



HAL
open science

Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes

Christophe Baltzinger

► To cite this version:

Christophe Baltzinger. Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Sciences de l'environnement. HDR en Sciences de la Vie - Biologie des populations et écologie, Université d'Orléans, 2016. tel-02605441

HAL Id: tel-02605441

<https://hal.inrae.fr/tel-02605441>

Submitted on 16 May 2020

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.

Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Forestiers

HDR présentée par
Christophe BALTZINGER

Soutenue le 24 novembre 2016

En Sciences de la Vie - Biologie des populations et écologie

**Pour une approche intégrée
du rôle des ongulés sauvages dans
l'assemblage des communautés végétales
et le fonctionnement des écosystèmes**

RAPPORTEURS

Hélène VERHEYDEN

Emmanuel CORCKET

Pierre-Michel FORGET

Chargée de Recherche - HDR, INRA

Maître de Conférences - HDR, Université de Bordeaux

Professeur, MNHN

JURY

Hélène VERHEYDEN

Emmanuel CORCKET

Pierre-Michel FORGET

Olivier PAYS

Thierry TATONI

Jean-Louis MARTIN

Franck BRIGNOLAS

Chargée de Recherche - HDR, INRA

Maître de Conférences - HDR, Université de Bordeaux

Professeur, MNHN

Maître de Conférences - HDR, Université d'Angers

Professeur, Université d'Aix-Marseille

Directeur de Recherche, CNRS

Professeur, Université d'Orléans

ÉCOUTEZ !

Écoutez !
Puisqu'on allume les étoiles,
c'est qu'elles sont à
quelqu'un nécessaires ?
C'est que quelqu'un désire
qu'elles soient ?
C'est que quelqu'un dit perles
ces crachats ?
Et, forçant la bourrasque à midi des
poussières,
il fonce jusqu'à Dieu,
craint d'arriver trop tard, pleure,
baise sa main noueuse, implore
il lui faut une étoile!
jure qu'il ne peut supporter
son martyr sans étoiles.

Ensuite,
il promène son angoisse,
il fait semblant d'être calme.
Il dit à quelqu'un :
" Maintenant, tu vas mieux,
n'est-ce pas ? T'as plus peur ? Dis? "

Écoutez !
Puisqu'on allume les étoiles,
c'est qu'elles sont à
quelqu'un nécessaires ?
c'est qu'il est indispensable,
que tous les soirs
au-dessus des toits
se mette à luire seule au moins
une étoile ?

Vladimir Maïakovski

PSAUME 23

Le seigneur est mon berger
Je ne manque de rien
Sur des prés d'herbe fraîche
Il me fait reposer

Il me mène vers les eaux tranquilles
Et me fait revivre
Il me conduit par le juste chemin
Pour l'honneur de son nom

Si je traverse les ravins de la mort
Je ne crains aucun mal
Car tu es avec moi
Ton bâton me guide et me rassure

Tu prépares la table pour moi
Devant mes ennemis
Tu répands le parfum sur ma tête
Ma coupe est débordante

Grâce et bonheur m'accompagnent
Tous les jours de ma vie
J'habiterai la maison du seigneur
Pour la durée de mes jours

Interprété par Daniel Darc le 3 Juillet 2004
aux Eurockéennes de Belfort, scène de la plage

REMERCIEMENTS

*Ce n'est jamais très simple de trouver les mots justes ...
Bien sûr, j'ai ici une pensée pour toute ma famille, pour mes amis,
mes collègues, mes étudiants*

Une pensée particulière pour mes parents

*Une pensée pour Marie,
Salomé, Joseph, Mayeul et Damien, ils sont là tous les jours*

Une caresse à Timoun - 15/08/2002-07/03/2016

*Le parcours est jalonné de rencontres,
Toujours ... sur la route,*

Merci au jury pour cette rencontre,

Aux belles rencontres ...

Aux belles musiques ...

Aux beaux récits ...

*[...] A la joie
A la beauté des rêves
A la mélancolie
A l'espoir qui nous tient
A la santé du feu
Et de la flamme
A ton étoile [...]*

Noir Désir

ABSTRACT

Successive ecological filtering processes including dispersal limitation (species ability to reach an environment), environmental filtering (local abiotic constraints to species settlement) and biotic interactions among plants (competition, facilitation) and across trophic levels act upon regional species pools to form dynamic and transient plant assemblages.

Native herbivorous ungulates regularly disperse numerous diaspores (zoochory), create local chemical and physical heterogeneity through small scale soil disturbance (ecosystem engineering) and also selectively consume plants (herbivory), whereby they shape plant assemblages by intervening in the different ecological filtering processes. The ecological processes through which large ungulates locally affect both abiotic and biotic conditions make plant communities more susceptible to invasion by non-resident species (both native colonizers and exotic invaders); I therefore discuss ungulates' role in shaping plant assemblages within the framework of the theory of invasibility proposed by Davis *et al.* (2000). Here, I specifically highlight how complementary zoochorous processes in a guild of large ungulates affect the composition and spatial distribution patterns of plant assemblages.

In this manuscript, I present different results addressing the different filtering effects. For instance, results from a trait-based meta-analysis show how endozoochory, hoof- and hair-epizoochory differentially filter the regional species pool. Interactions among vectors, seeds and plant traits also intervene in the seed dispersal cycle (emigration, transfer and settlement) and seed dispersal effectiveness. I also highlight how closely ungulates may combine seed dispersal with abiotic filtering.

My colleagues and I show that herbivorous ungulates, as selective and daily long-distance seed dispersal vectors, play a role in determining the spatial and temporal dynamics of meta-communities. These animals are likely to affect plant responses to global changes such as habitat fragmentation, land use changes and climate warming, and may have contributed to plant migration patterns since the last glaciation. As primary consumers they also occupy an in-between position within the food web and may thus compete for feeding resources with other groups such as insects with potential trophic cascading effects on bird communities.

Through the many interactions ungulates are involved in, we have to consider their global role as dynamic actors in ecosystem functioning and potential tools to rehabilitate degraded habitats via seed dispersal and associated engineering effects.

KEYWORDS

Plant-animal interactions; zoochory; herbivory; physical and chemical engineering effects; ungulates; ecological filter; plant assemblages

RÉSUMÉ

Les processus successifs de filtrage écologique dont le frein à la dispersion (la capacité des plantes à atteindre un environnement), le filtre environnemental (contraintes abiotiques locales à l'installation des plantes), et les interactions biotiques entre plantes (compétition, facilitation) et avec d'autres niveaux trophiques agissent sur le pool régional de plantes pour créer localement des assemblages de plantes dynamiques et transitoires.

Les ongulés herbivores autochtones dispersent régulièrement de nombreuses diaspores (zoochorie), créent localement de l'hétérogénéité chimique et physique par des perturbations du sol de faible surface (effets d'ingénierie) et consomment sélectivement les plantes (herbivorie), façonnant ainsi les assemblages de plantes en intervenant à chaque niveau de filtrage écologique. Les processus écologiques par lesquels les grands ongulés affectent localement les conditions abiotiques et biotiques rendent les communautés de plantes plus sujettes à l'invasion par des espèces non résidentes (à la fois colonisatrices autochtones et invasives exotiques) ; je discute ainsi du rôle des ongulés sauvages dans la fluctuation des ressources disponibles pour l'assemblage des communautés végétales dans le cadre de la théorie de l'invasibilité proposée par Davis *et al.* (2000). En particulier, j'illustre comment les mécanismes complémentaires de dispersion zoochore par une guilda de grands ongulés modulent la composition et les patrons de distribution spatiale des assemblages de plantes.

Je présente dans ce manuscrit différents résultats traitant des effets des ongulés sauvages comme filtre écologique. Par exemple, une méta-analyse européenne basée sur les traits des plantes montre comment l'endozoochorie, l'épizoochorie sous les sabots et dans le pelage filtrent différenciellement le pool régional de plantes. Les interactions entre traits des vecteurs, des diaspores et des plantes interviennent dans les trois phases de la dispersion (émigration, transfert et immigration) et l'efficacité de la dispersion. Je mets aussi en évidence comment les ongulés combinent étroitement zoochorie et effets d'ingénierie physique et chimique.

Ainsi, mes collègues et moi suggérons que les ongulés herbivores, en tant que vecteurs quotidiens, sélectifs et à longue distance des diaspores peuvent jouer un rôle déterminant dans les dynamiques spatiales et temporelles des méta-communautés. Ces animaux sont susceptibles de moduler la réponse des plantes aux changements globaux contemporains : fragmentation des habitats, changement d'utilisation des terres et réchauffement climatique, et ont probablement contribué aux patrons passés de migration post-glaciaire. En tant que consommateurs primaires, ils occupent une position clé au sein de la chaîne alimentaire et peuvent ainsi concurrencer d'autres groupes, comme l'entomofaune, dans l'accès aux ressources avec de potentiels effets de cascades trophiques sur les communautés d'oiseaux.

Au travers des multiples interactions dans lesquelles sont impliqués les ongulés sauvages, nous avons à les considérer plus généralement comme des acteurs dynamiques dans les assemblages de plantes, le fonctionnement des écosystèmes et des agents potentiels de restauration d'habitats dégradés via la zoochorie et les effets associés d'ingénierie.

MOTS CLÉS

Interactions plantes-animaux ; zoochorie; herbivorie; ingénierie physique et chimique; ongulés; filtre écologique; assemblage de plantes

SOMMAIRE DES ILLUSTRATIONS PAR CHAPITRE

LISTE DES ENCARTS

CH1- Encart 1. Quels gradients pour les approches multi-espèces multi-traits ?

CH2- Encart 2. Dispositifs expérimentaux pour étudier les effets de l'herbivorie sur la végétation

CH3- Encart 3. Compartiments de flore à différentes échelles spatiales et temporelles

CH4- Encart 4. Les approches par caractéristiques des plantes et leurs diaspores

LISTE DES TABLEAUX

CH1- Tableau 1 à 3

CH2- Tableau 4 à 5

CH3- Tableau 6 à 10

CH4- Tableau 11 à 12

LISTE DES FIGURES

CH1- Figure 1 à 3

CH2- Figure 4 à 26

CH3- Figure 27 à 39

CH4- Figure 40 à 45

SOMMAIRE

CHAPITRE 0 - Les chemins de traverse	p1
CHAPITRE 1 - Ingénieurs de l'écosystème, un concept adapté aux ongulés sauvages	p5
CH1A - Bref historique et évolution du concept d'ingénieurs de l'écosystème	p6
CH1B - Les différents types d'effets des ongulés sauvages	p8
CH1B1 - Les effets d'ingénierie non associés à l'herbivorie	p8
CH1B2 - Les effets d'ingénierie associés à l'herbivorie	p10
CH1B3 - Les effets intrinsèques de l'herbivorie	p12
CH1C - Intégration des effets d'ingénierie et d'interactions trophiques des ongulés sauvages	p15
CHAPITRE 2 - Les ongulés sauvages et les interactions trophiques	p18
CH2A - Sélectivité alimentaire	p19
CH2B - Herbivorie	p23
CH2B1 - Réponse à l'échelle de l'espèce	p23
CH2B2 - Réponse à l'échelle des groupes fonctionnels et des communautés	p29
CH2C - Exemples de cascades trophiques	p34
CH2D - « Le feuillage est le fruit » : pont entre herbivorie et zoochorie	p38
CHAPITRE 3 - Les ongulés sauvages et le transport zoochore	p48
CH3A - Les ongulés sauvages et la diversité des mécanismes zoochores	p50
CH3B - Les phases et l'efficacité de la zoochorie par les ongulés sauvages	p54
CH3C - La phase d'émigration	p57
CH3D - La phase de transfert	p58
CH3D1 - La distribution des temps de rétention	p59
CH3D2 - Le couplage avec les déplacements des vecteurs	p64
CH3D3 - Observations innovantes en temps réel	p67
CH3E - La phase d'immigration	p68
CH3F - La dispersion secondaire	p69
CH3F1 - Diplochorie et coléoptères coprophages	p69
CH3F2 - Diplochorie et épizoochorie sous les sabots	p70

CHAPITRE 4 - Ongulés sauvages et assemblages de plantes : un filtrage écologique à plusieurs niveaux	p71
CH4A - Les filtres écologiques du pool régional de plantes à la communauté végétale locale	p72
CH4B - Frein à la dispersion et zoochorie	p76
CH4C - Filtre environnemental et modification des conditions locales	p78
CH4D - Les interactions biotiques (entre plantes & entre plantes et d'autres organismes)	p80
CH4E - Effets combinés des ongulés sauvages et dynamiques de la végétation	p82
CH4E1 - Les ressources fluctuantes dans les communautés végétales	p82
CH4E2 - Exemples d'effets combinés des ongulés sauvages sur la végétation	p83
CH4E3 - La formidable histoire de <i>Cynoglossum germanicum</i>	p84
CHAPITRE 5 - Perspectives de recherche	p87
CH5A - Approches chronologique et rétrospective de la zoochorie	p88
CH5B - Développements du programme de recherche DIPLO	p89
CH5C - Initier et contribuer aux approches intégrées	p91
CHAPITRE 6 - Références	p92
CH6A - Références de nos travaux	p93
CH6B - Références externes	p95
CHAPITRE 7 - Curriculum vitae détaillé	p104

Nota Bene. Mes travaux (Articles, Communications, Publication de Vulgarisations et Autres Productions) sont repris dans le corps du manuscrit avec la codification de la classification **HCERES** et un numéro chronologique, afin de les signaler au sein de la littérature citée (**ACL** - Articles à Comité de Lecture ; **ACLp** Articles à Comité de Lecture en préparation ; **ACSL** - Articles Sans Comité de Lecture ; **C-ACTI** - Conf. internationales ; **C-ACTN** - Conf. nationales; **C-COM** - Conf. sans actes; **C-AFF** - Conf. affiches ; **PV** - Vulgarisation ; **AP** - Autres Productions. Ils sont tous référencés dans les CHAPITRES 6 (Références de nos travaux) et 7 (CV détaillé). Il en va de même pour tous les mémoires d'étudiants encadrés et repris avec un numéro chronologique (**Post-doc, PhD, MSc, BTS, Ing.** et **Lic.**).

CHAPITRE 0 - LES CHEMINS DE TRAVERSE

L'objectif de ce manuscrit est de proposer, réfléchir à et avancer vers une vision intégrée du rôle des ongulés sauvages, grands herbivores, dans le fonctionnement des écosystèmes des forêts tempérées. Ces consommateurs primaires occupent une position intermédiaire au sein de la chaîne alimentaire entre les producteurs primaires et leurs prédateurs, et se trouvent par la même au cœur d'un réseau d'interactions multiples, directes et indirectes, biotiques avec les organismes qui dépendent des mêmes ressources alimentaires, et abiotiques avec différents compartiments de leur domaine vital. En particulier, ces réflexions portent sur les processus clés via lesquels les grands herbivores interviennent dans les règles d'assemblage pour façonner les communautés végétales. Ils interfèrent dans la réponse de différents organismes aux perturbations, à différentes échelles spatiales, temporelles et niveaux d'assemblage (de l'individu à la méta-communauté). Ils participent entre autres à la colonisation à longue distance de nouveaux habitats, mais aussi facilitent les flux d'individus et de diaspores entre populations, communautés et contribuent ainsi à la dynamique des méta-communautés.

Différents auteurs insistent sur le rôle déterminant des ongulés, sauvages et domestiques, dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Hobbs (1996) décrit d'importants agents de changement des écosystèmes, qui créent de l'hétérogénéité spatiale, modulent les processus de succession et contrôlent le basculement des écosystèmes vers différents états stables alternatifs (Hidding *et al.*, 2013). Plus récemment, concernant notamment le cycle des nutriments, Murray *et al.* (2013) insistent sur la nécessité d'élargir le contexte écologique des interactions ongulés-écosystèmes, et de réexaminer le rôle dynamique des espèces d'ongulés dans leur capacité à moduler les processus écosystémiques. Gill & Beardall (2001), Rooney & Waller (2003) discutent de leurs effets directs et indirects et Royo *et al.* (2010) soulignent que parfois ces effets sont insidieux et difficiles à isoler.

A l'échelle du paysage et plus particulièrement de la matrice paysagère, Couvreur *et al.* (2004, 2005) considèrent ces grands herbivores comme des corridors écologiques dynamiques, permettant aux plantes en particulier, de se mouvoir sur de longues distances. Cette notion d'acteurs de flux à l'échelle des paysages s'applique non seulement au transfert de diaspores et d'invertébrés aquatiques (Vanschoenwinkel *et al.*, 2008), mais aussi à celui des nutriments (Abbas *et al.*, 2012 pour le chevreuil *Capreolus capreolus* ; Seagle, 2003 pour le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus*) ainsi qu'à la redistribution des carcasses de chasse mobilisées par les sangliers (*Sus scrofa*) et autres charognards (Mateo-Tomás *et al.*, 2015). Ils font également le lien entre des échelles paysagères larges et les échelles locales plus fines, par exemple comme un filtre agissant sur le pool régional de plantes pour déterminer les communautés végétales locales (ACL13).

Cette prise de conscience générale a amené les écologues à rechercher des interactions encore plus insolites et jusqu'ici inexplorées, comme notamment le rôle des carcasses de cerf de Virginie (Bump *et al.*, 2009) jouant le rôle de perforateur de la végétation du sous-bois et contribuant à l'hétérogénéité spatiale des conditions locales par une concentration en nutriments. De nombreux travaux ont également mis en avant des réseaux d'interactions complexes au sein des chaînes alimentaires, et le rôle de ces acteurs dynamiques dans des cascades trophiques impliquant des organismes terrestres comme les prédateurs, les grands herbivores, les plantes, certains groupes d'invertébrés et les oiseaux, mais aussi des organismes souterrains, en particulier les vers de terre (Dávalos *et al.*, 2015 ; Dobson & Blossey, 2015).

L'herbivorie est de loin l'interaction qui a été la plus étudiée, et qui draine encore actuellement le plus de publications. Le cerf de Virginie en Amérique du Nord est l'espèce pour laquelle la plupart des champs de recherche ont été abordés. Néanmoins les études qui confrontent et associent différents processus liés à la présence des herbivores et leurs effets sur les communautés végétales ou la démographie des plantes sont beaucoup moins nombreuses. On peut citer : herbivorie et apport de nutriments par miction et défécation en Suède (Persson *et al.*, 2005); herbivorie et zoochorie (Vellend *et al.*, 2006); et herbivorie et ingénierie physique (ACL18p).

Une récente méta-analyse sur les effets de différents organismes en tant qu'ingénieurs de l'écosystème sur la richesse spécifique de différentes communautés (Romero *et al.*, 2015) souligne que très peu d'études sont mobilisées pour les latitudes tempérées et les grands mammifères en général. En particulier, nos résultats semblent aller à l'encontre des patrons globaux observés par Romero *et al.* (2015) et justifient que cette thématique se développe (ACL18p). Le rôle de filtre écologique est plus récemment mobilisé dans les études traitant des ongulés sauvages (ACL13; Begley-Miller *et al.*, 2014; Suzuki *et al.*, 2013).

Des efforts de synthèse sur les effets des ongulés sauvages sont aussi nécessaires du fait de la diversité des traits de ces espèces que ce soit en lien avec l'alimentation (régime alimentaire, mode de digestion), la morphologie (masse corporelle, hauteur) et le comportement (socialité, utilisation de l'habitat), mais aussi du fait de la diversité des assemblages d'ongulés sauvages en termes de composition et d'abondance relative.

Contrairement aux communautés de grands mammifères en milieux tropicaux qui sont menacées entre autres de surexploitation par la chasse, de destruction de leurs habitats et sont fortement appauvries à la fois en nombre d'espèces et en abondance, au point que se pose la question d'espèces pour les remplacer fonctionnellement dans le rôle de disperseurs de plantes à larges fruits (Galetti *et al.*, 2015); les populations des grands herbivores en milieux tempérés, du fait de leurs effets globaux, sont décrites comme surabondantes (Côté *et al.*, 2004) : cela concerne les espèces de cervidés dans l'hémisphère Nord (cerf de Virginie dans l'Est des Etats-Unis, cerf Sika *Cervus nippon* au Japon, cerf mulot *Odocoileus hemionus* en Californie), ou bien d'autres espèces invasives comme le sanglier dans différentes régions du monde, ou l'introduction du cerf élaphe *Cervus elaphus* en Nouvelle Zélande par exemple.

On passe ainsi d'une situation de raréfaction voire de disparition des ongulés sauvages en milieux tropicaux à une situation de surabondance en milieux tempérés, avec des niveaux d'abondance supérieurs à leurs optimums historiques. Cet état des lieux résulte initialement de politiques de protection, de la disparition ou de la forte réduction de leurs prédateurs naturels, de l'impossibilité pour les chasseurs de remplacer fonctionnellement ces prédateurs notamment en termes de présence permanente et de sentiment d'insécurité au sein du paysage mais aussi en termes de qualité des prélèvements, d'une régression et d'un vieillissement des effectifs de chasseurs, pour lesquels la chasse devient beaucoup plus un loisir qu'un moyen de subvenir à leurs besoins alimentaires et finalement d'une amélioration des ressources alimentaires disponibles tout au long de l'année, et en particulier pendant les périodes hivernales, plus contraignantes.

Les effectifs des populations des trois espèces d'ongulés sauvages les plus communes en France connaissent une augmentation constante et parallèle depuis une quarantaine d'années, elle-même couplée à une expansion géographique, et à une cooccurrence actuelle presque systématique. Cette situation dépasse le cadre restreint des écosystèmes forestiers, puisque cerfs, chevreuils (*Capreolus capreolus*) et sangliers s'alimentent aussi en milieu ouvert (prairies, cultures agricoles) et en lisière de forêts.

Pour ces espèces surabondantes d'herbivores qui peuvent remettre en cause le maintien du couvert forestier, en modifier la composition spécifique et profondément simplifier les communautés floristiques et fauniques (Allombert *et al.*, 2005a-b; Stockton *et al.*, 2005), certains auteurs ont fréquemment eu recours au terme d'espèces clés de voûte. Cependant la définition d'une espèce clé de voûte décrit une espèce aux effets disproportionnés relativement à son abondance, avec comme exemple les prédateurs en bout de chaîne alimentaire. Dans les exemples présentés ci-dessus, on peut considérer les effets très forts mais proportionnés au niveau d'abondance des espèces concernées. Dans le contexte en milieu tempéré qui nous intéresse donc ici, le terme d'espèces dominantes à fort potentiel d'interactions me paraît plus approprié au cas des fortes densités de grands herbivores. Dans la suite de ce manuscrit, je vais concentrer mon propos sur les espèces d'ongulés sauvages, grands herbivores, des écosystèmes tempérés de l'hémisphère Nord, en Europe

(cerf, chevreuil et sanglier) et en Amérique du Nord (cerf à queue noire *Odocoileus hemionus sitchensis*), qu'ils soient natifs ou introduits, ce sont les modèles de mes travaux de recherche.

Certains travaux, évaluations de projets et d'articles scientifiques, participations à différents groupes de travail, lectures bibliographiques ont élargi cet éventail initial et m'ont amené à considérer aussi les ongulés domestiques (vaches, ânes, moutons, chèvres) pour compléter des gradients de traits (ACL11&13), à m'intéresser à de nouvelles espèces de ces biomes (du cerf à queue noire à son congénère le cerf de Virginie), ainsi qu'à faire quelques incursions en Asie avec le cerf Chital *Axis axis*, et même à étudier d'autres mammifères comme l'ours brun *Ursus arctos* (ACL14).

Ces **chemins de traverse** et différentes rencontres ont forgé ce projet d'essayer de proposer une vision décloisonnée du rôle des grands herbivores principalement dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Ce manuscrit s'organise ainsi en 5 chapitres successifs. Le **chapitre 1** aborde la notion **d'ingénieurs de l'écosystème** en montrant en quoi elle s'applique et elle est pertinente pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans le fonctionnement des écosystèmes, cette notion a naturellement évolué en intégrant les effets trophiques des grands herbivores, dans certains cas non dissociables des effets d'ingénierie. Le **chapitre 2** prend le relais et traite spécifiquement des **interactions trophiques**, de l'échelle de l'espèce à celle des groupes fonctionnels et des communautés végétales, puis par effets cascades sur d'autres communautés fauniques. Je boucle ce chapitre en revisitant l'hypothèse de Janzen (1984) « Foliage Is The Fruit », qui traite de la dispersion endozoochore des petites diaspores en lien avec l'herbivorie. Le **chapitre 3** aborde naturellement les processus d'ingénierie de **transport zoochore**, dispersion des plantes par des vecteurs biotiques, les grands herbivores et via différents mécanismes (endozoochorie partielle et totale, épizoochorie dans le pelage et sous les sabots). Le **chapitre 4** tente une synthèse des différents effets des ongulés sauvages dans les **règles d'assemblage** des communautés végétales, comme un processus à plusieurs niveaux successifs de **filtrage écologique**. Enfin, je conclurai en abordant mes **perspectives** de recherche dans le **chapitre 5**, les collaborations futures et les applications potentielles de ces travaux en termes d'ingénierie écologique pour la restauration d'écosystèmes dégradés.

CHAPITRE1 - INGÉNIEURS DE L'ÉCOSYSTÈME, UN CONCEPT ADAPTÉ AUX ONGULÉS SAUVAGES

CH1A - Bref historique et évolution du concept d'ingénieurs de l'écosystème

CH1B - Les différents types d'effets des ongulés sauvages

CH1B1 - Les effets d'ingénierie non associés à l'herbivorie

CH1B2 - Les effets d'ingénierie associés à l'herbivorie

CH1B3 - Les effets intrinsèques de l'herbivorie

CH1C - Intégration des effets d'ingénierie et d'interactions trophiques des ongulés sauvages

Illustrations

Encart 1

Figure 1 à 3

Tableau 1 à 3

J'aborde ici la notion d'ingénieurs de l'écosystème en montrant en quoi elle peut s'appliquer et elle est pertinente pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Cette notion a naturellement évolué en intégrant les effets trophiques des grands herbivores, dans certains cas non dissociables des effets d'ingénierie de l'écosystème. L'étendue des interactions des ongulés sauvages au sein des écosystèmes modifient la végétation d'une diversité de manières, à différentes échelles spatiales et temporelles (Holtmeier, 2015). Certains processus, comme l'herbivorie et l'ingénierie physique, sont des processus locaux alors que les processus de transport (physique et chimique) qui font intervenir et associent les différents habitats qui composent des domaines vitaux plus ou moins étendus sont des processus paysagers. Après un bref rappel historique sur l'émergence de ce paradigme, je dresserai un tableau des différentes interactions qui lient les ongulés sauvages au fonctionnement des écosystèmes et aux communautés animales et végétales qui les composent, qu'ils s'agissent d'effets d'ingénierie physique et de transport indépendants de l'herbivorie ; d'effets ingénierie physique et de transport associés à l'herbivorie ou bien d'effets trophiques intrinsèques, directs et indirects. Je terminerai ce chapitre par une mise à jour d'une synthèse graphique issue de réflexions avec mon collègue Anders Mårell (ASCL5), et revisitée selon Wilby *et al.* (2001).

CH1A - Bref historique et évolution du concept d'ingénieurs de l'écosystème

Jones *et al.* (1994) définissent les ingénieurs de l'écosystème comme des organismes qui directement ou indirectement modulent l'accès aux ressources pour d'autres espèces, en entraînant des changements physiques de l'état de matériaux biotiques ou abiotiques. Ainsi, ils modifient, maintiennent et créent des habitats. Les organismes agissent comme des ingénieurs quand ils modulent l'accès à une ou plusieurs ressources différentes d'eux-mêmes. Ces auteurs suggèrent que tous les habitats terrestres comprennent et sont influencés par les ingénieurs de l'écosystème. Ils différencient ainsi les ingénieurs allogènes, c'est-à-dire qui modifient l'environnement biophysique en changeant l'état du matériel vivant ou non, et les ingénieurs autogènes qui se modifient eux-mêmes au cours du temps et créent des habitats de nidification par exemple.

Dans cet article cité plus de 4000 fois, on peut noter que les auteurs associent aux ingénieurs de l'écosystème la notion d'espèces clés de voûte, des espèces qui ont un effet disproportionné sur leur environnement au regard de leur abondance ou de leur biomasse. Comme évoqué en introduction, et au vu des espèces qui seront abordées dans ce chapitre et de leur abondance actuelle (Côté *et al.*, 2004), les notions d'espèces à forts effets d'interactions et d'espèces dominantes semblent plus adaptées. Elles soulignent le fait que ce sont des espèces importantes pour le fonctionnement des écosystèmes. Les grands prédateurs peuvent eux être considérés comme des espèces clés de voûte, car à faible densité ils peuvent avoir des effets majeurs en cascade sur l'ensemble de la chaîne trophique, que ce soit par des effets numériques ou bien comportementaux (Creel & Christianson, 2008).

Dans cet article séminal, les auteurs ne présentent que des exemples d'ingénierie physique, alors qu'ils évoquent d'autres processus, notamment les processus chimiques et les processus de transport, qui peuvent être considérés comme des effets d'ingénierie. Par ailleurs, 3 ans plus tard, ces mêmes auteurs (Jones *et al.*, 1997) qui abordent toujours les processus d'ingénierie physique, précisent que les interactions trophiques et la compétition pour les ressources ne constituent pas des effets de type ingénieurs de l'écosystème. Ils reconnaissent qu'aucune raison n'empêche cependant de coupler les effets de type ingénieurs de l'écosystème aux interactions trophiques, du fait d'une association plus ou moins ténue entre certains processus trophiques et certains effets d'ingénierie physique. On peut citer ici l'exemple du sanglier qui retourne le sol plus ou moins profondément en quête de nourriture (bulbes, rhizomes, vers de terre), et modifie ainsi les propriétés physiques du sol.

Wilby *et al.* (2001) sautent le pas et proposent une approche intégrée des effets d'ingénierie de l'écosystème avec les effets trophiques des herbivores, dans un article réellement fondateur,

puisqu'il considère comme principe de base le fait de ne pas systématiquement discrétiser chaque action de l'animal. De ce point de vue, ils suivent la ligne de pensée d'Olff & Ritchie (1998) qui proposaient déjà ce type d'approche synthétique (fig.1), où l'herbivore est arbitrairement représenté par un lapin.

Les grands herbivores affectent la végétation de différentes manières, Wilby *et al.* (2001) proposent ainsi de classifier les effets d'ingénieurs de l'écosystème (processus de transport et processus physiques) selon leur degré d'association plus ou moins ténu avec les interactions trophiques.

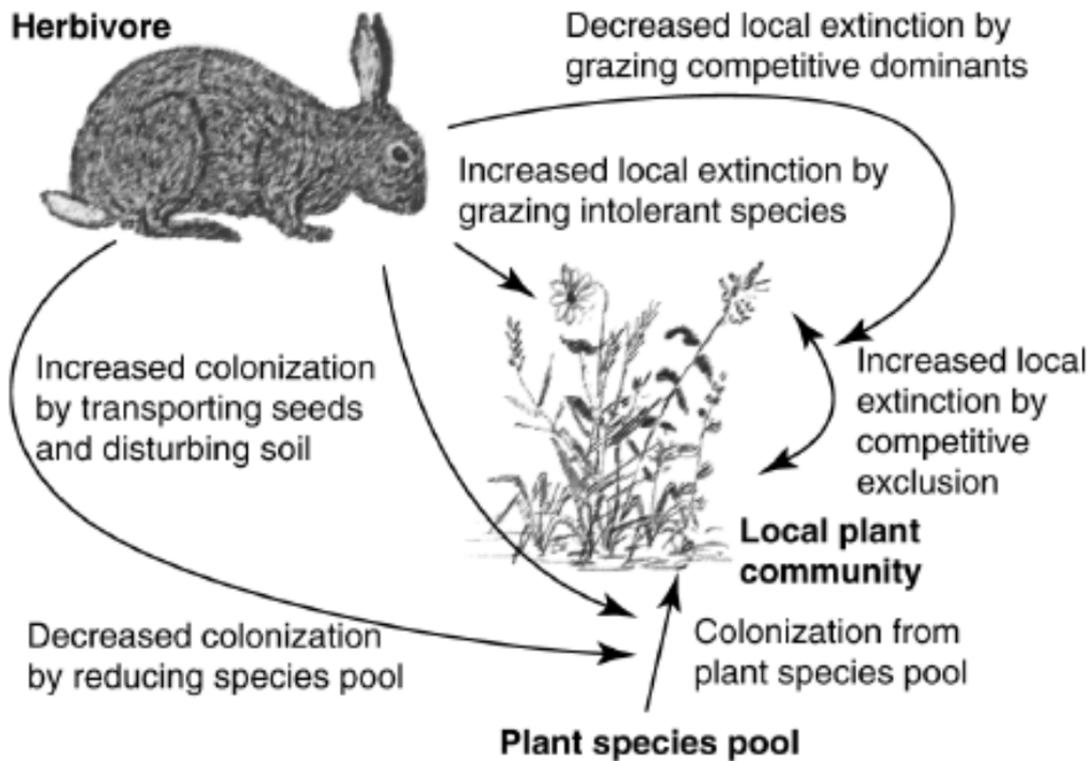


Figure 1. D'après la figure 2 d'Olff & Ritchie (1998), résumé des différents mécanismes via lesquels les herbivores influent sur la richesse de la communauté végétale locale, par des actions aux échelles locale et paysagère.

Nous verrons ainsi au travers d'exemples que certaines interactions sont concomitantes, étroitement liées et résultant d'une simple action des grands herbivores. On abordera différents processus à l'échelle du paysage, ceux liés à l'ingénierie de transport physique (zoochorie) et chimique (transfert de nutriments); d'autres plus locaux de type ingénierie physique (perturbations du sol) et interactions trophiques. Nous suivons la classification proposée par Wilby *et al.* (2001) mais nous la présenterons en sens inverse, en abordant en priorité les effets de type ingénieurs de l'écosystème indépendants des effets trophiques puis les effets de type ingénieurs de l'écosystème associés aux effets trophiques, et finalement les effets intrinsèques de l'herbivorie, qui seront détaillés dans le chapitre 2 traitant exclusivement des interactions trophiques. J'illustrerai chaque catégorie à partir d'exemples impliquant nos trois espèces modèles d'ongulés sauvages herbivores (cerf, chevreuil et sanglier) et décrivant les conséquences potentielles sur différents compartiments de l'écosystème, du sol à différentes strates de végétation principalement.

CH1B - Les différents types d'effets des ongulés sauvages

CH1B1 - Les effets d'ingénierie non associés à l'herbivorie

Les effets **d'ingénierie physique** (tableau 1) sont les effets qui viennent le plus naturellement à l'esprit et qui sont les plus fréquemment cités et décrits (Jones *et al.*, 1994). Ces effets sont liés aux déplacements, aux phases de repos et de rumination, au comportement (territorialité, déparasitage, thermorégulation, ...) des individus. Par exemple, l'utilisation régulière de trajets préférentiels au sein des domaines vitaux (coulées principales) entraîne un piétinement régulier avec le marquage des empreintes au sol en fonction de la qualité du substrat et de l'humidité du sol. Les coulées principales dans les massifs où coexistent plusieurs espèces d'ongulés (c'est-à-dire dans l'essentiel des situations en France où cerf, chevreuil et sanglier sont sympatriques) sont utilisées par les trois espèces à différentes périodes du jour et de la nuit. Au-delà, de la création de microsites à l'emplacement des empreintes, cette fréquentation régulière et partagée par des animaux de forte masse corporelle entraîne une compaction plus forte du sol et une forte réduction du couvert herbacé qui est régulièrement piétiné. Par ces caractéristiques, les coulées sont des éléments repères et très distincts du sous-bois forestier.

Persson *et al.* (2000) ont quantifié tous les effets liés à la présence des élans (*Alces alces*), et ont notamment estimé à partir de la surface d'une empreinte, la surface quotidienne piétinée par un individu (17.3 m² en hiver et 34.5 m², le double en été). Ces effets ont donc une temporalité différentielle. Par exemple la phase territoriale du chevreuil mâle débute en mars/avril et se termine au mois d'août. Les ongulés sauvages ont un rythme d'activité journalier qui alterne les phases inactives de repos/rumination et les phases actives de déplacement et d'alimentation. Ce rythme fluctue selon le cycle biologique des espèces.

Les conséquences de ces effets physiques touchent différenciellement les compartiments suivants : le sol, la litière, le couvert herbacé et certains ligneux. Si l'on considère le sol, les différents comportements (déplacements, déparasitage et repos) vont localement créer des microsites topographiques et ainsi générer de l'hétérogénéité spatiale à l'échelle du domaine vital, et du massif qui héberge les diverses populations d'ongulés. Ces microsites sont associés à des propriétés physiques du sol spécifiques avec des répercussions sur les conditions abiotiques locales. Le décapage de la litière et la réduction du couvert herbacé facilitent l'accès de la lumière au sol et affectent le taux d'humidité du sol (MSc7). Les ligneux à différents stades de développement et selon les ongulés vont subir aussi des dommages, de la déformation ponctuelle, au bris, à la blessure jusqu'à la mortalité.

L'hétérogénéité spatiale associée à ces effets d'ingénierie physique dépend de l'intensité de ces modifications, et donc du comportement de l'espèce concernée. Le chevreuil mâle grattera à chaque fois un nouveau site lors de sa phase territoriale alors que les cerfs et les sangliers, des espèces grégaires, reviendront sur les mêmes zones et réutiliseront les mêmes sites de repos. Cela dépendra également des conditions locales, on sait notamment que les sangliers vont se frotter régulièrement aux mêmes arbres (Heinken *et al.*, 2006) et qu'ils privilégient les sites humides. A ces endroits, ils se débarrassent de leurs parasites mais également d'autres matériaux présents dans leur pelage (terre, diaspores, ...) qui viennent localement enrichir le sol et sa banque de diaspores.

Ces perturbations physiques du sol, de surface variable, ont des conséquences pour la dynamique de la végétation, car elles influent sur la disponibilité locale et temporaire des ressources nécessaires à la colonisation locale par des diaspores d'espèces natives ou l'invasion d'espèces exotiques (Davis *et al.*, 2000). Elles créent également des pièges physiques pour les diaspores (Cf. empreintes de biche, fig. 2) à la surface du sol et limitent la dispersion secondaire par lessivage sur les sites pentus (Isselin-Nondedeu *et al.*, 2006). Comme les ongulés transportent les diaspores dans leur pelage ou sous leurs sabots, les effets couplés d'ingénierie physique et de transport peuvent créer localement les conditions favorables à la colonisation et à l'installation de nouvelles plantes.

Tableau 1. Récapitulatif des effets d'ingénierie physique, non associés à des interactions trophiques, mais à différents comportements et caractéristiques des ongulés sauvages communs (chevreuil *Capreolus capreolus* Cc, cerf *Cervus elaphus* Ce et sanglier *Sus scrofa* Ss), avec leurs conséquences sur le compartiment affecté. * les frottis de cerf ont lieu lorsque les mâles se défont de leur velours et également en période de rut.

