le comportement animal face au risque de mortalité

Tout organisme est voué à mourir un jour et a donc pour « but » de retarder au maximum cette échéance afin de maximiser sa valeur adaptative. En ce sens, toutes les espèces animales sont soumises à des risques létaux, qui agissent comme des forces évolutives importantes de par leurs potentielles influences sur la morphologie, le comportement et la physiologie des individus, avec des conséquences en cascades sur la dynamique des populations, les communautés et les écosystèmes associés. Ces risques sont multiples (par exemple le risque de prédation, l'infection par des pathogènes et l'inanition) et font donc que la totalité des animaux doivent faire face à des risques qu'ils doivent gérer au mieux pour minimiser le risque de mortalité et maximiser leur succès reproducteur.

Les ongulés sauvages sont des espèces proies typiques, parce que nombre d'entre eux doivent faire face à une ou plusieurs espèces de prédateurs. Le risque de prédation (c.a.d. le risque pour une proie de se faire tuer par un prédateur, qu'il soit naturel ou anthropique) constitue un large pan des recherches menées dans le cadre des travaux sur les risques pour les ongulés sauvages ; recherches ancrées dans un cadre théorique clair et défini (par exemple Sih 1980; Lima & Bednekoff 1999). Le risque de prédation représente en effet une force évolutive puissante, qui peut mener à des « courses évolutives » entre les stratégies de prédation adoptées par les prédateurs pour se nourrir et les stratégies anti-prédatrices adoptées par les proies (par exemple Sih 2005;

Lima & Dill 1990). L'évènement de prédation est une suite logique d'interactions entre une proie et un prédateur à un instant donné (Endler 1991), avec diverses stratégies anti-prédatrices pouvant être adoptées à divers moments de l'interaction (Lima & Dill 1990; Caro 2005). Le risque pour une proie d'être tuée va donc dépendre de la séquence comportementale adoptée par chacun des protagonistes tout au long de la séquence de prédation. Ainsi, le risque pour une proie dépend de la probabilité de rencontrer un prédateur, puis des probabilités d'être attaquée par ce prédateur, d'être capturée et enfin d'être blessée mortellement après la capture. Les proies peuvent donc adopter une large gamme de comportements anti-prédateurs pour réduire une ou plusieurs de ces probabilités (Say-Sallaz et al. 2019). Dans ce cadre, de très nombreuses études sur les ongulés sauvages ont permis de mettre en lumière et de mieux comprendre les diverses stratégies anti-prédatrices adoptées (Chitwood et al. 2022). L'une des premières réponses comportementales, et l'une des plus étudiées, est l'évitement des prédateurs potentiels : ou comment les ongulés sauvages modifient leur utilisation de l'espace et la temporalité de leurs activités pour éviter de rencontrer un prédateur. Ces réponses proactives impliquent une anticipation d'un risque potentiel, lié à une connaissance ou un apprentissage des localités et moments les plus risqués qu'il convient d'éviter. Par exemple, dans des populations chassées, les chevreuils tendent à éviter les milieux ouverts, notamment de jour pour éviter les activités humaines, alors que dans les populations cohabitant avec des lynx, les chevreuils tendent à éviter les milieux forestiers où le risque de prédation est plus important (par exemple Bonnot et al. 2013, 2020). De la même façon, les individus peuvent ajuster leur degré de vigilance en fonction de la variation du niveau de risque perçu (Illius & Fitzgibbon 1994). Lorsqu'éviter un prédateur devient impossible (par exemple du fait de devoir accéder à des ressources ou de se déplacer, ou parce que trop de prédateurs), le risque de prédation peut tout de même être diminué en mettant en place des réponses réactives. Ces réponses peuvent permettre de détecter le prédateur et/ou d'échapper à la capture. Les stratégies de type « fight-or-flight » (c.a.d. fuir ou se défendre face à un risque de prédation imminent) correspondent à différents comportements que peuvent adopter les proies face à une attaque par un prédateur. Ces réponses comportementales ont été largement étudiées chez de nombreuses espèces d'ongulés sauvages, le plus souvent face à l'approche d'un prédateur (par exemple FID « flight initiation distance », c.a.d. la distance à laquelle initier la fuite; Stankowich 2008), bien qu'initialement ces stratégies ont été décrites du point de vue de la réponse physiologique des individus à la perception d'un risque imminent.

En effet, d'un point de vue physiologique et neurologique, tout un ensemble de mécanismes de réponses sont mis en place par l'organisme face à un stress (Romero & Wingfield 2016). Ces mécanismes visent à procurer à l'organisme l'énergie nécessaire pour permettre une réaction rapide et efficace face à un danger (c.a.d. augmentation de la pression artérielle, du rythme cardiaque et respiratoire, dilatation des pupilles, excrétion de glucocorticoïdes). A long terme, si le facteur stressant persiste et que l'organisme est confronté à des expositions répétées au stress (c.a.d. stress chronique), ces réponses peuvent générer des effets délétères sur les capacités neurocognitives, immunitaires et physiologiques.

De la même manière, le risque d'exposition à des agents pathogènes peut induire des modifications fortes sur les capacités immunitaires et physiologiques des organismes. Une diminution des défenses immunitaires et de la santé des individus, qu'elle soit liée à une exposition répétée à des facteurs de stress ou à des pathogènes, est une situation qui peut s'assimiler à un risque pour les organismes. Une part importante de la littérature sur les risques pour les ongulés sauvages s'intéresse ainsi aux risques infectieux pour la faune sauvage, notamment dans un cadre de risque de transmission potentielle à la faune domestique ou aux humains mais aussi dans un cadre de santé des populations sauvages. Du fait des conséquences potentiellement importantes sur la performance des organismes exposés, des stratégies adaptatives « anti-infection » ont évolué chez les hôtes afin de réduire leur exposition à des agents pathogènes potentiels ou de réduire le risque d'infection. Par exemple, les fèces de ruminants peuvent contenir des endoparasites qui peuvent affecter la reproduction, la croissance et la survie des individus infectés. Afin d'éviter tout risque de contamination, les ruminants sauvages devraient donc éviter de s'alimenter à proximité de fèces (de leurs conspécifiques ou d'autres espèces de ruminants). Ce comportement d'évitement des fèces a déjà été montré chez diverses espèces d'ongulés sauvages (Coulson et al. 2018), et serait une des raisons qui pourrait amener la faune sauvage à éviter les zones occupées par les troupeaux domestiques. La proximité aux infrastructures humaines peut également être un facteur prépondérant dans le risque infectieux. Ainsi, une étude récente (Almeria et al. 2021) a pu montrer que les animaux vivant à proximité de zones urbaines étaient approximativement cinq fois plus à risque d'être séropositifs à *Toxoplasma gondii*.

3 Types de risques liés aux ongulés sauvages

3.1 Quels sont les risques associés aux ongulés sauvages ?

Le cadre conceptuel proposé par le GIEC en 2012 (IPCC 2012) a été utilisé dans ce rapport pour situer les ongulés sauvages par rapport à leur rôle dans la définition et la gestion des différents risques abordés par ce rapport (Figure 8). Nous avons choisi de l'utiliser parce que le groupe de travail d'INRAE sur les risques naturels, alimentaires et environnementaux le propose comme cadre de référence pour décrire les différents risques étudiés au sein d'INRAE (Caquet et al. 2020). Ce cadre conceptuel permet de représenter les pressions externes que ce soit les pressions environnementales ou anthropiques influençant l'aléa ou l'exposition et la vulnérabilité des enjeux, ainsi que les parades en matière de mesures de prévention et d'atténuation des impacts. On peut ainsi situer à quel endroit et de quelle manière les ongulés sauvages interviennent dans la définition et la gestion des différents risques.

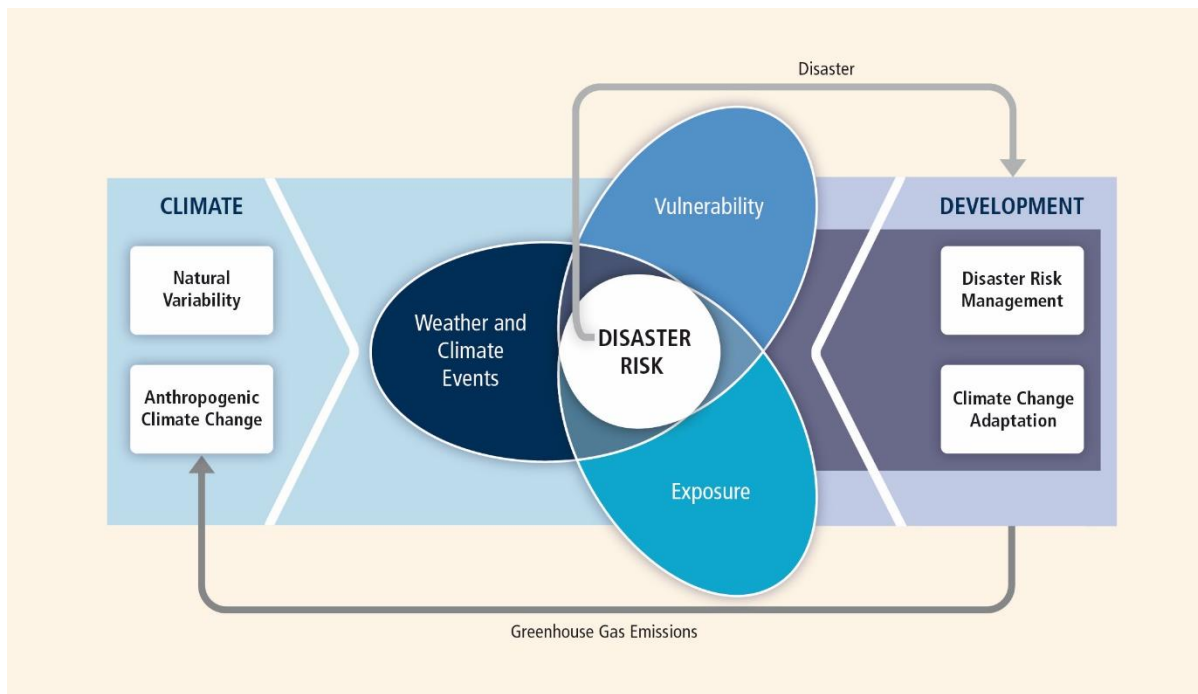


Figure 8. Schéma conceptuel utilisé dans le rapport spécial sur la gestion des risques de catastrophes et de phénomènes extrêmes pour les besoins de l'adaptation au changement climatique (SREX) rédigé par les Groupes de travail I et II du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) (IPCC 2012). Le Rapport analyse comment l'exposition et la vulnérabilité aux phénomènes météorologiques et climatiques déterminent les conséquences et la probabilité d'une catastrophe (le risque de catastrophe). Il évalue l'incidence de la variabilité naturelle et de l'évolution anthropique du climat sur les extrêmes et autres phénomènes météorologiques et climatiques susceptibles de contribuer aux catastrophes, ainsi que l'exposition et la vulnérabilité des sociétés humaines et des écosystèmes naturels. Il analyse également les effets du développement sur l'évolution de l'exposition et de la vulnérabilité, ses conséquences sur les risques de catastrophes et les interactions entre catastrophes et développement. Le Rapport examine comment la gestion des risques de catastrophes et l'adaptation au changement climatique peuvent atténuer l'exposition et la vulnérabilité aux phénomènes météorologiques et climatiques, et donc réduire la probabilité d'une catastrophe, tout en renforçant la résilience aux risques qu'il est impossible d'éliminer.

L'état de l'art présenté dans la section précédente nous amène à définir une typologie composée de quatre différentes catégories de risques associés aux ongulés sauvages (Tableau 2). Dans un premier temps, il nous paraît important de différencier les risques pour

lesquels les ongulés sauvages constituent le danger principal par rapport aux risques pour lesquels l'état de conservation des populations d'ongulés sauvages est menacé par un danger extrinsèque qu'il soit d'origine environnemental ou anthropique. Dans le premier cas (#1 dans le Tableau 2), l'aléa est le résultat direct de la présence d'ongulés sauvages dans le système étudié. Il peut s'agir des collisions entre les animaux et les modes de transport, des dégâts causés par les animaux dans des parcelles de production végétale, la transmission des maladies aux cheptels ou aux humains, les accidents corporels (par exemple les personnes blessées ou tuées par les ongulés) ou les dommages causés aux infrastructures (clôtures et maisons). Dans le deuxième cas (#2 dans le Tableau 2), les ongulés sauvages font partie des enjeux exposés aux aléas. Il peut s'agir des taux élevés de blessures et de mortalités causées par des collisions avec des modes de transports qui mettent en péril le bon état de conservation de la population animale. Dans ce cas précis, c'est le trafic sur ces infrastructures qui détermine l'aléa et l'exposition de la population animale (les ongulés sauvages) à un danger qui est la collision avec un véhicule. On retrouve également cette dichotomie entre les ongulés comme aléa ou comme enjeu exposé au sein des zoonoses. Les ongulés peuvent être le vecteur principal en transmettant des maladies aux animaux domestiques et aux humains (#1 dans le Tableau 2), mais ils peuvent également être la victime quand il s'agit des maladies qui sont transmises dans le sens inverse et que ces maladies affectent la santé de la population d'ongulés sauvages (#2 dans le Tableau 2).

Un autre cas de figure concerne les risques où l'aléa est lié à un autre agent pathogène et pour lesquels les ongulés sauvages ne sont pas la cause directe du danger (#3 dans le Tableau 2). Pour le risque acarologique pour les humains, l'aléa est lié aux tiques et la probabilité de morsure par une tique infestée par la maladie. Dans ce cas précis, les ongulés sauvages ne transmettent pas directement la maladie à un humain, mais peuvent contribuer à soit augmenter la population des vecteurs (tiques) dans le milieu en étant un hôte important dans le cycle de vie de la tique, soit à modifier la probabilité de morsure par une tique infestée en augmentant (réservoir) ou diminuant (dilution) la prévalence de la maladie dans la population des vecteurs (tiques). Les ongulés sauvages peuvent ainsi être considérés pour le risque acarologique à la fois comme un facteur aggravant et un facteur atténuant, situé à l'extérieur du trèfle d'évaluation du risque.

La dernière et quatrième catégorie de risque concerne les risques associés à des enjeux de prévention et d'atténuation des impacts basés sur l'utilisation des ongulés eux-mêmes (#4 dans le Tableau 2). L'exemple le plus parlant est celui de ré-ensauvagement ('rewilding') par la réintroduction de grands herbivores pour gérer les habitats et la biodiversité des espaces naturels (Navarro & Pereira 2012, Jepson et al. 2018, Perino et al. 2019). Il s'agit ainsi des enjeux de conservation de la biodiversité menacée par la fermeture des milieux, dans un objectif de recréer les processus écologiques (cf. chapitre 3.3 ; dispersion des graines, flux d'énergie et de matière, cascades tropiques) qui conduisent à maintenir la dynamique naturelle de ces écosystèmes. Dans ce contexte, on peut considérer les grands herbivores comme des ingénieurs de l'écosystème (cf. chapitre 3.3 pour la définition) qui augmentent la résilience et la résistance de l'écosystème face à des perturbations naturelles ou anthropique. Un autre exemple concerne la réduction de la végétation du sous-bois via l'abroustissement par les ongulés qui permet de réduire la quantité et la qualité du combustible afin de diminuer les risques de feux forêts et par effet de ricochet augmenter le stockage de carbone en forêt (Cromsigt et al. 2018, Johnson et al. 2018, Lecomte et al. 2019).