Activité associée	déplacements	repos	territorialité		déparasitage		conséquences	compartiment affecté
			grattis	frottis des bois	souilles	frottement du corps		
Effets d'ingénierie physique	coulées partagées	couchettes et bauges						
piétinement et empreintes	Ce, Cc, Ss				Ce, Ss		création de microsites	sol
compaction		Cc, Ce, Ss			(Ce, Ss)			
creusement		Ss						
décapage superficiel	Ce, Cc, Ss	Cc, Ss	Cc		(Ce, Ss)		réduction du couvert	litière et herbacé
bris et annélation				Cc, Ce*		Ce, Ss	déformation	ligneux
blessures (infections)							mortalité	



Figure 2. Photographies représentant une bauge de sanglier (à gauche), des empreintes de biche (au centre) et un grattis de chevreuil (à droite). Crédit : Christophe Baltzinger

Si les effets d'ingénierie physique concernent des actions très localisées, les effets d'**ingénierie de transport** intègrent une dimension paysagère. Cette catégorie d'effets regroupe le transport accidentel de portions de sol, de diaspores végétales par épizoochorie (cerf, chevreuil et sanglier, ACL7), de propagules animales collées et logées dans le pelage ou entre les sabots (sanglier, Vanschoenwinkel *et al.*, 2008). Cette ingénierie de transport externe, non associée à une activité alimentaire, et son influence à l'échelle du paysage dépend évidemment des capacités de déplacements des différents ongulés considérés, elle s'applique aussi bien à de la dispersion primaire (diaspores qui passent de la plante au pelage) qu'à de la dispersion secondaire (ici, diaspores entre et sous les sabots), lorsque les diaspores prises en charge sont déjà déposées à la surface du sol, ou bien intégrées un peu plus profondément à la banque de diaspores du sol.

Ces deux types d'effets (ingénierie physique et de transport) sont spatialement et temporellement liés, puisque les effets d'ingénierie physique ont une action très localisée et vont principalement affecter les conditions abiotiques locales, le filtre environnemental (Kraft *et al.*, 2015) des règles d'assemblage des communautés végétales, la qualité du site de dépôt (Schupp *et al.*, 2010) pour l'arrivée des diaspores, associée à l'ingénierie de transport, et éventuellement les conditions ultérieures d'installation des plantules, par les perturbations du sol et la réduction éventuelle du couvert des plantes résidentes (diminution de la compétition locale).

CH1B2 - Les effets d'ingénierie associés à l'herbivorie

Comme précédemment on séparera les effets d'ingénierie physique et les effets d'ingénierie de transport, et parmi ces derniers le transport physique et le transport chimique.

Ces effets d'**ingénierie physique** sont associés à la recherche de nourriture et affectent au moins un compartiment de l'écosystème. On peut prendre comme premier exemple le cas typique des **boutis** de sanglier : ils correspondent à un retournement du sol sur 5 à 15 centimètres de profondeur (Sims, 2005). Le sanglier recherche des vers de terre, des racines ou bien des rhizomes et pour accéder à cette ressource il retourne le sol avec son groin et affecte les propriétés physiques locales du sol, il peut aussi redistribuer des portions de sol à distance, et remet en lumière une partie de la banque de diaspores du sol, il affecte aussi les conditions abiotiques locales. Les activités de fouillage du sol par le sanglier relèvent de la bioturbation (Mohr *et al.*, 2005). Mohr & Topp (2001) montrent que les fortes densités de sanglier entraînent la dégradation et l'érosion des sols sur les versants exposés au vent. Un deuxième exemple concerne les grattis alimentaires superficiels du chevreuil. Dans ce cas il s'agit d'un décapage de la litière, en tous points similaire à un grattis territorial, pour accéder à des champignons hypogés (*Elaphomyces granulatus*). Ces grattis se distinguent des marquages territoriaux par la présence d'une petite cavité superficielle qui correspond à l'emplacement du carpophore et qui a été vidée de son contenu. Un dernier exemple concerne les vermills du sanglier qui correspondent à des décapages superficiels de la litière et des premiers centimètres du sol par le sanglier, à la recherche d'insectes ou de fruits forestiers (glands, fânes, châtaignes) tombés au sol.

De façon assez similaire, ces effets d'ingénierie physique affectent principalement le sol forestier, avec la création locale de microtopographie liée aux perturbations du sol et d'hétérogénéité spatiale d'artéfacts (boutis, vermills, grattis alimentaire) d'étendue variable, jusqu'à 60 à 80% de la superficie forestière pour les boutis de sanglier (Welanders, 2000) et principalement en forêt feuillue et sur sols humides. Ces artéfacts influent sur les conditions abiotiques locales (lumière, température, humidité) par un décapage de litière et une réduction du couvert herbacé, le creusement et l'altération de la structure physique (effet de décompaction) du sol. Ces artéfacts mobilisent et activent la banque de diaspores du sol (ACL18p). L'arrachage de rhizomes et le déracinement peuvent entraîner la mortalité des plantes touchées.

Tableau 2. Récapitulatif des effets d'ingénierie physique, associés à des interactions trophiques des ongulés sauvages communs (chevreuil *Capreolus capreolus* Cc, cerf *Cervus elaphus* Ce et sanglier *Sus scrofa* Ss), avec leurs conséquences sur le compartiment affecté.

Effets associés d'ingénierie physique	boutis	vermillis	grattis alimentaire	conséquences	compartiment affecté
creusement profond	Ss			création de microsites et modifications des conditions abiotiques	sol
creusement léger		Ss		création de microsites	
décapage superficiel		Ss	Cc, Ce	réduction du couvert	litière et herbacé
arrachage	Ss			mortalité	géophytes
déracinement	Ss				herbacées et ligneux

Les effets d'**ingénierie de transport physique** associés à des interactions trophiques concernent la redistribution spatiale de matériel comestible ou non. Il peut s'agir de portions de substrat et de sol, mais aussi de parties d'appareils végétatifs (rhizomes, bulbes) et/ou de matériel reproductif (diaspores de plantes par endozoochorie), transfert externe et interne de spores de champignons (truffes) par le sanglier (Taschen *et al.*, 2016).

Dans une version étendue de l'hypothèse « Foliage is the Fruit » (Janzen, 1984), détaillée à la fin du chapitre 2, la recherche alimentaire des grands herbivores entraîne la consommation directe de diaspores mais augmente également la fréquence des contacts de l'animal avec les plantes et leurs diaspores, pouvant de ce fait favoriser leur transport par épizoochorie, qui est donc bien associé à une quête alimentaire. Ce patron se vérifie quand on considère les ongulés tempérés dans leur globalité (ACL13) mais aussi pour chacune de nos espèces modèles prise séparément (cerf, chevreuil et sanglier, ACL16).

Ces effets paysagers (du domaine vital à l'étendue occupée par une population) comme pour le transfert de nutriments aussi (ingénierie de transport chimique) dépendent de l'utilisation de l'habitat par les différents ongulés sauvages et du temps passé sur les sites d'alimentation (généralement en milieu ouvert et en lisière) et les sites de repos (habitat plus forestier, milieu fermé). Les processus de transport physique des diaspores seront abordés dans le détail, chapitre 3.

Les effets d'**ingénierie de transport chimique** concernent le transport de nutriments au sein du domaine vital d'un chevreuil par exemple, en lien avec la qualité et la quantité de la végétation consommée et le mode de digestion du consommateur (ruminant ou non). Ces effets sont associés donc au transfert de nutriments via les dépôts de fèces et d'urine. Encore une fois, Persson *et al.* (2000) ont quantifié la quantité de fèces et d'urine produite quotidiennement par un élan et la quantité d'azote associée. A titre de comparaison, la masse sèche quotidienne de fèces produite par l'élan est de 2380g contre environ 153g, 334g et 172g pour chevreuil, cerf et sanglier respectivement (ACL12).

Ces effets peuvent directement affecter les cycles biogéochimiques en influant sur la redistribution spatiale des nutriments à l'échelle du domaine vital (Murray *et al.*, 2013) et du paysage (Abbas *et al.*, 2012 ; Seagle, 2003) et sur la vitesse de mise à disposition pour les autres compartiments. Enfin, localement, ces dépôts modifient la qualité des sites de déposition des diaspores notamment celles transportées par endozoochorie qui sont libérées dans une matrice de matière fécale (Milotić & Hoffman, 2016c). Ces transferts sont globalement orientés des sites d'alimentation vers les sites de repos/rumination, même si les ongulés peuvent déféquer en se relevant ou bien en se déplaçant, et donc libérer les nutriments associés en tout point de leur domaine vital.

CH1B3 - Les effets intrinsèques de l'herbivorie

Je ne rentrerai pas dans le détail de ces différents effets ici puisqu'ils seront abordés dans le chapitre suivant sur les interactions trophiques. Ils sont intégrés au schéma conceptuel présenté en figure 3 et identifiés sous forme de traits rouges.

Les **effets directs** liés à l'herbivorie concernent la réduction de la fitness des plantes en termes de croissance, de capacité à fleurir et à se reproduire, et de survie. Ils concernent donc la consommation des parties végétatives aériennes, on peut citer notamment l'écorçage de certaines essences forestières par le cerf, mais aussi des parties végétatives souterraines, comme les rhizomes et tubercules recherchés par le sanglier. Ils concernent la consommation des fleurs et la prédation des fruits principalement forestiers et dépendent donc de la sélectivité alimentaire et de l'efficacité digestive des ongulés concernés. Cerf, chevreuil et sanglier ont en particulier des régimes alimentaires, des modes de digestion, ainsi qu'une morphologie bien spécifiques (tableau 3) qui sont autant de caractéristiques qui vont affecter différenciellement les types de végétation, en fonction aussi de l'abondance locale et relative de ces animaux. Le tableau 3 dresse ici un bilan des principales différences physiologiques, morphologiques et comportementales de ces trois ongulés modèles, auxquelles je ferai référence dans les différentes études, projets et chapitres qui structurent ce manuscrit.

Les **effets indirects** concernent la réduction d'aptitude compétitive des plantes et plus généralement la médiation des herbivores dans les interactions plantes-plantes (compétition, facilitation, Beguin *et al.*, 2011). Ils concernent aussi le rôle intermédiaire que peuvent jouer les ongulés sauvages vis-à-vis de la sensibilité à certains pathogènes et maladies.

Les **effets d'ingénierie physique** concernent eux la consommation de composantes structurelles des plantes et la modification de la conformation notamment pour les plantes lignifiées (arbustes et arbres). Ces déformations affectent d'autres espèces et d'autres communautés qui dépendent de l'architecture spécifique de ces plantes pour l'accès à une ressource alimentaire, pour se cacher ou bien pour nidifier. On peut citer en particulier la taille de type bonsaï liée à une pression d'herbivorie chronique sur certaines essences forestières (le charme *Carpinus betulus*, projet Arc-en-Barrois, l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis*, projet Haida Gwaii) et la perte de dominance apicale. Wilby *et al.* (2001) prennent comme exemples les effets des girafes et des éléphants en Afrique australe.

Ces différents effets intrinsèques de l'herbivorie se répercutent sur d'autres communautés du sous-bois et d'autres niveaux trophiques, avec des effets en cascades documentés sur les communautés d'insectes et d'oiseaux de différents écosystèmes forestiers.

Encart 1. Quels gradients pour les approches multi-espèces multi-traits ?

Il existe de nombreux gradients de traits au sein des ongulés sauvages et domestiques étudiés, nous utilisons ces gradients pour bâtir et tester nos hypothèses de travail. Nous explorons dans nos travaux les gradients liés à l'alimentation (régime alimentaire, mode de digestion), à la morphologie corporelle (masse, taille), à la qualité du pelage (longueur, composition, ondulation) et au comportement (toiletage et socialité). J'illustre brièvement ces différents gradients à partir de nos travaux (tableau 3).

Le régime alimentaire. Hoffmann (1989) distingue trois grandes stratégies alimentaires sur un gradient de digestibilité de la matière végétale, avec les brouteurs (browser, concentrate selector CS) qui se nourrissent d'items facilement digestibles, riches en carbohydrates (feuilles, bourgeons, fruits de plantes dicotylédones), comme *Capreolus capreolus* ou *Alces alces*, à une extrémité du gradient.

Tableau 3. Différences physiologiques, morphologiques et comportementales de nos trois ongulés modèles (chevreuil, cerf et sanglier) mobilisées pour aborder leurs multiples interactions avec les plantes.

Caractéristiques	chevreuil	cerf	sanglier	herbivorie	endo-zoochorie	épi-zoochorie - pelage	épi-zoochorie - sabots	ingénierie physique	références associées
Régime alimentaire	brouteur sélectif <i>concentrate selector</i>	mixte <i>intermediate mixed feeder</i>	omnivore frugivore opportuniste (> 80% végétaux)	x	x	x	x	x	Hofmann, 1989; Schley & Roper, 2002
Système digestif	Ruminant <i>foregut fermenter</i>		Non ruminant <i>hindgut fermenter</i>	x	x				Clauss <i>et al.</i> , 2007
Temps de rétention interne médian et théorique	18 - 36 h 34.3 h	3 - 36 h 42.8 h	36 - 48 h 30.4 h		x				ACL12 ; Illius & Gordon, 2002
Masse mâle femelle	27.7 kg 26.7 kg	160.0 kg 107.5 kg	100 - 110 kg 70 - 80 kg	x	x				Loison <i>et al.</i> , 1999 ; ONCFS
Taille (hauteur au garrot)	environ 0.6 m	de 1 à 1.3m	> 0.7m	x	x	x			ACL11, MSc9
Taille (surface corporelle)	0.5- 0.7 m ²	environ 1.7 m ²	environ 1.3 m ²			x	x		MSc9
Comportement social	mâle territorial d'avril à août	grégaire	grégaire			x	x	x	
Domaine vital (DV) journalier (min – max)	17 ± 3 ha (0.5 – 257)	81 ± 27 ha (0.7 – 492)	283 ± 40 ha (61 – 808)		x	x	x	x	ACL15
Étendue du domaine vital (VDV)	412 m	900 m	1682 m		x	x	x		<i>sensu</i> Pakeman, 2001
Trajet parcouru en 48 heures (min – max)	7.05 ± 0.18 km (3.15–15.65)	9.64 ± 0.88 km (2.56–20.73)	6.31 ± 0.59 km (3.20–15.25)		x	x	x		ACL15
Tortuosité du trajet (Fractale D, min – max)	1.43 ± 0.01 (1.22 – 1.73)	1.33 ± 0.02 (1.21 – 1.53)	1.13 ± 0.01 (1.05 – 1.24)		x	x	x		ACL15
Fidélité au DV journalier	81 ± 6%	52 ± 13%	NA		x	x	x		Richard <i>et al.</i> , 2014
Qualité du pelage	ondulé	ondulé	raide			x			ACL7 & 11, MSc 9&14
Longueur du pelage	moyenne 35 -55 mm	moyenne 15 - 65 mm	longue > 70 mm			x			ACL11, MSc14
Toilettage	personnel, se frotte aux arbres	personnel et mutuel, se frotte aux arbres	se bauge, se frotte aux arbres			x	x		MSc14

A l'autre extrémité nous retrouvons les paiseurs (*grazer*, *grass and roughage eater* GRE) qui se nourrissent principalement de végétation fibreuse de type graminéoïde (plantes monocotylédones), c'est le cas de *Bos taurus* et *Bison bonasus*. Entre ces 2 extrêmes naviguent les espèces intermédiaires (*browser/grazer*, *intermediate mixed feeder*, IMF) plus opportunistes, qui peuvent s'alimenter sur les 2 types de ressources, c'est le cas de *Cervus elaphus* ou *Dama dama*. Cette variabilité de régime alimentaire a des conséquences en termes d'herbivorie, de sélectivité alimentaire et de dynamique des communautés végétales, de quantité de matière végétale consommée, de diversité de plantes consommées, et donc de plantes dispersées (ACL12&16).

Le mode de digestion oppose les espèces ruminantes (*foregut fermenter*) comme *Cervus elaphus* aux espèces non ruminantes (*hindgut fermenter*) comme *Sus scrofa*, et va ainsi affecter le destin de la végétation consommée, notamment la durée du transit digestif. La rétention différentielle des particules alimentaires en fonction de leur taille lors du processus de rumination influe sur leur temps de transit, et sur le temps de passage des diaspores dans le système digestif contrairement aux espèces non ruminantes où l'ensemble du bol alimentaire est excrété de façon plus synchrone (ACL11&12).

La masse corporelle oppose, pour un régime alimentaire donné, *Capreolus capreolus* à *Alces alces* (CS) ou bien *Capra hircus* à *Cervus elaphus* (IMF). Elle est liée à la durée de rétention des particules par une relation allométrique (Illius & Gordon, 1992; ACL12&MSc12), des coefficients différents sont affectés en fonction du mode de digestion. Nous nous étions basés sur ces équations pour calibrer le temps de suivi des expériences de temps de rétention (ACL12, MSc8&12). La masse corporelle affecte également la taille du domaine vital (ACL15).

La taille corporelle est aussi très variable et influe sur la *hauteur au garrot*, la *hauteur du bas du ventre* ainsi que la *surface corporelle*. Ces caractéristiques peuvent avoir des conséquences en termes de strates de végétation auxquelles peuvent accéder les animaux lorsqu'ils s'alimentent ou se frotter lorsqu'ils se déplacent (ACL11&13, MSc9). La surface corporelle et la hauteur de contact vont aussi influencer sur la quantité et le type de diaspores pouvant s'accrocher (MSc9). La surface corporelle est aussi impliquée dans la thermorégulation des homéothermes (AP3).

Le pelage est déterminant pour le transport épizoochore des diaspores (MSc9&14, C-AFF12), notamment la longueur, l'épaisseur et l'ondulation (ACL11), ainsi que l'abondance de poils de bourre qui distingue cervidés et *Sus scrofa*. Cette dernière caractéristique explique à la fois pourquoi le turnover des diaspores est beaucoup plus rapide chez les cervidés que chez *Sus scrofa* (ACL7, MSc9) ou *Ovis aries* qui stockent les diaspores dans leur pelage. Pour ces animaux, on s'attend à une dissimilarité plus forte entre la composition du pool dispersé et le pool de diaspores disponibles à un moment donné, que chez les vecteurs à turnover élevé (MSc9).

Le toilettage est déterminant pour la spatialité et la temporalité de l'attachement et du détachement des diaspores. *Sus scrofa* peut intégrer de nombreuses diaspores sans adaptations évidentes au transport externe en se baugeant et en intégrant de la boue à son pelage (ACL7), ceci se vérifie aussi lorsqu'il se frotte sur des arbres pour se déparasiter et libère à cette occasion de nombreuses diaspores (Heinken *et al.*, 2006 ; Welander 2000). Les animaux qui portent des diaspores dans leur pelage ont tendance à se toiletter plus fréquemment (MSc14, C-AFF12). La taille de l'animal et les interactions sociales vont également influencer sur les occurrences de toilettage, le détachement volontaire des diaspores et leur transfert éventuel à un conspécifique (MSc14).

Le comportement social (territorialité pour les mâles *Capreolus capreolus* versus grégarité pour *Cervus elaphus*) va également affecter l'utilisation et la sélection de l'habitat pour un type d'activités donné (AP3), les contacts entre individus (MSc14) mais aussi les effets d'ingénierie physique, comme les grattis (MSc7).

CH1C - Intégration des effets d'ingénierie et d'interactions trophiques des ongulés sauvages

La figure 3 représente une tentative de synthèse graphique des différentes interactions associées aux grands herbivores et à nos 3 ongulés sauvages modèles en particulier. Ces différents effets se produisent à plusieurs échelles spatiales (du local au paysage) pour un herbivore donné, et un même mécanisme comme l'endozoochorie va aussi dépendre des caractéristiques de chaque herbivore et fluctuer spatialement (taille du domaine vital, amplitude des déplacements, temps de rétention des diaspores, tableau 3) et temporellement (régime alimentaire, disponibilité des diaspores, ...).

Certains effets locaux vont influencer sur le filtre environnemental et les conditions abiotiques (structure du sol, humidité, luminosité, ...) en interaction directe avec les besoins de la plante à différents stades de développement, notamment en termes de qualité du site de déposition des diaspores transportées, pour leur éventuelle germination, installation, puis leur développement ultérieur. Ces effets peuvent aussi moduler les interactions biotiques, et interférer dans l'accès local pour différentes ressources.

La sélection de l'habitat par les grands herbivores est un processus décisionnel individuel ou collectif qui dépend de l'échelle spatiale (Johnson, 1980) et de l'activité associée (Zollner, 2000 ; Zollner *et al.*, 2000) : repos (AP3, ACL4), alimentation, rumination, ... Les ongulés communs décrits comme forestiers (cerf, chevreuil et sanglier) utilisent aussi les milieux ouverts (prairies, cultures agricoles) et les milieux d'interface (entre différents peuplements forestiers ou bien les lisières entre milieux fermés et milieux ouverts). Ces déplacements entre différents habitats vont entraîner des flux de diaspores (épizoochorie et endozoochorie), de nutriments et d'énergie (de la végétation consommée à la défécation et la miction à distance). Les grands herbivores consomment sélectivement la végétation en fonction de leur physiologie digestive, cette végétation se résume à des plantes herbacées et des graminées en prairies ; en forêts, arbustes et jeunes arbres complètent le cortège disponible dans l'espace accessible aux animaux, jusqu'à 1.2m pour le chevreuil et 2m pour le cerf. L'herbivorie sélective modifie les interactions entre plantes de ces différents groupes de plantes, elle peut aussi influencer sur les ressources alimentaires disponibles pour d'autres organismes phytophages, comme les chenilles, et par effet de cascade trophique sur les oiseaux qui dépendent des chenilles pour se nourrir et nourrir leurs oisillons. Cette herbivorie sélective et les déformations physiques de la végétation peuvent également dégrader l'habitat de nidification des oiseaux qui dépendent du sous-bois forestier. Des observations récentes (projet Costaud) confirment que les sangliers consomment les œufs d'oiseaux qui nichent au sol mais identifient également le cerf comme un prédateur opportuniste des œufs.

Par ailleurs, les herbivores modifient le fonctionnement du sol forestier par des perturbations superficielles et en profondeur, qui affectent la structure physique du sol, créent de la microtopographie temporaire, modifient les interactions entre plantes en décapant la litière et en réduisant le couvert herbacé en place, découvrant ainsi des sites de colonisation pour la pluie de diaspores. Ils modifient ainsi profondément les conditions locales (accès à la lumière, infiltration de l'eau, ...). Le sanglier en particulier peut affecter des surfaces importantes et retourner jusqu'à 30 cm de sol à la recherche de vers de terre, ou bien de structures végétaives (rhizomes et bulbes), ce faisant il remobilise les autres composantes du sol forestier et notamment la banque de diaspores. Ces dernières contribueront à l'émergence des futurs assemblages de plantes localement. Les actions des ongulés sauvages sur différents horizons et à différentes profondeurs de sol affectent le réseau d'interactions dynamiques associant l'ensemble des compartiments souterrains.

Ce bref paragraphe brosse rapidement la richesse et la complexité des interactions entre les ongulés sauvages et les multiples compartiments des écosystèmes, interactions présentées sur le schéma synthétique (figure 3), ainsi que l'étendue de l'empreinte que ces animaux peuvent ainsi laisser sur le fonctionnement général des écosystèmes et l'assemblage des communautés végétales en particulier.

Romero *et al.* (2015) ont réalisé une revue des effets d'ingénieurs de l'écosystème de type ingénierie physique sur la diversité spécifique de divers groupes dans différents écosystèmes. Ils montrent que les effets sont globalement positifs (effet facilitateur) et que leur magnitude est similaire à celle d'autres processus écologiques (cascades trophiques). Ces effets créent des refuges en générant de nouveaux supports et habitats ou en les modifiant. Ces auteurs montrent que les ingénieurs de l'écosystème qui créent de nouveaux habitats ont des effets plus marqués (avec comme exemple la création de souilles par les pécaris) que ceux qui ne font que modifier les habitats. Ces auteurs montrent également que la magnitude de l'effet est plus forte pour des effets transitoires d'ingénieurs (qui persistent moins d'un an), *a priori* plus favorables à des espèces au cycle de vie court ou qui nécessitent certains types d'habitat sur de courtes durées, comme les plantes rudérales associées aux milieux perturbés. La temporalité et le caractère transitoire des effets d'ingénieurs de l'écosystème sont deux éléments déterminants (Davis *et al.*, 2000) des fenêtres d'opportunité (Myster, 1993) pour la colonisation de nouveaux sites. Finalement, cette méta-analyse met également en lumière le peu d'études sur les vertébrés des milieux tempérés, notamment pour des espèces communes et abondantes comme les ongulés sauvages. Ce constat est encore plus flagrant si l'on recherche des approches ou des études intégrées considérant plusieurs types d'effets (trophiques et d'ingénierie) simultanément.

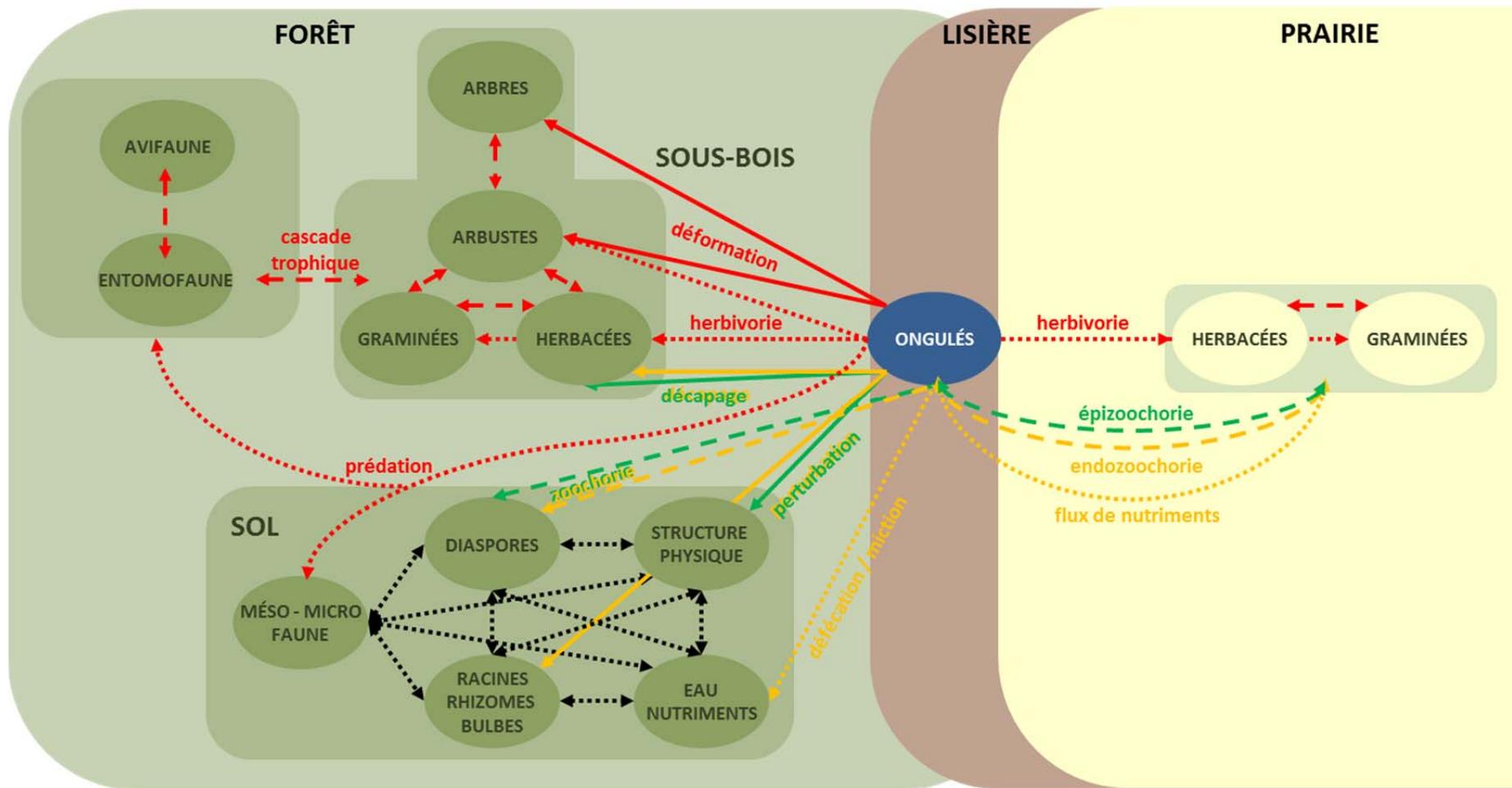


Figure 3. Intégration des effets d'ingénierie et d'interactions trophiques des herbivores en forêt (ASCLS ; Wilby *et al.*, 2001). Forêt, lisière et prairie composent le domaine vital d'un animal et permettent de figurer les déplacements et transports entre forêt et prairie. Les différentes catégories d'effets trophiques intrinsèques (en rouge), d'effets d'ingénierie associés (en orange) et non associés à l'herbivorie (en vert) ainsi que le réseau d'interactions souterraines entre différents compartiments du sol (en noir) sont représentées sur le schéma.

Effets trophiques intrinsèques

- ingénierie physique ———
- indirects - - - -
- directs

Effets d'ingénierie associés à l'herbivorie

- ingénierie physique ———
- ingénierie de transport physique - - - -
- ingénierie de transport chimique

Effets d'ingénierie non associés à l'herbivorie

- ingénierie physique ———
- ingénierie de transport physique - - - -

CHAPITRE 2 - LES ONGULÉS SAUVAGES ET LES INTERACTIONS TROPHIQUES

CH2A - Sélectivité alimentaire

CH2B - Herbivorie

CH2B1 - Réponse à l'échelle de l'espèce

CH2B2 - Réponse à l'échelle des groupes fonctionnels et des communautés

CH2C - Exemples de cascades trophiques

CH2D - « Le feuillage est le fruit » : pont entre herbivorie et endozoochorie

Illustrations

Encart 2

Figure 4 à 26

Tableau 4 à 5

CH2A - Sélectivité alimentaire

Les ongulés sauvages, grands herbivores, étudiés dans ce mémoire présentent des différences physiologiques qui déterminent leur régime alimentaire (CH1, tableau 3) et la qualité des items qu'ils peuvent consommer. Hofmann (1989) distingue 3 types de régime alimentaire concernant les grands herbivores ruminants : les brouteurs, *concentrate selectors*, les paiseurs, *grass and roughage eaters* et les consommateurs mixtes, *intermediate mixed feeder*). Les brouteurs consomment de petites quantités d'éléments riches en sucre directement assimilables alors que les paiseurs consomment des grandes quantités de végétation moins digestible (graminées, carex, ...). La sélectivité alimentaire correspond au degré d'utilisation d'une ressource relativement à sa disponibilité dans le milieu.

La physiologie alimentaire du chevreuil (comme celle du cerf à queue noire) le range parmi les brouteurs et celle du cerf élaphe parmi les herbivores à régime mixte, cependant la limite entre ces deux catégories n'est pas si nette, il s'agit bien d'un continuum qui dépend également du type d'habitats (milieux agricoles, milieux forestiers feuillus et milieux forestiers résineux) dans lesquels évoluent les animaux (Tixier & Duncan, 1996) et de la saison. Ces auteurs montrent que le chevreuil en milieu de plaine présente aussi certaines similarités avec le régime alimentaire du sanglier avec une forte proportion de fruits et graines ingérés. Ce constat renforce l'association entre interactions trophiques et effets d'ingénierie de transport physique liés à la quête alimentaire des animaux. Ces auteurs montrent également que le chevreuil a un fort potentiel d'adaptation aux ressources alimentaires disponibles.

Gebert & Verheyden-Tixier (2001) ont également identifié que le cerf élaphe consomme au moins 145 plantes différentes, et qu'ils consomment principalement graines et fruits en automne pendant la période de chasse. Globalement, le cerf a un régime mixte avec environ un tiers de graminées et carex et deux tiers d'éléments concentrés, cette composition relative reste globalement constante au cours de l'année, et situe donc le cerf finalement plus proche d'un brouteur sélectif comme le chevreuil que d'un paisseur comme la vache ou le mouton. Le cerf a donc un régime alimentaire très élargi et ingère une grande quantité de matière chaque jour.

Storms *et al.* (2008) ont mené une analyse comparative de l'alimentation du cerf et du chevreuil en sympatrie dans un milieu forestier mixte, composé de feuillus et de résineux, et ils montrent que le cerf consomme de la végétation moins digestible que le chevreuil, mais que les deux cervidés se concentrent sur la végétation moins digestible en période hivernale avec une forte similarité dans leur diète à cette période, mais *a priori* dans un contexte où les ressources ne sont pas limitantes et les deux cervidés ne sont pas en compétition pour l'alimentation. Latham *et al.* (1997) ont également abordé de manière indirecte la question de la coexistence et des relations interspécifiques entre le cerf et le chevreuil. Ils se sont basés sur des comptages de fèces (estimateurs indirects des densités de population) et mettent en évidence une corrélation négative entre l'abondance du cerf et celle du chevreuil, le cerf étant le seul à pouvoir déplacer le chevreuil. Ils interprètent ce patron par de la compétition par exploitation en période hivernale.

Dans une étude longitudinale basée sur un réseau de placettes permanentes (ACL6) sur lesquelles étaient mesurés à la fois le taux d'abrouissement des espèces lignifiées par cerfs et chevreuils et la composition et la structure des communautés végétales locales, nous avons comparé l'échelle d'appétence des espèces lignifiées à trois dates correspondant à des niveaux de populations différents. Nous avons pu montrer que l'échelle d'appétence était globalement stable au cours du temps et indépendante des fluctuations de pression d'herbivorie, et donc très peu sensible à l'abondance et la composition relative de la guilda des grands herbivores présents. En particulier, les deux espèces de cornouillers *Cornus sp.* et *Rosa arvensis* sont les taxons les plus appréciés et recherchés. Morellet *et al.* (2001) montrent également que les consommations par le chevreuil sur un patch d'alimentation ne sont pas indépendantes, et que la consommation d'une plante dépend de la présence de plantes voisines elles aussi appétentes, par exemple ronce et chèvrefeuille sont fréquemment consommés ensemble.

Tableau 4. Différentes approches mises en place pour évaluer l'effet de la pression d'herbivorie exercée sur la végétation du sous-bois. Pour chaque type de dispositif est indiqué mon niveau d'implication: **I=Impliqué dans la mise en place et/ou le suivi, É=Évaluateur de l'article ou du projet, NI=Non Impliqué.**

Modalités	Dispositifs	Haida Gwaii	Arc-en-Barrois	Dysperse	Rénécofor	PepiRoCh	Anticosti	Persson <i>et al.</i> , 2005	Cailleret <i>et al.</i> , 2014
Présence /Absence	Enclos/exclos	I	I	I	I				
	Enclos différés						É		
	Refuges naturels	I							
	« Éradication » partielle	I							
Plusieurs niveaux de pression	Gradient spatial de pression (synchronique)	I	I	I			É		
	Historique de colonisation	I	I						
	Gradient temporel de pression (diachronique)		I						
	Dispositif de broutement contrôlé						É		
	Simulation de pression d'herbivorie					I			
	Simulation de présence d'herbivores							NI	
	Modélisation de pression d'herbivorie								É

Encart 2. Dispositifs expérimentaux pour étudier les effets de l'herbivorie sur la végétation

Dans cet encart, illustré par différents travaux auxquels j'ai contribué, collaborations ou expertises que j'ai réalisées (tableau 4), je souhaite illustrer la diversité des dispositifs mis en œuvre pour mettre en évidence et évaluer l'effet des grands herbivores sur la végétation du sous-bois forestier à l'échelle de l'espèce, du groupe fonctionnel (mousses, fougères, herbacées, graminées, arbustes et arbres) ou de la communauté végétale.

Les variables réponses étudiées traitent de l'abondance des espèces (densité de tiges, recouvrement, ...), de leur croissance (hauteur, morphologie, mortalité, ...), de leur statut reproducteur (production de fleurs et de fruits) ou bien d'indicateurs de diversité (richesse spécifique, indice de Shannon, équitabilité) des communautés végétales.

Le principe de base consiste à comparer une variable réponse de la végétation entre au minimum deux niveaux de pression d'herbivorie (présence versus absence d'herbivores ou bien plusieurs niveaux de présence ou de pression des grands herbivores). La comparaison peut être spatiale entre placettes d'échantillonnage à une période donnée (synchronique), mais le rééchantillonnage dans le temps (diachronique) des mêmes placettes permet aussi de coupler comparaisons spatiale et temporelle.

Dans cette première série de dispositifs expérimentaux impliquant des grands herbivores, la modalité de référence est l'absence des grands herbivores. Localement, les sites avec et sans herbivores sont censés être comparables du point de vue des conditions stationnelles et abiotiques.

- **Enclos/exclos** : les dispositifs d'exclusion des grands herbivores se composent d'un réseau de paires de placettes, l'une close par un grillage à laquelle les animaux n'ont pas accès, l'autre ouverte et accessible aux animaux. On compare ainsi au cours du temps la réponse de la végétation à l'absence des grands herbivores. La zone accessible aux animaux est potentiellement soumise à des variations de pression ou de présence des grands herbivores. Ces dispositifs qui excluent les grands herbivores excluent l'herbivorie ainsi que tous les effets associés à la présence de ces animaux (herbivorie, défécation/urination, perturbations du sol, zoochorie) même si généralement les résultats sont interprétés comme de l'absence d'herbivorie. Certains dispositifs d'enclos/exclos sélectifs (projet OPTMix) permettent l'accès à certaines espèces (sangliers) et le préviennent pour d'autres (cerfs et chevreuils).

- **Enclos différés**, *Les triplettes de Belleville* (dixit Jean-Pierre Tremblay): ces dispositifs d'exclusion se composent d'un réseau d'enclos/exclos typiques, auxquels sont ajoutés un enclos supplémentaire installé ultérieurement (par exemple 8 ans plus tard : Hidding *et al.*, 2013)

- **Refuges naturels** : ces dispositifs fonctionnent sur le principe des enclos/exclos, la zone d'exclusion correspond à une zone inaccessible à l'animal (éperons rocheux, escarpement, galettes de chablis) (ACL8)

- « **Éradication** » **partielle** : ce dispositif drastique consiste à éliminer les animaux présents sur un site donné (par exemple sur des îles Reef Island et SGang Gwaay (PhD2 ; Chollet *et al.*, 2016), dans le but d'évaluer la résilience des communautés à la suppression de la pression d'herbivorie qui, sur ces îles d'Haida Gwaii, datait de plus de 50 ans.

Dans cette seconde série de dispositifs expérimentaux impliquant des grands herbivores, la comparaison est basée sur au moins deux niveaux différents de présence ou de pression des grands herbivores, que ce soit spatialement et/ou temporellement.

- **Gradient spatial de pression** : ces dispositifs comparent au moins 2 situations contrastées en termes de présence de grands herbivores. Il peut s'agir de différentes pressions de chasse et par

conséquent différentes pressions exercées (ACL1). Il peut s'agir d'un délai de colonisation ou d'installation entre massifs proches (comparaison des massifs Nord et Sud d'Arc-en-Barrois, ACL10 et du massif des Brosses, BTS2) ; d'un **historique de colonisation** (Stockton *et al.*, 2005); d'aspects historiques et comportementaux de concentration des cerfs de Virginie sur l'île d'Anticosti avec des densités locales variables (Tremblay *et al.*, 2006, 2007); de pratiques différenciées liées à la chasse (engrillagement, agrainage : Dysperse ; ACL18p ; Baltzinger *et al.*, 2016).

- **Gradient temporel de pression** : ces dispositifs de suivis temporels sur un réseau de placettes permanentes permettent de comparer les changements de la végétation (suivis individuel, populationnel, communautaire) au cours du temps en lien avec l'évolution de la pression exercée par les populations de grands herbivores présents sur le massif (suivi par indices de changement écologique). Les relevés de végétation peuvent être couplés à des relevés locaux de pression d'herbivorie (ACL10).