Tableau 2. Représentation schématique des différentes catégories de risques associés aux ongulés sauvages

Catégorie de risques	Exemples	Schéma illustratif
<p>1. Risques associés à la présence, voire la forte densité ('surabondance'), d'ongulés sauvages</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Dégâts sur les productions végétales • Collisions routières et ferroviaires • Maladies transmises aux cheptels domestiques et aux humains • Accidents corporels • Destruction des infrastructures 	
<p>2. Risques environnementaux et d'origine anthropique impactant la conservation, la santé et la dynamique des populations d'ongulés sauvages</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Collisions routières et ferroviaires • Certaines zoonoses • Braconnage • Destruction et fragmentation de l'habitat 	
<p>3. Risques pour lesquels les ongulés sauvages font partie des facteurs externes agissant sur l'aléa et l'exposition</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Maladies à tiques • Autres maladies à vecteurs 	
<p>4. Risques pour lesquels les ongulés sauvages font partie des parades</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Restauration et le maintien des milieux (« rewilding ») • Sentinelle dans le cas des maladies à tiques • Gestion de la végétation interférente (renouvellement forestier et prévention du feu) 	

Pour conclure, il est important à noter ici que la place des ongulés sauvages dans le schéma conceptuel du GIEC dépend de comment les enjeux sont définis. Les ongulés sauvages peuvent se retrouver soit à l'intérieur du trèfle (soit côté aléa, soit côté enjeux), soit à l'extérieur comme facteur aggravant ou atténuant. Ce qui nous amène à définir les risques associés aux ongulés sauvages comme étant toute éventualité de conséquences néfastes, dont l'occurrence ou l'ampleur sont incertaines, liés à un enjeu auquel les êtres humains affectent de la valeur, et pour lesquels il est raisonnable de considérer les ongulés comme (i) responsable principal du danger ou de la menace, ou (ii) subissant eux-mêmes un danger ou une menace qui remet en cause leur existence, ou (iii) contribuant à aggraver ou atténuer le danger ou la menace, ou (iv) utilisables pour prévenir ou atténuer le danger ou la menace. Le risque est ainsi qualifié de manière probabiliste (ou non) par la rencontre d'un aléa, résultant de la pression d'un ou plusieurs facteurs externes, avec l'exposition et la vulnérabilité d'un ou plusieurs enjeux. Le processus décisionnel de gestion du risque devrait prendre en compte à la fois l'ensemble des dangers identifiés, mais aussi les services rendus en termes de prévention et atténuation des dangers, ainsi que les autres services écosystémiques induits par ces ongulés sauvages dans un contexte socio-environnemental donné. Cette définition large du risque associé aux ongulés sauvages a vocation à englober comment les ongulés sauvages sont associés directement ou indirectement à des questions de risques de manière générale. Cela dit, il convient de définir de manière plus restreinte pour chaque implication directe ou indirecte des ongulés sauvages dans un système de risque particulier afin de rendre la définition du risque plus opérationnelle à la fois du point de vue de la recherche ou du sociétal.

3.2 Productions végétales

Les ongulés sauvages sont des herbivores qui consomment des végétaux pour satisfaire leur besoin énergétique. La consommation des végétaux de production agricole, horticole ou sylvicole par les ongulés sauvages peut engendrer des pertes économiques qui sont liées à la perte de fourniture de bien (productivité et la dégradation de la qualité des produits de la forêt), la réduction des services de régulation (protection contre l'érosion du sol et de l'inondation), la diminution des services culturels (récréation) ou au surcoût des mesures de prévention et de protection adaptées pour atténuer ces impacts. Bien que les dégâts par les ongulés sauvages passent par la consommation des végétaux, ils peuvent aussi causer d'autres types de dégâts par le biais de la destruction mécanique (par exemple, piétinement et arrachage sans consommation). Les dégâts causés par les ongulés sauvages au renouvellement forestier et aux céréales, vignes, maraichages et horticultures peuvent avoir des conséquences économiques substantielles pour les agriculteurs et les forestiers. Ici, nous ferons un focus sur les dégâts causés au renouvellement forestier. Voir le rapport de Bison et Loison (2022) pour plus d'informations sur les dégâts causés sur les autres productions végétales.

3.2.1 Focus sur les dégâts causés au renouvellement forestier

Les dégâts causés au renouvellement forestier par les ongulés sauvages sont considérés par les forestiers comme un enjeu majeur et ce depuis plusieurs décennies (Reimoser et al. 1999 ; Apollonio et al. 2010, Requardt et al. 2008). Ces impacts ont stimulé de nombreux efforts de recherche visant à comprendre les modèles spatio-temporels des dégâts, ainsi

qu'à développer et tester des méthodes pour prévenir et atténuer les dommages. Bien que les densités élevées de population d'ongulés sauvages soient importantes pour expliquer les dommages causés aux forêts, des études révèlent des relations plus complexes (Gerhardt et al. 2013). Des études ont montré que les impacts ne sont pas toujours corrélés aux densités des populations, mais dépendent également d'autres facteurs tels que la disponibilité de ressources alimentaires alternatives (Bergqvist et al. 2014 ; Herfindal et al. 2015), le risque de prédation (Creel et Christianson 2008 ; Halofsky et Ripple 2008 ; Kuijper et al. 2013), la productivité du site (Ball et Dahlgren 2002), la composition et la densité du peuplement (Danell et al. 1991) et la fragmentation de l'habitat (Ball et Dahlgren 2002), qui interfèrent à différentes échelles spatiales et temporelles.

Les dégâts causés aux arbres et à la forêt par les ongulés sont principalement liés au comportement alimentaire, en particulier celui des herbivores. Les cervidés qui broutent les pousses terminales des jeunes arbres sont ceux qui causent les dommages les plus importants (Gill 1992). La conséquence de ce type de dommages est la perte de la dominance apicale entraînant une augmentation de la ramification (Bergström et Danell 1987) et une diminution de la croissance en hauteur des arbres (Zamora et al. 2001 ; Heuzé et al. 2005). La consommation des pousses latérales et des bourgeons, ainsi que des feuilles, entraîne une perte de biomasse et de tissu photosynthétique affectant la capacité de croissance générale des arbres (Hester et al. 2006).

L'écorçage est un autre type de dégât qui peut être localement important, affectant la croissance, la mortalité et la qualité du bois (Gill 1992b). L'écorçage est très probablement dû à des pénuries alimentaires saisonnières, mais peut également s'expliquer comme un moyen d'améliorer la digestion et la protection contre les parasites (Verheyden et al. 2006).

D'importance moindre, les dommages liés au comportement social des animaux sont les frottis, le frottement des bois ou des défenses contre la tige (Gill 1992a). Le type de frottis le plus courant en Europe est lié au comportement territorial observé chez les chevreuils, qui conduit souvent à des taux de mortalité élevés parmi les jeunes arbres endommagés (Picot et al. 2006). Le frottis affecte principalement les fourrés, mais un nombre important d'arbres adultes peut être affecté dans les zones de rut par le cerf élaphe.

Le piétinement par les grands ongulés est un problème mineur principalement lié aux concentrations temporellement élevées d'animaux dans les plantations forestières par le pâturage d'animaux semi-domestiques ou d'espèces grégaires sauvages telles que le renne (*Rangifer tarandus*) et le cerf élaphe. D'autres types de dégâts concernent le sanglier qui peut arracher des semis et jeunes plants auxquelles les dicotylédones sont toujours attachés. La prédation des glands et des faines par les ongulés sauvages lors des années de fructifications peut également être importante.

Les dégâts causés par les ongulés sauvages peuvent être considérés soit du point de vue de l'animal (l'aléa), soit du point de vue de la plante (exposition et vulnérabilité). Les deux points de vue sont d'importance égale et doivent être pris en compte lorsqu'on traite des impacts d'ongulés sauvages sur la forêt. Jusqu'à présent, les études sur les dégâts forestiers se réfèrent majoritairement aux concepts proposés par les études sur la résistance des plantes à l'herbivorie (Figure 9). Dans ces études, on distingue les facteurs qui déterminent la probabilité qu'un arbre soit atteint par le phénomène qui cause les dégâts (évitement) et ceux qui expliquent la capacité des arbres à mieux répondre aux dommages une fois blessés (la tolérance). Peu d'études ont jusqu'à présent étudié les dégâts forestiers avec le

cadre conceptuel sur les risques. Si on fait le parallèle entre ces deux cadres conceptuels, on peut considérer que la tolérance d'une plante à l'herbivorie est un antonyme du concept de vulnérabilité. En ce qui concerne l'évitement, il s'agit plutôt de l'exposition des plantes à un danger, l'abrutissement. Quant à l'aléa, c'est l'animal dont la pression d'herbivorie est déterminée par des facteurs liés à son comportement alimentaire et territorial ainsi que par le risque de prédation et de dérangement (cf. Encadré 1).

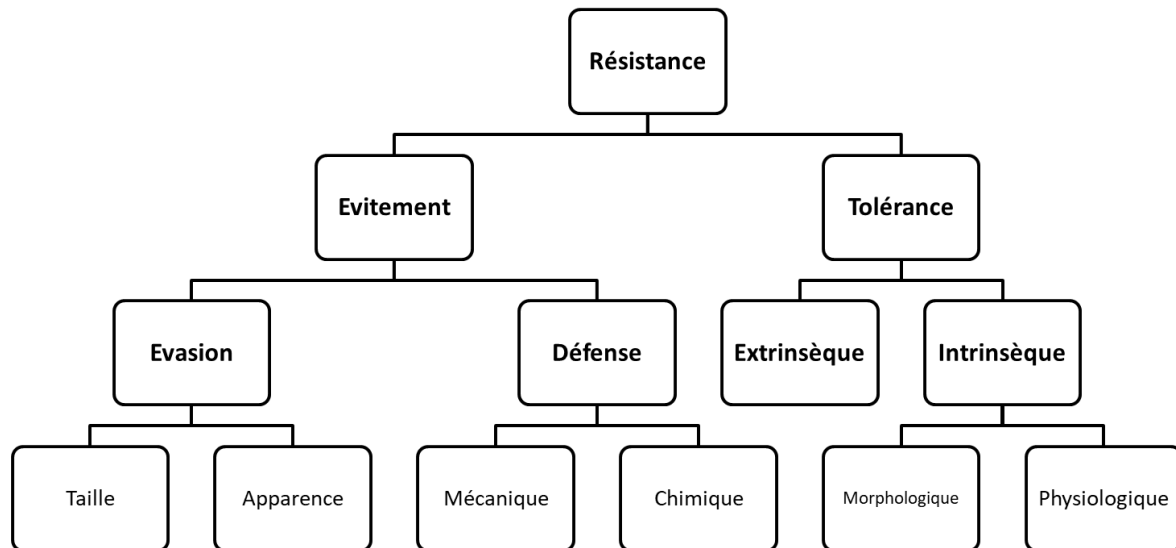


Figure 9. Schéma conceptuel sur les stratégies de résistance des plantes à l'herbivorie dans lequel on différencie entre les stratégies d'évitement (la capacité de la plante d'éviter le dommage) et les stratégies de tolérance (une fois atteinte, la capacité de résilience de la plante vis-à-vis de la blessure). Modifié et adapté de Belsky et al. (1993), Rosenthal et Kotanen (1994), Hester et al. (2006).

On peut transposer ce cadre conceptuel des stratégies de résistance des plantes à l'herbivorie aux différentes parades de prévention et d'atténuation des dégâts (Figure 10). On peut ainsi retrouver toutes les mesures pour diminuer l'aléa et l'exposition des enjeux sous la catégorie de mesures dites d'évitement (Figure 10). A l'opposé, les mesures d'atténuation des impacts qui visent à diminuer la vulnérabilité des parcelles et des essences qui subissent des dégâts se retrouvent dans la catégorie de mesures dites de tolérance (Figure 10). Des stratégies de gestion efficaces visant la prévention et l'atténuation des impacts d'ongulés sauvages doivent reposer sur la combinaison de plusieurs actions à trois niveaux spatiaux : arbre, peuplement et paysage. Ces actions devraient viser à la fois à (1) réduire le risque que les arbres cibles soient atteints par les dégâts et (2) augmenter leur capacité à tolérer les dommages. Les premières actions au niveau des arbres sont par exemple liées au choix des essences d'arbres cibles, l'utilisation des répulsifs et des systèmes mécaniques de protection individuelle. Deuxièmement, les actions au niveau du peuplement pourraient consister à installer des clôtures, utiliser des signaux dissuasifs (par exemple, des signaux olfactifs et auditifs de la présence de grands prédateurs), appliquer des fertilisants et utiliser la végétation accompagnatrice (par exemple, la défense associative). Enfin, les actions au niveau du paysage concernent le choix des systèmes sylvicoles, la mise à disposition de ressources alimentaires alternatives à proximité des zones de refuges et la régulation des populations d'ongulés.

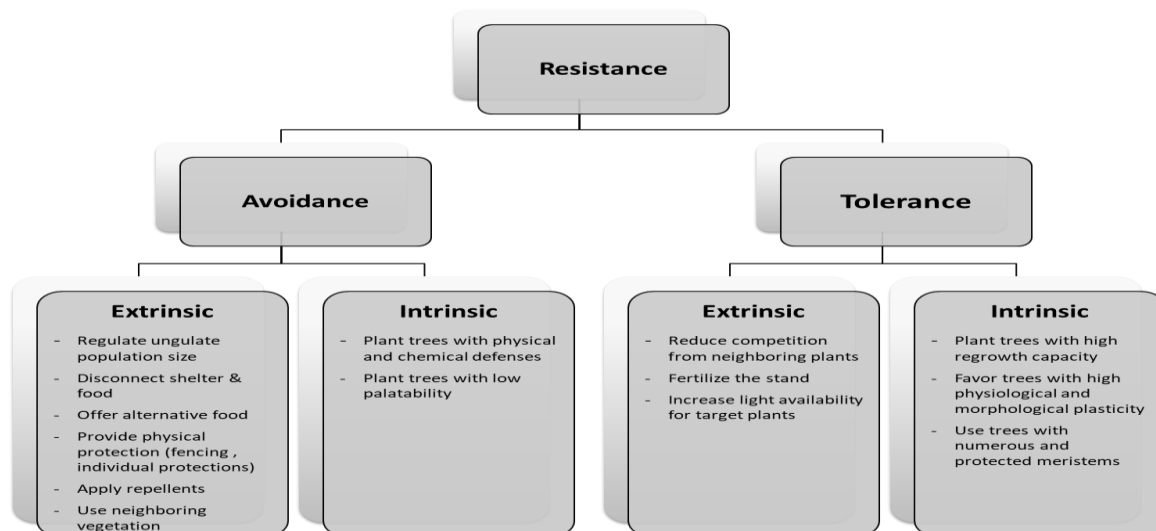


Figure 10. Schéma conceptuel pour classer les parades pour éviter et atténuer les dégâts sur le renouvellement forestier (Mårell et al., manuscrit en préparation).

Encadré 2. L'échec du renouvellement forestier : un problème multifactoriel

Le renouvellement d'un peuplement forestier est un processus hasardeux pour lequel il est nécessaire de prendre en compte plusieurs paramètres. Tout d'abord, il est important de faire un diagnostic avant de se lancer dans des travaux de renouvellement. Ce diagnostic permet d'identifier la gamme possible d'essences forestières potentiellement utilisables selon le climat et les conditions stationnelles du site. Puis, il est nécessaire d'identifier les autres facteurs qui peuvent empêcher et intervenir dans les différentes phases du processus de renouvellement : (i) la fructification, (ii) la germination, (iii) l'installation des semis ou des plants et (iv) la survie et la croissance des jeunes arbres. Ensuite, les gestionnaires passent en action par l'ouverture de la canopée pour faire pénétrer la lumière jusqu'aux jeunes arbres (plants forestiers, semis ou rejets) et les libérer de la concurrence avec les arbres adultes pour les ressources souterraines (eau et nutriments). Enfin, les gestionnaires procèdent à des travaux qui ont comme objectif d'aider les semis, les plants et les jeunes arbres à s'installer et croître pour devenir des arbres adultes : par exemple les coupes définitives, les dégagement et dépressage des semis ou des plants, l'ouverture des cloisonnements.

L'échec du renouvellement forestier est dans la plupart des cas dû à la défaillance d'un des points mentionné ci-dessous, mais relève aussi des problématiques plus complexes. Il s'agit souvent des causes multiples dont la concurrence avec la végétation accompagnatrice, les problèmes d'engorgements du sol, la sécheresse printanière ou estivale, le tassement du sol, les attaques par des parasites, ravageurs et ongulés sauvages et le manque de lumière. Ces aléas s'additionnent de manière additive (« risques composites »). Dans ce contexte, les dommages causés par les ongulés sauvages interviennent souvent comme un aléa qui s'ajoute aux autres aléas climatiques ou concurrentiels (Laurent et al. 2017a, Löff et al. 2021). Quelques fois, les relations entre les ongulés sauvages et les autres aléas sont beaucoup plus complexes avec des effets antagonistes ou synergiques via des phénomènes rétroactifs (« risques interagissant »). Un exemple concerne les interactions avec la végétation accompagnatrice qui constituent à la fois des compétiteurs envers les jeunes arbres pour les ressources en lumière, eau et nutriments (effet négatif : compétition) (Laurent et al. 2017b), et une ressource alimentaire alternative qui peut détourner l'abrutissement par les ongulés sauvages sur une autre ressource que la régénération forestière (effet positif : facilitation) (Harmer et al. 2010). Les populations d'ongulés sauvages peuvent aussi réagir de manière séquentielle en réponse à d'autres aléas (« risques en cascades »). Après une perturbation à grande échelle, comme une tempête ou un feu de forêt, l'abondance des ongulés sauvages peuvent augmenter de manière significative en réponse à l'augmentation des ressources alimentaires et la limitation de la chasse à cause de l'accès réduit aux zones touchées (Gaillard et al. 2003, Kramer et al. 2003, Wisdom et al. 2006, Proffitt et al. 2016). Via une réaction en chaîne, l'augmentation des populations d'ongulés

sauvages mène à une plus forte pression sur les parcelles à renouveler qui ont été détruites par la perturbation (Widmer et al. 2004).

Le risque que constitue les ongulés sauvages pour le renouvellement de la forêt peut aussi constituer un frein décisionnel pour les propriétaires et les gestionnaires forestiers. En cas de forte pression d'ongulés sauvages, de nombreux forestiers peuvent décider de ne pas exploiter la forêt à cause d'un risque trop important d'échec de renouvellement ou de coûts trop élevés pour renouveler la forêt. Ce déficit de renouvellement à l'échelle du massif forestier augmente la pression sur les peuplements restant en phase de renouvellement avec un risque accru de dégâts sur les régénérations forestières.

3.3 Continuités écologiques

Bien que les ongulés sauvages posent des contraintes aux activités humaines et causent des pertes économiques, ils jouent un rôle-clé pour les fonctions écologiques. En tant que consommateurs primaires, situés dans le réseau trophique entre les producteurs primaires et les prédateurs, les ongulés sauvages sont au centre d'un riche réseau d'interactions directes et indirectes à la fois au niveau des interactions biotiques et abiotiques (Baltzinger et Mårell 2022). Ils interviennent ainsi dans plusieurs processus écologiques à différentes échelles, du domaine vital au paysage en passant par l'échelle régionale. En conséquence, ils affectent les règles d'assemblage des communautés végétales ainsi que le fonctionnement, la productivité et la biodiversité des écosystèmes terrestres.

Les assemblages végétaux au niveau d'un site sont façonnés à partir des espèces végétales appartenant au pool d'espèces régionales. Ces plantes doivent subir trois filtres principaux pour intégrer la communauté végétale existante (Lortie et al. 2004). Nous avons d'abord la dispersion (c'est-à-dire la capacité d'atteindre un nouvel environnement), puis le filtre environnemental (c'est-à-dire les conditions abiotiques locales que les plantes doivent tolérer) et enfin le contexte biotique (c'est-à-dire les interactions avec d'autres plantes ou d'autres types de organismes).

Les ongulés sauvages sont impliqués dans chacun de ces filtres. Ils aident à la dispersion à longue distance de nombreuses plantes via l'endozoochorie et l'épizoochorie (Baltzinger et al. 2019). Plus qu'une simple modification de l'environnement local, les grands herbivores génèrent de l'hétérogénéité au niveau des ressources (par exemple, les nutriments, la lumière et l'eau) et créent des microhabitats. Les dépôts de nutriments dans les matières fécales, l'urine et les carcasses en décomposition créent des points chauds biogéochimiques durables (Murray et al. 2013). Les perturbations à petite échelle (par exemple, le fouillage de la litière, le piétinement, le creusement et le déracinement associés à l'alimentation) affectent la structure physique du sol, sa composition chimique et la mésofaune (Mohr et al. 2005). La consommation sélective des végétaux et le cassage des tiges (Olmsted et al. 2021) modifient également la structure verticale du sous-étage, affectant sa capacité à filtrer la lumière et retardant la succession forestière. Cela se répercute sur des organismes comme les arachnides ou les oiseaux, qui dépendent de structures végétales spécifiques pour la construction de toiles ou la nidification. La consommation sélective intervient également au niveau des interactions plante-plante via la compétition apparente. La consommation sélective des inflorescences (Mårell et al. 2009) peut également affecter les interactions plantes-pollinisateurs (Garrido et al. 2019). L'endozoochorie influence la capacité et le moment de la germination des plantes (Milotic et Hoffmann 2016). Les interactions biotiques comprennent également la dispersion secondaire par les bousiers, la prédation des diaspores concentrées dans les matières

fécales par les rongeurs ou la décomposition par des champignons se développant sur les matières fécales qui modulent l'efficacité de la dispersion. Bien que chacun de ces trois filtres principaux détermine et façonne les assemblages végétaux locaux, l'échappement à un contexte biotique fort (c'est-à-dire un herbivore intense et chronique depuis 20 ans) met en évidence le filtre environnemental agissant sur les assemblages végétaux forestiers (Chollet et al. 2021).

Outre leurs interactions trophiques, les grands herbivores sont des ingénieurs de l'écosystème (« [...] organismes qui modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d'autres espèces, en provoquant des changements d'état physique dans les matériaux biotiques ou abiotiques. Ce faisant, ils modifient, entretiennent et créent des habitats [...] », Jones et al. 1994). Wilby et al. (2001) ont inclus les interactions trophiques dans le concept d'ingénierie des écosystèmes, car il est parfois difficile de dissocier les interactions trophiques des effets d'ingénierie (par exemple, le retournement du sol par le sanglier à la recherche des bulbes et des rhizomes). Comme décrit ci-dessus, les ongulés sauvages sont impliqués dans des interactions trophiques qui peuvent affecter l'état physique de la végétation ligneuse du sous-étage tels que les arbustes et jeunes arbres et ses attributs en tant qu'habitat permettant à d'autres organismes de se cacher des prédateurs, de fournir un confort thermique, de nicher ou de se nourrir. Ils sont également en concurrence avec d'autres herbivores qui dépendent de ressources similaires, par exemple les chenilles, dont dépendent les oiseaux pour nourrir leurs poussins (c'est-à-dire les effets en cascade trophiques). Les grands herbivores peuvent également consommer les formes de vie non végétales (par exemple, les vers de terre, les insectes, les œufs ; Cocquelet et al. 2019). Ils affectent également les caractéristiques du sol, par le biais de l'ingénierie physique (perturbation profonde ou superficielle) qui affecte les flux d'eau dans le sol, le transport chimique (par exemple, les nutriments) et physique (par exemple, la boue, les diaspores).

3.4 Sécurité des modes de transport

Cette partie s'appuie largement sur le chapitre collision du rapport EFESE (Bison et Loison 2022) sur les fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France.

3.4.1 Collisions routières

Ces dernières décennies, les collisions routières avec la grande faune sauvage ont fortement augmenté en lien avec l'augmentation des populations d'ongulés sauvages et l'augmentation du trafic automobile (Saint Andrieux et al 2020). Cela pose un sérieux problème de sécurité routière avec des blessures voire des pertes en vies humaines, engendre des coûts financiers importants (4900 à 7700 euros/collision, Vignon et Barbarreau 2008) et pose des problèmes éthiques (souffrance animale) et sociaux (confrontation aux blessures et parfois décès de collègues et usagers) pour les agents travaillant sur les routes. Les sangliers, chevreuils et, dans une moindre mesure les cerfs, sont le plus souvent impliqués. Les routes ainsi que les clôtures qui les bordent participent à limiter la connectivité du milieu pour les ongulés sauvages avec des impacts sur la dynamique des populations, en plus des impacts directs par mortalité animale. En France, le suivi des collisions est effectué par les gestionnaires des routes (direction

interdépartementales des routes, sociétés autoroutières), certaines fédérations de chasseurs, des associations et des initiatives citoyennes participatives. Le CEREMA (Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement) travaille actuellement à centraliser et analyser certaines de ces données. Comprendre la répartition spatiale des collisions et les facteurs influençant pour les différentes espèces d'ongulés est important pour tenter de réduire les collisions. Par exemple, une étude montre que les collisions augmentent avec les densités d'ongulés et de routes, avec la fragmentation forestière (pour le cerf), mais diminuent lorsque la proportion de forêt augmente (pour le sanglier) (Saint Andrieux et al 2020). Il existe peu de connaissances sur les déterminants comportementaux des collisions routières, aussi bien du côté des animaux (écologie du mouvement), que du côté des conducteurs (perception des risques, comportement sur la route). En plus des clôtures, il existe différents aménagements pour réduire les collisions mais leur efficacité est rarement testée rigoureusement. Il peut s'agir d'ouvrage pour faciliter le passage des animaux (passage à faune), de moyen de dissuasion (effaroucheurs, réflecteur...), d'aménagement des bords de route pour augmenter la visibilité, d'avertisseurs pour les conducteurs (panneaux et autres dispositifs d'alerte).

3.4.2 Collisions ferroviaires

Le transport ferroviaire est fortement impacté par des collisions avec les ongulés sauvages qui occasionnent des dégâts matériels, des perturbations importantes du trafic en France et des pertes financières (dont réparations et dédommagements). Les mesures de gestion pour réduire ces collisions sont l'engrillagement (notamment pour les lignes TGV), le dégagement des abords pour réduire l'attractivité pour les ongulés et augmenter la visibilité, ainsi que l'aménagement de passages à faune. Comme pour les collisions routières, les déterminants comportementaux de la fréquentation des voies ferrées par les ongulés sauvages sont à rechercher afin de proposer des mesures plus efficaces pour réduire le risque.

Encadré 3. Les deux facettes des accidents routiers : danger et victime

Les infrastructures linéaires de transport (routières et ferroviaires) traversent les habitats et les domaines vitaux des populations d'ongulés sauvages. Ils constituent ainsi un risque de collision avec les modes de transport qui peut engendrer des pertes économiques et humaines (Saint-Andrieux et al. 2020, cf. 3.4). Cependant, la fragmentation de l'habitat des ongulés sauvages peut aussi avoir des effets néfastes sur les populations d'ongulés sauvages. Tout d'abord, la collision entre un ongulé et une voiture, un poids lourd ou un train mène dans la plupart des cas à la mort de l'animal, soit l'animal est tué directement dans l'accident, soit il succombe à ces blessures ou il se fait tuer à cause de ces blessures). La mortalité est un paramètre démographique important pour des animaux avec une longue espérance de vie comme les ongulés sauvages. La mortalité due aux collisions avec des modes de transport peut ainsi être un facteur de risque pour l'état de conservation des espèces rares. Cependant et à notre connaissance, il n'y a jusqu'à présent pas d'études qui a pu démontrer un effet négatif des collisions sur la dynamique des populations d'ongulés sauvages. Par ailleurs, les cadavres qui sont laissés au bord de la route attirent de nombreux charognards et prédateurs qui à leurs tours peuvent être tués dans d'autres collisions.

Puis, les grands axes routiers (par exemple les autoroutes) et ferroviaires (par exemple les lignes TGV) peuvent constituer des barrières importantes pour le déplacement des animaux (Groot Bruinderink & Hazebroek 1996). Ils peuvent ainsi influencer la migration et l'accès à des habitats préférentiels (Vistnes et al. 2004). Ils peuvent aussi diminuer de manière significatif les échanges génétiques entre les différentes populations d'animaux les

deux côtés des barrières (Frantz et al. 2012), sauf si des mesures sont mis en place pour maintenir un minimum de flux d'individus entre les deux populations (par exemple les passages à faune).

Enfin, la présence des infrastructures linéaires de transports au sein des domaines vitaux des animaux influence leur utilisation spatio-temporelle des habitats en interaction avec d'autres facteurs de risques (cf. l'Encadré 1 ; Bonnot et al. 2013).

3.5 Santé animale et humaine

La faune sauvage tient un rôle important dans l'émergence de maladies qui sont souvent consécutives à des perturbations induites par l'homme (Daszak et al 2000). Ainsi Morand et Lajaunie (2021) montrent que l'augmentation de l'émergence de maladies zoonotiques est associée à la déforestation et à la baisse de la biodiversité en Asie-Pacifique ; mais aussi à la reforestation et à l'augmentation des populations de cervidés (rewilding Europe, Deinet et al 2013) dans les zones tempérées. Les ongulés sauvages sont des éléments importants pour la transmission de maladie à l'interface entre les humains et la faune sauvage, en raison de leur abondance, leur large répartition géographique, leur grande taille, leur proximité génétique avec les ongulés domestiques, et leurs contacts (chasse et habitats partagés) avec les humains (Gortazar et al 2006). Les ongulés sauvages sont aussi des bons modèles d'étude des mécanismes immunologiques impliqués dans la dynamique des parasites sous l'impact des changements globaux (Jolles et al 2015). La compréhension des facteurs écologiques et anthropiques impliqués dans les processus de transmission entre espèces aux interfaces entre les humains et les ongulés sauvages est cruciale pour la gestion des risques sanitaires (Hassel et al 2017, Becker et al 2015). Ces risques concernent aussi bien la santé des ongulés sauvages, en particulier les espèces menacées, que la santé des animaux domestiques, en particulier les ongulés d'élevage en contacts fréquents avec les ongulés sauvages, ainsi que la santé des humains qui peuvent être touchés par des zoonoses (maladies qui se transmettent entre les humains et les animaux).