- **Dispositif de broutement contrôlé** : ces dispositifs testent un gradient de densité d'animaux en introduisant un nombre variable d'individus dans des engrillagements de superficie connue, permettant ainsi de créer artificiellement un gradient précis de densité. Ces dispositifs ont un fort intérêt pour la gestion puisqu'ils permettent d'identifier des effets seuil sur la végétation liés à une densité connue d'animaux (Anticosti : Tremblay *et al.*, 2006, 2007 ; Horsley *et al.*, 2003)

- **Simulation de pression d'herbivorie** : ces dispositifs de simulation de la pression d'herbivorie, *clipping experiment*, sont basés sur des prélèvements artificiels de différentes parties ou quantités de la biomasse végétale. Ces dispositifs permettent de faire varier l'intensité et la période des prélèvements pour évaluer la capacité de réaction de la végétation à la pression d'herbivorie (PepiRoch).

- **Simulation de présence d'herbivores** : ces dispositifs s'inspirent des dispositifs de broutement contrôlé (fig.4, Persson *et al.*, 2005), différentes modalités de densités d'herbivores sont simulées à partir de données quantifiées de biomasse prélevée, de quantité d'urine libérée et de fèces déposées (Persson *et al.*, 2000 pour l'élan). En Suède, Persson *et al.* (2005) ont ainsi étudié la réponse de la flore à quatre niveaux simulés de présence d'élans le long d'un gradient de productivité forestière. Ces dispositifs relèvent donc d'une vision intégrée de la présence et des effets des grands herbivores.

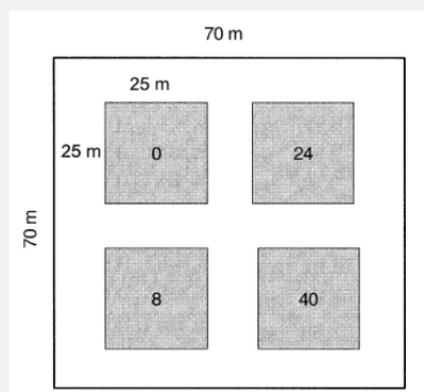


Figure 4. D'après la figure 1 de Persson *et al.* (2005), dispositif expérimental simulant l'effet de 4 densités différentes d'élan (nombre d'individus/1000ha) basées sur une quantification des fèces, de l'urine excrétées et de la végétation consommée.

- **Modélisation de la pression d'herbivorie** : cette approche de modélisation numérique se base sur les niveaux relatifs d'abroustissement des essences forestières, la probabilité de mourir de la pression exercée et sinon sur la probabilité d'atteindre l'âge adulte et ainsi contribuer au peuplement futur. Cailleret *et al.* (2014), à partir du modèle Forclim, évaluent ainsi les scénarios futurs de composition du couvert forestier sous la double pression du changement climatique et de l'herbivorie.

Les effets des grands herbivores sur les plantes vont donc dépendre de la composition de la végétation disponible. Ces différentes études montrent également à quel point ces grands herbivores sont plastiques en termes d'alimentation, en particulier le chevreuil, et que finalement, la masse corporelle et la taille de l'animal seront aussi des déterminants pertinents des effets liés à l'herbivorie sur la dynamique de la végétation.

CH2B - Herbivorie

CH2B1 - Réponse à l'échelle de l'espèce : le cèdre rouge insulaire (*Thuja plicata*) et l'introduction du cerf à queue noire sur Haida Gwaii

Cette partie s'inspire d'une présentation synthétique (C-ACT112) préparée pour le colloque IUFRO 2015 traitant des effets de l'abrutissement par les ongulés sur la régénération et la sylviculture. Elle me permet d'illustrer différentes approches méthodologiques (Encart 2) menées sur Haida Gwaii dans le cadre du Research Group on Introduced Species RGIS (<http://rgis.cefe.cnrs.fr/>) et de traiter de la réponse d'une espèce appétente, le cèdre rouge à l'introduction du cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus sitchensis*). *Thuja plicata* est une espèce longévive (des individus âgés de plus de 500 ans), sciaphile, qui peut atteindre 60 m de hauteur, sur sols humides et à faible altitude. Cette essence forestière avec la Pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*) et l'Épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) dominant la canopée des forêts tempérées pluviales sur Haida Gwaii. Le cerf à queue noire est un cervidé herbivore présentant un dimorphisme sexuel de taille, les femelles pesant de 36 à 45 kg contre 54 à 91 kg pour les mâles. Il a un régime alimentaire de type concentrate selector (Hofmann, 1989), similaire à celui du chevreuil, et consomme donc des éléments riches en sucres assimilables, principalement dans la strate arbustive (*Vaccinium sp.*, *Rubus sp.*, *Cornus canadensis*, *Menziesia ferrugina*, *Gaultheria shallon*, ...).

Depuis son introduction répétée sur l'île de Graham au Nord de l'archipel à la fin du XIX^{ème} siècle, ce cervidé, très bon nageur, a colonisé l'ensemble de l'archipel composé de plus de 350 îles, excepté une poignée de petites îles les plus éloignées des 2 îles principales (Graham au Nord, Moresby au Sud, fig. 5). Sa présence est marquée par une ligne d'abrutissement très visible qui limite la végétation accessible et consommée, inférieure à 1.5 m de hauteur et la végétation inaccessible des strates supérieures. Ce contexte global dresse une image de la situation dans laquelle les études du RGIS ont débuté. Le cèdre rouge est une essence forestière qui revêt une importance écologique, mais aussi culturelle cruciale pour la nation aborigène Haida. Les natifs utilisent ses longs troncs entre autres pour ériger des totems, creuser des canoés, bâtir des maisons ; et son écorce pour tresser des habits et des paniers pour la collecte des nombreux fruits du sous-bois forestier. Cette essence est par ailleurs exploitée intensivement par les compagnies forestières privées et exportée à travers le monde du fait de l'excellente durabilité de son bois.

Les nombreuses études menées sur l'archipel ont pu clairement évaluer la sélectivité alimentaire du cerf à queue noire vis-à-vis des trois essences dominantes de la canopée, l'échelle d'appétence est bien établie, le cèdre rouge étant nettement plus appétent que l'épicéa de Sitka et la Pruche de l'Ouest est relativement peu consommée relativement à sa disponibilité locale. Dans cette partie, nous aborderons le destin du cèdre rouge sous pression d'herbivorie à travers cinq différentes approches expérimentales et dans différentes situations : sous le couvert de la forêt primaire ou en forêt secondaire, 10-15 ans après la coupe totale des arbres de la canopée, et pour des individus à différents stades de développement : du stade germination jusqu'au stade jeune arbre dépassant 1.5m de hauteur, qui correspond à la limite d'accessibilité pour le cerf à queue noire.

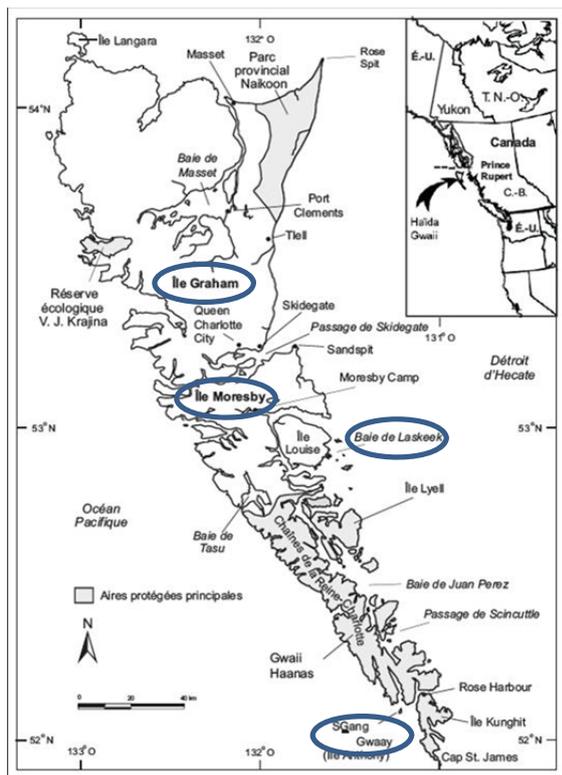


Figure 5. Situation de l'archipel d'Haida Gwaii en Colombie Britannique (Canada). Les ellipses bleues identifient les deux îles principales (Graham au Nord, Moresby au Sud), et la localisation des principaux sites expérimentaux (Baie de Laskeek et S'Gang Gwaay) du RGIS dont il sera question dans la suite du chapitre.

“[...] Oh, the cedar tree!
If mankind in his infancy had prayed for the perfect substance for all materials and aesthetic needs, an indulgent god could have provided nothing better [...]”

(Bill Reid, 1984)

Un exemple de gradient spatial de pression d'herbivorie (encart 2)

Pour mon master (ACL1, AP1), nous nous étions basés sur un gradient de pression d'herbivorie lié au niveau d'accessibilité par les chasseurs des sites étudiés, avec comme hypothèse que les sites les plus isolés, accessibles uniquement par hydravion ou par bateau, étaient moins chassés que les sites accessibles par voiture via des pistes forestières, et que la pression d'herbivorie était plus élevée en site isolé, à la fois par effet numérique mais également comportemental, lié à un niveau de vigilance des cerfs moins élevé. Sur ce dispositif expérimental, nous avons étudié la régénération du cèdre rouge à trois stades de développement, 10 à 15 ans après la coupe totale de la canopée. La densité des cèdres est plus faible à tous les stades dans les sites éloignés, peu chassés. Parallèlement, les taux d'abrutissement estimés sont supérieurs sur ces mêmes sites pour les deux stades les plus accessibles au cerf (fig. 6). Ces résultats montrent donc un déficit et un retard de régénération liés à un abrutissement chronique. Une comparaison qualitative avec les données collectées par une compagnie forestière sur un dispositif enclos/exclos installé à la même époque sur la partie Sud de l'archipel (fig. 7 ; Bennett, 1996), montre que le niveau de régénération atteint en présence de cerf dans les sites chassés reste tout de même déficitaire par rapport à ce qui est observé dans la zone protégée du cerf à queue noire, avec un écart très marqué pour le stade jeune arbre, qui correspond aux individus qui ont pu échapper à la pression d'herbivorie. Les patrons observés confirment l'échelle d'appétence des deux autres essences : l'épicéa est moyennement consommé et la pruche de l'Ouest très rarement consommée est avantagée, avec une régénération globalement dominée par cette dernière essence, même sur les sites où le cèdre était dominant à plus de 60% de la canopée avant coupe de la forêt primaire.

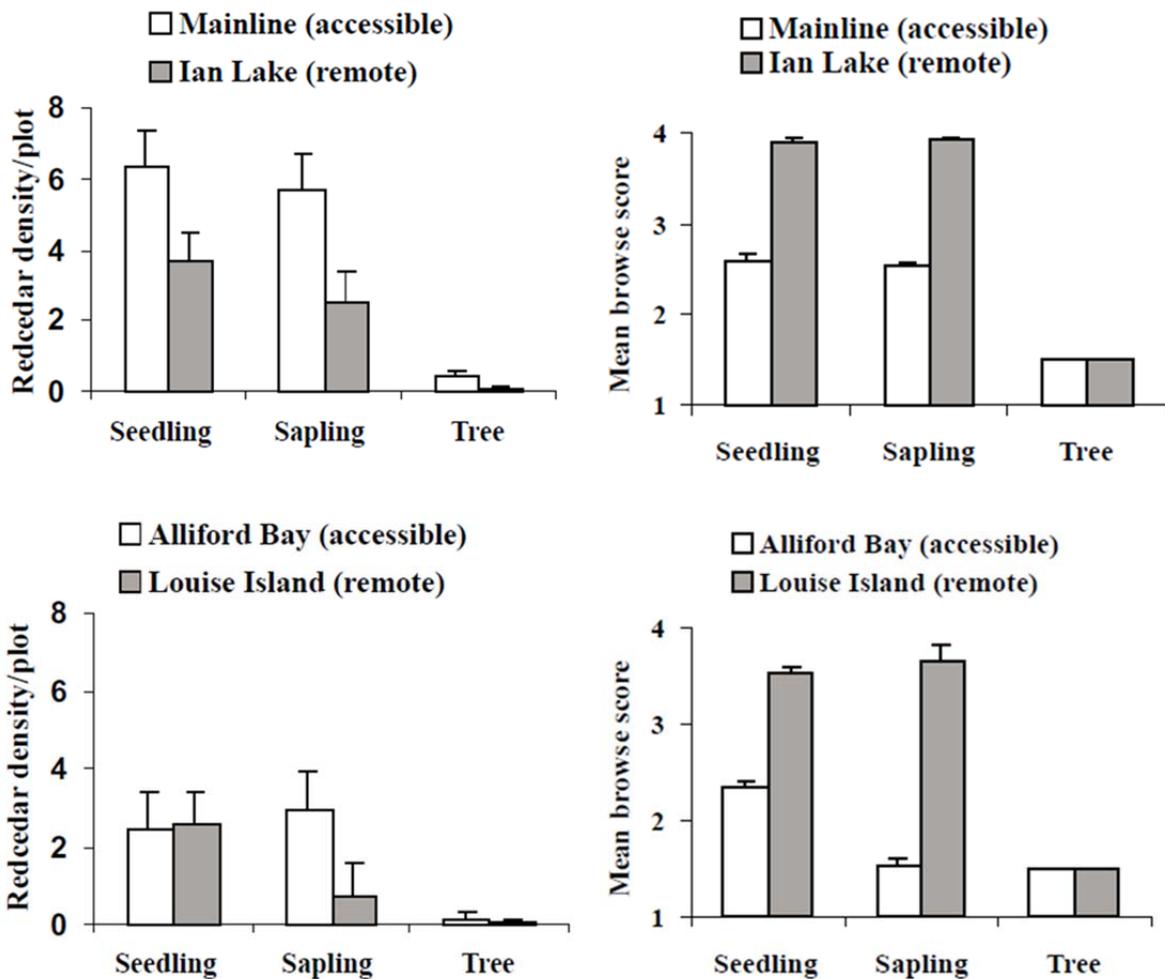


Figure 6. Colonne de gauche, densité de cèdres par placette ; colonne de droite, taux d'abrouissement par placette (d'après figures 5 et 6, ACL1) pour de jeunes cèdres à trois stades de développement : seedling (hauteur<50 cm), sapling (hauteur> 50 cm et diamètre<2.5 cm) et jeune arbre (diamètre>2.5 cm). Les barres blanches correspondent aux sites accessibles, les barres grises aux sites isolés, les histogrammes supérieurs représentent les sites sur la partie Nord de l'archipel (Île de Graham), les histogrammes inférieurs sur la partie Sud (Île de Moresby).

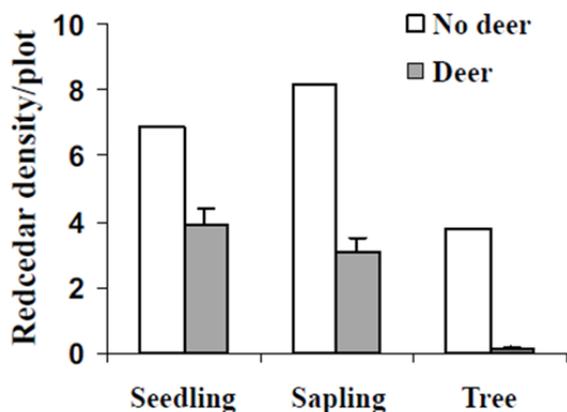


Figure 7. Densité de cèdres par placette en absence de cerf (barres blanches, Bennett, 1996) et en présence de cerfs (barres grises, d'après figure 2, ACL1).

Un exemple de dispositifs enclos/exclos (encart 2)

A la même époque, nous avons débuté la mise en place d'un dispositif enclos/exclos sur l'île de Graham dans le nord de l'archipel, réparti sur dix sites en forêt primaire et présentant des germinations de cèdre en abondance (fig. 8), comprenant chacun deux paires d'enclos/exclos de 25m² de surface respective.

L'objectif initial est alors triple : *i*) quantifier la survie, la croissance et la morphologie de germinations de cèdre rouge par suivi d'individus marqués, *ii*) quantifier le recouvrement des différentes plantes par strate de hauteur jusqu'à 4m de hauteur, c'est-à-dire de part et d'autre de la ligne d'abrouissement, après l'exclusion des herbivores de la zone engrillagée et *iii*) fournir des sites de démonstration des effets des herbivores sur la dynamique de la végétation pour les différents acteurs de la vie locale (forestiers, natifs, naturalistes, ...).

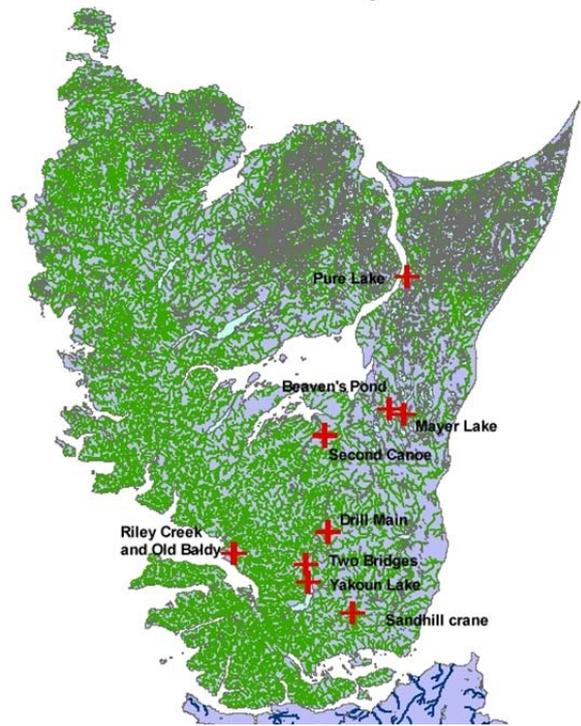


Figure 8. Localisation des 10 paires d'enclos/exclos (croix rouges), au Nord de l'archipel (île de Graham).

Dans cette seconde étude concernant les suivis individuels de cèdre pendant 8 ans (de 1997 à 2005), nous montrons une réduction drastique et progressive de la survie des individus (carrés noirs, fig. 10) et une plus grande proportion d'individus formant plusieurs tiges principales (barres grises, fig. 9) en présence de cerfs ; une augmentation au cours du temps du nombre d'individus différenciant plusieurs pousses latérales (barres blanches, fig. 11) et proportionnellement plus de grands individus en l'absence des cerfs (barres blanches, fig. 12).

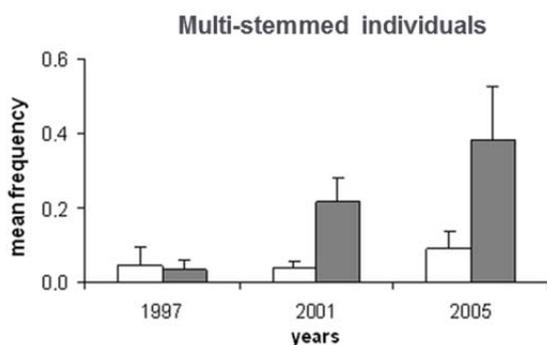


Figure 9. Proportion de jeunes individus de cèdre rouge présentant plusieurs tiges principales en absence (barres blanches) et présence (barres grises) de cerfs (ACL3).

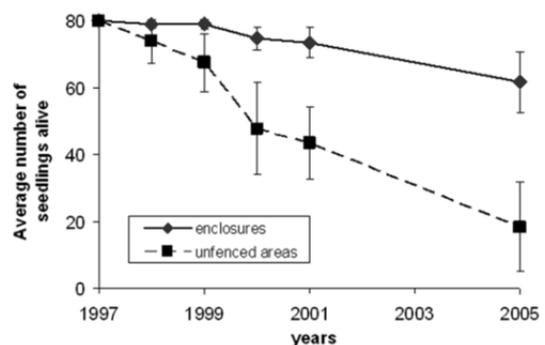


Figure 10. Nombre d'individus vivants après 8 ans de suivi en absence (losanges) et présence (carrés) de cerfs (ACL3).

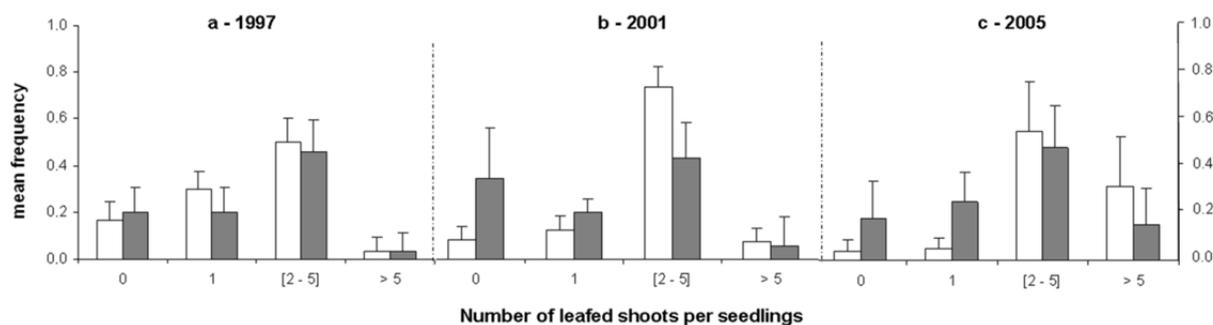


Figure 11. Proportion d'individus de cèdre rouge sans et avec de une à plus de cinq pousses latérales lors de l'installation, puis 4 et 8 ans après, en absence (barres blanches) et présence (barres grises) de cerfs (ACL3)

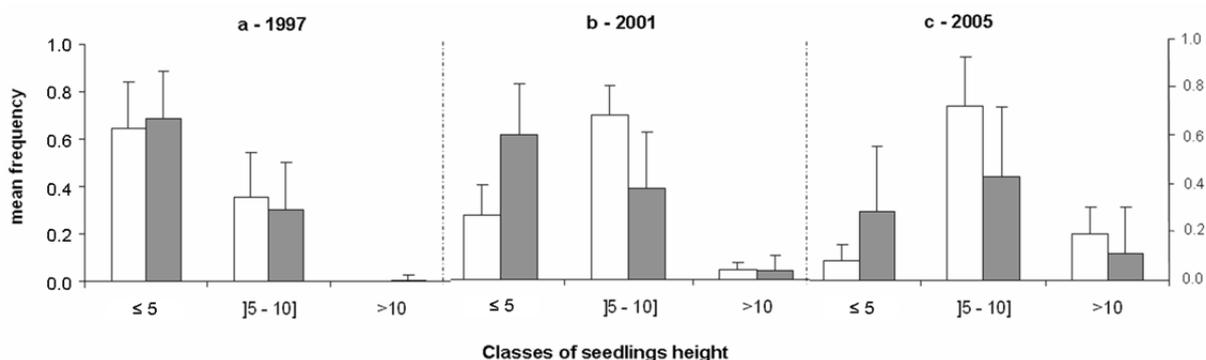


Figure 12. Proportion d'individus de cèdre rouge par classes de hauteur (≤ 5 cm, de 5 à 10cm et > 10 cm) lors de l'installation, puis 4 et 8 ans après, en absence (barres blanches) et présence (barres grises) de cerfs (ACL3).

Au stade germinations et individus globalement inférieurs à 20 cm de hauteur, les cerfs entraînent une plus forte mortalité, des modifications morphologiques (moins de pousses latérales et plus de tiges principales), et un retard de croissance en hauteur, qui rallonge la période pendant laquelle ces individus seront accessibles pour le cerf. La croissance en hauteur par ailleurs relativement lente du cèdre en conditions ombragées de sous-bois de forêt primaire suggère que la protection contre les cerfs devraient être maintenues sur plusieurs décennies. Par ailleurs le recouvrement des espèces très appétentes (*Thuja plicata*, *Blechnum spicant*), similaire lors de l'installation du dispositif à l'intérieur et l'extérieur des enclos, est significativement plus important en l'absence de cerfs 8 ans après, alors que les espèces non appétentes (*Tsuga heterophylla*) ou moins appétentes (*Picea sitchensis*) ne montrent pas de différences significatives.

L'historique de colonisation (encart 2)

Une troisième étude se base sur un laboratoire grandeur nature composé de trois types d'îles: les premières non colonisées durablement par les cerfs, les secondes colonisées il y a plus de 50 ans et les dernières colonisées il y a moins de 20 ans au moment de l'étude, il s'agit du dispositif lié à l'historique de colonisation (Allombert *et al.*, 2005a-b ; Stockton *et al.*, 2005), situé dans le Sud de l'archipel, dans la baie de Laskeek. La datation de la présence des cerfs sur ces îles est confirmée par l'analyse des blessures observées sur les troncs d'arbres et d'arbustes d'âges déterminés par dendrochronologie (Vila *et al.*, 2004, 2005). Ce dispositif expérimental comporte un réseau de placettes ombragées en forêt et d'autres placettes de pleine lumière en milieu côtier, qui ont permis d'étudier richesse et composition de différents groupes taxonomiques (flore, entomofaune et avifaune) et dont je parlerai un peu plus tard dans le cadre des cascades trophiques. Pour l'heure, l'analyse de l'expression de la flore dans ces trois situations différenciées a permis de classer les plantes en fonction de leur réponse à la durée de présence des cerfs. La diversité des réponses des plantes est synthétisée par Martin *et al.* (2010) et reproduite figure 13. Typiquement, le cèdre rouge qui nous intéresse présentement répond au type I, c'est-à-dire à une plante dont l'abondance

dépend plus de la présence des cerfs que d'un effet seuil de durée de présence ou d'abondance (type II) ou d'une réponse linéaire à un gradient temporel de présence des cerfs (type III).

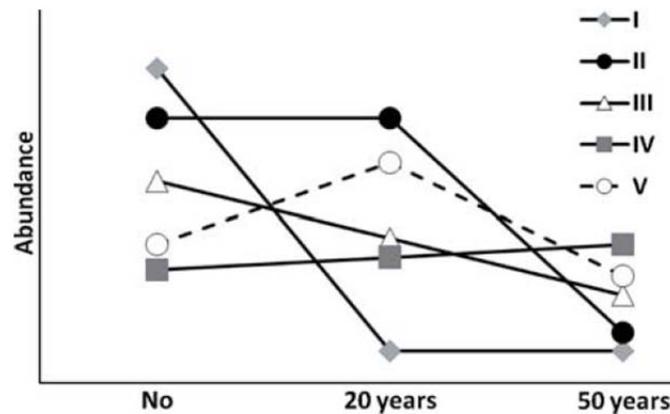


Figure 13. Reproduction de la fig. 2 de Martin *et al.* (2010) et de sa légende.

Five theoretical response patterns of vegetation to modification by deer. I = plants “restricted” to islands with no deer, II = plants “restricted to islands with no deer or deer for less than 20 years, III = plants with decreasing cover with increasing length of browsing history, IV = plants not affected by browsing history or with higher cover on islands with deer, V = plants with highest cover for intermediate levels of disturbance (humped-back shaped curve). No = without deer; 20 years = deer present less than 20 years; 50 years = deer present for over 50 years

Les refuges naturels (encart 2)

La quatrième approche concerne les sites refuges naturels présents sur toutes les îles (ACL8), qu’elles aient été colonisées depuis plus de 60 ans ou bien qu’elles n’aient jamais été colonisées. L’analyse de la richesse spécifique des îles (diversité γ) montre qu’il n’y a pas de différences entre îles, qu’elles aient été colonisées ou non alors que la richesse spécifique à l’échelle des placettes (diversité α) est inférieure sur les îles avec cerfs. Ce patron s’explique par la présence de refuges naturels (éperons rocheux principalement, mais aussi galettes de chablis) sur lesquels les plantes peuvent se maintenir dans un état reproductif fonctionnel et être sources de propagules. Simon Chollet (PhD2, ACL8) montre ainsi que moins d’un pourcent de la superficie des îles concernées renferme plus de 50% de la richesse spécifique présente. En particulier, le cèdre présente un recouvrement similaire sur les zones refuges par rapport aux zones accessibles sur les îles sans cerfs, alors que le recouvrement est significativement plus fort sur les zones refuges que sur les zones accessibles dans les îles colonisées par les cerfs depuis plus de 60 ans.

« Éradication » partielle (encart 2)

Finalement, pour brosser l’éventail et la richesse des approches mises en œuvre sur cet archipel, la **cinquième approche** concerne l’expérience d’**éradication partielle** de la population résidente de cerfs sur Reef (Baie de Laskeek), une option qui se discutait au moment de mon Master (AP1), qui a fait partie des travaux menés par Simon Chollet durant sa thèse (PhD2) et dont les résultats viennent d’être publiés (Chollet *et al.*, 2016). Cette expérience d’éradication a été doublée sur une île à l’extrémité Sud de l’archipel (SGang Gwaay, fig. 5). Sur ces deux îles, la population de cerfs a été réduite passant d’une estimation de 30 cerfs/km² à environ 5-10 cerfs/km² jusqu’en 2010, avec des chasses répétées pour limiter l’abondance de la population. L’objectif était d’étudier la capacité de résilience des communautés du sous-bois, principalement végétation et avifaune. Sur les îles pour lesquelles la population de cerfs est contrôlée, le recouvrement des différents groupes fonctionnels (arbres, arbustes, plantes herbacées et fougères) n’a cessé d’augmenter alors qu’il se stabilisait ou

diminuait sur les îles contrôles soumises aux fortes densités de cerfs. Le cèdre, notre espèce focale, était présent sur 11 des 54 placettes de suivis de la végétation en conditions ombragées forestières et côtières de pleine lumière en 1997. En l'espace de 13 ans, le cèdre a colonisé 18 placettes supplémentaires et n'a disparu d'aucune des placettes initialement occupées, soit un gain net de 33% qui correspond aux plus fortes progressions enregistrées aux côtés de deux fougères et d'un arbuste (*Gaultheria shallon*).

Bilan des approches mises en œuvre pour étudier la réponse du cèdre rouge à l'herbivorie

Le premier constat est que le cèdre rouge, une espèce très appétente, est très sensible à la présence du cerf à queue noire dans un contexte évolutif où l'herbivorie était historiquement absente avant l'introduction relativement récente de ce cerf. Ce patron de sensibilité et de réponse se vérifie en forêt secondaire et en forêt primaire, pour une essence dont la croissance est très lente au moins pendant les premiers stades. Les résultats obtenus par les différentes approches sont, de ce point de vue, convergents.

Certaines approches, comme le suivi par dispositif enclos/exclos, ou l'éradication partielle, sont des suivis sur le long terme, plus susceptibles d'être touchés par des aléas climatiques et qui nécessitent un fort investissement financier, en temps et en personnel. La multiplication d'observateurs différents limite aussi la pertinence de l'analyse temporelle. Les approches par comparaison de densité sont aussi instructives, mais principalement quand il existe un état de référence (en absence de cerfs : îles sans cerfs du laboratoire grandeur nature, refuges inaccessibles aux cerfs) qui permette de relativiser les résultats obtenus. Dans ACL1, le dispositif unique enclos/exclos de la compagnie forestière avait servi de point de référence pour la régénération des forêts secondaires. En termes d'investissement, l'approche basée sur les refuges naturels semble la plus économique, elle a également permis de mettre en évidence que ces refuges contribuent au maintien de la biodiversité à l'échelle des îles et du potentiel de recolonisation en tant que sources de propagules. L'approche par éradication est potentiellement intéressante dans une optique de gestion et de contrôle des populations de cerfs par la chasse sur le long terme, même si une telle approche à de larges échelles spatiales n'est pas envisageable et peut se heurter à la multiplicité des pratiques de chasse et à l'absence de concertation. Par ailleurs, la tendance actuelle dans les sociétés occidentales à une réduction et un vieillissement de la population des chasseurs ne rend pas cette option viable (Riley *et al.*, 2003). Des travaux récents du RGIS (Le Saout *et al.*, 2015) montrent que les cerfs ont conservé un comportement antiprédateur dans des écosystèmes dépourvus de prédateurs, et que façonner un paysage de la peur pourrait s'avérer une option à considérer (ACL1).

CH2B2 - Réponse à l'échelle des groupes fonctionnels et des communautés

A l'échelle des communautés, les différentes plantes sont traitées collectivement, que ce soit assemblées au sein de différents groupes fonctionnels (arbres, arbustes, herbacées, graminées, fougères, mousses), ou au travers de différentes métriques liées à la composition comme le recouvrement total pour différentes strates de hauteur, et divers indices de diversité spécifique comme l'indice de Shannon, l'équitabilité et la richesse spécifique. Une des métriques les plus utilisées pour décrire les communautés reste cependant la richesse spécifique (Paillet *et al.*, 2010) et la plupart des méta-analyses menées à l'échelle des communautés utilisent cette métrique. Les communautés de plantes peuvent aussi être représentées par la moyenne pondérée de leurs valeurs pour un trait donné (Garnier *et al.*, 2004) pour essayer de mettre en évidence les processus moteurs de la dynamique des communautés.

Dans cette seconde partie, je vais à nouveau m'appuyer sur les travaux réalisés sur Haida Gwaii dans un premier temps, puis sur deux dispositifs en France, le premier est le dispositif national d'enclos/exclos Rénécofor (PhD1) et le second relève d'un dispositif mis en place pour le projet Dysperse, profitant de l'engrillagement des propriétés privées en Sologne.

L'évolution des communautés végétales du sous-bois des forêts tempérées pluviales d'Haida Gwaii

Cette partie s'inscrit dans la continuité de ce qui précède et des travaux menés sur Haida Gwaii sur trois dispositifs : le dispositif enclos/exclos sur l'île de Graham, le laboratoire grandeur nature basé sur l'historique de colonisation et les refuges naturels dans la baie de Laskeek. L'objectif est de tester comment différentes métriques (recouvrement total, indice de Shannon, richesse spécifique et équitabilité) descriptives des communautés réagissent à ces différents dispositifs d'exclusion des cerfs. Cette partie fait l'objet d'un article en préparation (ACL19p).

Les communautés végétales ont été suivies de 1997 à 2009 sur le dispositif enclos/exclos par des mesures de recouvrement de l'ensemble des plantes présentes dans différentes strates du sol à 4 m de hauteur, de part et d'autre de la ligne d'abrouissement. Comme indiqué précédemment, les suivis sur le long terme nécessitent généralement l'intervention de plusieurs observateurs et sont de ce fait soumis potentiellement à un fort effet observateur. Pour le suivi de la végétation sur le réseau Rénécofor, des journées de calibrage des différentes équipes de botanistes sont organisées avant chaque campagne de mesures. Sur le dispositif enclos/exclos de l'île de Graham, l'analyse initiale des données met en évidence un fort effet observateur limitant l'exploration à des effets intra-annuels.

La différence de recouvrement total de la végétation a beaucoup évolué sur les 12 ans de suivi. Alors que seulement la strate comprise entre 1 et 1.5m de hauteur était significativement plus forte en présence des cerfs au moment de l'installation du dispositif en 1997 ; en 2001, soit 4 ans après l'installation, la végétation présente entre 0 et 15cm de hauteur était déjà significativement plus développée en l'absence des cerfs. Progressivement, cette différence gagne les strates supérieures, puisqu'en 2005, la différence est significative jusqu'à 50cm de hauteur, et finalement jusqu'à 1.5m de hauteur en 2009. Le patron initial de cette dernière strate a régulièrement évolué pour finalement s'inverser douze ans après installation (fig. 14).

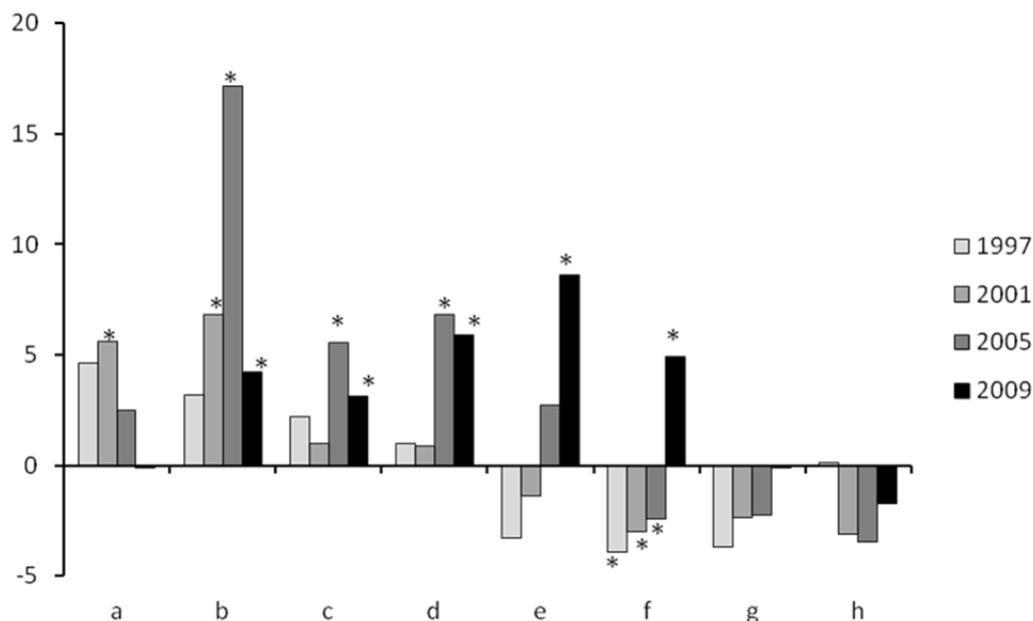


Figure 14. Différences entre le recouvrement de la végétation à l'intérieur et à l'extérieur des enclos (inaccessibles aux cerfs) dans huit strates de hauteur (a=0-5cm, b=5-15cm, c=15-25cm, d=25-50cm, e=50-100cm, f=100-150cm, g=150-200cm, h=200-400cm). Les * indiquent la significativité des différences testées à l'aide de tests t de Student.

Ces résultats montrent comment les cerfs bloquent la croissance de la végétation en hauteur dans une strate basse qu'ils maintiennent accessible par une herbivorie chronique, à l'origine de la ligne d'abrouissement visible à 1.5m de hauteur, entraînant ainsi un déficit de recrutement dans les strates de végétation supérieures à 1.5m.

Ce patron global sur l'évolution du recouvrement total se retrouve quand on considère les 12 espèces dominantes du sous-bois. Alors qu'au moment de l'installation, aucune espèce ne présente de différences de recouvrement entre la zone protégée et la zone accessible; au bout de 4 ans, 3 plantes deviennent plus abondantes en l'absence des cerfs, il s'agit principalement d'espèces les plus appétentes pour le cerf (*Thuja plicata*, *Coptis asplenifolia* et *Cornus canadensis*) et au bout de 12 ans, 8 plantes sur les 12 considérées déploient un patron similaire. Pour cette dernière année de suivi, la prise en compte de paramètres reproductifs met en évidence un nombre significativement plus important d'individus florifères et fructifères en l'absence des cerfs. Ces effets sur la reproduction des plantes ont été abordés dans des études démographiques de certaines plantes modèles (Mårell *et al.*, 2009 pour l'anémone des bois, *Anemone nemorosa*)

Réponse à l'échelle des communautés : comparaison des dispositifs utilisés à Haida Gwaii

Nous avons ensuite comparé la différence de recouvrement par groupe fonctionnel (arbres, arbustes, herbacées, graminées, fougères) entre l'installation du dispositif enclos/exclos en 1997 et la fin du suivi en 2009, et nous avons comparé ce résultat à ceux obtenus par Stockton *et al.* (2005) sur le laboratoire grandeur nature en comparant la végétation des trois îles jamais colonisées à celle des deux îles colonisées depuis plus de 50 ans au moment de l'étude d'une part et aux résultats obtenus sur la comparaison de la végétation sur les escarpements rocheux inaccessibles et les zones adjacentes accessibles (ACL9). Cette comparaison montre qu'au bout de 12 ans, le recouvrement n'est significativement plus fort que pour les arbustes et les fougères sur le dispositif enclos/exclos, alors que sur le réseau d'îles, seules les graminées ne diffèrent pas, et que pour les refuges naturels, l'ensemble des groupes fonctionnels diffèrent avec un recouvrement supérieur en l'absence des cerfs (tableau 5).