Dans les systèmes hôte-parasite, les individus, l'environnement, le statut infectieux des hôtes, et les souches parasitaires sont des sources d'hétérogénéité pour la transmission des parasites. Bien que l'hétérogénéité des transmissions ait un impact reconnu sur la dynamique des épidémies, les connaissances sur les facteurs contribuant à cette hétérogénéité sont limitées. Les efforts de recherche doivent porter sur les couplages complexes entre les différents facteurs susceptibles d'induire des effets synergiques ou antagonistes sur la transmission des parasites (Vazquez-Prokopec et al. 2016). Par exemple des individus « supertransmetteurs » de pathogènes pourraient résulter de la combinaison de phénotypes comportemental (Araujo et al. 2016) et immunitaire (Hawley et Altizer 2011) favorisés par certaines conditions environnementales. De ce fait, une structuration spatiale des différences individuelles en termes d'immunité et de parasitisme peut émerger (Albery et al. 2019), et doit être prise en compte dans les modèles de dynamique des infections (Destoumieux-Garzón et al. 2018)

Dans les systèmes naturels, les animaux sauvages sont en général en bonne santé car leur comportement et leur immunité ont évolué avec les pressions parasitaires pour contrôler, éliminer ou tolérer les agents pathogènes (Hart et Hart 2018). Comprendre ces « solutions développées par la nature » pourrait aussi inspirer les stratégies de lutte pour le contrôle de l'émergence de maladie chez l'homme où les animaux domestiques.

Les chapitres ci-dessous déclinent les différentes facettes du risque de maladie lié aux ongulés sauvages selon la nature de l'enjeu : santé des ongulés sauvages, des ongulés domestiques ou de l'homme. Certains des éléments cités reprennent le rapport EFESE récemment publié sur les fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages (Bison et Loison 2022). Nous n'aborderons pas dans ce rapport les problèmes de santé liés à la manipulation du gibier et aux contaminations alimentaires de venaison et d'autres produits alimentaires issu du gibier (cf. Bison et Loison 2022 pour plus d'information).

3.5.1 Santé des ongulés sauvages

Comme évoqué dans l'Encadré 1, les maladies des ongulés sauvages peuvent avoir un impact négatif sur leur performance et la dynamique de leur population, soit par mortalité directe (par exemple le pestivirus de l'Isard, Lambert et al 2018), soit en diminuant la reproduction (par exemple le chamois dans les Alpes, Pioz et al. 2008), ou encore par spoliation d'énergie ou de nutriment impactant la condition physique des animaux (par exemple macroparasites digestifs chez le Renne, Hughes et al. 2009). Peu d'études s'intéressent à l'impact des maladies sur les populations d'ongulés sauvages. Dans de nombreux cas l'émergence de maladies chez les ongulés sauvages est suspecté être d'origine domestique. Mais les données sont rares car les études sont plutôt focalisées sur la transmission ongulés sauvages vers domestiques. Le risque est alors que l'espèce sauvage devienne un réservoir pour la maladie, c'est-à-dire soit capable de la maintenir et de la retransmettre vers les hôtes domestiques (par exemple, cas de la brucellose des Bouquetins dans les Alpes, Mick et al 2014).

3.5.2 Maladies transmises aux cheptels domestiques

La cohabitation croissante des ongulés sauvages et domestiques liée à l'extensification de l'élevage et à l'expansion numérique et géographique de certaines espèces sauvages augmente le risque de contamination croisée par contact direct, contact avec le même environnement (par exemple le pâturage) et contact avec des vecteurs communs (par exemple les tiques). De très nombreux agents pathogènes répertoriés dans le rapport EFESE (Loison et Bison 2022) sont susceptibles de passer des ongulés sauvages aux animaux de rente. Dans les élevages, les antibiotiques et anti-parasitaires utilisés depuis le milieu du 20ème siècle ont conduit à l'apparition de souches résistantes aux traitements (Ploeger et Everts 2018) dont certaines se retrouvent dans la faune sauvage. Les ongulés sauvages en hébergeant des souches sensibles pourraient aussi contribuer à limiter la progression des souches résistantes. Mais les études sur la circulation d'agents pathogènes au sein d'ongulés sauvages et domestiques sur un même territoire sont rares.

3.5.3 Santé publique

La santé de l'homme peut être affectée par des agents pathogènes circulant chez les ongulés sauvages, soit directement par contact avec les ongulés sauvages (par exemple lors d'action de chasse ou par la consommation de viande contaminé par l'hépatite E), soit indirectement par contact avec des environnements ou des vecteurs (par exemple les tiques) contaminés via des ongulés sauvages (par exemple l'anaplasmose). Pour de

nombreuses maladies, le rôle des ongulés sauvages est possible ou suspecté mais difficile à démontrer faute de données. Dans le cas des maladies vectorisées par les tiques, il est particulièrement difficile d'évaluer le rôle des ongulés sauvages en raison de la complexité du cycle de vie des tiques (plusieurs stades avec des repas sanguins sur plusieurs hôtes différents), de la diversité des hôtes potentiels et des effets d'autres facteurs comme le climat, la météo, la végétation (voir encadré 4). Il y a pourtant un enjeu important de santé publique concernant les maladies à tiques.

Encadré 4. Le rôle ambigu des ongulés sauvages dans la transmission des maladies à tiques.

Dans l'hémisphère Nord, plusieurs espèces d'ongulés sauvages, souvent qualifiées de surabondantes, peuvent jouer un rôle dans l'épidémiologie des maladies à tiques (Alexander et al 2014 pour le chevreuil, Hrazdilova et al 2021 pour le sanglier). Les maladies à enjeu pour l'homme et le bétail en Europe du Nord et de l'Ouest sont pour la plupart vectorisées par les tiques dures de la famille des Ixodidae (par exemple la maladie de Lyme, Stone et al 2017, anaplasmose, Robinson et al 2009 et autres Erlichiose, Simpson et al 2019) mais aussi parfois par des tiques molles du genre *Orithodoros* (par exemple la fièvre porcine africaine, Pietschmann et al 2016). Dans le Sud de l'Europe d'autres espèces de tiques peuvent être majoritaires chez les ongulés sauvages (par exemple *Hyalomma* et *Rhipicephalus* en Espagne, Ruiz-Fons et al 2006) et peuvent apporter d'autres maladies.

Le risque de maladie à tique dépend de l'aléa acarologique (la densité de tiques en recherche d'hôte et infestées dans l'environnement), de la probabilité pour l'hôte d'être mordu par la tique infestée, du passage de l'agent pathogène de la tique à l'hôte lors du repas sanguin, de la compétence de l'hôte à multiplier l'agent pathogène et à développer la maladie.

Le cycle de la tique *Ixodes ricinus* la plus largement répandue en Europe est complexe. Il comporte 3 stades (larves, nymphes, adultes) qui alternent entre une phase libre (en quête d'hôtes) et une phase fixée sur l'hôte (gorgement). Les cervidés hébergent en abondance tous les stades de vie des tiques. Etant suffisamment gros pour permettre le gorgement des tiques adultes, les cervidés sont des hôtes clés pour la reproduction des tiques, alors que les mammifères plus petits hébergent exclusivement des larves, voire des nymphes. Par ailleurs les cervidés sont des agents mobiles capable de disperser les tiques dans le paysage, en particulier entre les tâches d'habitats boisés favorables à la survie des tiques dans l'environnement (par exemple Watts et al 2018, Jones et al 2011). Les cervidés sont donc considérés comme des amplificateurs de la dynamique des tiques à double titre, expansion numérique et géographique. Une expansion géographique parallèle des cervidés et des tiques vers les hautes latitudes (Jaenson et al. 2012 en Suède, Jore et al. 2014 en Norvège) et les hautes altitudes (Garcia-Vozmediano et al. 2020) est observée. Mais il est difficile d'identifier la part des facteurs liés au réchauffement climatique, à l'expansion des cervidés, à d'autres changements écologiques (par exemple la connectivité et l'usage du sol) ou anthropiques (Medlock et al. 2013). Dans les environnements où les cervidés sont historiquement bien présents, certains auteurs montrent une corrélation positive entre densité de tiques et de cervidés (Rand et al. 2003, Ruiz-Fons & Gilbert 2010), d'autres suggèrent que la présence de cervidés mais pas leur abondance augmente la densité de tiques (Hofmeester et al. 2017), et d'autres suggèrent un effet seuil au-dessus duquel l'augmentation des densités de cervidés n'aurait pas d'effet sur les densités de tiques (Deblinger et al. 1993, Glass et al. 1994,). De plus la relation positive entre densité de tiques et de cervidés semble disparaître si on considère un grain spatial plus fin, probablement parce que l'estimation des densités de cervidés à échelle fine est très difficile (Dickinson et al. 2020). En général, les habitats avec de faibles densités de cervidés contiennent de plus faibles densités de tiques que les habitats avec des abondances de cervidés modérées ou fortes (Levi et al., 2012) et il semble que l'exclusion des grands mammifères, dont les cervidés, conduit à une diminution de la densité de nymphes (Mysterud et al. 2016). Cependant la relation densité de cervidés - densité de tiques n'est pas encore modélisée faute de données suffisantes. De plus le rôle des autres hôtes de la tique comme les micromammifères pour les larves, et le bétail pour les nymphes et les adultes doit être évalué conjointement. Des recherches restent à conduire pour modéliser le rôle des cervidés dans la dynamique des tiques au sein du paysage, un élément crucial de compréhension et la prévention de l'aléa acarologique.

Même si les cervidés sont considérés comme des amplificateurs de la dynamique des populations de tiques, leur rôle dans la transmission des maladies à tiques est loin d'être trivial car ils peuvent avoir des effets opposés.

En effet les cervidés sont compétents pour certaines maladies à tiques (par exemple *Anaplasma*, *Babesia*) et peuvent alors servir de réservoir sauvage. Mais ils sont aussi incompetents pour d'autres maladies (par exemple borreliose et encéphalite à tiques) et auraient alors un rôle de dilution de la prévalence de ces agents pathogènes dans la population des tiques. Fabri et collègues (2021) proposent ainsi une contribution faible des cervidés à la transmission des *Borrelia*, avec même un effet borrelicide chez les nymphes pendant le gorgement, mais une contribution forte pour les *Anaplasma*. Les cervidés pourraient favoriser aussi une autre voie de contamination des tiques par co-feeding, les agrégats de tiques sur l'hôte favorisant les échanges d'agents pathogènes de tique à tique sans que l'immunité de l'hôte n'intervienne. Enfin il existe vraisemblablement des interactions encore méconnues entre les différents agents pathogènes vectorisés par les tiques, ainsi qu'avec l'ensemble du pathobiome de l'hôte, qui pourraient intervenir dans la transmission des maladies. Ainsi les interactions au sein du microbiote sont probablement déterminantes dans l'acquisition et la transmission des maladies (Vayssier-taussat et al. 2015 Bonnet et al. 2017).

Des relations différentes et parfois contradictoires entre densité de cervidés et maladies à tiques sont observées dans la littérature. En Finlande, la variation temporelle de prévalence d'encéphalite à tique chez l'homme est corrélée positivement à la densité de cerf à queue blanche et négativement à la densité de chevreuil (Dub et al. 2020). En Slovénie la prévalence de TBE chez l'homme est corrélée positivement à l'abondance de cerfs mais pas de chevreuils (Knap & Avsic-Zupanc 2013). Aux USA, la diminution de la densité de cerfs à queue blanche est corrélée à la diminution de la densité de tiques et à la prévalence de la maladie de Lyme chez l'homme (Kilpatrick et al. 2014). En Ecosse l'émergence de maladie de Lyme sur des îles dépourvues d'arbres est probablement liée à l'utilisation accrue des milieux ouverts par les cervidés. En Allemagne, les cas humains de TBE sont corrélés avec les plans de chasse pour le chevreuil (positivement), le renard et le cerf (négativement) ainsi qu'avec la proportion de forêt (positivement) et la fragmentation de la forêt (négativement) (Kiffner et al. 2010). Ces différentes conclusions peuvent provenir de contextes environnementaux et de communauté d'hôtes différents. En effet, le climat, la végétation et la dynamique de la communauté d'hôtes des tiques sont autant de facteurs susceptibles d'influencer, directement ou par effet cascade, les dynamiques de transmission des maladies à tiques.

Les recherches sur le rôle des cervidés dans la dynamique des maladies à tiques doivent être multipliées dans différents contextes territoriaux et menées sur un temps long pour départager les effets des facteurs épidémiologiques, climatiques et environnementaux. Il est également important de prendre en compte les facteurs sociétaux qui peuvent moduler cette relation cervidés-risque de maladie à tique. Ainsi, les risques associés aux tiques sont liés aux dynamiques territoriales qui structurent l'usage des terres, les pratiques agricoles, l'élevage et les loisirs ainsi que le comportement spatial des cervidés. Ces activités humaines modulent ainsi les probabilités de contact de l'homme et du bétail avec des tiques exposées aux agents pathogènes des cervidés. La perception citoyenne de ce risque est une clé de l'adaptation du comportement humain au risque tique à l'interface entre la faune sauvage et les humains. Le risque de maladie à tique doit être appréhendé à l'échelle des territoires, en incluant les citoyens (par exemple l'initiative Citique, Citoyen et tiques—un programme de science participative, menée par INRAE) et en prenant en compte la faune sauvage, notamment le rôle des cervidés. Par exemple, une limitation drastique des populations de cervidés par la chasse réduirait localement la dynamique des tiques mais modifierait aussi le pathobiome des tiques et donc les risques de maladies pour l'homme et le bétail. La chasse du chevreuil pourrait aussi être utilisée comme un moyen de surveillance du risque tique dans l'environnement (animal sentinelle).

4 Services rendus par les ongulés sauvages

Bien que les ongulés sauvages constituent des contraintes avérées pour certaines activités humaines décrites ci-dessus, les risques associés aux ongulés sauvages ne peuvent être évalués, ni être inclus dans la procédure décisionnelle, sans prendre en considération que les ongulés sauvages procurent en même temps des services à la société. Selon l'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE), les services écosystémiques se définissent ainsi (Kervinio 2020) : « utilisation par l'homme des écosystèmes à son avantage ». Ils sont organisés en trois grandes catégories (Kervinio 2020) :

- 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 (y compris la régulation des risques) ;
- la **fourniture de bien** comprend l'ensemble des biens prélevés dans les écosystèmes.

Les ongulés sauvages contribuent aux trois catégories de services écosystémiques, mais ne peuvent être complètement dissociés des contraintes (Bison et Loison 2022). Nous récapitulons ci-dessous les services rendus par les ongulés sauvages à la société et leurs contraintes associées (Tableau 3). Plus d'information sur les différents services peut être retrouvée dans le rapport du Bison et Loison (2022). A noter ici que ces services et contraintes sont associés aux différentes catégories de risques associés aux ongulés sauvages que nous avons identifiés dans le chapitre 2.

Tableau 3. Liste des fonctions et processus issus de la présence des populations d'ongulés sauvages et les services et les contraintes qu'ils procurent, ainsi que la catégorie de risque (cf. Chapitre 3) associée le cas échéant

Fonction ou processus	Type de service	Description du service	Contraintes associées
Consommation des végétaux	Régulation	Diminution de la compétition entre la végétation accompagnante et la régénération forestière (Cat. 4) ainsi que la quantité et la qualité du combustible pour les feux de forêt (Cat. 4). Contribution à la dynamique naturelle des communautés végétales et à la préservation d'espèces de plantes adaptées aux perturbations induites par les grands herbivores (Cat. 4).	La consommation sur les essences forestières peut endommager les arbres et mettre en péril le renouvellement de la forêt. Idem, la consommation sur les cultures agricoles peut causer des pertes économiques (Cat. 1). Diminution de la qualité de la litière et ralentissement du cycle des nutriments (Cat. 3).
Proie pour les grands prédateurs	Régulation	Proies principales des grands prédateurs tels que le loup et le lynx. Contribution à la restauration des populations de grands prédateurs (Cat. 4). Les effets indirects sur le taux de prédation des animaux domestiques restent à élucider (Cat. 3 ou 4).	Le retour des grands prédateurs peut être une source de sentiment d'inquiétude et d'insécurité dans la population humaine (Cat 3).
Piétinement et retournement de la litière, de l'humus et du sol	Régulation	La cause de l'hétérogénéité spatio-temporelle au sein des écosystèmes et influence la dynamique, le fonctionnement et la diversité des écosystèmes (Cat. 4).	Une trop forte intensité et de fréquence des perturbations peut engendrer des dysfonctionnements au sein des écosystèmes et des pertes de productivité (Cat. 1).
Défécation et miction	Régulation	Accélération des cycles de nutriments et augmentation de la productivité (Cat. 4).	Déséquilibrer le cycle d'azote et de phosphore et impact sur la productivité de l'écosystème (Cat. 3).
Mortalité naturelle	Régulation	Les carcasses suite à une mort naturelle ou par la prédation constitue de la nourriture pour des charognards et d'autres espèces de nécrophages et saprophages (Cat. 4).	Les carcasses peuvent être sources de transmission des maladies infectieuses (Cat. 1).
Vecteur de dispersion des graines	Régulation	Les ongulés sauvages se déplacent dans le paysage entre différents habitats et contribuent ainsi à disperser des graines de plantes sur des longues distances et au maintien des métapopulations de plantes (Cat. 4). La dispersion à longue distance est aussi un moyen pour les plantes de faire face aux impacts de changement climatique (Cat. 4).	La dispersion des espèces exotiques peut constituer une contrainte pour la préservation des espèces indigènes et la production végétale (Cat. 1).
Hôte pour des maladies, y compris les zoonoses	Régulation	Régulation naturelle de l'abondance des populations d'ongulés sauvages via des phénomènes de densité dépendance (Cat. 4).	Contribution à la propagation des maladies infectieuses aux cheptels domestiques et aux humains de manière directe et indirecte (Cat. 1 et 3).
Objet pour la chasse de loisir et du tourisme cynégétique (chasse commerciale ou chasse sportive)	Culturel & fourniture de bien	Une forme de gestion durable d'une ressource naturelle qui génère directement ou indirectement des revenus économiques et des matières premières pour l'alimentation (venaison) ou la production artisanale (peaux, fourrures, cuir, os, bois...), et donne lieu à des expériences de la nature, à de l'excitation et au maintien des traditions et de la vie sociale.	L'activité cynégétique peut entrer en conflit avec d'autres activités humaines (Catégorie 3) ou mettre en péril le bon état de conservation (extinction ou surabondance) des populations d'ongulés sauvages (Cat. 1 et 2). Le traitement des animaux tués à la chasse et la consommation de venaison sont des sources potentielles de contamination (Cat. 1). Exportation des nutriments et la cause des carences au sein des végétaux (Cat. 3).
Objet pour les expériences et les observations de la nature	Culturel	Les expériences dans la nature améliorent la qualité de vie des gens (Cat. 4) et contribuent au tourisme.	Une trop forte pression par les expériences dans la nature et de l'écotourisme peut entrer en conflit avec d'autres activités humaines (Cat. 3) ou mettre en péril le bon état de conservation des organismes vivants (Cat. 3).
Objet pour la recherche, le développement et l'éducation	Culturel	Opportunités pour la recherche et l'éducation en écologie et d'autres disciplines scientifiques, ainsi que pour la formation en matière de gestion des ressources naturelles.	
Organisme vivant	Culturel	Les ongulés sauvages font partie du patrimoine naturel et la biodiversité des écosystèmes. La biodiversité est une condition préalable au fonctionnement et à la capacité des écosystèmes à fournir des services écosystémiques (Cat. 4).	La surabondance des populations d'ongulés sauvages peut engendrer des pertes économiques aux activités humaines (Cat. 1).

5 La gestion des risques associés aux ongulés sauvages

Dans cette partie nous prenons comme exemple deux cas de risques associés aux ongulés sauvages pour discuter différentes parades et mettre en lumière la complexité du système avec des phénomènes d'interactions et de rétroactions entre différents facteurs déterminants de l'aléa, de l'exposition et de la vulnérabilité des enjeux liés au renouvellement forestier et aux maladies transmises par les ongulés sauvages. Enfin, nous terminons cette partie par évoquer la nécessité d'arriver à une approche multirisque pour gérer les populations d'ongulés sauvages et les risques associés à leur présence pour eux-mêmes et pour la société.

5.1 Les parades contre les dégâts sur le renouvellement forestier

Il nous semble intéressant de faire référence à la notion de l'équilibre sylvo-cynégétique qui est inscrit depuis 2005 dans la loi, à l'article L425-4 du Code de l'environnement. Il « tend à permettre la régénération des peuplements forestiers dans des conditions économiques satisfaisantes pour le propriétaire ». Plus général, la loi fait référence à l'équilibre agro-sylvo-cynégétique qui 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 ». Pour atteindre l'équilibre sylvo-cynégétique, il y a trois leviers principaux, il faudrait agir sur : (i) la population animale, (ii) le milieu forestier et (iii) les acteurs.

Premièrement, les chasseurs peuvent agir sur la population animale via la chasse pour limiter leur abondance, mais aussi leur réparation spatio-temporelle via le dérangement que génère l'activité cynégétique (cf. l'Encadré 1 sur le risque de prédation par les humains ou par les grands prédateurs comme complément pour atténuer les impacts sur le renouvellement forestier). La diminution de la taille de la population et la répartition homogène dans l'espace et dans le temps de la pression exercée par les ongulés sauvages est un prérequis pour pouvoir travailler sur le deuxième levier.

Deuxièmement, les forestiers ont le pouvoir d'agir sur le milieu forestier pour améliorer l'habitat pour les ongulés et ainsi atténuer leurs impacts. L'entretien des bords de piste forestière et la gestion des milieux ouverts fournissent une ressource alimentaire riche et variée qui détourne l'attention des ongulés vis-à-vis des peuplements en phase de renouvellement. A l'intérieur des parcelles en régénération, les cloisonnements sylvicoles produisent une ressource alimentaire alternative qui diminue la probabilité de dégâts sur les jeunes arbres d'intérêt sylvicole. Les animaux recherchent aussi des milieux pour se sentir en sécurité. La végétation dense que procurent les jeunes taillis ou les sous-bois diversifiés constituent des zones de refuge particulièrement recherchées. En séparant spatialement les zones de refuges et les ressources alimentaires alternatives des peuplements particulièrement sensibles comme les parcelles en régénération, les gestionnaires arrivent à diminuer l'intensité et la fréquence des dégâts, ainsi que l'exposition de la régénération forestière aux dégâts. Le choix des essences objectifs est aussi un élément important pour diminuer l'exposition et la vulnérabilité de la régénération (cf. le paragraphe 3.2.1 sur la résistance et la tolérance des végétaux à l'herbivorie). Le gestionnaire forestier a également à prendre en compte la valeur des enjeux et ajuster les parades en fonction des moyens investis dans le renouvellement et la gestion du peuplement ainsi que la valeur attendue à la récolte (par exemple, le reboisement naturel

d'une friche par rapport à une plantation avec des feuillus précieux). De plus, appliquer une sylviculture dite dynamique, cadrée par le respect d'un programme de récoltes régulières de bois permet d'atténuer les impacts sylvicoles tout en améliorant la ressource alimentaire et les zones de refuge de leur forêt.

Troisièmement, le dernier levier est lié à la composante humaine, et concerne notamment le cadre institutionnel et les procédures de concertation. Les forestiers et les chasseurs doivent coopérer pour atténuer les impacts des ongulés sauvages sur le renouvellement et la croissance de la forêt, d'une part, et le transfert des connaissances entre les scientifiques et les acteurs doit permettre des interactions dans les deux sens et la diffusion des dernières avancées à tous les niveaux. Aujourd'hui, les interfaces entre les gestionnaires, les décideurs et les scientifiques ne sont pas optimales pour atteindre ses objectifs. Il y a aussi des améliorations à faire au niveau des procédures de concertation et le processus décisionnel que ce soit entre les différents acteurs ou au sein des différents groupes d'acteurs. Par exemple, la coordination de l'activité cynégétique à l'échelle d'une population de cerf élaphe cause des problèmes de concentration d'animaux au sein des massifs forestiers. En conséquence, les chasseurs rencontrent des problèmes pour atteindre leurs objectifs fixés par les plans de chasse, et les forestiers rencontrent des problèmes de dégâts sur la forêt dans les parcelles où les animaux se réfugient. Un autre exemple concerne le manque de coordination des activités sylvicoles à l'échelle du domaine vital des animaux car l'aménagement se fait aujourd'hui à l'échelle de la propriété et non à l'échelle des populations animales.

Enfin, la gestion adaptative propose un cadre qui permet de réunir les acteurs autour de la table et agir sur l'ensemble de ces leviers dans un contexte d'incertitude et de connaissances imparfaites auquel les gestionnaires et décideurs sont confrontés à cause du changement climatique, mais aussi lié à l'aspect probabiliste de la notion du risque. En appliquant la gestion adaptative, les différents acteurs doivent tout d'abord se mettre d'accord sur la définition de l'équilibre sylvo-cynégétique, le rendre opérationnel et quantifiable. Ensuite, les acteurs élaborent ensemble un plan d'action. Ce plan définit les objectifs à atteindre, en agissant à la fois sur les habitats forestiers et sur les populations d'ongulés sauvages. En parallèle, la mise en place d'un programme partagé de suivis contribue à renforcer la collaboration entre les parties prenantes. Enfin, le retour d'expériences et l'échange d'informations favorisent l'implication des intervenants, l'appropriation des résultats et contribuent à faire émerger l'intelligence collective. Dans la pratique, la gestion adaptative se heurte à de nombreux problèmes et demande que l'ensemble des acteurs s'engagent avec de l'énergie et de détermination sur le long terme afin d'atteindre leurs objectifs. En France, le programme Sylvafaune initié par l'OFB avait l'ambition de mettre en place et démontrer la puissance de la gestion adaptative pour gérer l'équilibre sylvo-cynégétique sur un nombre de territoires limités. Malheureusement, le soutien financier et technique par l'OFB et les ministères s'est arrêté brutalement et les sites Sylvafaune sont aujourd'hui en difficulté par mettre en place et poursuivre la gestion adaptative, principalement à cause des manques de moyens pour la coordination et l'appui technique aux acteurs sur ces territoires.

5.2 Les parades contre les maladies

Les actions possibles pour contrôler la circulation de maladies au sein des ongulés sauvages et à l'interface entre les ongulés sauvages, les animaux domestiques et les humains sont limitées. La chasse est un moyen de réduire localement la densité d'hôtes sauvages et donc les contacts directs et indirects avec les animaux domestiques et l'homme. Cependant la chasse est souvent non-spécifique vis-à-vis de la maladie, car il est difficile d'identifier au préalable les animaux malades, porteurs sains ou indemnes. De plus la chasse est susceptible de modifier le comportement spatial des animaux (écologie de la peur) et d'affecter leur dynamique (dispersion, démographie), avec un effet possible en retour sur la circulation des maladies. Dans le cas des maladies à vecteurs, une limitation drastique des ongulés sauvages par la chasse peut modifier la communauté d'hôtes et avoir des conséquences inattendues sur la circulation des maladies (effet dilution, concentration sur les hôtes réservoir restant). La chasse permet aussi de mettre en place une surveillance des maladies des ongulés sauvages (examen de la venaison par les chasseurs, détection spécifique de certaines maladies par des laboratoires vétérinaires et des laboratoires de référence) utile pour cibler les zones et les périodes à risque et donc les mesures de gestion. Des mesures de vaccination ou de traitement médical sont possibles chez la faune sauvage mais restent particulièrement difficiles à mettre en œuvre à grande échelle et de manière ciblée sur certains hôtes. Un autre moyen d'agir sur la circulation des maladies à l'interface ongulés sauvages-domestiques-homme, est de limiter les contacts directs et indirects en modifiant l'environnement ou le comportement des hôtes. Il est possible par exemple de diriger le pâturage du bétail sur des zones moins fréquentées par les ongulés sauvages, d'entretenir une végétation rase en bordure de haies et de bois pour limiter la survie des tiques, de clôturer des zones pour éviter tout contact. Un moyen important de lutte est d'agir sur les comportements humains pour limiter l'exposition, ce qui implique de réunir connaissances biologique, humaine et sociale pour identifier les aléas, les acteurs, les facteurs d'exposition et les leviers d'action.

5.3 Approches multirisques

L'approche multirisque comprend plusieurs dimensions. Tout d'abord, les risques associés aux ongulés sauvages sont multiples (par exemple les dégâts, les collisions et les maladies), d'une part, et ils peuvent interagir avec d'autres risques environnementaux (par exemple les tempêtes et feux de forêt), d'autre part. Ces risques multiples peuvent concerner le même enjeu (par exemple la pérennité de la forêt) ou englober différents enjeux (par exemple la production du bois, la production alimentaire et la conservation de la biodiversité).

Dans ce contexte, il ne s'agit pas que du simple cumul des effets potentiels de différents risques mais aussi bien les interactions qui peuvent avoir lieu entre ces risques (cf. l'Encadré 2 pour des exemples de « risques interagissant » et « risques en cascades »), les facteurs déclencheurs (par exemple l'incapacité d'accomplir le plan de chasse) et les parades (par exemple des clôtures au bord des routes) mis en place pour atténuer les impacts et rendre le système plus résistant et résilient face aux risques.