A l'échelle de la communauté végétale, une comparaison similaire montre des valeurs significativement plus fortes pour le recouvrement total, l'indice de Shannon et l'équitabilité sur le dispositif enclos/exclos en l'absence de cerf mais pas pour la richesse spécifique, alors que pour le réseau d'îles et les refuges, seule l'équitabilité ne diffère pas (tableau 5). Cette approche comparative met en évidence que les dispositifs d'exclusion des cerfs ne sont pas tous équivalents et qu'ils n'aboutissent pas aux mêmes résultats, et que cela dépend notamment de la métrique considérée. Alors que la plupart des études synthétiques (revue systématique, méta-analyse) se basent sur la richesse spécifique, notre comparaison montre que nos trois études donnent des résultats différents pour cette métrique dominante. En termes de coûts associés aux dispositifs mis en œuvre, il est clair que l'échantillonnage des refuges sur de faibles surfaces est très compétitif et apte à mettre en évidence des changements profonds induits par la présence prolongée des cerfs sur les îles de l'archipel.

Tableau 5. Recouvrements par groupes d'espèces, indices de diversité des communautés (recouvrement total, richesse spécifique, indice de Shannon et équitabilité) pour les trois approches utilisées (enclos/exclos, îles avec et sans cerfs et refuges naturels). Les différences de recouvrement ont été évaluées dans chaque approche avec des tests t de Student.

	Enclos/exclos 1997			Enclos/exclos 2009			Îles			Refuges naturels		
	Extérieur	Intérieur	t	Extérieur	Intérieur	t	Avec cerfs	Sans cerfs	t	accessible	inaccessible	t
Arbres	44	40	0.4ns	13	16	-0.65ns	1	10	-3.7***	2.9	9	-2.31*
Arbustes	68	67	0.1ns	11	26	-5.34***	1	105	-17.4***	0.7	42	-6.41***
Herbacées	0.6	1.6	-1.1ns	0.1	4.5	-1.98 (*)	0.1	16	-5.8***	0.5	4	-3.05*
Fougères	0.7	0.7	-0.1ns	0.4	2.9	-2.53*	0.1	45	-5.8***	0.1	14	-3.7**
Graminées	3.4	6.9	-1.1ns	1.3	1	0.3ns	0.2	0.3	-0.2ns	0.3	1.3	-2*
Recouvrement	117	118	94ns	26	51	-21***	2.8	178	-25***	4.5	70	-10***
Richesse	5	5.5	-1.6ns	12.4	12.3	0.16ns	8.7	14	-3.9**	5.9	12	-5.4***
Indice de Shannon	1.1	1.1	0.1ns	1	1.5	-6.1***	0.9	1.6	-2.9**	1.1	1.6	-3.9**
Équitabilité	0.7	0.7	-0.4ns	0.4	0.6	-7.2***	0.5	0.6	-0.74ns	0.7	0.6	1.4ns

L'évolution des communautés végétales du sous-bois des forêts tempérées françaises (échelles nationale et régionale)

Dans des situations plus métropolitaines où la végétation a historiquement côtoyé une guilda de grands herbivores sur des pas de temps compatibles avec les processus évolutifs, l'utilisation du dispositif **national** Rénécofor d'exclusion enclos/exclos (PhD1, ACL17p) mène à des résultats contrastés avec ceux observés sur Haida Gwaii. Alors que nous observons une tendance à l'augmentation pour l'ensemble des guildes d'espèces sur un pas de temps de 12 ans sur Haida Gwaii, cette tendance sur un pas de temps de 10 ans est différenciée sur le dispositif français avec notamment des réponses opposées des strates arbustives (basse et haute) et de la strate herbacée.

En termes de richesse spécifique, les niveaux de pression exercée par les ongulés sauvages présents (cerf, chevreuil, sanglier) entraînent une augmentation de la richesse spécifique principalement pour les plantes herbacées (+3 espèces en 10 ans) alors que les arbustes des strates basses (inférieures à 2m, accessibles aux cervidés) et hautes (au-delà de 2m et jusqu'à 7m) perdent en moyenne une espèce sur 10 ans. Ce patron (fig. 15) s'explique partiellement par le contrôle par les grands herbivores de la strate arbustive à l'extérieur des enclos, qui redirige indirectement un supplément de lumière aux strates basses herbacées qui se développent. A l'intérieur des enclos, la strate arbustive monopolise l'accès à la lumière aux dépens de la végétation de la strate herbacée. Ce patron est confirmé par l'évolution au cours du temps de l'indice de lumière (L-Ellenberg) moyenné à l'échelle de la communauté plus faible à l'intérieur qu'à l'extérieur des enclos.

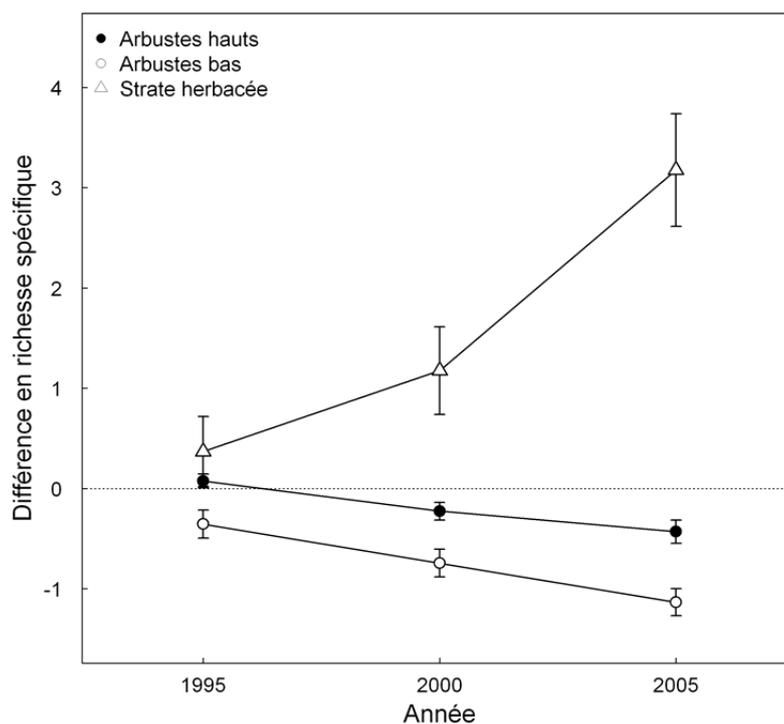


Figure 15. Différence de richesse spécifique entre la zone accessible aux ongulés sauvages et la zone protégée pour trois strates de végétation : la strate herbacée (<0.3m, triangles vides), la strate arbustive basse (0.3-2m, cercles vides) et la strate arbustive haute (2-7m, cercles pleins) au moment de l'installation du dispositif, 5 ans et 10 ans plus tard, pour un réseau de 82 placettes réparties dans les principaux peuplements forestiers sur le territoire français métropolitain (points rouges de la carte de France en bas à droite).

Dans le cadre du projet interdisciplinaire Dysperse, la tâche écologique avait pour objectif entre autres de comprendre comment l'engrillagement des propriétés privées à vocation cynégétique en Sologne, affectait les niveaux de pression exercée par les ongulés sauvages présents sur les écosystèmes forestiers et notamment les communautés du sous-bois (flore et avifaune), en termes d'herbivorie par les cervidés et de perturbations du sol par le sanglier. Les hypothèses relatives à ce dispositif s'inscrivaient dans l'étude des cascades trophiques, que je détaillerai un peu plus tard. Les contraintes liées à l'échantillonnage en propriétés privées ne nous ont pas empêchés d'étudier l'étendue du gradient de pression exercée en Sologne, dont les situations extrêmes rencontrées correspondent aux niveaux d'abondance de populations parmi les plus fortes rencontrées à l'échelle nationale (Cf. réseau ongulés sauvages 2016, ONCFS-FNC).

En termes de flore (ACL18p), nous mettons en évidence une augmentation significative de la richesse spécifique avec des niveaux de pression d'herbivorie exercée par les cervidés mais aussi des taux de retournement du sol par le sanglier intermédiaires à élevés, ces deux variables explicatives étant assez fortement corrélées. Cette augmentation de la richesse spécifique (fig. 16) s'explique par une augmentation et des graminées (environ 3 fois plus riches) et des dicotylédones herbacées (environ 4 fois plus riches) en milieux très perturbés qu'en milieux plus faiblement perturbés, alors que les autres guildes ne diffèrent pas selon ces gradients. Les plantes concernées sont typiques des premiers stades ou des stades intermédiaires de succession, avec des traits favorisant l'établissement et la croissance en milieux perturbés (plantes rudérales). Notamment, nous observons une très forte corrélation entre la densité d'espèces annuelles et bisannuelles et le taux de retournement du sol par le sanglier. Ces résultats confortent l'intérêt des approches intégratives qui prennent en compte à la fois les effets liés aux interactions trophiques et les effets d'ingénierie physique du sol exercés par ces mêmes agents. Il serait intéressant de complètement croiser les effets de l'herbivorie et de l'ingénierie physique (Mohr *et al.*, 2005). Les résultats de Dysperse sont finalement assez cohérents avec et proches de ceux obtenus sur Rénécofor, puisque nous mettons également en évidence une corrélation positive entre la différence d'espèces herbacées entre enclos et exclos et l'abondance du sanglier (PhD1, ACL17p). Cependant nous ne mettons pas en évidence d'effets de la pression d'herbivorie sur le recouvrement de la strate arbustive, une des hypothèses fortes liées aux cascades trophiques, et que nous avons pu mettre en évidence à la fois sur Haida Gwaii et sur Rénécofor.

CH2C - Exemples de cascades trophiques

L'étude des cascades trophiques s'intéressent aux effets directs de la prédation par les grands carnivores, espèces clé de voûte de bout de chaîne alimentaire, sur leurs proies, les grands herbivores, et sur les répercussions de cette prédation ou de ce risque de prédation à un niveau inférieur, par exemple entre les grands herbivores, consommateurs primaires, et la végétation du sous-bois, responsable de la production primaire. Ces répercussions peuvent être liées à des effets numériques, c'est-à-dire à de la prédation réelle, mais aussi à des effets comportementaux liés à un ajustement du comportement de la proie à son prédateur : vigilance accrue, modification dans la sélection de l'habitat, compromis entre alimentation et mise à couvert (fig. 17). Ces modifications comportementales des proies, en l'occurrence en ce qui nous concerne, les grands herbivores, peuvent donc influencer leur démographie et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes. En particulier, les études menées dans le Parc National de Yellowstone (Beschta & Ripple, 2009) suggèrent que le retour des loups est à l'origine de cascades trophiques d'ordre comportemental, concomitantes à des effets numériques liés à de la prédation effective, le retour du loup facilitant indirectement la régénération de certaines essences forestières, *Populus sp.* (la présence des prédateurs façonne un paysage de la peur; Kuijper *et al.*, 2013). Dans notre premier article (ACL1), l'hypothèse de départ du dispositif expérimental mis en œuvre reposait sur cette idée de paysage de

la peur lié à la pratique de la chasse, en l'absence de prédateurs naturels. D'autres études remettent en cause ce concept, ou bien minimisent l'effet réel qu'il pourrait avoir sur la pression d'herbivorie et le succès de la régénération forestière, la réduction du taux d'abrutissement dans les situations à risque, bien que significative, est assez faible (Kuijper *et al.*, 2015, dans le Parc National de Bialowieza).

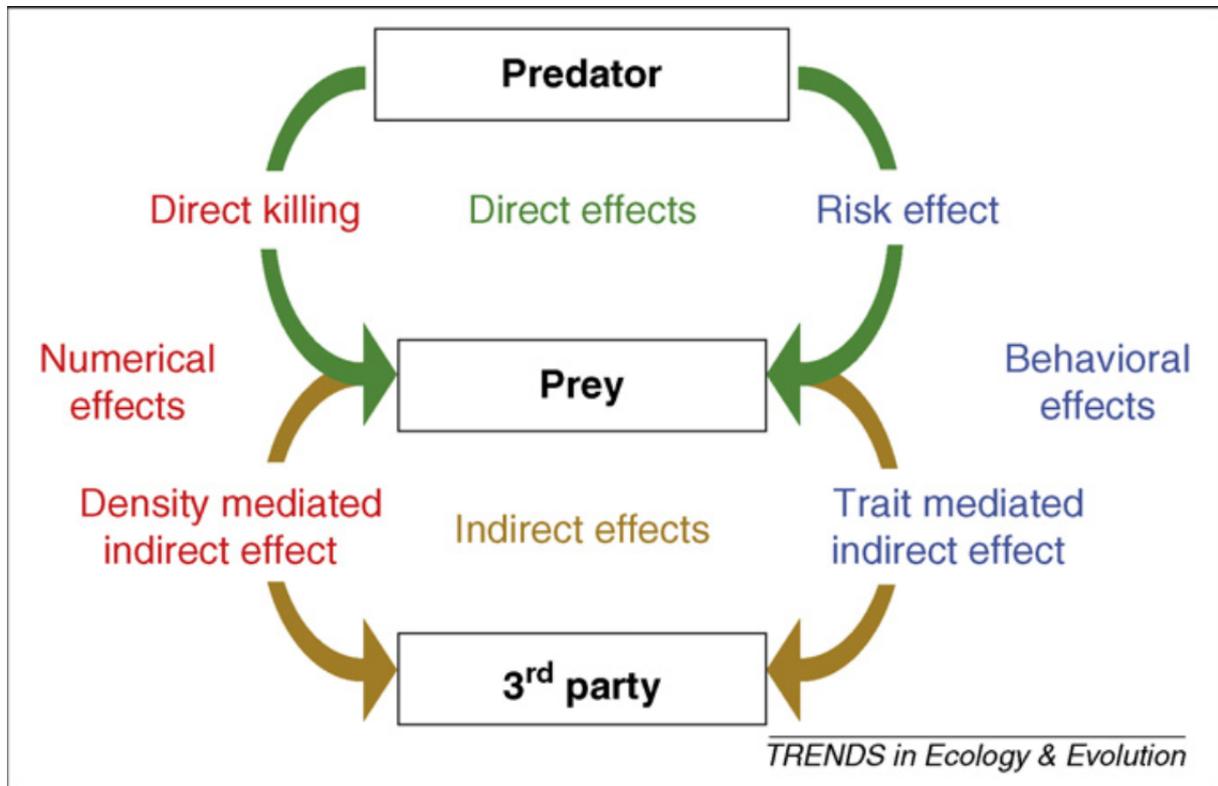


Figure 17. Reproduction de la figure 3 (Creel & Christianson, 2008), présentant les 2 types d'effets directs liés à la prédation : les effets numériques et létaux (à gauche) et les effets comportementaux (à droite). La partie inférieure traite des effets indirects en cascade consécutifs aux effets de densité et d'ajustement comportemental.

En tout état de cause, c'est ce corpus théorique qui a guidé nos travaux sur les cascades trophiques dans une situation où un herbivore introduit, le cerf à queue noire, est libre de circuler, sans prédateurs naturels et soumis à une très faible pression de chasse, sur Haida Gwaii ; mais aussi dans une situation métropolitaine en Sologne, en l'absence également de prédateurs naturels, en tous cas en nombre insuffisant, mais où la pratique de la chasse pourrait éventuellement jouer ce rôle de prédateur pour les trois ongulés sauvages présents : cerf, chevreuil et sanglier (projets Dysperse et Costaud). Je profite de mon implication dans ces trois projets pour tenter de dresser un bilan comparatif en parallèle (fig. 18).

Dans le cadre du projet Haida Gwaii, le laboratoire grandeur nature basé sur l'historique différentiel de colonisation des îles dans la baie de Laskeek (jamais colonisées, colonisées depuis moins de 20 ans et depuis plus de 50 ans au moment de l'étude en 2005) a permis de mettre en évidence des effets en cascade liés à la présence des cerfs à queue noire introduits sur les communautés floristiques et fauniques (invertébrés, oiseaux) inféodées aux sous-bois des forêts tempérées pluviales primaires. Ces cerfs déambulent dans un milieu naturel sans prédateurs naturels et où la chasse est très limitée. Ces résultats sont synthétisés dans plusieurs articles (Allombert *et al.*, 2015a-b ; Martin *et al.*, 2010 Stockton *et al.*, 2005) et montrent clairement le lien entre l'abondance des cerfs, toutes les strates de végétation dégradées, le déclin des invertébrés qui dépendent de la végétation du sous-bois, mais aussi des guêpes parasitoïdes qui dépendent de ces invertébrés. Les oiseaux qui dépendent de la végétation du sous-bois sont affectés par au moins deux processus, l'un lié à la réduction des ressources alimentaires disponibles dans les strates du sous-bois et de l'abondance des sites de

nidification potentielle dans une strate arbustive dégradée ou manquante, *the missing understory*. La réduction du couvert dans la strate arbustive augmente aussi la prédation des nids par l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), une espèce également introduite (RGIS). Chollet *et al.* (2015) montrent sur un réseau d'îles du Sud de l'archipel rééchantillonnées 20 ans après le premier inventaire en 1989 que la situation s'aggrave encore avec une réduction de l'abondance des populations d'oiseaux chanteurs à la fois sur les îles moyennement affectées à l'époque et les îles déjà fortement impactées 20 ans auparavant.

Ces situations de surabondance des cervidés dans le monde, que ce soit des cas d'introductions ou non révèlent des résultats assez similaires, et nous avons cherché à savoir si ce réseau d'interactions trophiques pouvait se retrouver dans les forêts françaises, notamment dans les situations où les pressions d'herbivorie sont parmi les plus élevées connues sur le territoire national. L'étude menée dans le cadre du projet Dysperse est nettement plus limitée que le dispositif mis en place sur Haida Gwaii. Il profite des pratiques liées à la chasse dans les propriétés privées de Sologne. Dans ce projet, nous avons montré que cerf et sanglier n'affectaient pas le recouvrement de la strate arbustive contrairement à nos hypothèses initiales et à la présence très nette d'une ligne d'abrouissement entre 1.8m et 2m de hauteur, marqueur significatif de la présence du cerf élaphe dans ces forêts. Nous supposons également que la présence du sanglier, et de sol retourné, aurait un effet délétère sur les oiseaux nichant au sol. Même si l'abondance des oiseaux dépend du recouvrement de la strate arbustive, nous ne mettons pas en évidence de liens significatifs entre la pression d'herbivorie, le recouvrement de la strate arbustive et l'abondance de l'avifaune. Au contraire, Baltzinger *et al.* (2016) ne montrent aucun effet délétère sur les différents groupes d'oiseaux définis en fonction de leur hauteur de nidification (au sol, entre 0 et 2m, au-delà de 2m), ils observent même un effet positif et de la pression d'herbivorie et du retournement du sol par le sanglier sur le groupe d'oiseaux nichant au sol. L'abondance des groupes d'oiseaux basés sur leurs préférences alimentaires n'est pas dépendante des variables liées à la présence des ongulés sauvages. Nos travaux en Sologne sur les effets des ongulés sauvages sur l'avifaune se poursuivent dans le cadre du projet Costaud où nous essaierons d'estimer la part de prédation des nids d'oiseaux par le sanglier, en interaction avec la présence ou non de dérangement par le public visitant le Domaine National de Chambord. Les premières observations indiquent de la prédation par le sanglier mais aussi par le cerf, en plus de différentes espèces d'oiseaux.

Dans ce même projet Dysperse (Baltzinger *et al.*, en révision), au sein d'un paysage d'environ 2000 ha ponctué de clôtures de 2m de hauteur, à l'échelle du fonctionnement d'une harde de cerfs, nous avons pu mettre en évidence au moyen d'interviews menées auprès des protagonistes (propriétaire privé, gestionnaires publics) et d'inventaires d'indices de présence (coulées, fèces et couchettes) que les clôtures étaient perméables au cerf. Les protagonistes soulignent le fait que l'élément clé de ce paysage est la valeur refuge associée à la présence des clôtures, qui limitent le dérangement de la population de cerfs. Les relevés écologiques confortent ces dires : les densités de couchettes sont plus fortes au sein des propriétés partiellement closes et peu dérangées, et ce indépendamment du couvert de végétation présent, alors que dans la zone ouverte au public l'abondance des couchettes est plus importante en présence de couvert de végétation suffisant à une protection visuelle. Cette étude souligne donc que le risque lié à la chasse, mais plus généralement au dérangement humain (randonneurs pédestres et cyclistes) affecte l'utilisation de l'habitat par les cerfs, au sein d'un paysage de la peur, modulé par la présence d'engrillagements partiels. Cet ajustement du comportement est à même d'influer sur les concentrations locales d'ongulés sauvages et leurs effets associés sur les communautés du sous-bois.

Cette comparaison brève et synthétique de deux situations avec de fortes densités d'ongulés sauvages (fig. 18) prouve que les conséquences de la surabondance ne sont pas si tranchées, et que potentiellement la chasse et le dérangement en Sologne, ainsi que l'apport régulier de ressources alimentaires par agrainage, mais aussi l'histoire évolutive des relations d'herbivorie sont autant d'éléments à considérer pour comprendre l'évolution des communautés végétales et fauniques du

sous-bois en présence d'ongulés sauvages. Les résultats obtenus sur la flore (ACL17p & 18p) en France révèlent des patrons beaucoup plus nuancés que ceux observés en Colombie Britannique. On peut ainsi se demander si ces situations sont réellement comparables en termes de pression exercée par les ongulés sauvages sur le sous-bois forestier. Le plus grand nombre d'espèces d'ongulés présents dans les forêts françaises (cerf, chevreuil et sanglier) pouvait laisser penser à des effets plus marqués sur le sous-bois forestier, notamment dans une région naturelle, où les populations animales sont maintenues à des niveaux parmi les plus élevés à l'échelle nationale, pour entre autres supporter une économie locale très dépendante des revenus liés à la chasse, plutôt qu'à ceux liés à une production forestière aléatoire et de faible qualité.

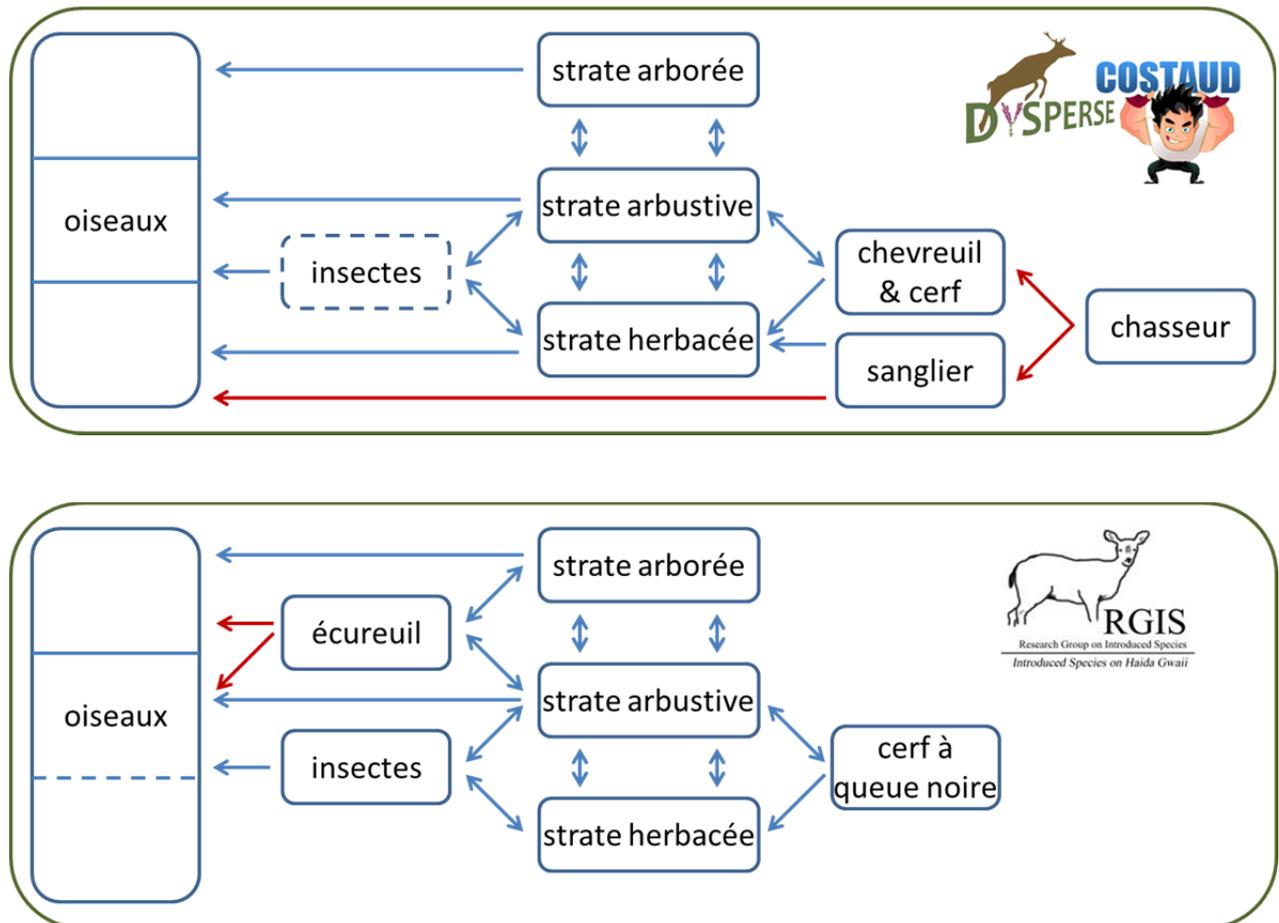


Figure 18. Schématisation des interactions au sein de la chaîne alimentaire dans les forêts tempérées françaises secondarisées de Sologne (cadre supérieur, projets Dysperse et Costaud) et dans les forêts primaires tempérées pluviales de Colombie Britannique (cadre inférieur, projet Haida Gwaii, RGIS). Les flèches rouges identifient la prédation vérifiée pour l'écureuil et récemment confirmée pour le sanglier (*a priori* plus opportuniste pour le cerf) en Sologne.

CH2D - « Le feuillage est le fruit » : pont entre herbivorie et endozoochorie

Cette partie a directement trait à la dispersion des plantes par les grands herbivores en milieu tempéré et à ce titre pourrait faire partie du chapitre suivant. L'endozoochorie est un mécanisme de transport physique associé à un comportement alimentaire et à ce titre est partie intégrante des interactions trophiques. Cette partie apparaît donc comme un pont entre le présent chapitre et le chapitre 3 qui aborde la zoochorie.

Quand on parle de fruits, on pense en général aux structures juteuses, charnues et colorées, que les oiseaux frugivores, chauves-souris et autres primates consomment principalement dans les écosystèmes tropicaux. Cette portion charnue, riche en sucres et vitamines, est la récompense offerte par la plante à l'animal pour qu'il disperse ses graines. Si l'on retourne à nos écosystèmes tempérés, les structures qui contiennent les graines sont généralement des fruits secs et discrets comme les akènes, capsules et gousses. Dans son célèbre manuscrit (Janzen, 1984) intitulé :

Vol. 123, No. 3

The American Naturalist

March 1984

DISPERSAL OF SMALL SEEDS BY BIG HERBIVORES: FOLIAGE IS THE FRUIT

DANIEL H. JANZEN

Department of Biology, University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania 19104

Submitted September 17, 1982; Accepted April 21, 1983

Daniel Janzen propose que la récompense pour les grands herbivores généralistes disperseurs est dans ce cas le feuillage (ou la plante dans sa globalité) à forte valeur nutritive qui entoure les fruits secs, *“the vegetative portions [...] function ecologically as an attractive fruit”*, les parties végétatives fonctionnent écologiquement comme un fruit attractif. Ses réflexions ont ainsi mené à l'énoncé de cette hypothèse “le feuillage est le fruit”.

Cet article que j'ai relu à de nombreuses reprises est fréquemment repris dans les articles récents (cité 354 fois, 07/09/2016) traitant de la dispersion des plantes par les grands vertébrés et qui l'étendent plus largement à l'épizoochorie, puisque la consommation d'une plante par un herbivore favorise le contact externe avec cette même plante ou ses conspécifiques, et peut entraîner un transport externe. Au fur et à mesure de l'avancement de notre programme de recherche sur la dispersion des plantes par les ongulés sauvages, il m'est apparu évident que nous arrivions progressivement à valider la plupart des prédictions proposées à l'époque. Dans le cadre d'une invitation à participer à une session orale organisée à l'ESA 2016 à Fort Lauderdale intitulée « Bearing Fruit: Towards Synthesis of Major Themes in the Ecology of Fruit », j'ai proposé de revisiter cette hypothèse à partir de nos récents travaux et en particulier de récentes méta-analyses (ACL11 & 13) menées avec un réseau de collaborateurs en Europe. Nous avons développé une approche basée à la fois sur les traits des plantes et leurs diaspores, les traits de nos grands herbivores disperseurs modèles (cerf, chevreuil et sanglier) et sur les interactions entre leurs traits.

Dans cet article fondateur, Daniel Janzen propose 10 prédictions sur les traits attendus des plantes et des diaspores dispersées par endozoochorie par les grands herbivores, spécifiant qu'il ne s'agit

pas d'une liste de traits que chaque plante doit présenter, mais plutôt que les plantes dispersées selon cette hypothèse devraient partager une partie de ses traits. Il avait initialement élaboré cette hypothèse à partir de ses propres observations en Amérique du Nord et principalement pour des grands herbivores domestiques.

Dans le chapitre 11, intitulé « *Dispersal of seeds by vertebrate guts* » de l'ouvrage collectif *Coevolution* (Janzen, 1983) où le sujet abordé est plus étendu que celui traité dans Janzen (1984), l'auteur souligne le fait qu'il s'agit de coévolution diffuse, c'est-à-dire que le service de dispersion d'une plante donnée peut-être assuré par un collectif de vecteurs de dispersion, qui assurent la dispersion à un moment donné et permettent aussi d'assurer la continuité temporelle du service de dispersion même quand le disperseur principal disparaît localement. Il s'agit notamment d'un champ actuel de recherches largement investi en milieu tropical du fait de la disparition des grands disperseurs *a priori* seuls capables de disperser les plus gros fruits forestiers des forêts tropicales. Jansen (2015) montre en particulier que l'agouti, un rongeur commun qui cache les graines, est capable de disperser de gros fruits sur de très longues distances, à force de les sortir de leur cache et de les cacher à nouveau. Le sanglier d'élevage au Brésil, retourné à l'état sauvage, est aussi une espèce qui pourrait chevaucher le rôle des deux espèces de pécaris (Galetti *et al.*, 2015).

La figure 19 présente un aperçu du gradient de taille et de la diversité des fruits charnus (baie, drupe, cynorrhodon, ...) et des fruits secs (akène, capsule, caryopse, follicule, gousse, pyxide, samare, silique, ...) que les grands herbivores peuvent consommer en milieux tempérés.



Figure 19. A partir de photographies issues du Digital Seed Atlas of Netherlands (Cappers *et al.*, 2006), j'illustre la diversité de taille et de type de fruits charnus (partie supérieure) et secs (partie inférieure). Chaque fruit est associé avec une diaspore. Les fruits d'une même colonne présentent une longueur similaire.

Dans la suite de ce chapitre, je vais reprendre chacune des prédictions énoncées initialement, et les illustrer et tenter de les valider à partir de nos propres travaux.

Prédiction 1 “Herbaceous plant vegetation is edible to several large herbivores”

Cette prédiction stipule que la végétation herbacée est consommable par plusieurs grands herbivores, en prise directe avec l'idée de coévolution diffuse et le fait que la plupart des plantes sont dispersées par un minimum de 2 vecteurs différents.

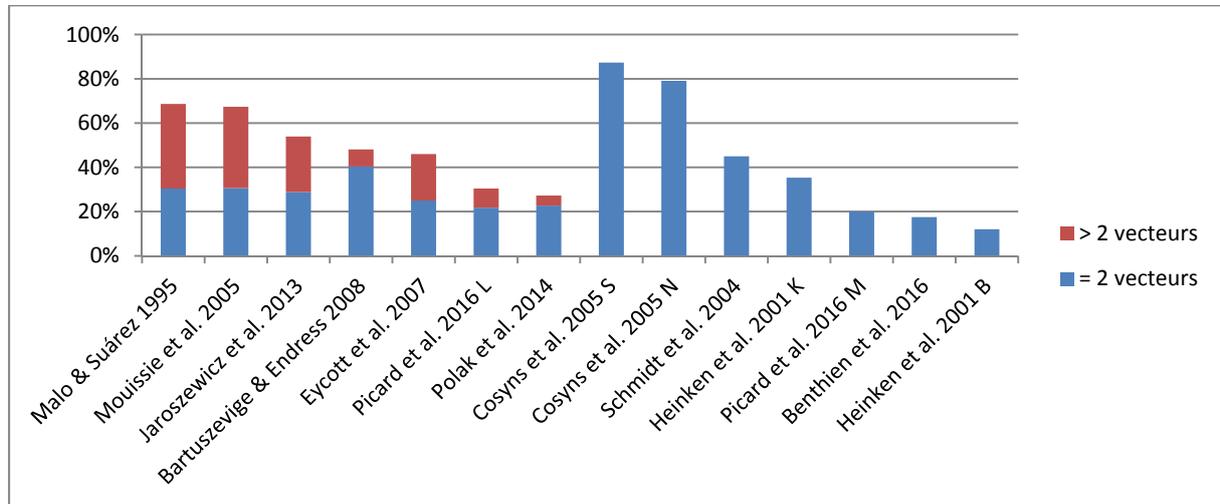


Figure 20. Proportion de plantes de milieux tempérés dispersées par au moins deux grands herbivores sympatriques dans une revue non exhaustive de 14 sites-études. A gauche, les sites-études avec au moins 3 vecteurs.

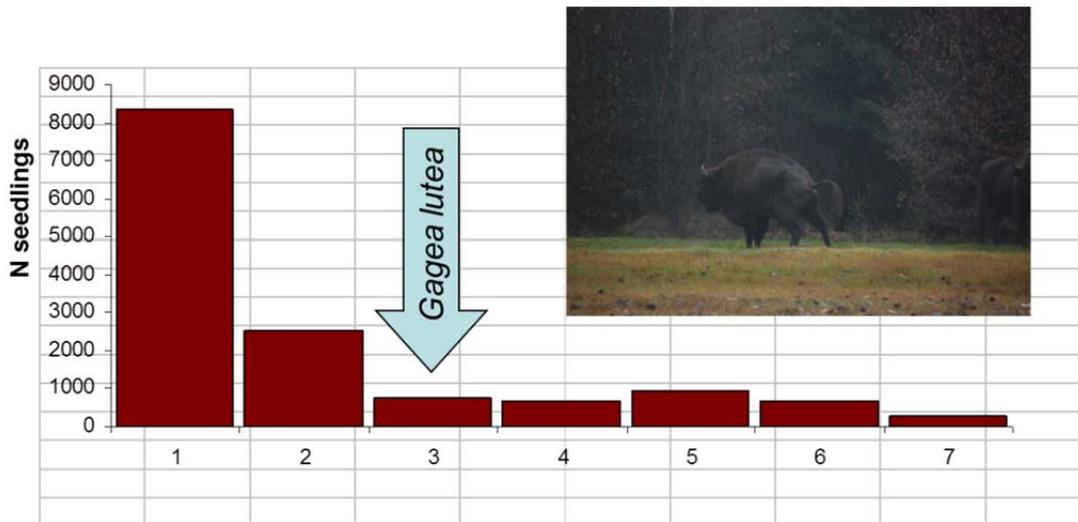
Cette première prédiction se vérifie dans la plupart des études sur l'endozoochorie menée en milieu tempéré et principalement en Europe, où la dispersion endozoochore a été étudiée pour une guildes de disperseurs (la figure 20 exclut les rongeurs) par exemple avec 5 espèces d'ongulés *Bison bonasus*, *Alces alces*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus* et *Sus scrofa* (Jaroszewicz et al., 2013); 5 espèces dont 3 ongulés *Cervus elaphus/Dama dama*, *Capreolus capreolus*, *Muntiacus reevesi*, *Lepus europaeus* et *Oryctolagus cuniculus* (Eycott et al., 2007) ; 3 ongulés *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus* et *Sus scrofa* (ACL16) ; *Oryx leucoryx*, *Equus hemionus* et *Gazella Dorcas* (Polak et al., 2014); 4 espèces dont 2 ongulés *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*, *Lepus europaeus* et *Martes sp.* (Heinken et al., 2002). Cette première revue non exhaustive met en évidence que dans chaque site-étude considéré, il existe systématiquement une part commune de plantes dispersées par deux vecteurs sympatriques, cette part varie entre 12 et 87%. Quand plus de deux vecteurs sont présents simultanément, une portion supplémentaire d'espèces est aussi partagée par l'ensemble des vecteurs de dispersion.

Une étape pour poursuivre serait d'étudier l'effet des similarités alimentaires sur le nombre d'espèces partagées, on s'attend notamment à ce que des vecteurs avec un même régime alimentaire (*concentrate selectors*, *Capreolus capreolus* et *Alces alces* ou bien *intermediate mixed feeders* *Cervus elaphus* et *Rupicapra rupicapra* ou encore *grass and roughage eaters* *Bos taurus* et *Ovis aries*) ou bien présentant les régimes alimentaires les plus généralistes (*intermediate mixed feeders* ou *grass and roughage eaters*) partagent un plus grand nombre de diaspores en commun qu'un *concentrate selector*.

L'identification des plantes dispersées par les animaux se fait généralement par mise en germination des contenus fécaux après concentration (Ter Heerdt et al., 1996) et forçage sous serres en conditions expérimentales contrôlées et considérées optimales. Les plantules sont alors identifiées sur critères botaniques morphologiques. Par exemple, Picard et al. (2016) maintiennent une température stable en hiver et en été, et des conditions d'humidité non limitantes. Les études comparant différentes métriques de germination sous serre par rapport aux conditions naturelles (en extérieur) généralement trouvent une meilleure germination en conditions contrôlées (Welch, 1985). Jaroszewicz et al. (2013), quant à eux utilisent des serres ouvertes sur les conditions extérieures et ne contrôlent ni la température ni l'humidité. Leurs résultats semblent prouver que les conditions ainsi

créées sont plus favorables à la germination des plantes, à en croire et le nombre de plantes identifiées et le nombre total de plantules qui émergent des fèces.

Nous avons récolté des échantillons tout au long de l'année (ACL16) pour évaluer le potentiel de dispersion des plantes et identifier un potentiel pic saisonnier, déjà évoqué par Malo & Suárez (1995), mais souvent la récolte d'échantillons se concentre sur la période principale de disponibilité des diaspores sur les plantes, c'est-à-dire en été et en automne. La mise en germination pour des contraintes techniques est souvent limitée à une année de suivi, et ensuite les échantillons sont détruits. Ces choix *a priori* limitent potentiellement notre capacité à identifier de manière exhaustive le nombre de diaspores effectivement dispersées.



B. Jaroszewicz unpubl.

Figure 21. Émergence de plantules jusqu'à 7 ans après mise en germination de fèces de bison d'Europe, sous serre ouverte, d'après Jaroszewicz (données non publiées).