Puis, il y a le travail d'optimisation pour trouver un bon compromis qui à la fois minimise les risques tout et les coûts associés et maximise les services rendus. Enfin, l'évaluation du multirisque est aussi confrontée au manque potentiel d'un dénominateur commun que ce

soit pour l'estimation des dommages potentiels (la perte économique vis-à-vis la perte des vies humaines) et les services rendus (par exemple le bien-être des personnes et séquestration du carbone, cf. Figure 11).

Cela implique pour un même territoire donné, que les acteurs puissent identifier les risques majeurs vis-à-vis les enjeux, établir les interactions et connections entre ces risques, évaluer leurs conséquences potentielles avec un dénominateur commun et les peser par rapport aux effets bénéfiques que ces animaux apportent à l'économie, aux habitants et aux écosystèmes du territoire.

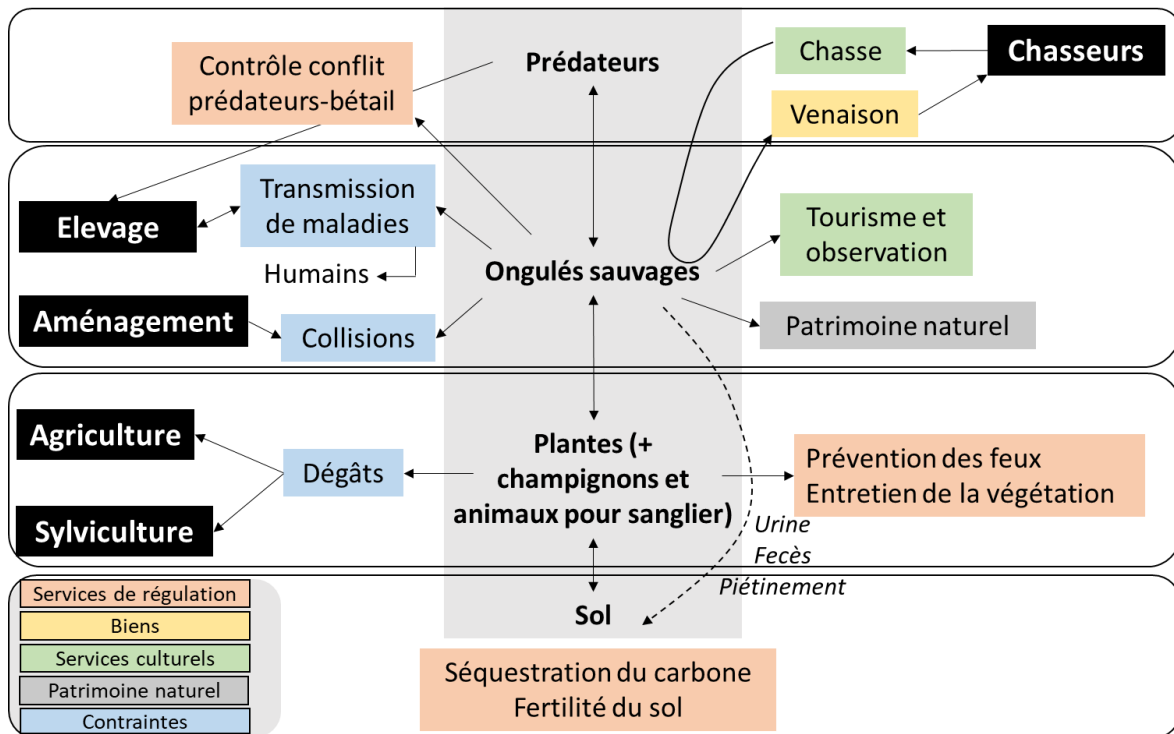


Figure 11. Visualisation des liens entre les différents services écosystémiques et contraintes liées aux ongulés sauvages d'après Bison et Loison 2022.

6 Recommandations et perspectives

6.1 Fronts de science en matière de recherche fondamentale

- Le rôle des ongulés sauvages dans le fonctionnement des écosystèmes et la dynamique de la biodiversité :
 - effets de la variabilité individuelle en matière de comportement animal et l'impact des comportements atypiques ;
 - effets cascades et interactions rétroactives, y compris les cascades trophiques (prédateurs-herbivores-plantes) ;
 - effets d'ingénierie de l'écosystème ;
 - effets sur les flux d'énergie et de matière.
- Contraintes multifactorielles du renouvellement forestier :
 - hiérarchisation des facteurs de blocage à différentes phases du processus de renouvellement ;

- explications des patrons spatio-temporels de dégâts dans les productions végétales.
- Evaluation des pertes et des coûts économiques à cause de la présence d'ongulés sauvages sur les activités humaines :
 - les collisions avec les modes de transport ;
 - les maladies transmises par les ongulés sauvages ;
 - les dégâts causés aux productions végétales.
- Impact des maladies sur les populations d'ongulés sauvages :
 - effets sur la démographie et les taux vitaux ;
 - effets sur le comportement animal.
- Appréhender les interactions hôte-pathogène dans leur globalité :
 - pathobiome ;
 - microbiote.
- Rôle des ongulés sauvages dans les dynamiques de transmission multi-hôtes dans les socio-écosystèmes en mobilisant une recherche inter-disciplinaire (écologie, immunologie, science humaine et sociale).
- Quantification de l'impact des collisions routières et ferroviaires sur la dynamique des populations d'ongulés sauvages.
- Comprendre les déterminants comportementaux des collisions (animal et humain)

6.2 Fronts de science en matière de recherche appliquée

- Prise en compte simultanément des contraintes et des services dans le processus décisionnel.
- Développement et mise en place de nouveaux indicateurs plus performants aux multiples échelles (locales, régionales, nationales).
- S'inspirer des adaptations exprimées par les ongulés sauvages pour lutter contre les maladies du bétail, utiliser les ongulés sauvages pour surveiller les émergences de certaines maladies.
- Rôle des ongulés sauvages dans l'antibiorésistance et résistance aux anti-parasitaires en élevage.
- Tester l'efficacité des moyens de réduction des collisions.
- Solutions fondées sur la nature (écologie de la peur, résistance et tolérance à l'herbivorie).

6.3 Synergies à rechercher en matière de collaboration et d'infrastructures

Comme nous l'avons démontré précédemment, l'étude des risques associés aux ongulés sauvages mobilise une multitude de disciplines et des travaux interdisciplinaires. En prenant comme exemple les risques associés aux maladies, il est évident que le cœur du sujet fait appel aux disciplines scientifiques de la médecine vétérinaire et humaine (immunologie, bactériologie, parasitologie, virologie, santé publique et épidémiologie). Cependant, pour mieux comprendre le rôle des ongulés sauvages comme réservoir de pathogènes et pour la compréhension des mécanismes de propagation et de transmission des pathogènes et des maladies aux animaux domestiques et aux humains, il est aussi nécessaire de faire appel à des connaissances en zoologie (dynamique des populations, sélection de l'habitat, écologie comportementale, physiologie animale), agronomie (production animale) et

sciences humaines et sociales (psychologie, anthropologie). Enfin, les conséquences de ces risques pour la société font appel aux sciences humaines et sociales, notamment en économie, management, droit, science politique et sociologie. En ajoutant les risques associés aux dégâts sur les productions végétales, les champs disciplinaires s'élargissent à l'agronomie (cultures), l'horticulture et la sylviculture. Toutes ces disciplines scientifiques sont présentes à INRAE avec plusieurs unités à la pointe de la science.

Un autre aspect concerne la mobilisation et la mutualisation des infrastructures et des jeux de données entre les équipes de recherche, mais aussi avec les acteurs concernés :

- Soutenir et développer les plateformes analytiques, notamment pour traiter des échantillons pour détecter des pathogènes et des maladies liés à l'émergence de nouvelles maladies, par exemple en s'appuyant sur l'EMERG'in. Il sera aussi important de maintenir des liens avec les infrastructures d'autres organismes tels que le réseau SAGIR de l'OFB sur le plan national. En complément, il s'agit de soutenir les initiatives de sciences participatives comme CiTIQUE piloté par INRAE sur les maladies à tiques.
- Créer et garantir l'accès à des bases de données fiables, harmonisées et continues dans différents domaines (agriculture, sylviculture, cynégétique, santé publique, économie, ...) et provenant de différentes sources du secteur public et privé. Si on prend l'équilibre agro-sylvo-cynégétique comme exemple, on constate que les données sont dispersées et non partagées entre les différents acteurs, y compris parmi les scientifiques, ce qui freine le développement d'une gestion intégrée et la mise en place d'une gestion adaptative. Les chasseurs détiennent des informations sur l'état des populations d'ongulés (tableaux de chasse, indicateurs de changement écologique, indemnités des dégâts sur les cultures) et les forestiers sur l'état de la forêt et son renouvellement, mais ces données sont rarement partagées entre ces acteurs.
- Soutenir les expérimentations et les suivis *in situ* pour leur permettre une continuité des travaux sur le long terme. Ces dispositifs permettent de déceler des patrons sur qui opèrent sur des pas de temps long et étudier la réponse des écosystèmes à de nouvelles perturbations et stress émergents.

6.4 Axes prioritaires

Cette étude prospective a permis de dresser un bilan des différents types de risques associés aux ongulés sauvages ainsi que les défis associés auxquels le monde scientifique doit répondre en matière de recherche fondamentale et appliquée. En croisant ces défis avec les compétences présentes au sein d'INRAE, nous avons pu identifier quatre axes de recherche qu'ils nous semblent prioritaires pour INRAE :

- apporter des nouvelles connaissances sur le rôle direct et indirect des ongulés sauvages pour les risques liés à la santé animale et humaine, y compris les maladies émergentes, et utiliser les ongulés sauvages pour gérer (solutions fondées sur la nature) et surveiller le risque de maladie ;
- développer une approche quantitative pour mieux prédire les risques de dégâts sur les productions végétales et tester des solutions fondées sur la nature pour gérer et atténuer les pertes ;

- élaborer un cadre analytique pour la prise en compte de multiples contraintes et services dans une approche holistique du multirisque ;
- explorer les potentiels et les limites de l'analyse du risque comme outil d'aide à la décision (OAD) pour la gestion adaptative/apprenante.

Le soutien de la recherche dans ces quatre axes devrait permettre aux équipes d'INRAE d'affirmer ou de développer un positionnement au premier plan dans ces domaines. Ces axes mettent l'accent sur la nécessité de développer des collaborations interdisciplinaires entre unités au sein des différents départements d'INRAE. Ils aborderont à la fois des questionnements scientifiques pour explorer des fondements théoriques et des développements appliqués en lien avec les risques et les services associés aux ongulés sauvages, mais apporteront aussi des avancées en matière scientifique, méthodologique et technologique au bénéfice de la recherche sur les risques environnementaux au-delà des risques associés aux ongulés sauvages.

6.4.1 Déterminer le rôle direct et indirect des ongulés sauvages pour les risques liés à la santé animale et humaine

Les ongulés sauvages peuvent agir de multiples façons sur la circulation des maladies d'intérêt pour l'homme et les animaux domestiques avec des effets directs, indirects, et en interaction. Une vision holistique du rôle des ongulés sauvages dans la circulation des agents pathogènes est cruciale pour la gestion des risques sanitaires.

- étudier simultanément et sur un temps long (plusieurs années), la circulation des maladies au sein des compartiments sauvage, domestique et humain dans des socio-écosystèmes contrastés (territoire d'élevage et agriculture, espace naturel de préservation de la biodiversité, territoire urbain et péri-urbain) ;
- poursuivre l'acquisition de séries de données permettant d'étudier l'effet du changement climatique et des dynamiques environnementales sur le risque de maladie à tiques ;
- comprendre l'effet des activités humaines (usage des terres, fragmentation, pratiques d'élevage et de prophylaxie) sur la circulation des agents pathogènes au sein des ongulés sauvages (par exemple l'antibiorésistance et la résistance aux antiparasitaires) ;
- élargir notre vision à la communauté microbienne chez les hôtes et les vecteurs pour comprendre les interactions entre micro-organismes et leur rôle sur la circulation des maladies ;
- anticiper sur les futures maladies émergentes en étudiant les circulations d'agents pathogènes (par exemple la maladie à Prion des cervidés américains) et de vecteurs (par exemple la tique *Hyalomma marginatum*) chez les ongulés sauvages aux frontières climatiques et environnementales de l'Europe de l'Ouest (par exemple la bordure méditerranéenne, arctique).

Les risques de maladies chez l'homme et les animaux domestiques qui circulent à l'interface avec les ongulés sauvages sont réels et justifient la mise en place de programmes de surveillance et des programmes de recherche transdisciplinaires pour comprendre l'éco-épidémiologie des maladies, et définir des stratégies de lutte pertinentes.

6.4.2 Aller vers une prédiction quantitative des risques pour les productions végétales

Les scientifiques ont aujourd'hui une très bonne connaissance sur le plan qualitatif des dégâts causés par les ongulés sauvages sur les productions végétales et les facteurs sous-jacents à ces risques. Cependant, les connaissances sur le plan quantitatif sont très lacunaires et elles empêchent les scientifiques de développer une approche quantitative de l'évaluation des risques dans ce domaine. Une approche plus quantitative permettra également de mieux hiérarchiser l'importance des différents facteurs dans la définition du risque des dégâts sur les productions végétales. Pour atteindre l'objectif de mieux quantifier et hiérarchiser les risques pour les productions végétales et ses facteurs sous-jacents, il nous semble prioritaire d'orienter les travaux de recherche pour :

- améliorer la compréhension des patrons spatio-temporels des dégâts dans les productions végétales avec une approche multi-échelle en lien avec l'organisation du milieu et le comportement des ongulés sauvages ;
- hiérarchiser le rôle des ongulés sauvages par rapport à d'autres facteurs abiotiques et biotiques de risque pour le renouvellement de la forêt, plus particulièrement dans des situations de blocage de renouvellement ;
- élaborer des modèles probabilistes du risque d'ongulés sauvages sur le renouvellement forestier (et cultures agricoles et autres productions végétales), y compris des sous-modèles sur les différents composant du risque (aléa, exposition et vulnérabilité) ;
- tester et innover en matière de solutions fondées sur la nature pour gérer et atténuer les dégâts sur les productions végétales.

Le fait d'aller vers une meilleure quantification du déterminisme des patrons spatio-temporels de dégâts nous permettrons de mieux hiérarchiser et orienter les travaux scientifiques et techniques vers les parades les plus efficaces. Dans ce contexte, il nous paraît particulièrement important de croiser les connaissances théoriques en écologie (par exemple l'écologie de la peur, stratégie de recherche de la nourriture, résistance et tolérance à l'herbivorie) avec le contexte local et régional en matière d'environnement naturel et anthropique afin d'explorer des solutions innovantes fondées sur la nature.