Jaroszewicz (fig. 21, non publié) montre en effet qu'une part non négligeable de plantules émerge la seconde année et régulièrement jusqu'à sept ans après mise en germination. Notamment, certaines plantes ne germent qu'au bout de 3 ans, c'est le cas de *Gagea lutea*, une espèce patrimoniale de forêt ancienne en France.

Une manière de limiter tous ses biais potentiels serait de contrôler chacune des diaspores présentes dans les fèces par un test de viabilité, cependant le nombre d'échantillons, la taille et le nombre des diaspores présentes peuvent clairement limiter ce type d'approches, même si elles sont les seules à même d'identifier et de comptabiliser de façon exhaustive les plantes dispersées. Ces biais méthodologiques font que le nombre de plantes dispersées est systématiquement sous-estimé : une année de suivi ne permet pas à l'ensemble des diaspores de germer, des conditions similaires pour tous les échantillons ne permet pas non plus à chaque plante d'être en conditions de germer, la fluctuation versus le maintien de conditions abiotiques constantes sont à même d'influer sur le potentiel germinatif. Pour ces différentes raisons, le nombre d'espèces dispersées par un vecteur en particulier ou un groupe de plusieurs vecteurs est sous-estimé, et les chiffres identifiés dans les différentes publications révèlent en partie des conditions expérimentales variables.

Par ailleurs d'autres espèces dont les fruits sont consommés comme *Cornus sanguinea* (fig. 19 et 22), ne sont jamais retrouvées dans les différentes études considérées, ni intactes dans les fèces, ni présentes sous forme de plantules après mise en germination. Cette plante fait partie des plantes consommées par le cerf (Gebert & Verheyden, 2001) et parmi les espèces les plus appétentes pour le cerf et le chevreuil (ACL5). Steyaert *et al.* (2009) en tenant compte de l'appétence des plantes, pour essayer de comprendre ce qui pouvait expliquer l'étendue des plantes dispersées par le cerf élaphe

en Slovaquie, ont montré au contraire que la majorité des plantes dispersées comptaient parmi les plantes les moins appétentes.



Figure 22. Chevreuil en train de consommer les fruits du cornouiller sanguin, Domaine des Barres, Loiret (Crédit : Frédéric Archaux).

Les fruits de *Cornus sanguinea* (L=7.84mm, l=5.89mm) et endocarpe (L=5.13mm, l=4.54mm) de ces arbustes partagent les caractéristiques de plantes dont les fruits sont consommés et les noyaux régurgités car trop durs et trop gros, ce cas a été observé en Inde avec le Chital (*Axis axis*, Prasad *et al.*, 2006), en Afrique avec deux céphalophes (*Cephalophus sp.*, Feer 1995) et au Mexique avec le cerf de Virginie (Mandujano *et al.*, 1994).

Un filtre sur les traits des fruits similaires à ceux-ci permettrait d'identifier d'autres plantes potentiellement dispersées et qu'on ne retrouve jamais car régurgitées et non pas déféquées. Ce patron n'a jusqu'à présent jamais été documenté en Europe. Il se peut donc que ce processus de régurgitation n'ait jamais été observé chez le chevreuil, des expériences d'offre alimentaire en conditions contrôlées permettraient de vérifier que cette plante et d'autres aux caractéristiques proches puissent être dispersées par régurgitation. **Nous pouvons valider la prédiction 1.**

Prédiction 2 "The plant changes edibility as it seed crop matures, if not always edible"

Cette prédiction stipule que certaines plantes, et Janzen (1984) prend l'exemple d'une plante toxique *Datura stramonium*, ne sont consommables que lorsque leurs graines sont mûres, *Datura stramonium* est toxique avant. Dans le cas des écosystèmes tempérés la plupart des plantes et fruits consommés ne sont pas toxiques au point d'être délétères à la santé de grands herbivores, cependant des études ont montré que la teneur en nutriment des plantes était variable et que ces dernières étaient souvent plus riches en azote notamment en début de saison de végétation. On pourrait envisager de tester cette variation de l'appétence des plantes avec des expérimentations de type cafétéria et des individus dont la teneur azotée varie dans la gamme des variations saisonnières. **Nous ne pouvons ni valider, ni rejeter la prédiction 2.**

Prédiction 3 “Foliage is of sufficient nutrient value to be attractive to large herbivores”

Cette prédiction 3 stipule que le feuillage est de valeur nutritive suffisante pour attirer les grands herbivores. Par définition, les grands herbivores consomment essentiellement des plantes, dont différents organes (feuilles, bourgeons, tiges), citées dans les différentes revues bibliographiques réalisées sur le régime alimentaire des cervidés tempérés (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001 cerf ; Cornelis *et al.*, 1999, Tixier & Duncan 1996 chevreuil) et même pour le sanglier (Schley & Roper, 2003) qui est un omnivore, frugivore opportuniste. Le bol alimentaire du cerf comporte une portion stable d'environ un tiers de graminées et carex tout au long de l'année. Dans notre récente méta-analyse (ACL13), nous montrons que les plantes dispersées (et donc consommées) sont plus riches en azote que l'ensemble du pool de plantes disponibles de la flore régionale (fig. 23). Rechercher des plantes nutritives augmente les chances de contact physique avec ces plantes et ainsi la probabilité de dispersion épizoochore à la fois dans le pelage et sous les sabots (ACL13), le niveau de sélection étant même plus marqué pour l'épizoochorie que l'endozoochorie. **Nous pouvons donc valider la prédiction 3.**

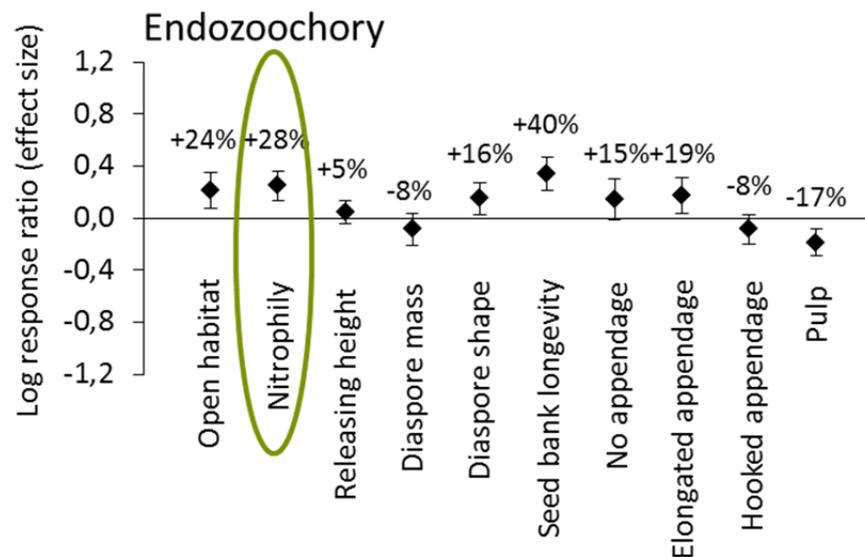


Figure 23. Caractéristiques des plantes (fig. 3, ACL 13) dispersées par endozoochorie. Une valeur positive signifie que les plantes dispersées présentent une valeur plus élevée que les plantes non dispersées, le pourcentage correspond à la différence entre ces 2 groupes de plantes.

Prédiction 4 “Seed maturation is synchronized such that the vegetative portion bitten off is contaminated with mostly mature seeds”

Cette prédiction stipule que la maturation des graines est synchronisée pour que la végétation consommée par les herbivores contienne des graines prêtes à germer. Dans nos travaux (ACL16), nous confirmons globalement un pic estival de dispersion des plantes, en cohérence avec ce qui avait été montré par Malo & Suárez (1995) pour trois ongulés et un rongeur (fig. 24).

Pour le daim, assez proche du cerf en termes de régime alimentaire mixte (*intermediate mixed feeder*), le patron montre aussi un premier pic de densité de graines au printemps, en cohérence avec la disponibilité temporelle des diaspores sur les plantes *seed shedding* (Kleyer *et al.*, 2008). Pour les plantes tempérées, la fenêtre de disponibilité est assez large et varie entre une durée de un à six mois. Certaines plantes peuvent également conserver leurs diaspores sur des tiges sèches sur des périodes encore plus longues (ACL15). **Nous pouvons donc valider la prédiction 4.**

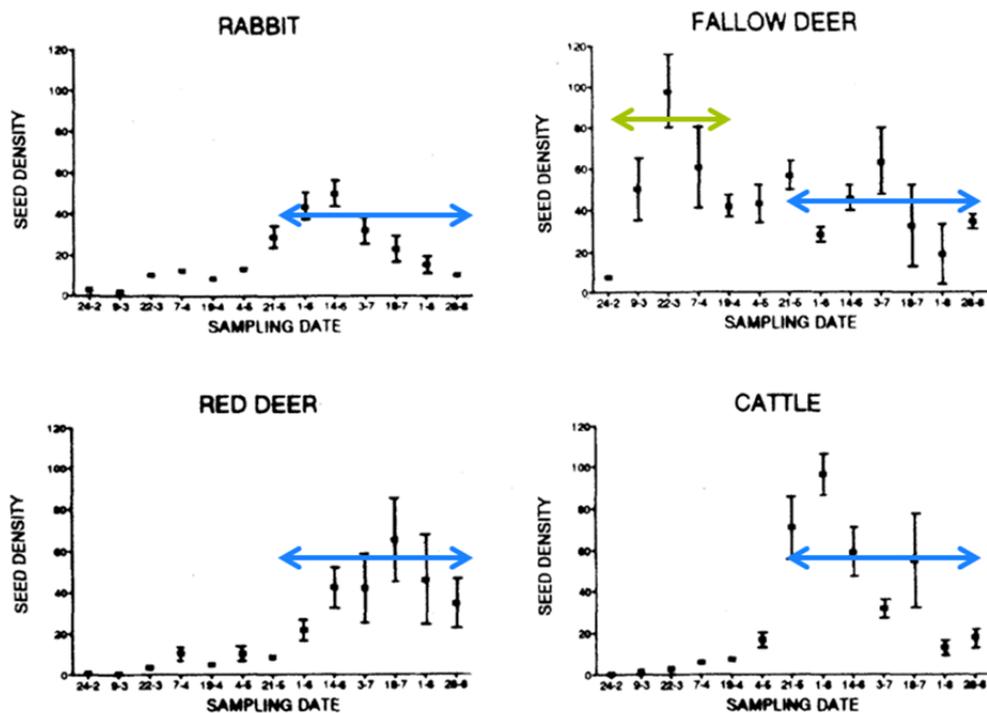


Figure 24. Modifié d'après Malo & Suárez (1995, fig. 1). Densité de graines dispersées par une guildes de quatre vecteurs (un rongeur, deux ongulés sauvages et un ongulé domestique) en fonction de la date de récolte des fèces en milieu naturel.

Prediction 5 "Fruits are intermingled with foliage or in its immediate vicinity"

Cette prédiction stipule que les diaspores se situent à proximité du feuillage des plantes herbacées. Des observations personnelles sur les parties végétatives consommées par les grands herbivores, notamment *Juncus effusus*, montre que le cerf consomme la quasi-totalité de la plante et donc l'infrutescence. *Portulaca oleracea*, une plante dispersée par nos trois vecteurs modèles (ACL16), produit des pixides qui contiennent les diaspores, ces pixides ont exactement la même texture que les feuilles adjacentes et sont situées à la base de ces dernières, c'est probablement l'exemple le plus frappant. Par ailleurs et plus généralement (ACL11), une première méta-analyse pour laquelle nous cherchions à identifier les interactions entre traits des plantes et traits des vecteurs qui favorisent la dispersion endozoochore, nous avons pu mettre en évidence que la hauteur de libération des diaspores, *diaspore releasing height*, est le prédicteur le plus fréquent des différences entre vecteurs (significatif pour 7 des 8 catégories de traits testées). **Nous pouvons donc valider la prédiction 5.**

Prediction 6 "Mature seeds are retained by vegetative parts"

Cette prédiction stipule que les graines à maturité sont retenues par les parties végétatives de la plante. Cette prédiction est un corollaire des prédictions 4 et 5. Les graines sont disponibles sur les plantes pendant 1 à 6 mois, et parfois plus longtemps. Que la hauteur de libération des diaspores soit le prédicteur le plus fréquent pour l'endozoochorie (ACL11) signifie que les diaspores sont consommées sur la plante et non pas à terre. Par ailleurs, si l'on considère la taille générale des diaspores dispersées (de 1 à 2 millimètres voire inframillimétrique), il paraît évident que les diaspores consommées le sont au sein des fruits et non pas en tant que diaspores isolées au sol, comme ce pourrait être le cas pour de petits rongeurs. **Nous pouvons donc valider la prédiction 6.**

Prédiction 7 “Seeds are sufficiently small, tough, hard and inconspicuous to escape the molar mill of large herbivores”

Cette prédiction stipule que les diaspores sont suffisamment petites et dures pour éviter d’être détruites par la mastication. Dans notre expérience pour estimer la durée de rétention de diaspores de taille différente pour nos trois vecteurs modèles, nous montrons que chevreuil, cerf et sanglier excrètent 3.6 ± 4.9 , 7.8 ± 4.9 & $34.7 \pm 17.2\%$ respectivement des diaspores consommées (ACL12, fig. 25). La revue bibliographique réalisée pour valider la prédiction 1 montre également que de nombreuses espèces sont excrétées par les ongulés sauvages et domestiques. Nous montrons aussi que 44% de la flore est dispersée par les ongulés sauvages (ACL13). Tous ces éléments confirment que les graines sont suffisamment petites et résistantes pour éviter d’être toutes physiquement détruites ou éviter de germer dans le tube digestif des grands vecteurs herbivores.

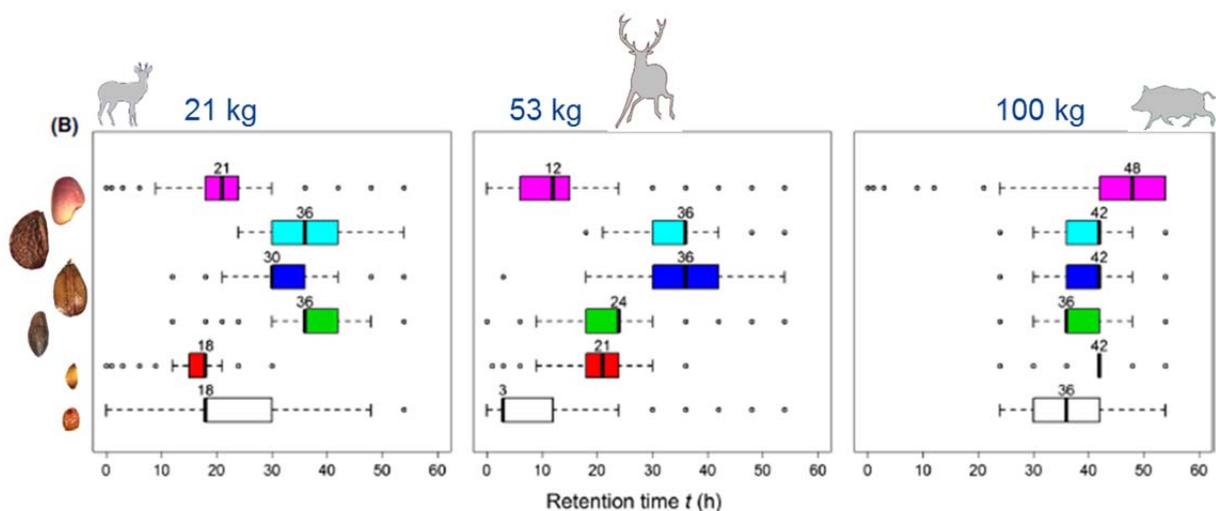


Figure 25. Modifié d’après la figure 4B (ACL12), temps de rétention des six différentes diaspores expérimentalement ingérées par chevreuil, cerf et sanglier.

Par ailleurs, le sanglier est considéré à la fois comme un prédateur des graines de merises (Grünwald *et al.*, 2010) et un disperseur légitime du poirier ibérique alors que le cerf détruit l’essentiel de ses graines (Fedriani & Delibes, 2009). **Nous pouvons donc valider la prédiction 7.**

Prédiction 8 “Seed coats have the ability to resist digestion during different length transit (period of days to month)”

Cette prédiction stipule que les plantes sont capables de germer après des durées de transit digestif plus ou moins longues. Encore une fois, la liste des espèces capables de germer dans les fèces après avoir été consommées par les différents ongulés prouve de manière irréfutable que les grands herbivores sont des vecteurs efficaces de dispersion des plantes. La revue non systématique de Pakeman (2001), en accord avec nos résultats (ACL12), indique des temps de rétention dans le tractus digestif variant de 1 (*Odocoileus virginianus* et *Capreolus capreolus*) à 3 jours (*Alces alces*). Par ailleurs, comme indiqué pour la prédiction 1, Jaroszewicz (comm. pers.) montre que les plantes sont capables de germer jusqu’à 7 ans après la mise en germination, alors que l’essentiel des études ne sont menées que sur des durées inférieures à un an. **Nous pouvons donc valider la prédiction 8.**

Prédiction 9 “Seeds are protected from conventional seed predators by toxins of insufficient severity to kill or debilitate a large mammal when eaten in small dose”

Cette prédiction stipule que les graines sont protégées des petits prédateurs par la production de toxines mais que cette production de défenses chimiques ne limite pas la capacité des grands herbivores à disperser effectivement leurs diaspores. Comme pour la prédiction 2, nous n’avons pas les données nécessaires pour vérifier cette hypothèse, cependant Janzen lui-même considère qu’étant donnée la taille des diaspores considérées, il est très peu probable que les toxines puissent éventuellement avoir des effets délétères sur les grands herbivores. **Nous ne pouvons ni valider, ni rejeter la prédiction 9.**

Prédiction 10 “Vegetative phenotypes do well in the particular kinds of disturbed habitats that large mammals frequent”

Cette prédiction stipule que les plantes dispersées peuvent s’établir et se développer dans les milieux où elles sont relâchées. J’ai décidé d’aborder cette prédiction à partir de deux études, dont une assez originale sur la notion de fidélité au domaine vital à différentes échelles temporelles chez le cerf et le chevreuil (Richard *et al.*, 2014). La figure 26 (à gauche) représente la fidélité au domaine vital journalier sur plusieurs années successives, en utilisant des suivis individuels. Ils montrent que le chevreuil réutilise environ 80% de son domaine vital d’une journée sur l’autre, et que ce patron est très stable au cours du temps. Pour le cerf, le chevauchement est plus faible (de l’ordre de 50%) et beaucoup plus variable, probablement du fait de la taille plus importante de son domaine vital. Ces résultats soulignent donc que les animaux réutilisent les mêmes parties de leurs domaines vitaux, et que la probabilité qu’une plante consommée à un endroit donné puisse être relâchée à ce même endroit ou dans des sites aux caractéristiques similaires est très forte. La figure 26 (à droite) représente un trajet journalier typique d’un chevreuil dans la réserve de Chizé et démontre que certaines zones sont plus fréquemment et densément utilisées (Le Corre *et al.*, 2009). Par ailleurs, la plupart des études sur la zoochorie en milieu tempéré montrent que les plantes dispersées sont préférentiellement des plantes de milieux ouverts (ACL12 & 13, Heinken *et al.*, 2002, Steyaert *et al.*, 2009). Nous interprétons ce résultat comme un filtrage fonctionnel indirect lié aux préférences d’habitat d’alimentation.

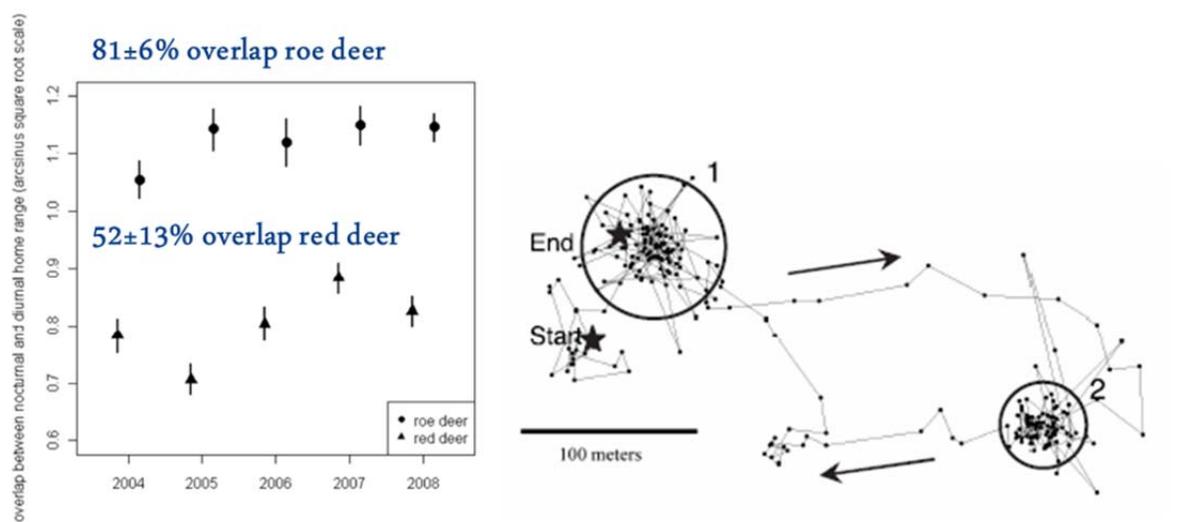


Figure 26. A gauche, modifié d’après Richard *et al.*, 2014, fig. 1. Chevauchement du domaine vital journalier du chevreuil (cercle) et du cerf (triangle) de 2004 à 2008 (transformation arcsin(v)). A droite, d’après Le Corre *et al.* (2009, fig. 2), trajet journalier d’un chevreuil en réserve de Chizé présentant des zones préférentielles d’utilisation.

Plus généralement que pour la seule étude de l’endozoochorie, mon champ de recherche actuel consiste à mettre en évidence que les différentes actions des ongulés sauvages sur le milieu

naturel et les plantes sont synergiques, en particulier que les perturbations du sol induites par les ongulés sauvages facilitent l'installation des plantes dispersées par différents mécanismes de dispersion zoochore (ACL6). **Nous validons donc cette dernière prédiction.**

Sur les **10 prédictions** proposées par Janzen (1984) dans son hypothèse « Le feuillage est le fruit », nous avons pu en revisiter 8 à partir de nos propres données et de travaux de collègues de notre réseau sur la zoochorie, et nous pouvons ainsi confirmer l'hypothèse selon laquelle « les parties végétatives [...] fonctionnent écologiquement comme un fruit attractif », étendant les conclusions initiales de Janzen aux écosystèmes tempérés européens et aux ongulés sauvages.

CHAPITRE 3 - LES ONGULÉS SAUVAGES ET LE TRANSPORT ZOOCHORE

CH3A - Les ongulés sauvages et la diversité des mécanismes zoochores

CH3B - Les phases et l'efficacité de la zoochorie par les ongulés sauvages

CH3C - La phase d'émigration

CH3D - La phase de transfert

CH3D1 - La distribution des temps de rétention

CH3D2 - Le couplage avec les déplacements des vecteurs

CH3D3 - Observations innovantes en temps réel

CH3E - La phase d'immigration

CH3F - La dispersion secondaire

CH3F1 - Diplochorie et coléoptères coprophages

CH3F2 - Diplochorie et épizoochorie sous les sabots

Illustrations

Encart 3

Tableau 6 à 10

Figure 27 à 39

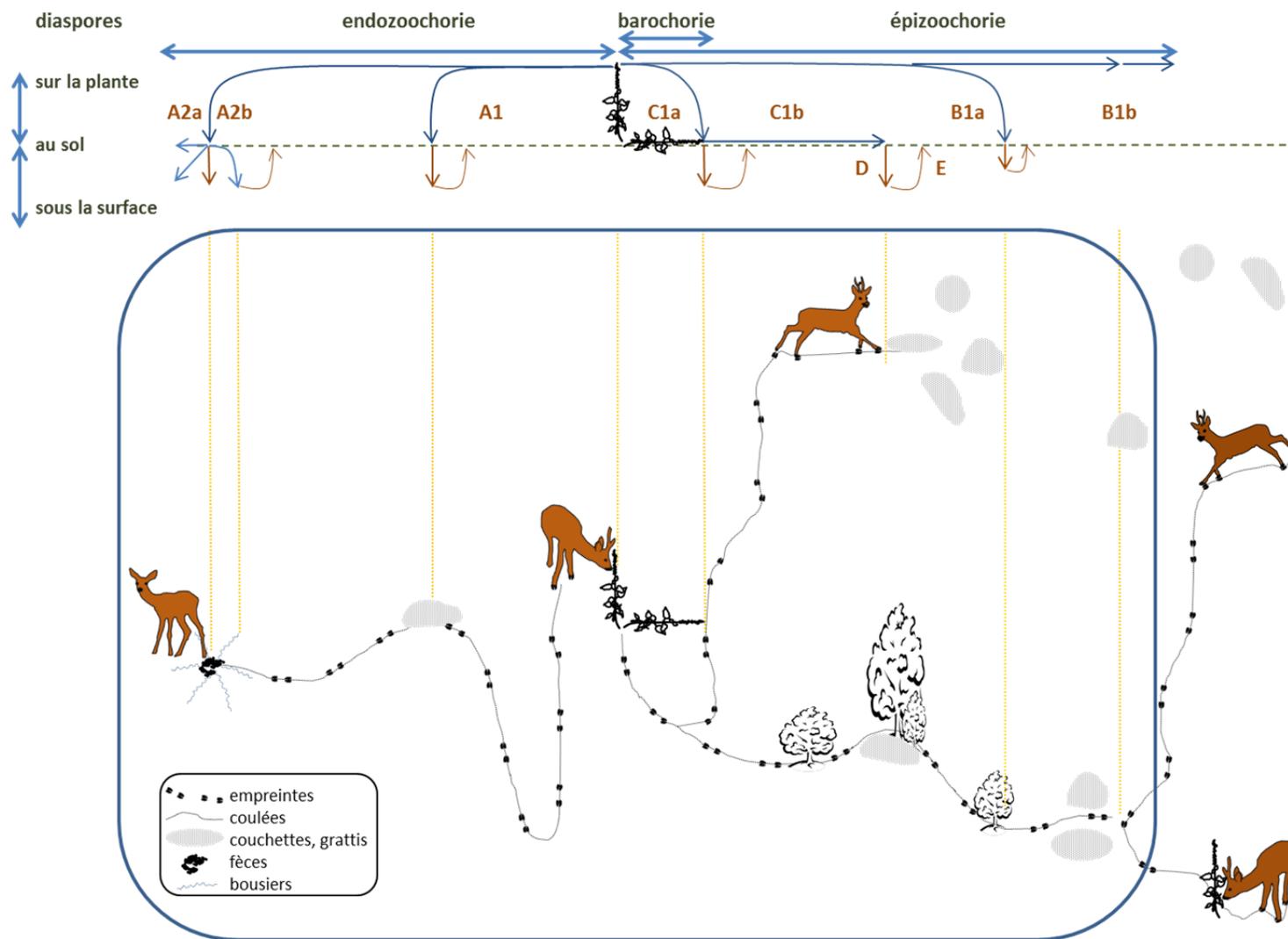


Figure 27. Représentation spatiale des mécanismes de dispersion des plantes par les ongulés sauvages en milieu tempéré et conséquences sur le transport horizontal et vertical des diaspores prises en charge. A1: endozoochorie partielle par régurgitation ; A2a: endozoochorie totale ; A2b: dispersion secondaire par bousiers ; B1a: épizoochorie dans le pelage; B1b: dispersion secondaire par transfert entre conspécifiques ; C1a: barochorie ; C1b: épizoochorie sous les sabots ; D: sédimentation sous la surface ; E: réémergence après perturbation.

CH3A - Les ongulés sauvages et la diversité des mécanismes zoochores

Sur la figure 27, je représente les différents mécanismes de dispersion primaire (endozoochorie et épizoochorie dans le pelage) dans lesquels sont impliqués les grands herbivores tempérés. Je fais également le lien avec les mécanismes associés de dispersion secondaire aussi bien suite à l'endozoochorie (par les bousiers), qu'après l'épizoochorie dans le pelage (transfert entre conspécifiques) ou bien après barochorie (épizoochorie sous les sabots). On appelle diplochorie l'association de deux mouvements successifs de dispersion (Vander Wall & Longland, 2004). J'insisterai sur le transfert entre conspécifiques, un processus que nous avons récemment mis en évidence (MSc14, ACL20p). Les mécanismes sont présentés séparément, mais nous verrons qu'une même plante peut être dispersée par un même vecteur mais différents mécanismes de dispersion, mais aussi qu'une même plante peut être dispersée par différents vecteurs sympatriques (ACL7&16 ; Fedriani & Delibes, 2009; Jaroszewicz *et al.*, 2013). Ces deux situations vont aboutir à une efficacité différentielle de la zoochorie et générer des kernels de dispersion composites.

Je distingue deux parties (fig. 27). La partie à droite de la plante mère se concentre sur les mécanismes de dispersion externe : la barochorie, mouvement gravitaire ; l'épizoochorie sous les sabots, quand des diaspores incorporées au substrat sont transportées avec de la terre collée ; l'épizoochorie dans le pelage, de la plante à l'animal et aussi de vecteurs à vecteurs, quand les diaspores s'accrochent dans le pelage. La partie à gauche de la plante mère est dédiée aux mécanismes internes : endozoochorie partielle et totale, quand les diaspores sont consommées ; et la dispersion par les bousiers associée à la remobilisation de diaspores déféquées par les ongulés sauvages. Pour chacun des processus, la partie supérieure de la figure 27 représente la position spatiale des diaspores depuis leur libération par la plante mère ou prise en charge sur la plante mère, et leurs mouvements consécutifs vers ou à la surface du sol, leur enfouissement et leur réémergence.

Les diaspores sur la plante mère sont disponibles à **hauteur de libération des diaspores** (*diaspore releasing height*), un des traits référencés dans les bases de données pour les plantes et qui est déterminant pour les principaux mécanismes de dispersion (ACL11 & 13). Les diaspores se retrouvent à la **surface du sol** par barochorie quand la plante flétrit sur pied sans que les diaspores n'aient été prises en charge auparavant par un vecteur biotique ou abiotique, ou bien après relargage à distance suite à un transit digestif partiel ou total, ou par détachement du pelage ou des sabots des vecteurs. L'encart 3 détaille les différents pools de diaspores à l'échelle du domaine vital des ongulés sauvages.

Une fois relâchées, les diaspores peuvent alors germer, et puis la plantule s'enraciner ; elles peuvent aussi être mobilisées secondairement par la communauté des bousiers et déplacées localement au niveau du sol ou bien enterrées plus ou moins profondément et intègrent la **banque de diaspores du sol** (D'hondt *et al.*, 2008). Les diaspores qui ne germent pas directement contribuent progressivement à enrichir la banque de diaspores du sol (**D**). Ces diaspores enfouies pourront alors resurgir à la surface du sol (**E**) suite à une perturbation et remobilisation de la banque de diaspores par les ongulés sauvages entre autres (tableaux 1 & 2), et retrouver des conditions potentiellement favorables à leur germination. Si l'on se réfère aux catégories des effets d'ingénierie (fig. 3, fig. 27) selon Wilby *et al.* (2001), les mécanismes de dispersion zoochore relèvent des effets d'**ingénierie de transport physique** associés à des interactions trophiques (**A1, A2a et A2b**) ou non (**C1b, B1a, B1b**), le remaniement des diaspores (**E**) relève de **l'ingénierie physique** associée ou non à des interactions trophiques, la barochorie (**C1a**) comme la sédimentation des diaspores (**D**) sont des mouvements gravitaires.

Sur ce schéma synthétique (fig. 27), les mécanismes sont ordonnés chronologiquement (**A, B, C, ...**) à partir du moment où les diaspores sont disponibles sur la plante. La recherche alimentaire des vecteurs augmente la fréquence des contacts externes des animaux avec la végétation consommée, et la probabilité de prendre en charge des diaspores simultanément par voie interne et externe.

Concernant les mécanismes de dispersion interne, j'ai distingué l'**endozoochorie partielle (A1)**, qui consiste en la régurgitation des diaspores après un temps plus ou moins long dans le rumen, mécanisme qui n'est pas documenté en Europe mais qui l'est pour le Chital (*Axis axis*) en Inde (Prasad *et al.* 2006), le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) au Mexique (Mandujano *et al.*, 1994), 2 espèces de céphalophe (*Cephalophus callipygus*, *C. dorsalis*) en Afrique (Feer, 1995) pour certains fruits. Ce mécanisme est particulièrement intéressant car le temps de rétention dans le rumen est long (évalué entre 7 et 27h en Inde), les endocarpes sont libérés nettoyés, sans matière fécale (fig. 28a), sur les sites où les animaux se couchent pour se reposer et ruminer, c'est-à-dire des microsites prévisibles de dispersion (dispersion orientée) où la végétation est décapée.

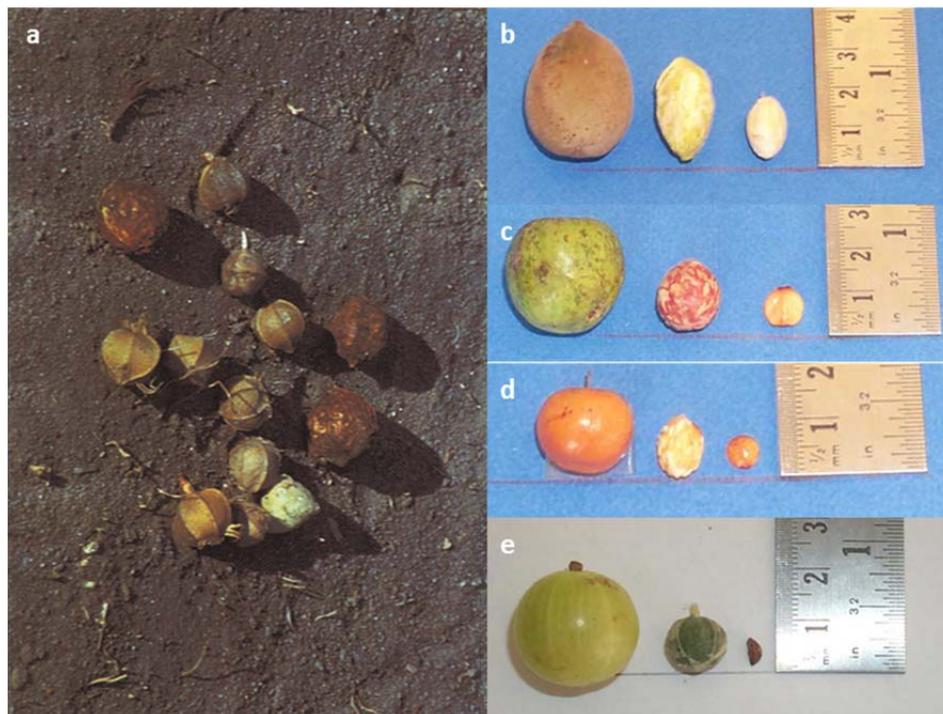


Figure 28. a : Endocarpes régurgités (*Phyllanthus emblica* & *Ziziphus xylopyrus*) de fruits consommés par le Chital (*Axis axis*) en Inde et retrouvés sur une couchette et b-e : dimensions des fruits, endocarpes et graines de plantes régurgitées, b: *Terminalia bellirica*, c: *Ziziphus xylopyrus*, d: *Ziziphus mauritiana*, e: *Phyllanthus emblica*. Crédit: Soumya Prasad.

Comme indiqué pour valider la prédiction 1 « Le feuillage est le fruit » (Cf. CH2D), il est fort probable que les fruits de *Cornus sanguinea* qui partagent les caractéristiques des fruits présentés fig. 28b-e et qui sont consommés au moins par le chevreuil, ne soient pas retrouvés dans les fèces car ils seraient eux aussi régurgités.

L'**endozoochorie totale (A2a)** est le mécanisme de loin le plus étudié, il s'apparente à la frugivorie, les diaspores sont prélevées sur la plante quand les animaux s'alimentent (Cf. CH2D), passent le transit digestif et sont déféquées à distance au sein de la matière fécale. Le site de défécation est comparativement beaucoup moins prévisible, car les animaux peuvent déféquer à différentes occasions : en se levant, en se déplaçant ou en s'alimentant. Les fèces peuvent être réutilisées par les bousiers décomposeurs qui s'y alimentent ou y réalisent leur cycle reproductif. Ces derniers peuvent disperser secondairement (**A2b**) et localement les diaspores présentes dans ces fèces soit à la surface du sol, soit en profondeur (Vander Wall & Longland, 2004).

Pour les mécanismes de dispersion externe, l'**épizoochorie dans le pelage (B1a)** consiste en la prise en charge des diaspores sur le corps de l'animal, soit directement par contact avec les diaspores sur la plante, soit au sol quand les animaux se frottent et se baigent, et accrochent des diaspores présentes dans la banque du sol avec de la terre. Les diaspores dans le pelage ont un turn-over

généralement élevé, avec l'essentiel des graines qui tombent rapidement du fait d'un mauvais accrochage (ACL7, MSc7) et les autres qui se décrochent lors de comportements d'auto-toilettage (ACL20p, MSc14) ou de frottements contre un arbre (Heinken *et al.*, 2006 ; Welander 2000), ou par toilettage mutuel entre congénères, chez les espèces sociales (ACL20p, MSc14). Ces toilettages mutuels peuvent entraîner des **transferts** de diaspores d'un individu à l'autre (ACL20p) et aboutir à une seconde phase de dispersion (**B1b**). Ces transferts entre individus sont dépendants de la socialité des vecteurs, des périodes de reproduction (été/automne) ou des relations mères-jeunes. La **barochorie (C1a)** est une dispersion par mouvement gravitaire, sans vecteurs, quand les diaspores restent sur la plante, que la plante flétrit et tombe au sol, la hauteur de libération des diaspores égale alors la distance de dispersion, elle a lieu à la fin de la période de disponibilité temporelle des diaspores (*seed shedding*) et donc après l'endozoochorie ou l'épizoochorie. Les diaspores peuvent aussi tomber plus tôt si la maturation du fruit libère progressivement les diaspores. Les diaspores qui reposent ainsi au sol, peuvent être mobilisées secondairement dans des sols meubles par les sabots des animaux (**C1b**), **l'épizoochorie sous les sabots** peut constituer une étape de dispersion supplémentaire pour l'ensemble des mécanismes de dispersion présentés, du moment que les diaspores libérées sont disponibles à même le sol. Ces diaspores peuvent être libérées tout au long des déplacements, également libérées et piégées sur des microsites par des effets de type ingénierie physique (empreintes de sabots, décapage superficiel par grattis).