6.4.3 Elaborer un cadre analytique pour la prise en compte de multiple contraintes et services dans une approche holistique des multirisques

Contrairement à beaucoup d'autres risques environnementaux, la gestion des risques associés aux ongulés sauvages doit prendre en compte à la fois les éventualités de conséquences néfastes et d'effets bénéfiques associés à la présence des populations d'ongulés sauvages. Différentes approches méthodologiques existent pour prendre en compte les effets bénéfiques dans le cadre de l'analyse des risques environnementaux. Une approche consiste à aborder et évaluer les effets bénéfiques dans un processus parallèle à celui de l'analyse de risque. Cependant, cette approche ne permet pas de prendre en compte des interactions et des rétroactions entre les composantes de risques, d'un côté, et les facteurs associés aux effets bénéfiques, de l'autre. L'approche en dissociant les risques et les effets bénéfiques en comparaison d'une approche intégrée est toutefois plus simple à mettre en œuvre pour les gestionnaires et les décideurs. Pour cette raison, il nous semble important pour la recherche de :

- améliorer les connaissances sur les interactions et les phénomènes de rétroactions entre différents types de risques associés aux ongulés sauvages ainsi qu'avec les services que les ongulés sauvages peuvent rendre de manière directe ou indirecte à la société et aux écosystèmes ;
- élaborer en collaboration avec les autres disciplines de risques des nouvelles approches méthodologiques, statistiques et numériques pour prendre en compte et évaluer plusieurs contraintes et services à la fois ;
- développer des OAD pour gérer plusieurs risques à la fois et les services rendus, notamment en matière d'analyse et optimisation multicritères.

En répondant à ces défis scientifiques, les nouvelles connaissances produites, ainsi que les développements méthodologiques et technologiques, devraient pouvoir aider les gestionnaires et les décideurs à identifier les circonstances pour lesquelles il est nécessaire d'utiliser une approche intégrée par rapport à un processus de décision simplifié. Les recherches fondamentales et appliquées sous cet axe devraient permettre à terme la mise à disposition des OAD pour une prise de décision éclairée en prenant en compte l'ensemble des facteurs et leurs interactions, y compris les phénomènes de rétroactions.

6.4.4 Explorer les potentiels et les limites de l'analyse du risque comme OAD pour la gestion adaptative/apprenante

INRAE a été précurseur dans le développement d'une approche par la gestion adaptative pour gérer l'équilibre forêt-cervidés en proposant le concept des Indicateurs de Changement Ecologique en collaboration avec des collègues au sein de CNRS et d'OFB (Morellet et al. 2007). Ce concept a été critiqué par les forestiers, notamment sur le fait de se focaliser sur le composant d'aléa et de ne pas prendre en compte suffisamment les facteurs liés à l'exposition et la vulnérabilité des enjeux pour la gestion de l'équilibre forêt-cervidés. Pour prendre en compte ces critiques et pour améliorer la gestion adaptative de l'équilibre forêt-cervidés par l'ensemble des acteurs concernés, nous pensons que le cadre de l'analyse de risque pourrait justement rééquilibrer et réorienter le processus décisionnel sur les facteurs qui déterminent l'exposition et la vulnérabilité des enjeux en plus des facteurs qui influencent l'aléa.

Les prérequis pour élaborer et proposer un nouveau cadre analytique basé sur l'analyse des risques sont pour INRAE de :

- améliorer les connaissances scientifiques sur le déterminisme des différents composants qui composent le risque d'ongulés sauvages sur le renouvellement forestier et plus largement sur les productions végétales (cf. la priorité ci-dessus sur les dégâts des productions végétales) ;
- faire progresser notre compréhension sur la genèse des controverses (tensions, conflits et crises) ;
- intégrer les aspects économiques dans l'évaluation du risque ;
- harmoniser, mettre à disposition et assurer l'intégralité des jeux de données collectés par les différentes parties prenantes ;
- développer des procédures de concertation pour aider les parties prenantes à mettre en place et poursuivre une démarche de gestion adaptative/apprenante.

Nous suggérons qu'une des priorités des recherches d'INRAE est d'étudier les potentiels et les limites de l'analyse de risque comme un OAD pour améliorer la gestion des contraintes et des services associés aux ongulés sauvages. Nous considérons que l'analyse du risque est un cadre analytique qui pourrait aider les gestionnaires à mieux formaliser leurs problématiques, identifier les solutions et améliorer les connaissances collectives, dans le cadre d'une gestion adaptative, sur les interactions entre la forêt, les populations d'ongulés sauvages et les activités humaines associées.

6.5 Conclusions

Les risques associés aux ongulés sauvages présentent des multiples facettes et incluent des enjeux divers liés par exemple à la production végétale et animale, la conservation de la biodiversité et l'amélioration de la santé publique. Du point de vue de l'animal, les activités humaines, qu'elles soient sources de mortalité (chasse, collisions), d'infection (zoonoses avec les animaux domestiques) ou simplement source de dérangement (non légal), sont largement assimilées à des formes de risque pour la faune sauvage (Frid & Dill 2002). Parce que la très grande majorité de l'Europe héberge une ou plusieurs espèces d'ongulés sauvages, y compris dans des zones parfois largement anthropisées, les activités humaines représentent aujourd'hui la source majeure de risque pour la majeure partie de ces populations. Du point de vue de l'humain, la présence des ongulés sauvages impose des contraintes aux activités humaines avec des coûts, quelques fois significatifs, sur l'activité économique (agriculture, sylviculture, transport) et santé publique (collision, maladies). Pour pouvoir mieux définir et prédire la distribution des conflits entre les humains et les ongulés sauvages dans le paysage (par exemple le risque de collisions, de dégâts, de zoonoses), il convient donc de mieux comprendre comment (i) les ongulés sauvages se comportent face aux risques naturels et anthropiques, notamment dans des paysages dominés par les activités humaines, (ii) les humains adaptent leurs activités en présence d'ongulés sauvages et (iii) leurs interactions se répercutent en matière de conséquences néfastes à la fois du point de vue de l'animal et anthropocentrique.

INRAE n'est pas précurseur et ne dispose pas des équipes de recherche pour traiter l'ensemble des facettes de la question de multirisques associés aux ongulés sauvages. Par contre, notre travail a permis d'identifier quelques domaines dans lesquelles les équipes de recherche mènent des travaux sur le front de la science en lien avec les questions de risque associés aux ongulés sauvages. Il s'agit notamment des recherches qui sont menées sur les maladies (sciences vétérinaires), le renouvellement forestier (sciences forestières) et l'écologie comportementale (zoologie). Une collaboration interdisciplinaire dans ces domaines pourrait faire avancer la science de manière significative. Afin d'élargir les champs d'investigation, ces recherches pourraient être renforcées et épaulées par d'autres équipes qui travaillent sur la production animale, la production céréalière, l'économie de l'environnement et la sociologie. Ces dernières équipes au sein d'INRAE ne se penchent pas aujourd'hui sur les questions des risques associés aux ongulés sauvages ou seulement de manière ponctuelle et anecdotique.

7 Références bibliographiques

- Albery, G.F., Becker, D.J., Kenyon, F., Nussey, D.H., Pemberton, J.M. 2019. The Fine-Scale Landscape of Immunity and Parasitism in a Wild Ungulate Population. *Integrative and Comparative Biology*, 1-11.
- Alexander, N. S., Morley, D., Medlock, J., Searle, K., Wint, W. 2014. A First Attempt at Modelling Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Distributions Over Europe. *Open Health Data* 2:e2.
- Almería, S., Cano-Terriza, D., Prieto, P., Dubey, J.P., Jiménez-Martín, D., Castro-Scholten, S., Paniagua, J., García-Bocanegra, I. 2021. Seroprevalence and risk factors of *Toxoplasma gondii* infection in wild ungulates that cohabit in a natural park with human-animal interaction in the Mediterranean ecosystem. *Zoonoses Public Health* 68:263-270.
- Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R., 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, Cambridge.
- Aria, M., Cuccurullo, C. 2017. bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis, *Journal of Informetrics* 11:959-975.
- Araujo, A., Kirschman, L., Warne, R.W. 2016. Behavioural phenotypes predict disease susceptibility and infectiousness. *Biology Letters* 12:20160480.
- Ball, J.P., Dahlgren, J. 2002. Browsing damage on pine (*Pinus sylvestris* and *P. contorta*) by a migrating moose (*Alces alces*) population in winter: relation to habitat composition and road barriers. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17:427-435.
- Baltzinger, C., Karimi, S., Shukla, U. 2019. Plants on the Move: Hitch-Hiking With Ungulates Distributes Diaspores Across Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:38.
- Baltzinger, C., Mårell, A. Sous presse. Plant assemblages and ecosystem functioning, a legacy of long-term interactions with large herbivores. Dans: Decocq, G. (Ed.). *Historical ecology*.
- Becker, D.J., Streicker, D.G., Altizer, S. 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife-pathogen dynamics: a review and meta-analysis. *Ecology Letters*, 18:483-495.
- Belsky, A.J., Carson, W.P., Jensen, C.L., Fox, G.A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring. *Evolutionary Ecology* 7:109-121.
- Bergqvist, G., Bergström, R., Wallgren, M. 2014. Recent browsing damage by moose on Scots pine, birch and aspen in young commercial forests – effects of forage availability, moose population density and site productivity. *Silva Fennica* 48:1077.
- Bergström, R., Danell, K. 1987. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and biomass of two birch species. *Journal of Ecology* 75:533-544.
- Bison, M., Loison, A. (eds.) Sous presse. Fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France. 293 pp. + Annexes.
- Bonnet, S.I., Binetruy, F., Hernandez-Jarguin, A.M., Duron, O. 2017. The tick microbiome: Why non-pathogenic microorganisms matter in tick biology and pathogen transmission. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 7:236.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., Hewison, A.J.M. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research* 59:185-193.
- Bonnot, N., Couriot, O., Kröschel, M., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groot, J., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Morellet, N., Sönnichsen, L., Hewison, A.J.M. 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *Journal of Animal Ecology* 89:132-145.
- Caquet, T., Naaim, M., Rigolot, E., Eckert, N., Allard, D., Erdelenbruch, K., Garric, J., Gohin, A., Lang, M., Marelle, S., Membré, J.-M., Mougou, C., Reynaud, A., Sabatier, R. 2020. Réflexion prospective sur les risques naturels, sanitaires et environnementaux. 124 pp. + Annexes.
- Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- Caughley, G. 1981. Overpopulation. Dans: Jewell, P.A., Holt, S. (eds). *Problems in management of locally abundant wild mammals*, New York: Academic, pp. 7-20.
- Chitwood, M., Baruzzi, C., Lashley, M.A. 2022. "Ecology of fear" in ungulates: Opportunities for improving conservation. *Ecology and Evolution* 12:e8657.
- Chollet, S., Baltzinger, C., Maillard, M., Martin, J.-L. 2021. Deer exclusion unveils abiotic filtering in forest understorey plant assemblages. *Annals of Botany* 123:371-381.
- Cocquelet, A., Mårell, A., Bonthoux, S., Baltzinger, C., 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.
- Coulson, G., Cripps, J. K., Garnick, S., Bristow, V., Beveridge, I. 2018. Parasite insight: assessing fitness costs, infection risks and foraging benefits relating to gastrointestinal nematodes in wild mammalian herbivores. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 373:20170197.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:113-147.

- Creel, S., Christianson, D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194-201.
- Cromsigt, J.P.G.M., te Beest, M., Kerley, G.I.H., Landman, M., le Roux, E., Smith, F.A. 2018. Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373:20170440.
- Danell, K., Edenius, L., Lundberg, P. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72:1350-1357.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2000. Emerging Infectious Diseases of Wildlife: Threats to Biodiversity and Human Health. *Science* 287:443.
- Deblinger, R.D., Wilson, M.L., Rimmer, D.W., Spielman, A. 1993. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following incremental removal of deer. *Journal of Medical Entomology* 30:144-150.
- Deinet, S., Ieronymidou, C., McRae, L., Burfield, I.J., Foppen, R.P., Collen, B., Böhm, M. 2013. Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species. Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL.
- Destoumieux-Garzón, D., Mavingui, P., Boetsch, G., Boissier, J., Darriet, F., Duboz, P., Fritsch, C., Giraudoux, P., Le Roux, F., Morand, S., Paillard, C., Pontier, D., Sueur, C., Voituron, Y. 2018. The one health concept: 10 years old and a long road ahead. *Frontiers in Veterinary Science* 5:14.
- Dickinson, E.R., Millins, C., Biek, R. 2020. Sampling scale and season influence the observed relationship between the density of deer and questing *Ixodes ricinus* nymphs. *Parasites Vectors* 13:493.
- Dub, T., Ollgren, J., Huusko, S., Uusitalo, R., Siljander, M., Vapalahti, O., Sane, J. 2020. Game animal density, climate, and tick-borne encephalitis in Finland, 2007–2017. *Emerging Infectious Diseases* 26:12.
- Fabri, N.D., Sprong, H., Hofmeester, T.R., Heesterbeek, H., Donnars, B.F., Widemo, F., Ecke, F., Cromsigt, J.P.G.M. 2021. Wild ungulate species differ in their contribution to the transmission of *Ixodes ricinus*-borne pathogens. *Parasites Vectors* 14, 360.
- Frantz, A.C., Bertouille, S., Eloy, M.C., Licoppe, A., Chaumont, F., Flamand, M.C. 2012. Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* 21:3445-3457.
- Frid, A., L. M. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6:11.
- Endler, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. In: Krebs, J.R., Davies, N.B. (eds). *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London. pp 169-196.
- Gaillard, J.-M., Duncan, P., Delorme, D., Van Laere, G., Pettorelli, N., Maillard, D., Renaud, G. 2003. Effects of Hurricane Lothar on the Population Dynamics of European Roe Deer. *The Journal of Wildlife Management*, 67:767-773.
- Garcia-Vozmediano, A., Krawczyk, A.I., Sprong, H., Rossi, L., Ramassa, E., Tomassone, L. 2020. Ticks climb the mountains: Ixodid tick infestation and infection by tickborne pathogens in the Western Alps. *Ticks and Tick-borne Diseases* 11:101489.
- Garrido, P., Mårell, A., Öckinger, E., Skarin, A., Jansson, A., Thulin, C.-G. 2019. Experimental rewilding enhances grassland functional composition and pollinator habitat use. *Journal of Applied Ecology* 56:946-955.
- Gerhardt, P., Arnold, J.M., Hacklander, K., Hochbichler, E., 2013. Determinants of deer impact in European forests - A systematic literature analysis. *Forest Ecology and Management* 310:173-186.
- Gill, R.M.A., 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65:145-169.
- Gill, R.M.A., 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* 65:363-388.
- Glass, G.E., Amerasinghe, F.P., Morgan III, J.M., Scott, T.W. 1994. Predicting *Ixodes scapularis* abundance on white-tailed deer using geographic information systems. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 51:538-544.
- Gortázar, C., Acevedo P., Ruiz-Fons, F., Vicente, J. 2006. Disease risks and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research* 52:81-87.
- Groot Bruinderink, G. W. T. A., Hazebroek, E. 1996. Ungulate traffic collisions in Europe. *Conservation Biology* 10:1059-1067.
- Habeck, C.W., Schultz, A.K., 2015. Community-level impacts of white-tailed deer on understory plants in North American forests: a meta-analysis. *AoB Plants* 7:12.
- Halofsky, J., Ripple, W., 2008. Linkages between wolf presence and aspen recruitment in the Gallatin elk winter range of southwestern Montana, USA. *Forestry* 81:195-207.
- Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., Gill, R. 2010. Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? *Forestry: An International Journal of Forest Research* 83:93-102.
- Hart B.L., Hart, L.A. 2018. How mammals stay healthy in nature: the evolution of behaviours to avoid parasites and pathogens. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* B3732017020520170205.