La présence des **coulées** dans le paysage qui sont utilisées régulièrement par plusieurs individus et même plusieurs espèces de vecteurs est un paramètre qui explique que ce puissent être des voies de propagation des plantes comme cela a été suggéré par Lefcort & Pettoello (2012) et conforté par des observations personnelles. Ces tracés sont des voies privilégiées de transit des diaspores (prise en charge ou libération) et d'installation pour les plantes rudérales, de milieu perturbé. Rico *et al.* (2014a-b) montrent également que le parcours des troupeaux de moutons explique la structuration génétique de certaines plantes (*Dianthus carthusianorum*) mettant ainsi en évidence leur rôle dans la recolonisation des milieux perturbés ou dégradés (Schiffmann, 1997). Les coulées sont des éléments de fidélité des ongulés au sein de leur domaine vital, puisqu'elles sont utilisées régulièrement pour rejoindre ou traverser différents habitats. On peut ici faire une analogie avec la trame verte, les coulées jouant le rôle de **corridors** et les **réservoirs de biodiversité** équivalant aux zones fréquemment utilisées par les individus (domaines vitaux polynucléés, Le Corre *et al.*, 2009 pour le chevreuil, Klein & Hamann, 1999 pour le cerf). Baltzinger *et al.* (en révision) montrent que les zones de refuge, des zones avec un dérangement limité, sont des points d'ancrage dans le paysage pour les populations de cerf. Suárez-Esteban *et al.* (2013) montrent eux que les tracés linéaires non pavés comme les pistes forestières, de plus grande largeur que les coulées ne sont pas des sites préférentiels de déplacement et de défécation des ongulés sauvages, au contraire les animaux ont plutôt tendance à s'en écarter. Ces éléments du paysage affectent donc les déplacements des ongulés sauvages et donc l'utilisation interne de leur domaine vital.

Pour continuer sur les aspects de fidélité du vecteur sur les sites où il se charge en diaspores, et concernant nos ongulés modèles, seuls Richard *et al.* (2014) ont étudié la fidélité spatiale du cerf et du chevreuil en analysant la dynamique temporelle (journalière, saisonnière et annuelle) du domaine vital par individu. Keuling *et al.* (2008) n'abordent cet aspect que qualitativement pour le sanglier. La fidélité journalière est forte pour les deux cervidés, bien que pour le cerf au domaine plus étendu que celui du chevreuil, son utilisation est naturellement moins exhaustive qu'elle ne peut l'être chez le chevreuil (tableau 3). Cette fidélité au domaine vital permet à l'animal de retrouver facilement les ressources alimentaires et refuges dont il a besoin. Concernant la dispersion des diaspores, nous montrons (ACL16) que les plantes consommées et dispersées sont préférentiellement des espèces de milieux ouverts (Heinken & Raudnitschka, 2002 ; Steyaert *et al.*, 2009), l'habitat où les animaux s'alimentent. Cette préférence se retrouve pour tous les mécanismes de dispersion étudiés (ACL13). Là où l'animal se nourrit, il augmente la fréquence des contacts avec la végétation consommée et donc les chances d'accrocher des diaspores, il augmente également le temps passé sur place et donc les chances que les graines tombées au sol par gravité puissent adhérer à leurs sabots, et être

finalement transportées ou bien potentiellement décrochées dans des microsites comme les empreintes laissées, favorables à leur germination.

Si l'on compare maintenant l'utilisation des sites de repos par le cerf et le chevreuil, un premier élément est lié au fait que le chevreuil mâle a tendance à utiliser à chaque fois un nouveau site (comportement territorial), augmentant régulièrement la surface perturbée, ce patron est aussi transposable aux grattis qui se juxtaposent mais ne se superposent pas (Johansson *et al.*, 1995 ; Mysterud & Østbye, 1995 ; Mysterud, 1996 ; MSc7). La sélection de ces sites de repos se fait à une échelle locale comme chez le cerf (AP3, ACL4). Ce dernier cependant, du fait de sa grégarité, sélectionne son habitat de repos à l'échelle du peuplement forestier dans un premier temps, puis à une échelle plus locale comme le chevreuil. Une différence marquée entre les deux espèces concerne la réutilisation des sites de repos chez le cerf, avec des répercussions sur les caractéristiques physiques des sites de repos en termes de compaction.

Encart 3. Compartiments de flore à différentes échelles spatiales et temporelles

A l'état **adulte reproducteur**, je distingue 2 pools différents : le **pool de plantes régional** correspond à l'ensemble des plantes accessibles à l'animal, c'est-à-dire qui se trouvent à l'intérieur de son domaine vital, si on considère une population animale, on élargira le pool de plantes régional à l'entité géographique occupée par les animaux. Le **pool local** correspond aux plantes qui composent la communauté végétale locale

A l'état **de diaspores***, je distingue 4 pools différents au sein des domaines vitaux des ongulés sauvages, le **pool régional disponible**, le **pool dispersé**, le **pool de surface** et la **banque de diaspores du sol**. Ces pools diffèrent dans leur localisation et leur temporalité.

- Les fruits et les diaspores qu'ils contiennent sont disponibles sur la plante mère à hauteur de libération des diaspores (*diaspore releasing height*), pour une période déterminée (*seed shedding*), ces diaspores forment le **pool régional des diaspores disponibles**. Certaines plantes qui conservent une tige érigée peuvent retenir les diaspores pendant une période étendue et ainsi augmenter la disponibilité temporelle des diaspores pour de potentiels vecteurs.

- Si l'infrutescence est consommée ou que les diaspores s'accrochent au pelage, les diaspores prises en charge sont en mouvement et constituent le **pool dispersé** le temps de la rétention sur ou dans l'animal.

- Si la plante flétrit et que l'infrutescence tombe à terre, les diaspores sont dispersées à une distance correspondant à la hauteur de libération des diaspores. Ces diaspores se retrouvent donc à la surface du sol et constituent le **pool de surface** avec les diaspores également relâchées après dispersion.

- Ce pool de surface peut être remobilisé pour une dispersion secondaire (par des bousiers ou sous les sabots des vecteurs), les diaspores peuvent aussi germer ou bien être progressivement intégrées à la **banque de diaspores du sol**. Ces diaspores varient par leur longévité dans le sol (*seed bank longevity index*) : transitoire <1an, court terme <5 ans et à plus long terme au-delà de 5 ans comme *Juncus effusus* par exemple. Ces diaspores peuvent donc différentiellement attendre des conditions favorables pour germer, suite à une perturbation locale du sol et une remise en lumière.

* Le terme **diaspore** provient du grec *diaspora* qui signifie dispersion et désigne une partie d'une plante (graine, fruit, ...) qui se détache du pied mère pour reproduire l'espèce après dissémination.

CH3B -Les phases et l'efficacité de la dispersion par les ongulés sauvages

L'étude de la dispersion, et de la zoochorie en particulier, peut se découper en trois phases (fig. 29) largement acceptées : la phase d'émigration (*who moves*), la phase de transfert (*when it moves and how far*) et la phase d'immigration (*where it stands*). Nous détaillerons les deux principaux mécanismes de dispersion primaire des plantes par les ongulés sauvages : l'endozoochorie totale et l'épizoochorie dans le pelage.

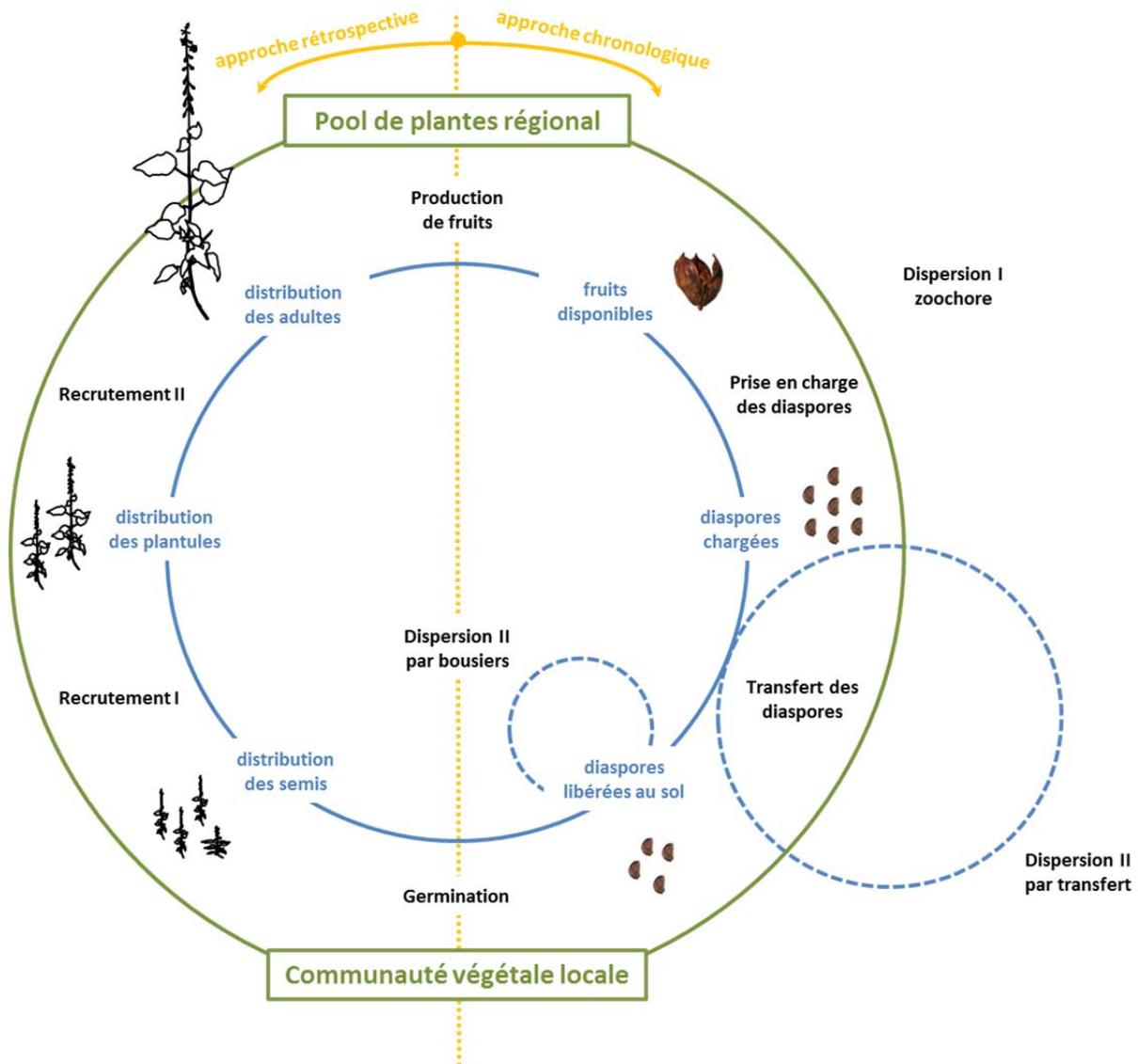


Figure 29. Cycle de reproduction des plantes qui présente les 3 phases de la dispersion I zoochore, la phase d'émigration = prise en charge des diaspores, la phase de transfert des diaspores, et la phase d'immigration = germination et comment les diaspores efficacement dispersées participent à la production d'adultes de la génération suivante (d'après Wang & Smith, 2002). I signifie primaire et II secondaire.

La phase de **prise en charge des diaspores** pour les mécanismes de dispersion primaire dépend de la disponibilité des diaspores du pool de plantes accessibles pour un vecteur donné, cette disponibilité est à la fois temporelle et spatiale, à portée physique de l'animal au sein du domaine vital. Cette prise en charge dépend de l'interaction entre les traits des plantes et diaspores qu'elles produisent et les traits des vecteurs de dispersion. La phase de **transfert** détermine le trajet parcouru par les diaspores sur le vecteur, aussi bien durant le transit digestif que pendant le temps écoulé entre l'accrochage et le décrochage des diaspores dans le pelage. La phase d'**immigration** concerne la

germination des diaspores transportées et l'installation des semis, puis des plantules et des plantes adultes capables de se reproduire. Ainsi la zoochorie prend clairement toute sa dimension dans la démographie des plantes et la contribution d'une génération à la suivante.

Schupp (1993) a défini un cadre conceptuel pour étudier l'efficacité de la dispersion. L'efficacité est définie comme la résultante d'une composante **quantitative** (phase d'émigration), qui correspond au produit du nombre de visites par le nombre de diaspores prises en charge par visite, et d'une composante **qualitative**, (phases de transfert et d'immigration), qui associe qualité du traitement par le vecteur, qualité du dépôt de diaspores et qualité des conditions biotiques et abiotiques du site de dépôt. Dans une mise à jour de ce cadre d'étude, Schupp *et al.* (2010) proposent que ce cadre ne soit pas limité à la frugivorie et l'endozoochorie, mais que l'on puisse l'adapter à l'épizoochorie dans le pelage des animaux. C'est l'objet du tableau 6, où pour chaque phase de la dispersion, composante et sous-composante de l'efficacité de la dispersion, je liste en parallèle et compare les paramètres importants pour l'endozoochorie et l'épizoochorie dans le pelage par les ongulés sauvages.

Tableau 6. Composantes de l'efficacité de la zoochorie par les ongulés sauvages: tentative de comparaison entre l'endozoochorie et l'épizoochorie dans le pelage, adapté de Schupp (1993, table 1) et Schupp *et al.* (2010, fig.2).

phases de la dispersion	composantes	sous - composantes	endozoochorie	épizoochorie - pelage
émigration	quantitative : nombre de diaspores transportées	nombre de visites	- abondance locale - sélectivité alimentaire - fréquence/durée des phases d'alimentation	- abondance locale - fidélité au domaine vital (coulées, noyaux) - fréquence/durée des phases d'activité
		nombre de diaspores prises en charge par visite	- nombre de diaspores consommées par visite - perte lors de l'ingestion - accessibilité - masse corporelle	- nombre de diaspores fixées par contact - perte par toilettage - hauteur de contact - surface corporelle
transfert	qualitative : probabilité pour une diaspore transportée de produire une plante adulte	qualité du traitement par le vecteur	- mécanique (mastication), thermique et chimique (digestion) - durée du transit digestif	- mécanique (friction), thermique - durée du stockage dans le pelage
immigration		qualité du dépôt des diaspores libérées	- défécation aléatoire ou orientée - matrice fécale - diaspores variées et nombreuses	- perte aléatoire ou sur support - absence de matrice - diaspores peu variées et isolées
		qualité du site de germination et croissance	- filtre environnemental - interactions biotiques fortes: prédation, pathogènes entre plantes, herbivorie	- filtre environnemental - interactions biotiques faibles: entre plantes, herbivorie

La dispersion est jugée efficace si les diaspores dispersées s'établissent et produisent des plantules qui pourront participer à la reproduction de la génération suivante (fig. 29). Schupp *et al.* (2010)

décrivent l'efficacité de la dispersion comme un processus réciproque, avec d'un côté la qualité du service de dispersion fourni par le disperseur et de l'autre la qualité du service de dispersion que la plante reçoit.

Concernant la **composante quantitative**, l'épizoochorie se distingue de l'endozoochorie, car la prise en charge des diaspores n'est pas liée exclusivement au régime alimentaire et à la fréquence des phases alimentaires, et cela même si la sélectivité alimentaire augmente la fréquence des contacts du poitrail et de la tête de l'animal avec les diaspores des plantes consommées. En effet, pour l'épizoochorie dans le pelage, les contacts avec la végétation dépendent de la fidélité des animaux à certaines parties de leur domaine vital (Richard *et al.*, 2014 pour cerf et chevreuil, Keuling *et al.*, 2008 pour le sanglier), notamment par l'utilisation régulière de coulées, l'utilisation préférentielle d'une ou plusieurs zones noyaux (Le Corre *et al.*, 2009) et la tortuosité des déplacements (ACL15). Le nombre de visites dépend pour l'épizoochorie des phases actives (cerf, Adrados *et al.* 2003 ; chevreuil, ACL15 ; sanglier actif la nuit, Douaud, 1983), puisque tout déplacement au contact de la végétation peut entraîner l'accrochage de diaspores. Ensuite le nombre de diaspores prises en charge lors de chaque contact va dépendre de la surface corporelle, plutôt que de la masse corporelle, et du chevauchement entre la hauteur de libération de diaspores et la hauteur du corps de l'animal. La plage de hauteur de contact est donc plus restreinte que la plage d'alimentation disponible à l'animal. On a finalement montré (ACL20p) que la présence de diaspores déclenche des comportements de toilettage qui peuvent décrocher les diaspores.

Concernant la **composante qualitative**, l'épizoochorie se distingue également de l'endozoochorie. En particulier, le traitement subi par les diaspores accrochées dans le pelage est beaucoup moins marqué, puisqu'il se limite à d'éventuelles frictions et à la chaleur dégagée par l'animal durant le stockage des diaspores dans le pelage, alors que le traitement subi par les diaspores consommées est à la fois mécanique, thermique et chimique (ACL12; Milotic & Hoffman, 2016a). La durée de rétention des diaspores dans le pelage des vecteurs n'est *a priori* pas un frein à leur potentiel de germination (Malo & Suárez, 1997). La libération des diaspores est elle aussi très différente, puisque le décrochage de diaspores du pelage est relativement aléatoire alors que l'excrétion des diaspores est temporellement bornée en endozoochorie. D'hondt *et al.* (2012) en modélisant le mécanisme de dispersion endozoochore, illustrent une dispersion orientée, c'est-à-dire vers des sites favorables à la germination et la croissance ultérieure des plantules. Cavallero *et al.* (2012) montrent également que la dispersion endozoochore limite les effets du filtre environnemental en réduisant la mortalité lors des premiers stades de croissance. L'absence de matrice fécale au moment de la libération est une différence majeure entre les deux mécanismes, avec des effets potentiels à différents stades de croissance des diaspores. L'abondance et la concentration des diaspores libérées est une autre distinction, avec plus de diaspores de plus de plantes (en fonction néanmoins du régime alimentaire et de la masse corporelle des vecteurs) par voie interne que par voie externe.

Finalement, les conditions abiotiques du site de dépôt au moment de la libération des diaspores (filtre environnemental) sont similaires, mais du fait de la concentration des diaspores et la présence de matière fécale, les interactions biotiques locales seront plus intenses pour les diaspores déféquées. Notamment, on verra plus loin que la matière fécale attire les coléoptères coprophages, que ce substrat est également favorable au développement de différents pathogènes comme les champignons, et que la concentration plus forte de diaspores peut attirer des rongeurs prédateurs. Les interactions entre plantes seront elles modulées par la présence de matière fécale mais également par la pression d'herbivorie exercée par les ongulés sauvages à des stades ultérieurs. Ainsi l'évaluation de l'efficacité de la dispersion par ces deux mécanismes se distingue sur de nombreux points, et une approche comparative à partir de données empiriques semble un véritable défi.

Fedriani & Delibes (2009) ont étudié l'efficacité de la dispersion endozoochore pour une guildes de vecteurs du poirier ibérique (*Pyrus bourgaeana*) de la prise en charge jusqu'à la germination. Parmi les vecteurs, cerf et sanglier nous intéressent particulièrement, renard, blaireau et lapin complètent

la guilde des disperseurs. Les herbivores dans cette étude détruisent l'essentiel des graines ingérées alors que blaireau, renard et sanglier dispersent une forte proportion de diaspores viables. Parmi ces trois disperseurs légitimes, et alors que le sanglier, très abondant localement, visitait fréquemment les poiriers ; le blaireau relativement rare et spécialisé dans la consommation des poires apparaît comme le disperseur le plus efficace du fait d'un meilleur traitement des diaspores. Ici, la quantité et la qualité de la dispersion varient en sens opposé puisque toutes les diaspores dispersées par le blaireau sont toutes efficacement dispersées contrairement à la grande quantité de diaspores consommées par les cerfs et toutes endommagées. L'analyse spatiale de la dispersion des diaspores par le sanglier et le blaireau (Fedriani *et al.*, 2010) montre des patrons complémentaires avec des diaspores agrégées pour le blaireau à distance des poiriers adultes alors que le sanglier a tendance à libérer les diaspores viables à proximité des poiriers adultes. Sur nos sites d'étude, nous avons aussi pu mettre en évidence que certaines plantes étaient dispersées via différents mécanismes et par plusieurs membres de la guilde des disperseurs, c'est le cas notamment de *Betula pendula* que l'on a pu identifier dans les fèces, le pelage et les sabots du cerf, du chevreuil et du sanglier (ACL7 & 16).

CH3C - La phase d'émigration

Concernant l'endozoochorie (ACL16), un grand nombre d'éléments ont déjà été abordés (CH2D) pour revisiter et valider l'hypothèse « le feuillage est le fruit ». Aussi je me concentrerai ici sur certaines caractéristiques génériques issues d'une récente méta-analyse (ACL11) concernant endozoochorie et épizoochorie et l'interaction entre modalités de traits des plantes et des vecteurs, puis je détaillerai quelques-uns de nos résultats concernant la prise en charge des diaspores dans le pelage des ongulés sauvages.

Pour différencier endozoochorie et épizoochorie notamment, nous avons pu montrer que les plantes dont la hauteur de libération de diaspores était inférieure à 20 cm étaient globalement plus susceptibles d'être dispersées par endozoochorie que par épizoochorie. Les plantes dont les diaspores sont très allongées et qui présentent un appendice crochu sont préférentiellement dispersées par épizoochorie, contrairement aux plantes dont les diaspores portent un appendice aplati (ACL11).

Pour chaque mécanisme de dispersion, nous avons pu identifier quels étaient les principaux prédicteurs qui permettaient d'identifier le vecteur de dispersion le plus probable. Pour les diaspores transportées dans le pelage des animaux, les prédicteurs les plus fréquents sont le préférendum d'habitat, qui détermine la probabilité de rencontre entre le vecteur et la plante, et la morphologie de la diaspore (allongée, présence d'appendices crochus ou allongés). De manière un peu contrintuitive la hauteur de libération des diaspores n'est pas le prédicteur le plus déterminant pour différencier les vecteurs pour la dispersion des diaspores par épizoochorie.

Finalement, le préférendum d'habitat (comme pour l'épizoochorie) et la hauteur de libération des diaspores sont les prédicteurs les plus déterminants pour identifier le vecteur endozoochore le plus probable. Nous avons pu mettre en évidence que la dispersion des plantes par les brouteurs sélectifs (chevreuil et élan) était positivement corrélée aux plantes dont la hauteur de libération de diaspores est comprise entre 60cm et 1m de hauteur.

Nous avons cherché à tester aussi quelques hypothèses liées à la qualité du pelage et la morphologie corporelle de nos trois vecteurs modèles. Nous avons ainsi pu montrer que le sanglier prenait en charge plus de diaspores dans son pelage que cerf et chevreuil, et que son pelage avait tendance à stocker les diaspores contrairement à celui des cervidés dans lequel le turn-over des diaspores est sans doute plus court (ACL7). Le cerf, quant à lui, pour un pelage assez similaire à celui du chevreuil, disperse plus de diaspores que ce dernier. Notre hypothèse reposait sur une surface corporelle et donc d'accroche supérieure (MSc9). On peut effectivement observer sur la figure 30 que le nombre de plantes transportées est supérieur chez le sanglier que chez le cerf, et chez le cerf que chez le chevreuil. Si l'on rapporte cependant le nombre d'espèces transportées à la surface corporelle

brossée, la différence reste significative entre le sanglier et les deux cervidés, mais cerf et chevreuil ne sont plus différents. La différence dans le nombre de plantes transportées par cerf et chevreuil s'explique donc en partie par une différence de surface d'accroche pour les diaspores.

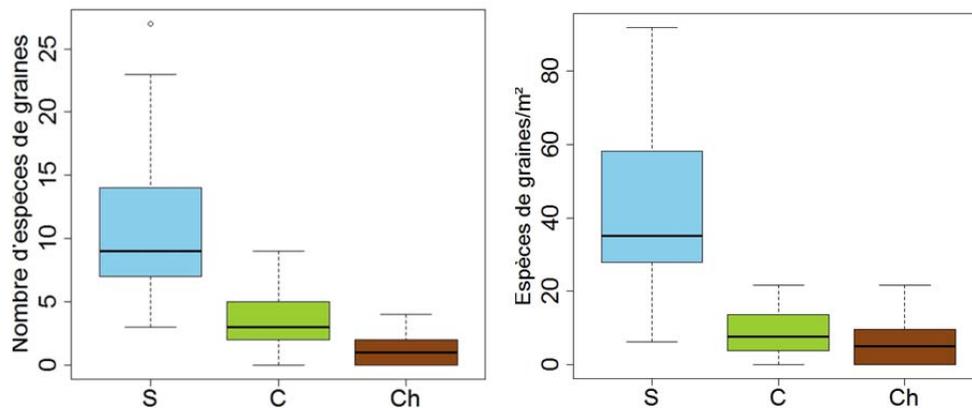


Figure 30. Nombre d'espèces de graines dispersées par sanglier (S), cerf (C) et chevreuil (Ch) à gauche, et par m² de surface corporelle (à droite).

À partir de données sur la disponibilité temporelle des diaspores, nous avons cherché à tester la différence de stockage des diaspores dans le pelage du sanglier et des cervidés, en supposant que l'on observerait un décalage temporel entre le cortège dispersé par le sanglier et le cortège disponible à une date donnée, alors que le décrochage rapide des diaspores du pelage des cervidés devait conduire à des cortèges dispersés et disponibles similaires pour ces deux espèces. Nous n'avons pas pu valider cette hypothèse, et l'explication est partiellement liée au fait que les données de disponibilité temporelle des diaspores ont été obtenues en Allemagne, où la phénologie peut-être relativement différente, un second élément d'explication peut résulter de la plage assez large de disponibilité des diaspores, qui s'étale entre 1 et 6 mois en fonction des plantes. Cette résolution temporelle n'est pas compatible pour tester notre hypothèse.

L'abondance locale et relative de nos trois vecteurs modèles peut aussi fluctuer selon les situations, en partie du fait du comportement grégaire ou non de l'espèce, des prélèvements réalisés par la chasse et du dérangement par tout un panel d'activités. Latham *et al.* (1997) ont pu mettre en évidence sur un réseau de 20 massifs forestiers au Royaume-Uni que les densités de cerf et de chevreuil étaient aussi négativement corrélées, les fortes densités de cerf limitant les densités de chevreuils, ces interactions interspécifiques peuvent également déterminer l'abondance relative d'espèces d'une même guildes alimentaire. La composition relative de la guildes des disperseurs est un facteur à prendre en compte puisqu'il influe sur les deux composantes de l'efficacité de la dispersion. L'effet sera d'autant plus marqué que les vecteurs ne sont pas fonctionnellement redondants et présentent des différences de régime alimentaire, de taille et de qualité de pelage par exemple (ACL7 & 16; Polak *et al.*, 2014). L'abondance temporaire de ressources alimentaires de type fruits forestiers (glandées et fainées) peut également réduire la contribution relative des vecteurs présents à la dispersion des plantes à petites diaspores.

CH3D - La phase de transfert

Classiquement quand on considère la zoochorie, l'étude de la phase de transfert est essentiellement menée par des approches indirectes qui couplent des expérimentations en conditions contrôlées pour estimer le temps de rétention des diaspores par transit digestif (ACL12) et/ou voie externe (ACL 20p ; MSc14 & 15), avec des informations sur les déplacements des animaux, obtenus par télémétrie

GPS dans notre cas. Dans cette partie, je vais traiter des expériences sur les temps de rétention dans un premier temps, illustrés par nos travaux, en tentant une approche comparative des deux mécanismes de dispersion (endozoochorie et épizoochorie pelage). Je développerai ensuite les éléments liés aux déplacements de nos trois vecteurs modèles : cerf, chevreuil et sanglier, et je finirai par une partie sur des méthodologies innovantes mises récemment en œuvre (MSc14&15).

CH3D1. La distribution des temps de rétention

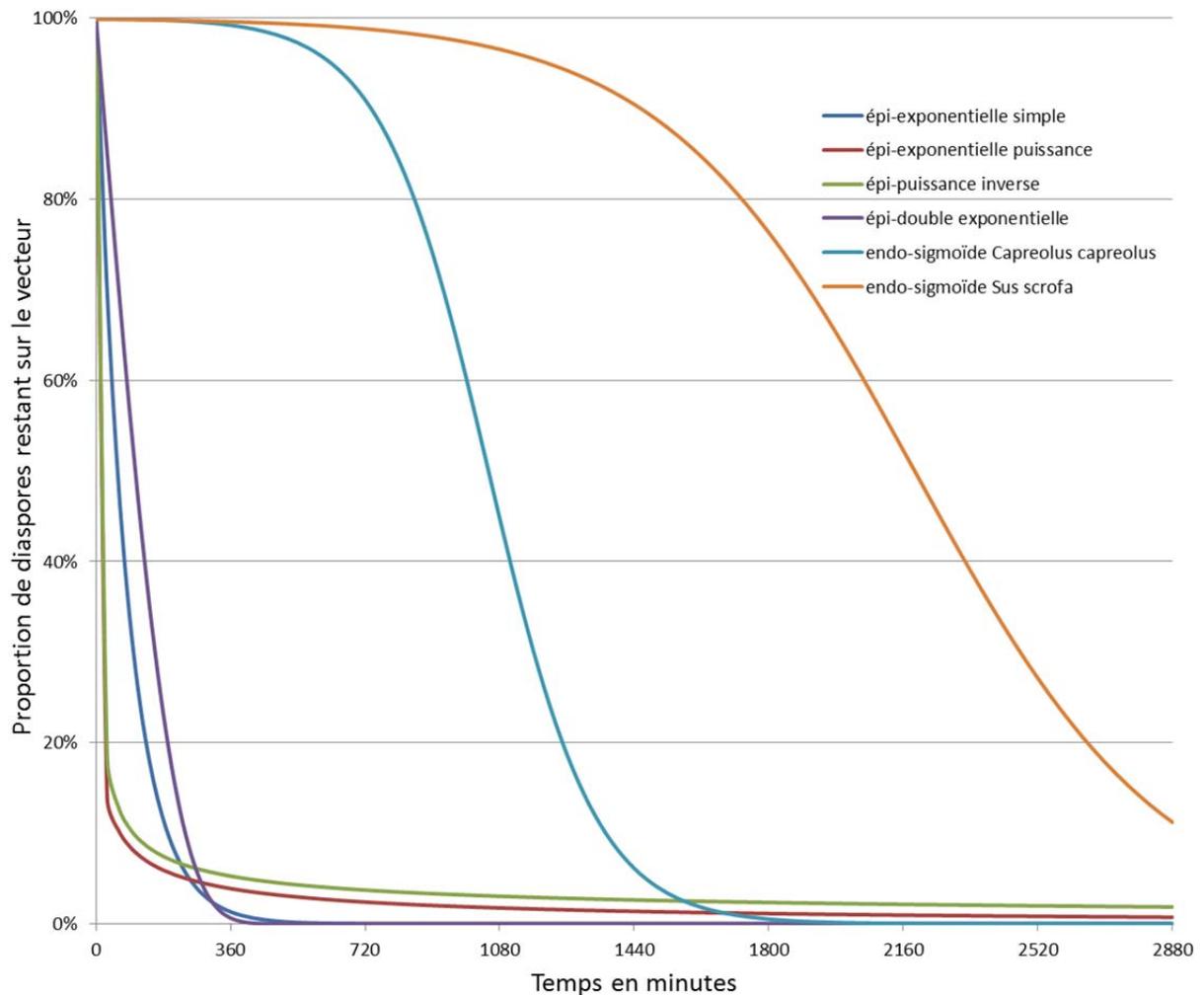


Figure 31. Courbes de rétention des diaspores en endozoochorie (*Capreolus capreolus* - *Juncus effusus* ; *Sus scrofa* - *Rubus fruticosus*, ACL12) et en épizoochorie dans le pelage à partir de différentes fonctions ajustées aux données (exponentielle simple, exponentielle puissance, puissance inverse et double exponentielle), d'après MSc14, sur un pas de temps de 2 jours (2880 minutes).

La figure 31 représente la proportion de diaspores qui restent sur le vecteur en endozoochorie et en épizoochorie au cours du temps dans le but de comparer i) différentes fonctions ajustées en épizoochorie pour un même vecteur et une même diaspore, ii) deux couples vecteur-diaspore en endozoochorie et iii) transfert endozoochore et épizoochore.

En ce qui concerne l'épizoochorie dans le pelage, l'essentiel des diaspores se décroche au tout début (première heure) et au bout de 6 heures, il n'en reste que très peu encore accrochées. Sur la figure 31, j'ai représenté 4 des 5 fonctions testées pour ajuster les données de durée de rétention par voie externe (Bullock *et al.*, 2011), l'exponentielle simple qui considère le taux de chute constant au cours du temps, la double exponentielle qui permet au taux de chute de varier au cours du temps, soit

d'augmenter, soit de diminuer, et les fonctions puissance inverse et exponentielle puissance qui toutes les deux permettent d'ajuster des queues épaisses de distribution, importantes pour les événements de dispersion à longue distance. Dans notre expérience, la fonction exponentielle puissance ajuste le mieux les données observées à l'échelle interspécifique (fig. 32).

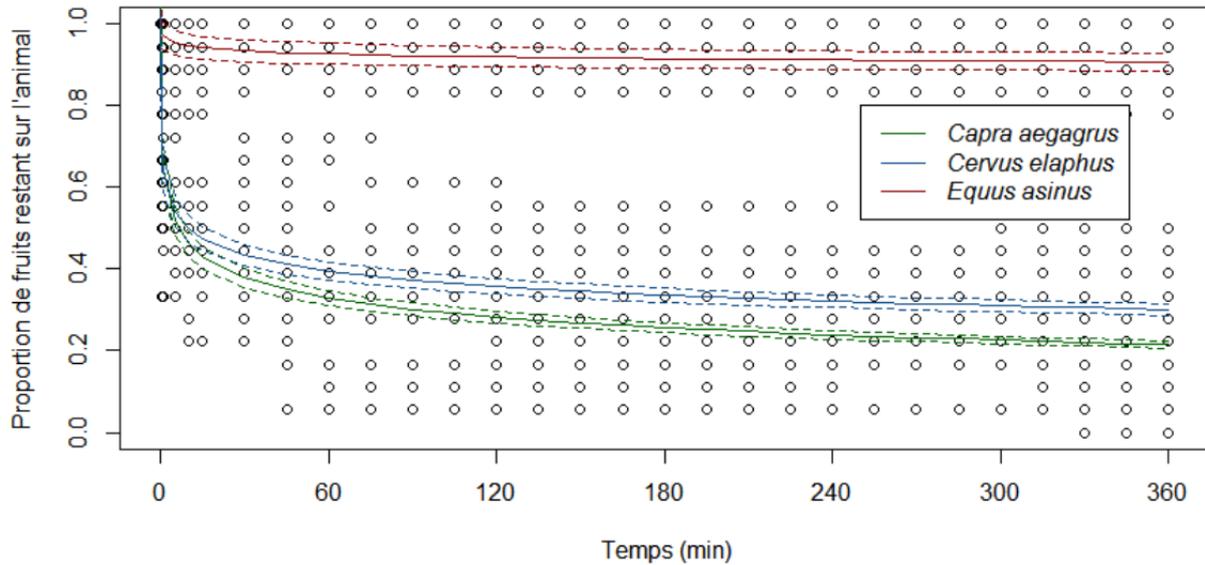


Figure 32. Proportion de fruits de *Xanthium strumarium* restant accrochés sur chaque vecteur testé (chèvres en vert, biches en bleu et ânesses en rouge) au cours du temps, sur une durée totale de 6 heures de suivi (MSc14).

A l'échelle intraspécifique, quand on compare les différentes positions d'accrochage des diaspores, la même fonction ajuste le mieux les données pour les biches (fig. 33) alors que pour chèvres et ânesses, la fonction exponentielle simple est la fonction retenue.

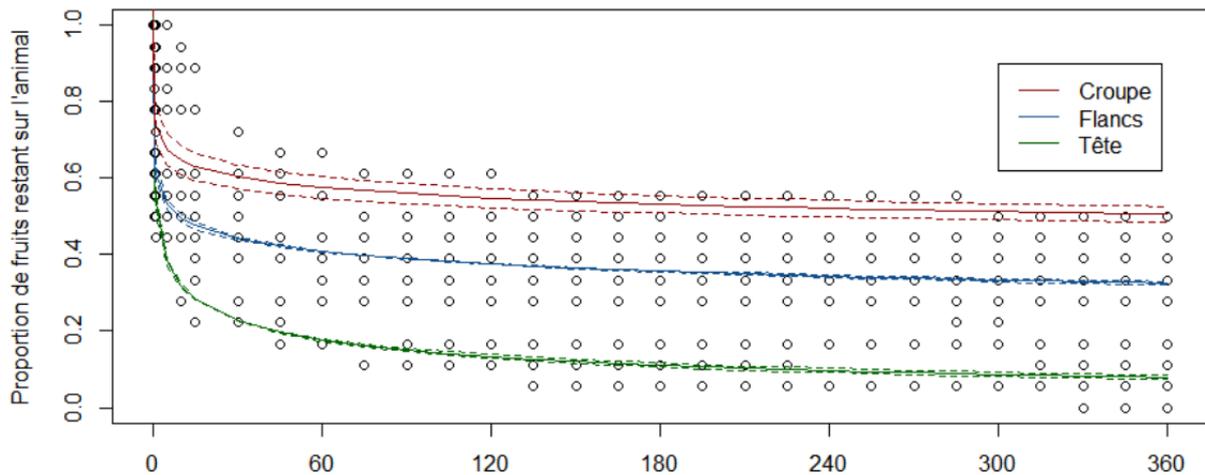


Figure 33. Proportion de fruits de *Xanthium strumarium* restant accrochés à différents endroits du corps des biches (tête en vert, flancs en bleu et croupe en rouge) au cours du temps, sur une durée totale de 6 heures de suivi (MSc14).

Pour les biches, on voit qu'un très faible pourcentage de diaspores reste accroché longtemps, constituant la queue épaisse de la distribution, contrairement aux fonctions exponentielle négative et double exponentielle (Bullock *et al.*, 2011, MSc14) qui convergent plus rapidement vers zéro. Bullock *et al.* (2011) ont rassemblé les jeux de données existant sur les durées de rétention des plantes dans le pelage des animaux pour essayer d'identifier la fonction générique qui ajuste le mieux les données. Les articles rassemblés couvrent 2 grands types de jeux de données : des suivis

sur le relativement court terme (< 2 jours) et d'autres sur le long terme (> 48 jours) avec des plantes présentant des structures adhésives ou non. Ces auteurs distinguent finalement 2 fonctions adaptées à ces jeux de donnée avec la fonction simple exponentielle qui ajuste le mieux les données sur le court terme et la fonction puissance exponentielle qui ajuste le mieux les données sur le long terme. Ces auteurs retiennent donc les mêmes fonctions que celles que nous avons ajustées à nos données. Cependant et ce n'est pas anodin, nous montrons que la fonction puissance exponentielle est celle qui s'ajuste le mieux pour des durées d'observation courte de 6 heures pour la comparaison entre vecteurs (chèvres, biches et ânesses) et les 3 zones d'accroche (tête, flancs, croupe) pour les biches, remettant ainsi en cause les conclusions de Bullock *et al.* (2011) sur la durée des suivis et les fonctions associées. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que des suivis sur le court terme suggéraient des distributions de perte de diaspores à queue épaisse, en cohérence avec des événements de dispersion des plantes à très longue distance par épizoochorie.

Pour l'endozoochorie, les temps de rétention des diaspores varient entre 1 et 3 jours pour les herbivores ongulés et sont une fonction de la masse de l'individu et de son mode de digestion (Illius & Gordon, 1992). Même si ces équations ont été remises en cause par Clauss *et al.* (2007), elles nous ont permis d'ajuster nos temps de suivi expérimental. Par ailleurs, elles sont cohérentes avec les données récoltées dans diverses expérimentations, et notamment avec les données assemblées par Pakeman (2001), pour plusieurs ongulés sauvages des milieux forestiers tempérés sur un gradient de masse corporelle allant du chevreuil à l'élan. Les résultats présentés dans le tableau 7 sont également en accord avec nos propres estimations (ACL12).

Tableau 7. Exemples de temps de transit digestif moyen (heures) de quelques ongulés sauvages forestiers, complétés d'après la table 2 de Pakeman (2001).

Espèce	Transit digestif moyen (heures)	Références
cerf de virginie (<i>Odocoileus virginianus</i>)	23	Mautz & Petrides (1971)
	37-59	Barnes <i>et al.</i> (1992)
wapiti/cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>)	27-41	Milne <i>et al.</i> (1978)
	14-20	Renecker & Hudson (1990)
	3-36	ACL12
élan (<i>Alces alces</i>)	12-33	Renecker & Hudson (1990)
	72	Gill (1959)
chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>)	19-36	Holand (1994)
	18-36	ACL12
cerf mulet (<i>Odocoileus hemionus</i>)	46-56	Milchunas <i>et al.</i> (1978)
sanglier (<i>Sus scrofa</i>)	36-48	ACL12

Le transit digestif nécessite un temps minimal avant que la première diaspore ne puisse être relâchée. Sur la figure 31, j'ai représenté 2 courbes sigmoïdes issues de notre expérience de temps de rétention (ACL12) pour 2 couples vecteur - plante, *Capreolus capreolus* - *Juncus effusus* ; *Sus scrofa* - *Rubus fruticosus*. Pour le premier couple chevreuil - jonc diffus, le temps de rétention médian est d'environ 18h et correspond au moment où 50% des graines sont excrétées, pour le couple sanglier - ronce, le temps de rétention médian est nettement plus long (42h) et on peut également noter que sur la durée de l'expérimentation la dynamique d'excrétion est toujours en cours. Quoi qu'il en soit, on voit donc que les diaspores sont retenues différemment selon le mécanisme de dispersion considéré (endozoochorie versus épizoochorie) et selon le vecteur considéré (un ruminant de 20 kg et un non ruminant de 100kg). Alors que les graines sont dispersées par ces vecteurs sur de longues distances, l'épizoochorie dans le pelage permet à un faible nombre de diaspores d'être libérées plus tardivement, et potentiellement plus loin.

Pour un type de diaspore donné, on observe un effet du vecteur sur le temps médian et l'amplitude de rétention (ACL12). De manière similaire, l'effet du vecteur est prégnant sur l'étalement de libération des diaspores (les diaspores des 6 plantes considérées globalement), entre 3 et 36h après ingestion pour le cerf, soit un étalement sur 33h; entre 18 et 36h pour le chevreuil, soit un étalement sur 18h; et finalement entre 36 et 48h pour le sanglier, soit sur une durée de 12h. Chez les ruminants, la libération des diaspores des 6 plantes est globalement plus précoce chez le cerf que chez le chevreuil, ce qui aboutit à une plage de temps plus étendue de libération des diaspores chez le cerf que chez le chevreuil.

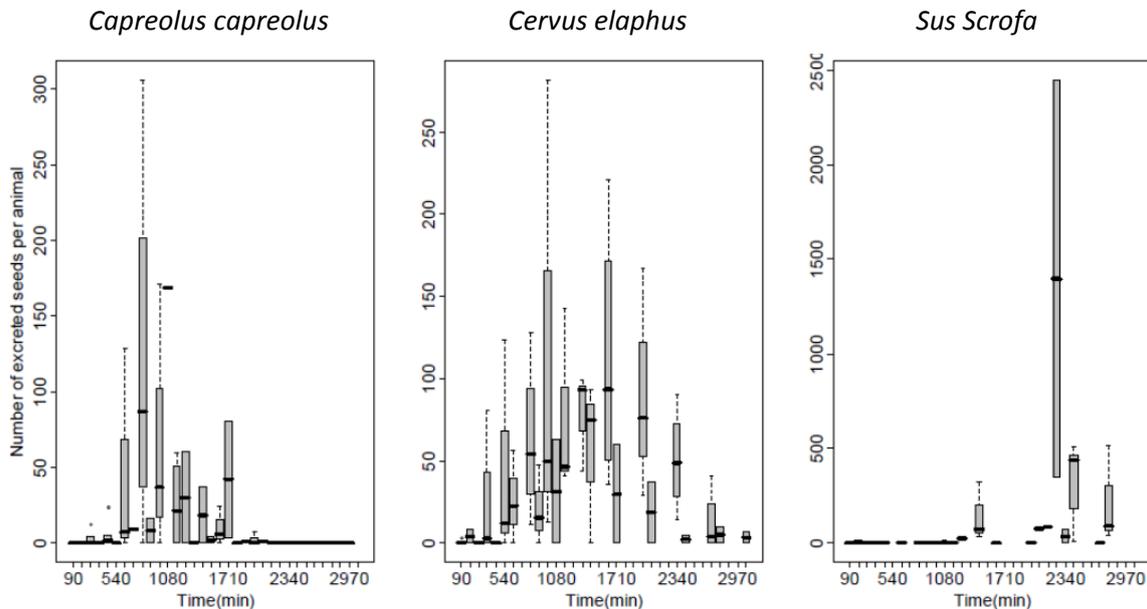


Figure 34. Temps (minutes) de libération des graines de *Juncus effusus* par le chevreuil à gauche, le cerf au centre et le sanglier à droite. Reproduite d'après MSc8.

Ce patron se retrouve par la comparaison (fig. 34, Figure A de MSc8) du nombre de graines de *Juncus effusus* excrétées par les 3 vecteurs au cours du temps, plus précoce et plus étendu chez les ruminants, et notamment chez le cerf avec une libération étalée sur la durée totale du suivi expérimental, soit 48 heures, alors qu'elle s'arrête au bout d'une trentaine d'heures chez le chevreuil, et qu'elle débute beaucoup plus tardivement chez le sanglier.

Les diaspores de différentes tailles sont libérées sur une plage de temps plus étendue chez les ruminants (*foregut fermenter*) avec une libération des plus petites particules en premier lieu, que chez le sanglier (*hindgut fermenter*), non ruminant qui libère toutes les diaspores en même temps et cela, quels que soient les traits morphologiques des diaspores.

Un point supplémentaire lié à l'efficacité de la dispersion concerne le nombre de diaspores excrétées par les trois différents vecteurs. Le taux d'excrétion des diaspores est beaucoup plus élevé chez le sanglier que chez les deux ruminants (ACL12, fig. 35). Ceci met entre autres en évidence l'effet du traitement mécanique de mastication et de la rumination sur la destruction des diaspores par les grands herbivores.

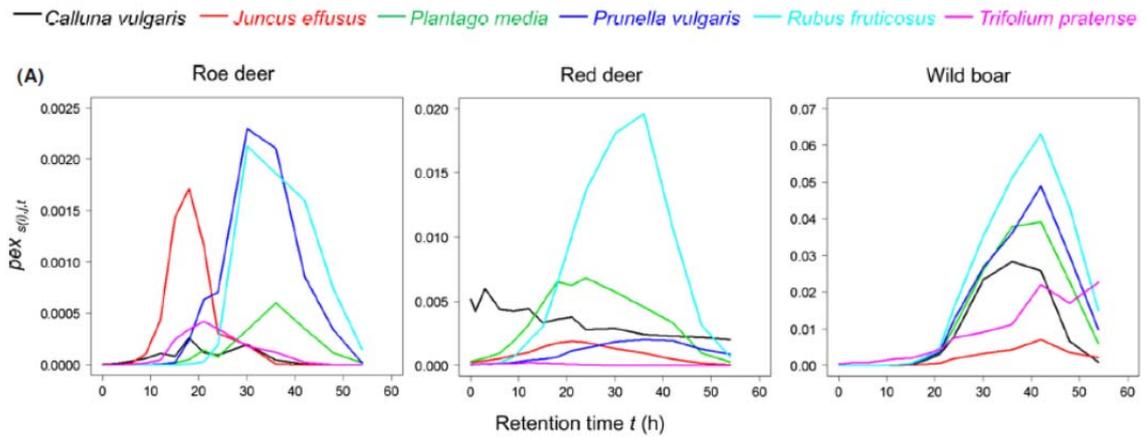


Figure 35. Probabilité d'excrétion des six graines testées (ACL12) au cours du temps pour chevreuil (à gauche), cerf (au centre) et sanglier (à droite). Noter la différence d'échelles des 3 figures.

Concernant l'épizootie dans le pelage, différents traits morphologiques des plantes interagissent également avec ceux des vecteurs (ACL11). Le vecteur par ses comportements de toilettage peut aussi réduire la durée de rétention des diaspores dans son pelage. Nos suivis (MSc14) ont été réalisés au sein de groupes de six individus et ont ainsi permis d'évaluer l'effet du comportement de toilettage des animaux et des interactions sociales entre conspécifiques sur le détachement des diaspores.

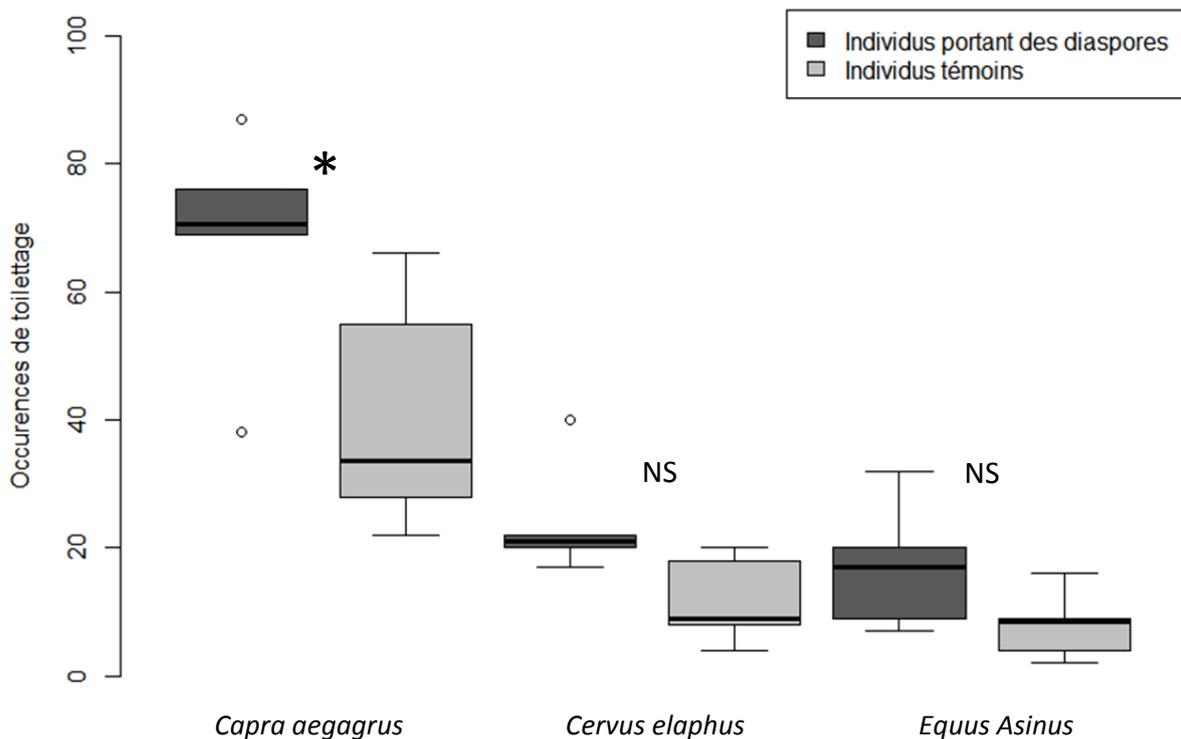


Figure 36: Occurrences de toilettage des individus porteurs de diaspores (gris foncé) et des individus témoins sans diaspores (gris clair) des trois vecteurs animaux (chèvres à gauche, biches au centre et ânesses à droite).

La figure 36 montre que la présence de diaspores entraîne des comportements accrus de toilettage, principalement chez la chèvre, l'espèce la plus petite, plus susceptible d'être gênée que les animaux de plus grande taille et surface corporelle. Nous avons aussi pu déterminer qu'au moins 43 des diaspores tombées ($n_{\text{Capra aegagrus}}=13$, $n_{\text{Cervus elaphus}}=27$, $n_{\text{Equus asinus}}=3$) l'étaient du fait d'un comportement de toilettage (par ébroue, par frottement contre un support, fig. 37).

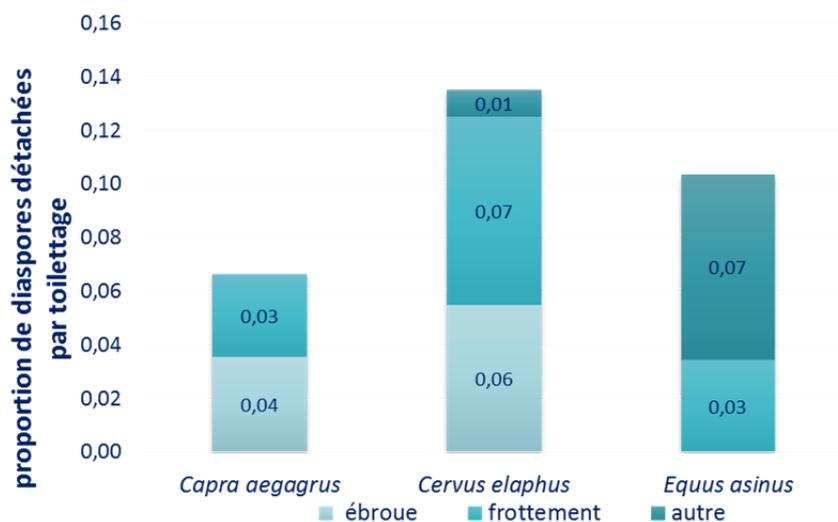


Figure 37. Proportion de diaspores de *Xanthium strumarium* détachées suite à un comportement de toilettage par les trois espèces vectrices testées (chèvres à gauche, biches au centre et ânesses à droite).

Les interactions sociales de type jeu ont entraîné des transferts de diaspores d'un individu vers un conspécifique pour un total de 32 transferts observés, équivalents à 4% des diaspores accrochées au pelage de l'ensemble des suivis individuels. Ces transferts concernent les 3 espèces vectrices ($n_{\text{Capra aegagrus}}=7$, $n_{\text{Cervus elaphus}}=2$, $n_{\text{Equus asinus}}=23$) avec significativement plus de diaspores transférées entre ânesses qu'entre individus des deux autres espèces. Ces preuves de transfert de diaspores d'un individu vers un conspécifique est une première documentation, et cela souligne l'importance de la socialité des espèces (relations entre apparentés mère-jeune, période de reproduction) sur le destin des diaspores accrochées dans le pelage. Sarasa *et al.* (2011) avaient mis en place un dispositif expérimental qui sur une approche similaire avait permis de mettre en évidence l'effet du sexe et de l'âge des individus dans le transfert d'ectoparasites chez le bouquetin.

En ce qui concerne les différentes diaspores testées pour les trois différents vecteurs et types de pelage, *Xanthium strumarium* se décroche moins facilement que les deux autres diaspores et ceci est encore plus marqué chez les ânesses qui portent des poils fins, longs et denses (tableau 8). Ce fruit présente une cinquantaine de petits crochets qui facilitent son accroche et limitent son décrochage.

Tableau 8. Proportion de diaspores décrochées de 3 plantes épizochores, *Agrimonia eupatoria*, *Bidens frondosa* et *Xanthium strumarium* après 6 heures d'expérimentation dans le pelage de *Capra aegagrus*, *Cervus elaphus* et *Equus asinus* (MSc14)

Diaspores testées	<i>Capra aegagrus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Equus asinus</i>
<i>Agrimonia eupatoria</i>	97%	96%	NA
<i>Bidens frondosa</i>	96%	97%	69%
<i>Xanthium strumarium</i>	84%	74%	12%

CH3D2 - Le couplage avec les déplacements des vecteurs

Pour finaliser l'étude de la phase de transfert des diaspores sur les vecteurs étudiés nous substituons le temps des distributions de rétention des diaspores par les distances parcourues dans le même temps (Westcott *et al.*, 2005) par ces mêmes vecteurs.

Pour mener cette analyse, nous avons tissé un partenariat avec l'Unité cervidés-sanglier de l'ONCFS qui étudie la sélection de l'habitat en lien avec la pratique de la chasse pour nos trois espèces modèles : le cerf à la réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) de la Petite Pierre, le chevreuil à la RNCFS de Chizé et le sanglier en forêt domaniale d'Arc en Barrois. Les suivis sont réalisés sur des individus équipés de colliers GPS et pour lesquels des suivis de 1 à 3 jours par mois sont réalisés à raison d'une localisation programmée toutes les 5 minutes. Nous avons ainsi profité de ces suivis, réalisés sur des territoires en dehors de nos sites pilote en région Centre Val de Loire, préexistants au lancement de notre programme de recherche sur la dispersion des plantes par les ongulés sauvages. Pour la poursuite de ces travaux et dans le cadre du projet Costaud sur le Domaine National de Chambord et de la thèse (PhD4) sur la dispersion épizoochore qui débute cet automne, nous disposerons de 13 suivis télémétriques annuels réalisés *in situ*.

Ces colliers émetteurs sont équipés de capteurs d'activité qui permettent notamment de distinguer différentes activités (ACL15) et notamment les périodes pendant lesquels les animaux s'alimentent. Cette information permet ainsi de déterminer le début de la phase de transfert endozoochore dans les plages de localisation où l'animal s'alimente. Si l'on considère l'épizoochorie, en l'absence d'informations complémentaires sur la composition à fine échelle de la végétation du sous-bois, toutes les localisations où l'animal est actif peuvent correspondre à un moment de prise en charge de diaspores dans le pelage ou bien sous les sabots.

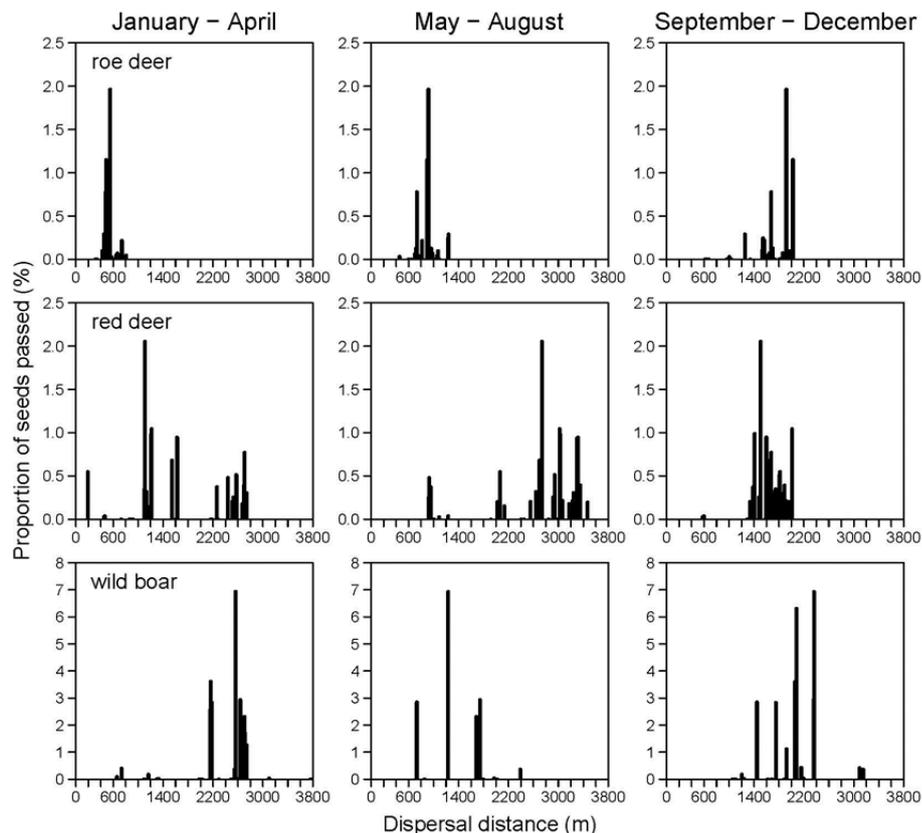


Figure 38. Distribution des distances de dispersion estimées pour les graines des 3 plantes combinées (*Plantago media*, *Prunella vulgaris* et *Rubus fruticosus*) à partir des distances maximales parcourues, en débutant la phase de transfert d'une phase d'alimentation pour chaque vecteur (chevreuil **roe deer**, cerf **red deer** et sanglier **wild boar**) pendant 3 périodes de l'année (ACL15).

L'analyse des trajectoires journalières des 3 vecteurs a mis en évidence quelques paramètres déterminants en lien avec la distance de dispersion, notamment la tortuosité du trajet détermine en partie la distance parcourue par la diaspore pendant la phase de transfert. Nous observons un gradient significatif avec des trajets beaucoup plus tortueux chez le chevreuil, que chez le cerf et finalement que chez le sanglier, pour lequel on observe des déplacements rectilignes assez

fréquents. Pour une distance journalière totale parcourue similaire chez le chevreuil et le sanglier, nous aboutissons à des distances de dispersion significativement plus fortes chez le sanglier que chez le chevreuil (fig.38). La vitesse de déplacement entre deux localisations successives est également supérieure chez le sanglier, entraînant des distances parcourues supérieures.

Les distances maximales parcourues sont plus longues pour le cerf (3.5km), que le sanglier (3.2km) et le chevreuil (2.0km), toutes ces distances dépassent largement le seuil de 100 m établi arbitrairement pour décrire des évènements de dispersion à longue distance. Ces résultats sont également cohérents avec les critères établis par Cain *et al.* (2000) pour prédire les aires de distribution actuelle des plantes à partir de leurs refuges glaciaires, à raison d'une graine sur 1000 produites, dispersée à plus d'un km par génération. Darwin (1869) indiquait déjà que les grands ongulés par leur capacité à couvrir régulièrement de longues distances et à transporter des diaspores viables dans de la boue accrochée ont probablement joué un rôle majeur dans les patrons passés de répartition de la flore et seront probablement déterminants dans la réponse de la flore aux futurs changements climatiques et changements dans l'utilisation des terres.

Les patrons spatiaux de dispersion des plantes par différents vecteurs sympatriques sont déterminés par la qualité du traitement qu'ils font chacun subir aux diaspores par endozoochorie (temps de rétention, taux d'excrétion, qualité des déplacements) et génèrent des patrons complémentaires de dispersion d'individus d'une même population (ACL15). La redondance ou la complémentarité des vecteurs ne doit donc pas se baser uniquement sur la composition fonctionnelle ou spécifique du cortège dispersé (Polak *et al.*, 2014) mais sur une analyse complète de l'efficacité de la dispersion (Fedriani & Delibes, 2009).

Au-delà des distances totales parcourues et des distances de dispersion associées, l'utilisation et la sélection de l'habitat sont déterminants pour l'efficacité de la dispersion (AP3, ACL4). Notamment et cela a été montré pour les flux de nutriments (Abbas *et al.*, 2012), les déplacements entre sites d'alimentation et sites de repos vont être déterminants pour les plantes dispersées par endozoochorie, puisque les fèces sont plutôt déposées en milieux forestiers. Nous suggérons (ACL16) que les sites préférentiels d'alimentation agissent comme un filtre écologique indirect sur la flore dispersée, plutôt caractéristique des milieux ouverts. Ces diaspores transportées dans des conditions plus ombragées seront-elles capables de germer une fois libérées ? Nous montrons que la plupart des diaspores dispersées sont des diaspores qui peuvent séjourner longtemps dans la banque de diaspores du sol avant de germer, et ainsi attendre des conditions plus favorables à leur germination. Ces plantes cumulent les avantages de la dispersion spatiale via les ongulés sauvages et l'attente des conditions favorables en attendant dormantes les conditions optimales de germination. Ces diaspores une fois relâchées dans les fèces des ongulés sauvages et domestiques vont également être remobilisées par les bousiers, dont les petites espèces qui forent des tunnels peu profonds peuvent agir sur la qualité du site de déposition.

Les diaspores libérées en forêt peuvent l'être également directement dans des milieux ouverts intraforestiers, comme au sein de trouées naturelles, en lisière de forêts, le long des pistes ou layons forestiers, au sein de bandes enherbées ou d'aménagements spécifiques pour l'alimentation des ongulés sauvages. Naaf & Wulf (2007) en étudiant la flore de trouées de différentes tailles des forêts de hêtre montrent que les grands herbivores contrôlent la régénération ligneuse au profit de la flore herbacée (ACL17p&18p), et que la composition de la flore présente peut s'expliquer soit par l'apport de diaspores par la dispersion zoochore soit par un effet de la banque de diaspores du sol, en accord avec nos propres résultats. Kuijper *et al.* (2009) mettent en évidence l'attractivité des trouées pour les ongulés sauvages avec une fréquence de visite deux fois supérieure tous ongulés combinés (*Bison bonasus*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Alces alces* et *Sus scrofa*) et que le cerf, en particulier, réside sept fois plus longtemps lors de chaque visite dans les trouées que dans le milieu forestier mitoyen.

Knapp *et al.* (2016) montrent également que l'épizoochorie est un bon indicateur de la transition entre les premiers stades et les stades intermédiaires des successions, mais que l'apport de plantes épizoochores très compétitives limite la richesse locale en espèces. Cet effet peut être compensé par les perturbations du sol et les zones décapées par les ongulés qui facilitent l'installation d'espèces à plus faible potentiel compétitif.

Finalement, on peut aussi se demander si les ongulés sauvages ne réalisent pas une dispersion orientée en fonction des mécanismes considérés, comme cela est suggéré par divers auteurs et démontré par D'hondt *et al.* (2012) pour l'endozoochorie par des ongulés domestiques, en déplaçant les diaspores de plantes des milieux ouverts de lisières et prairies vers les milieux ouverts intraforestiers ou vice versa.

CH3D3 - Observations innovantes en temps réel

Dans le cadre du projet Costaud, et à l'occasion des MSc14 et 15, nous avons expérimenté de nouvelles approches du suivi de la phase de transfert externe pour les grosses diaspores épizoochores de *Xanthium strumarium*. Dans le cadre du MSc15, nous avons profité des captures de cerf au filet menées en janvier et février pour le suivi démographique de la population sur le Domaine National de Chambord et étudier l'effet de la chasse sur la sélection de l'habitat en équipant 7 individus de colliers GSM Lotek. Lors de la reprise des biches adultes, pour chaque femelle équipée d'un collier GSM, nous avons accroché des diaspores colorées de *Xanthium strumarium*, sur la poitrine et sur la croupe. Le collier GSM était programmé pour donner une localisation toutes les 5 minutes, et les coordonnées devaient être transmises par SMS. Nous retournions alors sur le terrain, de 3 à 6h après le lâcher de la biche à la recherche des diaspores décrochées à partir des localisations récupérées. Comme confirmé par les courbes de rétention des diaspores au cours du temps en enclos (MSc14), jusqu'à 50% des diaspores tombaient au moment du relâcher de l'individu (dans les premières dizaines de mètre, tableau 9). La recherche ensuite de ces diaspores au niveau des localisations GSM n'a pas été très fructueuse, elle a cependant permis de retrouver une diaspore à près de 3km de son point de lâcher, distance en accord avec la distance totale parcourue en 6 heures en conditions d'enclos de la réserve de la Haute-Touche (MSc14). Un des principaux soucis rencontrés avec cette approche est technologique, puisque nous n'avons récupéré que très peu de localisations par SMS, l'incertitude de précision de la localisation est également un élément qu'on ne peut pas maîtriser surtout en milieu forestier, et qui n'a pu être minimisé que très rarement par l'acquisition de plusieurs localisations successives par suivi.

Tableau 9. Données collectées sur le Domaine National de Chambord, la distance de dispersion moyenne correspond à la moyenne des distances entre les diaspores retrouvées et le point de relâcher de la biche concernée.

date de capture	individu	% diaspores retrouvées	diaspores du poitrail retrouvées	diaspores de croupe retrouvées	distance de dispersion moyenne - maximale (m)
01/12/2016	Nicole	55%	17/20	5/20	13,12 - 41,24
01/26/2016	Flore	48%	17/20	2/20	256,38 - 2846,78
02/09/2016	Françoise	5%	2/20	0/20	14,01 - 17,06
02/23/2016	Jacqueline	25%	7/20	3/20	9,57- 9,57
02/23/2016	Blaise	35%	13/20	1/20	20,26 - 43,2

Concernant les suivis en enclos à la réserve de la Haute Touche, nous avons équipé chaque biche lors de chaque séance de suivi de 6h d'un GPS de randonnée accroché à un collier plastique, qui nous a permis d'estimer dans le cadre du suivi direct de l'expérience de durée de rétention la distance à laquelle les diaspores ont été perdues par les animaux (MSc14). Ces suivis nécessitent de très bonnes conditions d'observation (milieu ouvert, lunettes et jumelles à fort grossissement). Cela contraint à des expérimentations en conditions contrôlées (enclos d'environ 1ha), mais ouvre le suivi des diaspores à un suivi jumelé comportemental des interactions sociales, de jeu et de toilette, qui sont déterminantes pour le décrochage de diaspores du pelage ou le transfert au sein du groupe d'individus suivis.

CH3E - La phase d'immigration

Cette phase débute par la germination des diaspores transportées. L'expérience menée par Milotić & Hoffmann (2016c) permet d'aborder la différence entre endozoochorie et épizoochorie, puisqu'ils ont testé différentes métriques de germination de quinze plantes de prairies tempérées déposées à la fois dans une matrice fécale d'herbivores domestiques (de vache, *foregut fermenter* et de cheval, *hindgut fermenter*) correspondant à la qualité du site de dépôt en endozoochorie mais aussi sans matrice fécale, correspondant aux conditions de dépôt en épizoochorie, à la fois en conditions naturelles et sous serre. L'absence de matière fécale est aussi une des différences majeures entre l'endozoochorie partielle et l'endozoochorie totale (fig. 27).

Ces auteurs ont évalué le taux de germination et le temps moyen nécessaire à la germination. Ils trouvent une très forte variabilité interspécifique pour ces différentes variables. Le temps de germination varie entre moins d'une semaine à plus de 6 mois. Ces différences révèlent des conditions optimales de germination différentes entre espèces et peuvent expliquer pourquoi des conditions stables en situations contrôlées (serres fermées, germoirs) ne donnent pas systématiquement d'aussi bons taux de germination que sous serres ouvertes (Jaroszewicz *et al.*, 2013), soumises aux fluctuations de l'environnement. Milotić & Hoffmann (2016c) documentent aussi une meilleure germination sous serres dans des conditions de température et d'humidité étonnamment plus variables que celles observées en conditions naturelles.

La présence de matière fécale entourant les diaspores (endozoochorie) a un effet systématiquement négatif sur les patrons de germination par rapport à la situation contrôle sans matière fécale (épizoochorie) que ce soit en conditions naturelles ou sous serre. Cet effet consistant peut s'expliquer par la présence de composés secondaires inhibant la germination. Au stade de germination, l'effet négatif observé dépend également de la qualité de la matière fécale (dessiccation, texture, nutriments) puisque l'effet est plus fort chez la vache que chez le cheval. Les bouses de vache ont tendance à sécher plus rapidement avec le développement d'une croûte sèche en surface, contrairement aux crottins de cheval composés d'éléments plus grossiers. Eichberg (comm. pers.) montre un patron similaire concernant les crottes de moutons qui peuvent devenir des environnements très secs et très durs et donc un véritable piège pour les diaspores à l'intérieur. Ces mêmes moutons qui piétinent les crottes favorisent alors la germination et la libération des diaspores piégées. Cet effet peut être fort pour une espèce domestique évoluant sur de faibles surfaces. En conditions naturelles, un tel effet n'est envisageable que dans le cas de fortes densités et regroupements chez des espèces sociales.

Un prétraitement physique (scarification) appliqué à deux Cistacées a également montré une réduction du temps pour germer chez les deux espèces utilisées (Milotić & Hoffmann, 2016c), et un meilleur taux de germination pour l'une d'entre elles. Dans notre expérience sur la durée du transit digestif pour six différentes diaspores, nous avons testé l'effet du transit sur le potentiel de germination des diaspores testées pour aborder le coût lié à la digestion endozoochore. Généralement, le taux de germination est supérieur en l'absence de transit (tableau 10), excepté pour la callune, où le taux de germination est très variable, mais de l'ordre de 2 fois plus fort après transit. Pour *Rubus fruticosus*, une plante à fruits charnus, typiquement endozoochore, nous n'avons observé de germination que lorsque la graine subit le transit digestif du sanglier.

Les prochaines études sur les conditions de libération des diaspores transportées doivent aborder la qualité de l'environnement de déposition en précisant les qualités nutritives, d'humidité et de texture de la matière fécale dans laquelle les diaspores sont déposées pour essayer de déterminer les paramètres clés qui expliquent les différences de germination observées entre différents types de fèces, en conditions contrôlées sous serre et en conditions naturelles.

Tableau 10. Taux de germination estimé ou présence de germination (*) des graines de 6 plantes testées (ACL12) en conditions contrôlées et sans transit ou après transit, globalement et pour chaque vecteur étudié.

Différentes diaspores testées	germination sans transit	germination après transit	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Capreolus capreolus</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	8 ± 2 %	20.8 ± 19.1 %	5.8 %		*
<i>Juncus effusus</i>	23 ± 3 %	17.1 ± 29.6 %	38.8 %		
<i>Plantago media</i>	91 ± 2 %	20.6 ± 20.7 %	7.1 %	*	*
<i>Prunella vulgaris</i>	75 ± 2 %	1.8 ± 3.2 %			*
<i>Rubus fruticosus</i>	-	2.7 ± 4.7 %		*	
<i>Trifolium pratense</i>	70 ± 6 %	11.1 ± 19.2 %	*		

Dans la continuité des travaux de Milotić & Hoffmann (2016a-c), il faudrait généraliser le prétraitement (levée de dormance physique ou chimique) des diaspores testées, et tester l'effet de la présence de matière fécale et de sa qualité avec pour objectif de comparer les mécanismes endozoochore et épizoochore. Concernant l'endozoochorie, différentes caractéristiques morphologiques de la diaspore vont influencer sur les métriques de la germination (forme, taille, épaisseur du tégument, perméabilité, ...) en interaction avec les traits des vecteurs en termes de mode de digestion et de masse corporelle (ACL11 & 12). Milotić & Hoffmann (2016b) ont également évalué l'effet de la matière fécale sur des stades ultérieurs de développement au moment de l'établissement, de la croissance et de la floraison des plantes. Ils montrent que peu d'espèces sont affectées aux premiers stades, alors que la quasi-totalité bénéficie de la présence de fèces plus tardivement, suggérant que les coûts liés aux processus mécaniques et chimiques dans le tube digestif (Milotić & Hoffmann, 2016a) et au moment de la germination (Milotić & Hoffmann, 2016c) peuvent être compensés à des stades ultérieurs de croissance, les plantes profitant de l'environnement enrichi du site de déposition avec une croissance et une floraison améliorées pour certaines espèces au moins.

CH3F - La dispersion secondaire

On a pu montrer sur la figure 27 que des mécanismes de dispersion secondaire étaient envisageables suite à une dispersion primaire par endozoochorie (dispersion par les communautés de coléoptères coprophages), par épizoochorie dans le pelage (transfert entre conspécifiques, épizoochorie sous les sabots) ou bien par barochorie (épizoochorie sous les sabots). Les diaspores de la banque du sol peuvent également être remobilisées localement lors des activités de fouissement ou de souille des sangliers ou bien intégrées avec de la terre dans le pelage.

CH3F1 - Diplochorie et coléoptères coprophages

Alors que la diplochorie impliquant les bousiers a été documentée en milieux tropicaux et considérés comme un cas de dispersion orientée puisque dirigeant les diaspores dans des sites protégés et favorables à la germination, peu d'études existent sur le sujet en milieux tempérés. Le déplacement secondaire par les bousiers peut être bénéfique si l'environnement (matière fécale) de germination est nocif (Milotić & Hoffmann, 2016c) et que ces coléoptères peuvent en extraire les diaspores en premier lieu mais aussi qu'ils les transportent à distance ou vers des profondeurs favorables. Attirés rapidement par la matière fécale odorante, ils la désagrègent avant qu'elle ne durcisse et piège les diaspores. D'hondt *et al.* (2008) ont montré que le taux de germination d'espèces dispersées par endozoochorie était supérieur si on interdisait l'accès aux bousiers, un effet donc négatif des bousiers présents sur l'établissement des plantules. Ce résultat est interprété par l'absence de

bousiers de type rouleurs (*roller*) et la présence d'espèces (*large tunneler*, *Geotrupes sp.*) au sein de l'assemblage local de bousiers qui creusent de grands et longs tunnels et déposent ainsi les diaspores en profondeur.

Dans une expérimentation multi-site du réseau ALTER-Net (ACL21p) regroupant 10 pays et 17 sites d'étude dans le Paléarctique occidental, nous étudions le rôle de différents assemblages de bousiers sur la décomposition de la matière fécale et la dispersion secondaire des diaspores, le long d'un gradient biogéoclimatique. Pour notre site dans le Loiret (site 4, fig. 39), nous avons évalué les assemblages de bousiers sur 3 types de fèces (mouton, vache et cerf), et si l'on compare à D'hondt *et al.* (2008), nos assemblages ne comprennent ni bousiers rouleurs, ni bousiers forant de grands et profonds tunnels mais essentiellement des espèces qui séjournent et déstructurent les fèces sur place (*dweller*) et des espèces forant de petits tunnels peu profonds (*small tunneler*) laissant suggérer un effet bénéfique de la dispersion secondaire. Les assemblages comprennent 7, 20 et 17 espèces différentes pour mouton, vache et cerf respectivement, pour un total de 21 espèces différentes au total.

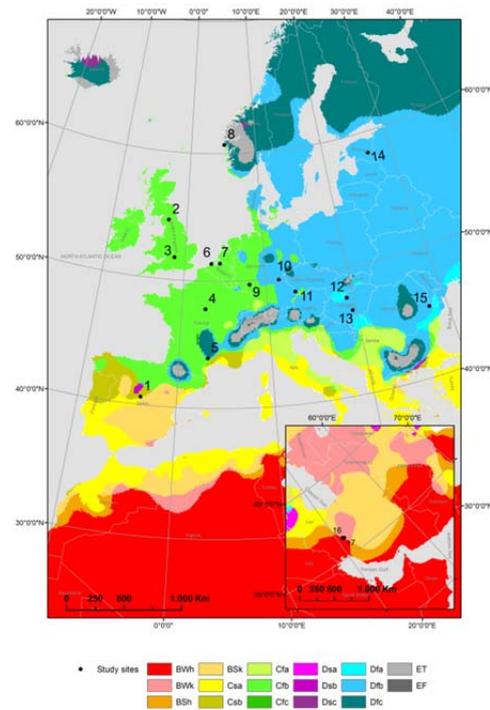


Figure 39. Gradient biogéoclimatique de l'expérience multi-site sur le rôle des assemblages de bousiers sur la décomposition de la matière fécale et la dispersion secondaire des diaspores.