- Hassell, J.M., Begon, M., Ward, M.J., Fèvre, E.M. 2017. Urbanization and disease emergence: Dynamics at the wildlife-livestock-human Interface. *Trends in Ecology and Evolution* 32:1.
- Hawley D.M., Altizer, S.M. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* 25:48-60.
- Herfindal, I., Tremblay, J.-P., Hester, A.J., Lande, U.S., Wam, H.K., 2015. Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose. *Forest Ecology and Management* 348:97-107.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G.R., Moen, J., 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell, K., Duncan, P., Bergström, R., Pastor, J. (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97-141.
- Heuzé, P., Schnitzler, A., Klein, F., 2005. Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. *Annals of Forest Science* 62:175-181.
- Hewitt DG. 2011. *Biology and management of white-tailed deer*. New York: CRC Press Taylor & Francis Group. 674p.
- Hofmeester, T.R., Sprong, H., Jansen, P.A., Prins, H.H.T., van Wieren, S.E. 2017. Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites and Vectors* 10:433.
- Hrazililova, K., Lesiczka, P.M., Bardon, J., Vyroubalova, S., Simek, B., Zurek, L., Modrý D. 2021. Wild boar as a potential reservoir of zoonotic tick-borne pathogens. *Ticks and Tick-borne Diseases* 12:101558.
- Hughes, J., Albon, S., Irvine, R., Woodin, S. 2009. Is there a cost of parasites to caribou? *Parasitology* 136:253-265.
- Illius, A.W., Fitzgibbon, C. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour* 47:481-484.
- IPCC, 2012 - Field, C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.-K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, and P.M. Midgley (Eds.) Available from Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, Cambridge CB2 8RU ENGLAND, 582 pp.
- Jaenson, T.G.T., Jaenson, D.G.E., Eisen, L., Petersson, E., Lindgren, E. 2012. Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasites and Vectors* 5:8.
- Jepson, P., Schepers, F., 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.
- Johnson, C.N., Prior, L.D., Archibald, S., Poulos, H.M., Barton, A.M., Williamson, G.J., Bowman, D.M.J.S. 2018. Can trophic rewilding reduce the impact of fire in a more flammable world? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373.
- Jolles, A.E., Beechler, B.R., Dolan, B.P. 2015. Beyond mice and men: environmental change, immunity and infections in wild ungulates. *Parasite Immunology* 37:255-266.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones, E.O., Webb, S.D., Ruiz-Fons, F.J., Albon, S., Gilbert, L. 2011. The effect of landscape heterogeneity and host movement on a tick-borne pathogen. *Theoretical Ecology* 4:435-448.
- Jore, S., Vanwambeke, S.O., Viljugrein, H., Isaksen, K., Kristoffersen, A.B., Woldehiwet, Z., Johansen, B., Brun, E., Brun-Hansen, H., Westermann, S., Larsen, I.-L., Ytrehus, B., Hofshagen, M. 2014. Climate and environmental change drives *Ixodes ricinus* geographical expansion at the northern range margin. *Parasites and Vectors* 7:11.
- Kaji K, Saitoh T, Uno H, Matsuda H, Yamamura K. 2010. Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: theory and practice. *Population Ecology* 52: 373-387.
- Kervinio, Y. 2020. Rapport de première phase de l'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques EFSE : Du constat à l'action. Ministère de la transition écologique, La Documentation Française, 268 p.
- Kiffner, C., Zucchini, W., Schomaker, P., Vor, T., Hagedorn, P., Niedrig, M., Rühle, F. 2010. Determinants of tick-borne encephalitis in counties of southern Germany, 2001-2008. *International Journal of Health Geographics* 9:42
- Kilpatrick, H.J., Labonte, A.M., Stafford, K.C. 2014. The Relationship Between Deer Density, Tick Abundance, and Human Cases of Lyme Disease in a Residential Community. *Journal of Medical Entomology*, 51:777-784.
- Knap N., Avsic-Zupanc T. 2013. Correlation of TBE Incidence with Red Deer and Roe Deer Abundance in Slovenia. *PLoS ONE* 8:e66380.
- Kramer, K., Groen, T.A., Van Wieren, S.E. 2003. The interacting effects of ungulates and fire on forest dynamics: an analysis using the model FORSPACE. *Forest Ecology and Management* 181:205-222.
- Kuijper, D.P.J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., Jędrzejewska, B., 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36:1263-1275.

- Lambert, S., Ezanno, P., Garel, M., Gilot-Fromont, E. 2018. Demographic stochasticity drives epidemiological patterns in wildlife with implications for diseases and population management. *Scientific Reports* 8:16846.
- Laurent, L., Mårell, A., Balandier, P., Holveck, H., Saïd, S. 2017a. Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests. *iForest* 10:837-844.
- Laurent, L., Mårell, A., Korboulewsky, N., Saïd, S., Balandier, P. 2017b. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *Forest Ecology and Management* 391:239-245.
- Lecomte, X., Caldeira, M.C., Catry, F.X., Fernandes, P.M., Jackson, R.B., Bugalho, M.N. 2019. Ungulates mediate trade-offs between carbon storage and wildfire hazard in Mediterranean oak woodlands. *Journal of Applied Ecology* 56:699-710.
- Levi, T., Kilpatrick, A.M., Mangel, M., Wilmers, C.C. 2012. Deer, predators, and the emergence of Lyme disease. *PNAS* 109:27.
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* 153:649-659
- Lima, S.L., Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640
- Löff, M., Barrere, J., Engman, M., Petersson, L.K., Villalobos, A. 2021. The influence of fencing on seedling establishment during reforestation of oak stands: a comparison of artificial and natural regeneration techniques including costs. *European Journal of Forest Research* 140:807-817.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory *Oikos* 107:433-438.
- Mårell, A., Archaux, F., Korboulewsky, N. 2009. Floral herbivory of the wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) by roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Plant Species Biology* 24:209-214.
- Medlock, J.M., Hansford, K.M., Bormane, A., Derdakova, M., Estrada-Peña, A., George, J.-C., Golovljova, I., Jaenson, T.G.C., Jensen, J.-K., Jensen, P.M., Kazimirova, M., Oteo, J.A., Papa, A., Pfister, K., Plantard, O., Randolph, S.E., Rizzoli, A., Santos-Silva, M.M., Sprong, H., Vial, L., Hendrickx, G., Zeller, H., Van Bortel, W. 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasites and Vectors*, 6:1.
- Mick, V., Le Carrou, G., Corde, Y., Game, Y., Jay, M., Garin-Bastuji, B. 2014. *Brucella melitensis* in France: Persistence in wildlife and probable spillover from Alpine Ibex to domestic animals. *PLOS ONE* 9:e94168.
- Milotić, T., Hoffmann, M. 2016. Reduced germination success of temperate grassland seeds sown in dung: consequences for post-dispersal seed fate. *Plant Biology* 18:1038-1047.
- Munns, W.R. 2006. Assessing risks to wildlife populations from multiple stressors: Overview of the problem and research needs. *Ecology and Society* 11:23.
- Mohr, D., Cohnstaedt, L. W., 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* 37:693-700.
- Morand, S., Lajaunie, C. 2021. Outbreaks of Vector-Borne and Zoonotic Diseases Are Associated With Changes in Forest Cover and Oil Palm Expansion at Global Scale. *Frontiers in Veterinary Sciences* 24 March 2021.
- Morellet, N., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., Maillard, D. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44:634-643.
- Murray, B. D., Webster, C. R., Bump, J. K. 2013. Broadening the ecological context of ungulate-ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen. *Ecology* 94:1317-1326.
- Mysterud, A., Easterday, W., Stigum, V.M., Bjørnsgaard, A., Erling, A., Meisingset, L., Viljugrein, H. 2016. Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems. *Nature Communications* 7:11882.
- Navarro, L.M., Pereira, H.M. 2012. Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems* 15:900-912.
- Olmsted, C. F., Betras, T., Pasquini, S. C., Destefano, S., Faison, E., Carson, W. P. 2021. Characteristics of stem-breaking by moose (*Alces alces*, Cervidae): A case-study and worldwide review. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 147:304-315.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao, K.R. Kassem. 2004. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience* 51:933-938.
- Pascual-Rico, R., Morales-Reyes, Z., Aguilera-Alcala, N., Olszanska, A., Sebastian-Gonzalez, E., Naidoo, R., Moleon, M., Lozano, J., Botella, F., von Wehrden, H., Martin-Lopez, B., Sanchez-Zapata, J.A., 2021. Usually hated, sometimes loved: A review of wild ungulates' contributions to people. *Science of the Total Environment* 801, 149652.
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M., Fernandez, N., Bullock, J.M., Ceausu, S., Cortes-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., Pe'er, G., Plieninger, T., Rey Benayas, J.M., Sandom, C.J., Svenning, J.C., Wheeler, H.C. 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364.

- Picot, D., Bideau, E., Hamard, J.P., Calatayud, F., Ducouso, A., Ballon, P. 2006. Impact of roe deer fraying on sessile oak - initial experimental findings. *Revue Forestiere Francaise* 58:521-530.
- Pietschmann, J., Mur, L., Blome, S., Beer, M., Pérez-Sánchez, R., Oleaga, A., Sánchez-Vizcaíno, J.M. 2016. African swine fever virus transmission cycles in Central Europe: Evaluation of wild boar-soft tick contacts through detection of antibodies against *Ornithodoros erraticus* saliva antigen. *BMC Veterinary Research* 2:1.
- Pioz, M., Loison, A., Gauthier, D., Gibert, P., Jullien, J.M., Artois, M., Gilot-Fromont, E. 2008. Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia* 155:691-704.
- Ploeger, H.W., Everts, R.R. 2018. Alarming levels of anthelmintic resistance against gastrointestinal nematodes in sheep in the Netherlands. *Veterinary Parasitology* 262:11-15.
- Proffitt, K. M., Hebblewhite, M., Peters, W., Hupp, N., & Shamhart, J. 2016. Linking landscape-scale differences in forage to ungulate nutritional ecology. *Ecological Applications* 26:2156-2174.
- Rand, P.W., Lubelczyk, C., Lavigne, G.R., Elias, S., Holman, M.S., Lacombe, E.H., Smith, R.P. 2003. Deer Density and the Abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 40:179-184.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reimoser, F., Armstrong, H., Suchant, R. 1999. Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. *Forest Ecology and Management* 120:47-58.
- Requardt, A., Pöker, J., Köhl, M., Schuck, A., Janse, G., Mavsar, R., Päivinen, R. 2008. Feasibility study on means of combating forest dieback in the European Union. In, Technical Report, December 2007. Federal Research Centre for Forestry and Forest Products (BFH) and European Forest Institute (EFI).
- Robinson, M., Shaw, S.E., Morgan, E.R. 2009. *Anaplasma phagocytophilum* infection in a multi-species deer community in the New Forest, England. *European Journal of Wildlife Research* 55:439-442.
- Romero, L.M., Wingfield, J.C. 2016. Tempests, poxes, predators, and people: Stress in wild animals and how they cope. *Oxford Series in Behavioral Neuroendocrinology*. Oxford University Press, New York.
- Rosenthal, J.P., Kotanen, P.M., 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145-148.
- Ruiz-Fons, F., Fernandez-de-Mera, I.G., Acevedo, P., Hofle, U., Vicente, J., de la Fuente, J., Gortazar, C. 2006. Ixodid ticks parasitizing Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and European wild boar (*Sus scrofa*) from Spain: Geographical and temporal distribution. *Veterinary Parasitology* 140:133-142.
- Ruiz-Fons, F., Gilbert, L. 2010. The role of deer as vehicles to move ticks, *Ixodes ricinus*, between contrasting habitats. *International Journal for Parasitology* 40:1013-1020.
- Saint-Andrieux, C., Calenge, C., Bonenfant, C. 2020. Comparison of environmental, biological and anthropogenic causes of wildlife-vehicle collisions among three large herbivore species. *Population Ecology* 62:64-79
- Say-Sallaz, E., Chamailé-Jammes, S., Fritz, H., Valeix, M. 2019. Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* 235:36-52.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210:1041-1043.
- Sih A. 2005. Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. In: Barbosa P & Castellanos I, editors. *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford University Press, USA. pp. 256-278.
- Simpson, D., Teague, M.S., Weeks, J.K., Lewis, A.D., D'Addio, P.M., Moore, J.D., Thompson, J.A., Harris, A.C., Cannella, R.T., Kaup, B.Z., Kerscher, O., Leu, M. 2019. Broad, Multi-Year Sampling Effort Highlights Complex Dynamics of the Tick-Borne Pathogen *Ehrlichia chaffeensis* (Rickettsiales: Anaplasmatacae). *Journal of Medical Entomology* 56:162-168.
- Stankowich, T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141:2159-2173.
- Stone, B.L., Tourand, Y., Brissette, C.A. 2017. Brave New Worlds: The Expanding Universe of Lyme Disease. *Vector-borne and Zoonotic Diseases* 17:619-629.
- UICN. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature. <https://www.iucnredlist.org/>. Downloaded on November 25, 2021.
- Vayssier-Taussat, M., Kazimirova, M., Hubalek, Z., Hornok, S., Farkas, R., Cosson, J.-F., Bonnet, S., Vourch, G., Gasqui, P., Mihalca, A.D., Plantard, O., Silaghi, C., Cutler, S., Rizzoli, A. 2015. Emerging horizons for tick-borne pathogens: from the "one pathogen-one disease" vision to the pathobiome paradigm. *Future Microbiology* 10:2033-2043
- Vazquez-Prokopec, G.M., Perkins, A., Waller, L.A., Lloyd, A.L., Reiner, R.C., Scott, T.W., Kitron, U. 2016. Coupled Heterogeneities and Their Impact on Parasite Transmission and Control. *Trends in Parasitology* 32:5.
- Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., Saint-Andrieux, C., 2006. Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. *Mammal Review* 36 :217-234.
- Vignon, V., Barbarreau, H. 2008. Collisions entre véhicules et ongulés sauvages : quel coût économique ? Une tentative d'évaluation. *Faune Sauvage* 279:31-35.

- Vistnes, I., Nellemann, C., Jordhøy, P., Strand, O. 2004. Effects of infrastructure on migration and range use of wild reindeer. *Journal of Wildlife Management* 68:101-108.
- Watts, A.G., Saura, S., Jardine, C., Leighton, P., Werden, L., Fortin, M.-J. 2018. Host functional connectivity and the spread potential of Lyme disease. *Landscape Ecology* 33:1925-1938.
- Widmer, O., Säid, S., Miroir, J., Duncan, P., Gaillard, J.-M., Klein, F., 2004. The effects of Hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management* 195:237-242.
- Wilby, A., Shachak, M., Boeken, B. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92:436-444.
- Wisdom, M.J., Vavra, M., Boyd, J. M., Hemstrom, M.A., Ager, A.A., Johnson, B.K. (2006). Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildlife Society Bulletin* 34:283-292.
- Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Garcia, D. 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144:33-42.