CH3F2 - Diplochorie et épizoochorie sous les sabots

Pour ce mécanisme de dispersion secondaire, toutes les diaspores libérées au sol sont susceptibles d'être prises en charge du moment qu'elles collent aux sabots des animaux. La diversité des modes de dispersion des diaspores retrouvées sous les sabots du sanglier confortent cette hypothèse (ACL7). L'épizoochorie sous les sabots est rarement étudiée, quelques études en Europe ont pourtant montré que ce n'était pas un mécanisme anecdotique pour au moins 4 vecteurs (cerf, chevreuil, sanglier et bison). Schulze *et al.* (2014) ont étudié l'épizoochorie sous les sabots de bisons d'Europe (*Bison bonasus*) et ont récolté 1082 diaspores provenant de 32 plantes, représentant 34% des plantes disponibles sur le site. *Polygonum aviculare*, *Agrostis capillaris* et *Betula spp.* sont les 3 espèces les plus fréquentes, représentant plus de 80% des diaspores récupérées. Les plantes retrouvées sont principalement des plantes avec une forte longévité dans la banque du sol (ACL13). Nous montrons que 88% des sangliers échantillonnés portent des diaspores sous leurs sabots contre 94% dans le pelage (ACL7). Un quart des espèces retrouvées concernent des diaspores identifiées seulement sous les sabots des ongulés sauvages. Par ailleurs, le sanglier transporte significativement plus de diaspores que cerf et chevreuil. Heinken & Raudnitschka (2002) arrivent à des conclusions assez similaires avec 60% des chevreuils qui transportent des diaspores sous leurs sabots et 89 % des sangliers, avec un nombre plus important et plus variable de diaspores chez le sanglier que chez le chevreuil. Nous verrons dans le chapitre suivant que les mécanismes de dispersion externe, épizoochorie dans le pelage et sous les sabots exercent un filtre significatif sur le pool de plantes régional.

CHAPITRE 4. ONGULÉS SAUVAGES ET ASSEMBLAGES DE PLANTES : UN FILTRAGE ECOLOGIQUE A PLUSIEURS NIVEAUX

CH4A - Les filtres écologiques du pool régional de plantes à la communauté végétale locale

CH4B - Frein à la dispersion et zoochorie

CH4C - Filtre environnemental et modification des conditions locales

CH4D - Interactions biotiques (entre plantes & entre plantes et d'autres organismes)

CH4E - Effets combinés des ongulés sauvages et dynamiques de la végétation

CH4E1 - Les ressources fluctuantes dans les communautés végétales

CH4E2 - Exemples d'effets combinés des ongulés sauvages sur la végétation

CH4E3 - La formidable histoire de *Cynoglossum germanicum*

Illustrations

Encart 4

Tableau 11 à 12

Figure 40 à 45

CH4A - Les filtres écologiques du pool régional de plantes à la communauté végétale locale

Comme illustré sur la figure 40, la composition de la communauté végétale locale est le fruit d'un processus continu et à plusieurs niveaux et différentes échelles spatiales de filtrage écologique qui prend son origine dans le pool de plantes régional.

Selon George & Bazzaz (1999), un **filtre écologique** agit comme un **tamis** sur les populations initiales de diaspores d'une communauté complète et détermine les caractéristiques de la communauté émergente comme la composition spécifique, la productivité et les patrons de distribution spatiale. Pour Myers & Harms (2009), le filtrage écologique intervient du moment que des facteurs biotiques et abiotiques limitent l'appartenance d'une espèce à une communauté locale. Van der Valk (1981) indique qu'à travers son influence sur les populations de certaines espèces, l'environnement peut aussi agir comme un tamis écologique qui structure les communautés. Poff (1997) fait lui référence aux caractéristiques de l'habitat comme des filtres qui influencent la probabilité que des espèces avec des attributs fonctionnels particuliers soient capables de persister comme membres d'une communauté locale. Díaz *et al.* (1998) décrivent l'ensemble des attributs des plantes régulièrement associés avec certaines conditions environnementales comme la conséquence de l'effet de filtre des conditions climatiques, des perturbations et des conditions biotiques. Tonn *et al.* (1990) décrivent les conditions environnementales comme des filtres constitutifs à travers lesquels le pool régional d'espèces doit passer pour être potentiellement présent à une échelle locale.

Ces définitions rejoignent les règles d'assemblage des communautés (Keddy, 1992), c'est-à-dire les filtres, quels qu'ils soient, imposés au pool régional d'espèces. En ce sens, sa définition est proche de celle proposée par Myers & Harms (2009), Keddy (1992) décrit la meilleure façon d'envisager les règles d'assemblage comme un processus d'éviction par lequel l'environnement agit comme un filtre qui retire les espèces auxquelles il manque les attributs leur permettant de persister dans un ensemble particulier de conditions. Il décrit également ce processus de déletion comme un processus successif hiérarchique depuis le régime des conditions climatiques, le régime dominant de perturbations et finalement les interactions entre organismes. Il fait également l'analogie avec le processus de sélection naturelle, où seules les espèces avec un certain nombre de traits particuliers peuvent subsister aux différents filtres et ainsi contribuer à la communauté locale.

Kraft *et al.* (2015) reprécisent la définition du filtre environnemental, au sein des règles d'assemblage des communautés, du fait d'une dérive dans la définition de ce terme au cours du temps, avec des conséquences sur la manière de le tester et de le mettre en évidence. Le filtre environnemental, filtre d'habitat ou encore filtre abiotique fait référence aux facteurs abiotiques qui empêchent l'établissement et la persistance d'une espèce sur un site donné en l'absence d'interactions biotiques.

Par la suite, je conserverai la notion générique de filtre écologique pour l'ensemble des étapes de filtrage qui agissent sur le pool régional de plantes jusqu'à l'assemblage des communautés végétales locales (fig. 40). Le premier filtre qui opère est le **frein à la dispersion** (Lortie *et al.*, 2004), c'est-à-dire la capacité des plantes à atteindre un site donné, c'est une question de distance et peut être lié à des vecteurs biotiques et abiotiques. Le second filtre est le **filtre environnemental**, *sensu* Kraft *et al.* (2015), il se définit par l'impossibilité pour une espèce qui arrive sur un site donné à s'établir en l'absence de voisins, et fait donc référence à la tolérance physiologique des plantes aux conditions abiotiques locales. Les filtres suivants sont liés aux **interactions biotiques**, aux **interactions entre plantes** (compétition/facilitation) mais aussi aux **interactions directes avec d'autres organismes** (Lortie *et al.*, 2004). Kraft *et al.* (2015) précisent également que l'hétérogénéité abiotique locale peut permettre ou faciliter la coexistence des plantes, on verra plus loin que les grands herbivores peuvent modifier fréquemment les conditions abiotiques locales dont la qualité est donc transitoire, cette variabilité temporelle des conditions abiotiques locales est à l'origine des fenêtres d'opportunité (Myster, 1993) pour que s'installent les plantes.

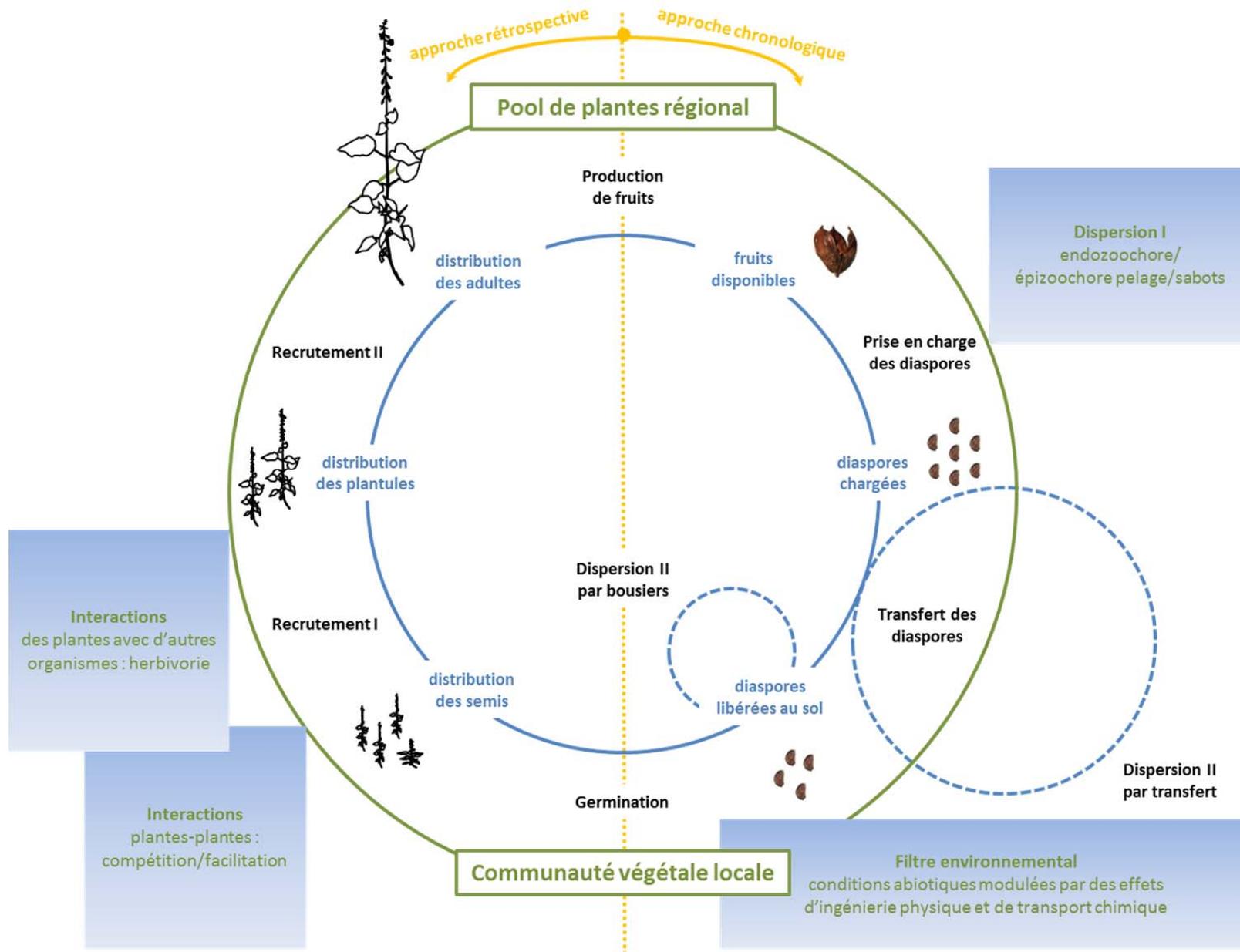


Figure 40. Cycle de reproduction des plantes qui représente comment les diaspores produites et dispersées participent à la production d'adultes de la génération suivante. Les processus sont figurés en noir et les patrons observés en bleu. Les cadres en couleur dégradée bleue ajoutés à la figure 29 représentent les 4 grands filtres écologiques, *sensu* Lortie *et al.* (2004).

Les cadres en couleur dégradée bleue qui représentent les 4 grands filtres écologiques (le filtre lié à la dispersion, le filtre environnemental, les interactions biotiques entre plantes et les interactions biotiques entre plantes et d'autres organismes prédateurs et pathogènes) opèrent sur le pool régional de plantes pour façonner la communauté végétale locale. Pour ces 4 grands filtres apparaissent les processus par lesquels les grands herbivores interagissent dans les règles d'assemblage des plantes (fig. 40): différents mécanismes de dispersion interne et externe; les effets d'ingénierie physique et d'ingénierie de transport chimique; les interactions entre plantes, compétition et/ou facilitation, médiées ou non par les grands herbivores; et les interactions directs avec d'autres organismes, comme les grands herbivores, les petits prédateurs, les coléoptères coprophages et autres agents pathogènes.

La ligne médiane pointillée orange représente les 2 façons d'envisager les résultats de la dispersion, soit de manière prospective par une analyse chronologique depuis la prise en charge jusqu'à la libération des diaspores (les approches mécanistes), soit de manière rétrospective en essayant de comprendre les processus qui peuvent expliquer les patrons observés de distribution des plantes à différents stades. Cette figure 40 est inspirée par les 4 articles suivants : Lortie *et al.* (2004) ; Olff & Ritchie (1998) ; Wang & Smith (2002) et Wilby *et al.* (2001).

La communauté végétale locale est le résultat d'un filtrage écologique permanent qui entraîne des changements continus dans sa composition ; la communauté végétale peut être définie comme un état perpétuellement transitoire du fait de conditions locales changeantes et d'un flux de diaspores fluctuant. Les grands herbivores parce qu'ils interviennent à ces différents niveaux de filtrage sont des acteurs dynamiques des communautés. Ils influencent la dynamique des écosystèmes par leurs stratégies d'alimentation et les modifications physiques de leur habitat, qui se répercutent sur les communautés locales et aboutissent à des changements sur le long terme du cycle des nutriments (Naiman, 1988).

Encart 4. Les approches par caractéristiques (traits, traits fonctionnels et indicateurs de préférence d'habitat) des plantes et leurs diaspores

Le trait correspond à toute caractéristique morpho-physio-phénologique mesurable sur l'individu, sans référence à l'environnement. Le trait fonctionnel impacte la fitness indirectement par ses effets sur la croissance, reproduction et survie (Violle *et al.* 2007). Les approches par traits ont pour finalité de généraliser nos résultats et de comprendre leur implication fonctionnelle dans les processus en jeu. En ce qui concerne les plantes, nous avons déjà évoqué (Encart 2) les groupes fonctionnels pour les formes de vie (mousses, fougères, herbacées, graminées, arbustes et arbres), pour les traits traités dans le tableau 11 ci-dessous il s'agit autant des traits des plantes que ceux des diaspores dont elles sont issues. Ces traits sont disponibles dans différentes bases de traits (ECOFLORE, Baseflor, LEDA, Tela Botanica, Digital Seed Atlas of Netherlands, Biolpop, ...).

Tableau 11. Récapitulatif des traits des diaspores et des caractéristiques des plantes mobilisées dans nos différents travaux traitant de l'herbivorie, du transport zoochore et de l'ingénierie physique.

TRAITS DES DIASPORES	herbivorie	endozoochorie	épizoochorie	ingénierie physique
Présence ou non d'appendices		ACL11, 13, 16	ACL11, 13, 20p	
Type et morphologie des appendices		ACL11, 13, 16	ACL11, 13	
Présence de pulpe (fruits secs/charnus), d'élaïosome ou de mucilage		ACL13, 16	ACL13	
Taille (L, l)		ACL11, 12, 16	ACL11	
Masse		ACL11- 13, 16	ACL11, 13	
Forme (Vs) (0 sphérique à 0.2 forme d'aiguille, Bekker <i>et al.</i> , 1998)		ACL11, 13, 16	ACL11, 13	
Longévité dans la banque du sol (transitoire <1 an, courte]1-5[& longue 5 ans et +)		ACL11, 13, 16	ACL11, 13	
Tégument (perméabilité, épaisseur)		-		
CARACTERISTIQUES DES PLANTES				
Préférence d'habitat (forêt, mil. ouvert, lisière, mil. humide)	ACL 8	ACL 11, 13, 14, 16	ACL7, 11, 13, 14, 16	
Valeurs indicatrices d'Ellenberg (N azote, L lumière, T température, F humidité du sol, R acidité)	ACL5, 9	ACL 13, 14, 16	ACL7, 13, 16	ACL 18p.
Mode principal de dispersion (baro-, anémo-, épi-, ...-chorie)		ACL14	ACL7, MSc9	
Densité du bois	ACL5			
Hauteur maximum	ACL5			
Surface foliaire spécifique	ACL5			
Formes de vie, de croissance (bryophytes, fougères, herbacées, graminées, arbustes et arbres)	ACL5, 6, 8, 9, 19p			
Classification de Raunkiaer (théro-, géo-, ...-phytes)		ACL16		
Stratégies de Grime (1974) (C compétitive, S tolérante au stress, R rudérale)				ACL18p.
Durée de vie				ACL18p.
Appétence du feuillage (approchée par la valeur indicatrice N d'Ellenberg)		ACL13		
Présence de défenses physiques des feuilles et des tiges	ACL5			
Quantité de diaspores produites		ACL12	x	
Hauteur de libération des diaspores		ACL11, 13	ACL11, 13	
Disponibilité temporelle des diaspores			MSc9	

CH4B - Frein à la dispersion et zoochorie

La capacité de dispersion détermine l'arrivée locale des diaspores sur un site donné, c'est la pression de propagules que subit l'environnement. De nombreuses études ont testé l'effet de cette pression sur la composition et la richesse des communautés locales (Myers & Harms, 2009 pour une revue), et ont mis en évidence un effet positif de la diversité de taille des graines ajoutées et de l'équitabilité du pool dispersé sur la richesse locale.

Nous montrons que 44% de la flore disponible est dispersée par les ongulés sauvages et domestiques, par voie interne ou externe (ACL13), ce qui est supérieur aux résultats obtenus sur nos sites pilote en forêts de Montargis et de Lorris, où jusqu'à présent la proportion de plantes dispersées par les ongulés sauvages (cerf, chevreuil et sanglier) correspond à environ 1/7 de la flore exprimée à l'échelle du massif. Ce résultat pourrait s'expliquer par l'absence de pousseur dans notre guilda de vecteurs. Jabot *et al.* (2008), sur un jeu de données en milieu tropical au Panama, montrent que le taux de migration des plantes en général est positivement corrélé avec la proportion d'arbres dispersés par des mammifères, mettant ainsi en évidence l'importance de la zoochorie pour façonner les assemblages de plantes.

Dans notre récente méta-analyse (ACL13), nous avons cherché à quantifier le filtre exercé par les grands herbivores sur la flore régionale via trois mécanismes de dispersion suffisamment documentés dans la littérature scientifique en Europe. Pour ce faire, nous avons comparé les caractéristiques du pool régional de diaspores à celles du pool dispersé par endozoochorie, épizoochorie dans le pelage et épizoochorie sous les sabots. Nous avons ainsi réuni 52 études, regroupant 9 vecteurs de dispersion, domestiques et sauvages, et couvrant les gradients de régime alimentaire et de taille existant en milieu tempéré. Pour les deux pools de plantes considérés, nous avons recueilli 2 indicateurs d'habitat et 8 traits des plantes et/ou de leurs diaspores, que nous avons comparé en utilisant comme métrique le log response-ratio qui nous permet d'estimer la magnitude de l'effet observé et ainsi de le comparer entre mécanismes de dispersion zoochore pour chacune des caractéristiques étudiées.

Cette revue met clairement en évidence un effet de **filtre lié à la dispersion** pour un certain nombre de caractéristiques (fig. 41), et pour chaque mécanisme étudié. Les plantes formant une banque de graines persistantes, nitrophiles (comme déjà souligné dans la validation de la prédiction 3, CH2D), de milieux ouverts, portant des diaspores allongées ou des fruits secs sont plus susceptibles d'être dispersées quel que soit le mécanisme étudié. L'endozoochorie est plus susceptible pour des diaspores portant des appendices allongés alors que l'épizoochorie l'est plus pour des plantes libérant leurs diaspores de plus haut. L'épizoochorie sous les sabots favorise les diaspores légères sans crochets alors que l'épizoochorie dans le pelage sélectionne les diaspores portant des appendices allongés ou des crochets.

On observe clairement un gradient dans la magnitude de cet effet de filtre, avec un effet de relativement faible intensité pour l'endozoochorie, puisqu'il n'est significatif que pour 6 des 10 caractéristiques testées et que les variations sont généralement inférieures à 25%, alors que pour l'épizoochorie sous les sabots, l'effet est nettement plus fort, il est significatif pour 8 caractéristiques testées incluant 5 différences supérieures à 75%. L'effet est encore plus fort quand on considère l'épizoochorie dans le pelage puisque 9 caractéristiques sont significatives avec 6 différences au-delà de 75%.

Cet effet de filtre varie donc selon le mécanisme considéré, il met en évidence les efforts à mener en ce qui concerne l'épizoochorie, qui reste très faiblement étudiée en comparaison avec l'endozoochorie, et qui par ailleurs met en évidence un effet de filtre beaucoup plus marqué et généralisé à l'ensemble des caractéristiques testées. Il serait intéressant d'élargir la gamme des traits testés pour ces différents mécanismes à d'autres traits disponibles à grande échelle dans le futur et clairement liés à la zoochorie (perméabilité et épaisseur du tégument, disponibilité temporelle, ...).

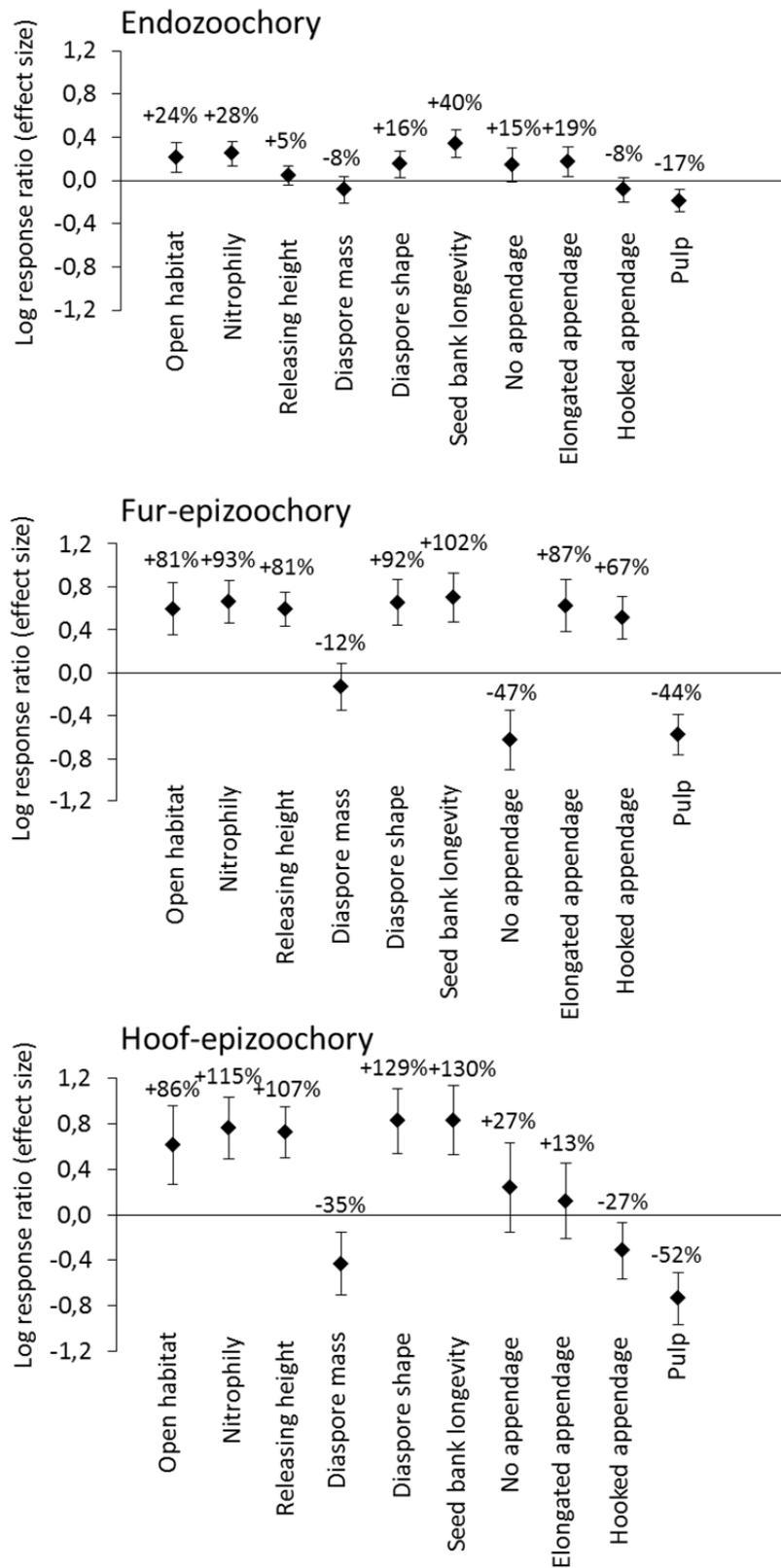


Figure 41. Caractéristiques des plantes dispersées par les ongulés en Europe, en utilisant comme modérateur le mécanisme de dispersion : endozoochorie en haut (34 études), épizoochorie dans le pelage au centre (11 études) et finalement épizoochorie sous les sabots (7 études) en bas. Une différence positive indique une plus forte valeur pour une caractéristique donnée chez les plantes dispersées par rapport à celles non dispersées. Le % correspond à l'amplitude de la différence observée pour une caractéristique donnée. D'après fig.3, ACL13.

Ce premier filtre détermine le pool d'espèces capables d'atteindre un site éloigné, les ongulés sauvages par leur capacité à se déplacer sur de longues distances et par la variabilité du temps de rétention interspécifique et inter-mécanisme affectent le transfert des diaspores et les patrons de distribution spatiale des sites de relargage des diaspores prises en charge.

CH4C - Filtre environnemental et modification des conditions locales

Le filtre environnemental concerne les conditions abiotiques du site de relargage des diaspores dispersées. Ces conditions locales sont liées aux propriétés physiques du substrat (niveau de compaction du sol, profil microtopographique), à la composition chimique du sol et notamment à la disponibilité des nutriments, à la teneur en eau, à la luminosité du site et à la température notamment.

Les ongulés sauvages (Cf. CH1) modifient les **propriétés physiques du sol** au travers d'activités quotidiennes, comme les déplacements sur des parcours régulièrement empruntés, la réutilisation des zones de souille, le décapage et la réutilisation de sites de repos (couchettes et bauges). Les effets sur le sol sont liés au piétinement, au marquage des empreintes, à la compaction du substrat et au creusement en surface sur les sites de repos et les souilles, au creusement en profondeur et à la déstructuration du substrat au niveau des boutis de sanglier. Ces effets d'ingénierie physique ont pour conséquence de créer des microsites de qualité variable localement, et de l'hétérogénéité spatiale et temporelle dans le sous-bois à l'échelle du domaine vital des individus. Nous avons en effet montré que l'apparition des perturbations de faible surface comme les grattis du chevreuil fluctuait avec le temps et présentait un pic à partir de mars/avril, au début du printemps et de la phase territoriale des mâles comparativement aux mois d'octobre et février. La surface totale ainsi grattée est relativement faible, de l'ordre de 8 m²/ha en mars, soit une surface 10 fois supérieure à celle estimée en février (MSc7). Néanmoins, le chevreuil mâle se singularise par le grattage de nouvelles surfaces à chaque passage du fait de son comportement de marquage territorial, provoquant ainsi un effet additif. Le sanglier qui se déplace en compagnie peut aussi perturber de plus grandes surfaces, jusqu'à 60 à 80% de la surface du sol forestier dans certains écosystèmes (Welande, 2000). Isselin-Nondedeu *et al.* (2006) montrent que les empreintes des vaches sur les fortes pentes montagnardes favorisent la rétention des graines dans des microsites favorables, limitant le lessivage post-dispersion et facilitant ainsi la restauration des pistes de ski. Les empreintes de sabots créent à la fois de la microtopographie qui peut piéger et retenir la pluie de diaspores mais également retenir de l'humidité et affecter le microclimat local. Eichberg *et al.* (2005) illustrent la double action du mouton dans la dispersion épizoochore d'une plante *Jurinea cyanoides* et dans l'intégration des graines dispersées dans le sol par effet de piétinement qui aboutit à un meilleur taux d'émergence de semis et une meilleure protection aussi contre les granivores.

En ce qui concerne l'effet des ongulés sauvages sur la **composition chimique du sol**, il est notamment lié à la défécation et à la miction (transport chimique) qui sont des dépôts très ponctuels, liés au régime alimentaire de l'espèce considérée, ainsi qu'à la qualité des plantes du site d'alimentation. Notamment, Abbas *et al.* (2012) ont montré que le chevreuil redistribuait les nutriments (N et P) à l'échelle du paysage, lorsqu'ils s'alimentent en milieu ouvert, en particulier dans des cultures agricoles enrichies, et qu'ils viennent ensuite uriner, et déféquer en forêt par exemple. Ce patron avait initialement été mis en évidence par Seagle (2003) pour le cerf de Virginie. Ce patron est probablement généralisable à nos autres espèces modèles qui utilisent également les cultures agricoles pour s'alimenter. Murray *et al.* (2013) montrent également que le cerf de Virginie affecte les patrons spatiaux de diversité et de recouvrement de la végétation via l'excrétion très localisée et en petites quantités de déchets azotés. Ces auteurs montrent également que les effets de concentration de l'herbivorie et de l'azote excrété pendant la période hivernale peuvent bénéficier aux plantes herbacées pendant la période de croissance, avec des effets non seulement

spatiaux mais également différés de ces dépôts azotés sur la composition chimique du sol et de la végétation associée. Ces effets des rejets azotés peuvent être comparés à ce que l'on observe dans les communautés végétales de forêts récentes, établies sur d'anciennes terres agricoles, avec une forte rémanence des activités passées sur l'expression contemporaine de la flore (Bergès *et al.* 2016 ; Hermy & Verheyen, 2007). Traveset (1998) montre aussi que le dépôt de fèces peut temporairement annihiler la végétation en place et transformer le site de dépôt comme un environnement libre de compétition. Ce patron peut s'observer également si les diaspores sont libérées sur des zones dénudées par les ongulés sauvages, et en absence de matière fécale (cas de l'épizoochorie). Bump *et al.* (2009) montrent aussi que les carcasses d'ongulés sauvages peuvent perforer la strate herbacée, concentrer localement les nutriments et ainsi faciliter la régénération de certaines essences forestières, et leur croissance ultérieure par des effets de libération progressive et différée. Mohr *et al.* (2005) ont étudié l'effet de la présence des cerfs et sangliers sur le fonctionnement du sol en combinant exclusion des ongulés sauvages et simulation de perturbations du sol. Ils ne trouvent aucun effet des perturbations du sol sur la texture, le pH et la quantité d'azote et de carbone organique du sol, contrairement au taux de potassium et de magnésium, à l'activité microbienne du sol et à l'abondance des arthropodes saprophages et prédateurs du sol significativement plus faibles en sols perturbés. L'exclusion des ongulés sauvages n'améliore pas la qualité du sol, au contraire leur présence augmente significativement la quantité de carbone organique et d'azote du sol en lien avec les dépôts d'urine et de fèces. Le retournement du sol accélère le lessivage de certains nutriments et perturbe les communautés de décomposeurs du sol.

L'accès de la lumière sur le sol peut également être modulé par les ongulés sauvages, à nouveau via des effets d'ingénierie physique (vermillis, grattis) lié au décapage de la litière, mais également lié à des blessures physiques sur des tiges lignifiées aboutissant à la mortalité des tiges (frottis), ou plus simplement par consommation chronique de la végétation et réduction du couvert des strates du sous-bois qui n'interceptent plus la lumière. Ce processus est notamment invoqué sur le dispositif Rénécofor (ACL18p) avec une régression de l'indice de lumière de la végétation non soumise à la pression d'herbivorie à l'intérieur des enclos. Sur Haida Gwaii, le contrôle de l'ensemble des strates de végétation vasculaire par les cerfs à queue noire bénéficie aux bryophytes, seul groupe fonctionnel répondant positivement à la présence des cerfs, principalement via un effet d'accès accru à la ressource lumineuse (ACL9).

Nous avons étudié la densité, **l'humidité et la température** sur des grattis territoriaux de chevreuil et des zones témoins non grattées (MSc7). Comme Mohr *et al.* (2005), nous ne montrons pas d'effet physique sur le sol, lié probablement à la faible masse des chevreuils et au fait qu'ils ne se couchent pas sur ces grattis territoriaux. Il aurait fallu comparer couchettes et grattis pour éventuellement mettre en évidence un effet de compaction du sol. Le taux d'humidité est significativement plus faible et la température plus élevée sur les grattis, résultant en un nombre significativement plus élevé de germinations au printemps sur les sites perturbés par les animaux que sur des sites témoins non grattés, à proximité. On suggère ainsi que la présence de litière permet de conserver une part de l'humidité du sol.

Pour aborder de manière intégrée la façon dont les ongulés sauvages peuvent affecter les conditions locales pour les communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes, Persson *et al.* (2000) ont quantifié les différents effets liés à la présence des élans (végétation consommée, surface piétinée, urine et fèces déposées et quantité d'azote associée), afin de simuler différentes densités et les effets combinés (Cf. encart 2, CH2). Le tableau 12 suivant résume ces données et montre en comparaison les données disponibles pour nos ongulés modèles. Prendre le temps de remplir les données manquantes de ce tableau est une de mes perspectives à court terme. Cela nous permettra de simuler et comparer les effets de différentes densités de nos trois ongulés modèles.

Tableau 12. Quantification des différents effets des ongulés sauvages avec comme espèce référence l'élan

	<i>Alces alces</i> */**	<i>Capreolus</i> <i>Capreolus</i> #/###	<i>Cervus elaphus</i> #/###/###	<i>Sus scrofa</i> #/###	<i>Bison bonasus</i> \$
Taux journalier de défécation	14.2* & 12.7**	6.3±1.5 #	5.4±1.4 #	4.0±1.4 #	Hiver 7.5 Été 5.4
Masse journalière déféquée et N associé	2380 g soit 32 g N*	153±63 #	334±88 #	172±66 #	
Taux journalier d'urination, volume et N associés	11 fois/jour soit 13.2 l soit 68 g N*				
Consommation journalière Hiver/ Été (kg matière sèche)	5/10 kg*				
Surface journalière piétinée Hiver/ Été	17.3/34.5 m ² *				
Surface journalière grattée (m ²)					
Durée journalière d'activité Hiver/ Été	430/590 min*		9h/15h ###		
Nombre de phases d'activité					
Distance parcourue Hiver/ Été (km)	1.07/??km	6.85/ 6.62km##	9.18/9.75km ##	5.78/5.69km ##	
Nombre journalier de couchettes	8.7**				

Persson *et al.* (2000)*; Joyal & Ricard (1986)**; ACL12# ; ACL15## ; Georgii & Schröder (1983) ###; Eycott *et al.* (2013)\$

CH4D - Les interactions biotiques (entre plantes & entre plantes et d'autres organismes)

Je ne détaillerai ici que très rapidement et principalement les interactions entre les plantes et les autres organismes. Le champ de recherche des interactions plantes-plantes est très vaste, et fait d'ailleurs l'objet d'une thèse au sein de notre équipe. Il aborde les interactions négatives ou compétitrices, où la présence d'une plante limite le développement d'une plante voisine, du fait d'une meilleure capacité à extraire et utiliser les ressources disponibles (lumière, espace, nutriments, eau, ...) localement, et les interactions positives ou facilitatrices (Brooker *et al.* 2008), où la présence d'une plante améliore le développement et les performances d'une plante voisine comparativement à une situation où cette plante serait exempte de voisins, en permettant par exemple une meilleure efficacité racinaire ou bien en la protégeant de pathogènes ou herbivores. Ces interactions plantes-plantes sont dépendantes des conditions abiotiques locales et peuvent être modulées par différentes interactions biotiques avec d'autres organismes, dont les grands herbivores (Beguin *et al.*, 2011).

Les interactions trophiques ont été abordées dans les chapitres 2 et 3. Concernant l'herbivorie, nous avons pu mettre en évidence que les ongulés sauvages étudiés affectaient la végétation à différents stades de croissance, dans différentes conditions environnementales ainsi qu'à différents niveaux

organisationnels. Les grands herbivores exercent des choix sur la végétation consommée, certaines plantes très appétentes seront consommées au bénéfice de plantes délaissées qui pourront se développer sur les ressources temporairement libérées.

Les effets subis par les plantes consommées sont divers et non exclusifs : réduction de la biomasse, de la croissance en hauteur, modification de l'architecture des plantes, réduction de leur capacité à se reproduire (floraison et fructification) ou bien une mortalité accrue. Les grands herbivores favorisent et façonnent des communautés de plantes tolérant l'herbivorie, les plantes peuvent réagir en investissant différenciellement dans le développement des parties souterraines et aériennes, mais aussi entre croissance et reproduction, ou bien entre croissance et production de composés de défense chimique ou physique.

Les analyses présentées à l'échelle de la communauté végétale (ACL18p & 19p) montrent notamment que certains groupes de plantes (espèces rudérales transitoires) bénéficient de l'herbivorie sélective qui touche d'autres strates (arbustives) et limite leur abondance, entraînant un déficit de recrutement vers les strates supérieures non accessibles aux herbivores. Ces effets directs de l'herbivorie sur certaines plantes libèrent des ressources (accès au sol, accès à la lumière, à l'eau et aux nutriments) pour les plantes les moins touchées qui peuvent ainsi se développer. Les grands herbivores en contrôlant la biomasse des quelques espèces dominantes, permettent et aident à la (re)colonisation d'espèces transitoires suite aux perturbations.

La réponse des plantes dépend de leurs caractéristiques, et notamment de leur capacité à tolérer ou résister à l'herbivorie. Globalement, Díaz *et al.* (2006) montrent que l'herbivorie favorise les plantes annuelles au détriment des plantes pérennes, favorise plutôt les petites plantes, les plantes prostrées plutôt que celles présentant un port érigé, et celles développant des stolons ou formant des rosettes. Begley-Miller *et al.* (2014) soulignent que non seulement le cerf de Virginie, brouteur sélectif, réduit la richesse spécifique des communautés végétales locales de 17% et l'indice de diversité H' de 12%, mais plus drastiquement la diversité phylogénétique de 63%. Les plantes graminoides sont les moins affectées. Cette étude montre en particulier que les modifications induites par les populations surabondantes de cerf de Virginie sont beaucoup plus profondes avec un effet d'homogénéisation (Rooney, 2009) à la fois taxonomique et fonctionnel.

Suzuki *et al.* (2013) ont échantillonné les communautés végétales à une échelle paysagère (métacommunautaire) et mettent en évidence un filtre bidirectionnel sur la composition des communautés, les plantes compétitrices étant favorisées à faible intensité d'herbivorie et les plantes tolérantes à l'herbivorie à forte pression d'herbivorie. Ce double filtre mène dans ce cas à une richesse spécifique maximisée à densité intermédiaire, en accord avec l'hypothèse des perturbations intermédiaires. Il est important de noter dans les conditions environnementales non limitantes de cette étude que l'herbivorie est le moteur principal expliquant la structuration en méta-communautés, alors que dans des milieux plus difficiles, la part des conditions abiotiques était prédominante sur les autres interactions biotiques dont l'herbivorie.

Certains travaux sur l'épizoochorie abordent d'autres interactions avec les plantes, notamment Eichberg *et al.* (2005) observent une très forte prédation (99%) des graines de *Jurinea cyanoides*, limitant l'émergence des semis de cette espèce. Par ailleurs, nous avons déjà évoqué que la dispersion secondaire par les coléoptères coprophages en milieu tempéré, dépendait des groupes fonctionnels de bousiers présents avec des effets potentiellement opposés des espèces enfouissant très profondément les diaspores versus celles les incorporant à faible profondeur ou les redistribuant à la surface du sol. Nos suivis de germination de plantes sous serre à partir de fèces d'ongulés sauvages récoltés en forêt ont mis en évidence une modification locale des conditions de croissance avec le développement sur certains essais de champignons, que l'on peut également observer en conditions naturelles, mais qui dans le cadre des suivis sous serre étaient clairement associés avec un déficit de germination (ACL16).

CH4E - Effets combinés des ongulés sauvages et dynamiques de la végétation

CH4E1 - Les ressources fluctuantes dans les communautés végétales

La manière dont les ongulés sauvages modulent localement les ressources explique comment ils peuvent façonner les assemblages de plantes. Nous avons mis en évidence qu'ils agissaient sur l'hétérogénéité du milieu, et qu'ils pouvaient intervenir dans chacun des 4 grands filtres écologiques (fig. 40) qui façonnent les assemblages de plantes à partir d'un pool régional de plantes. Dans leur théorie générale de l'invasibilité, Davis *et al.* (2000) proposent un cadre général particulièrement intéressant pour intégrer les différentes actions des ongulés sauvages au sein des écosystèmes. L'invasion d'une communauté dépend de trois facteurs : la pression de diaspores, les caractéristiques de la nouvelle espèce et la susceptibilité de l'environnement à être colonisé par une nouvelle espèce. Pour ces auteurs, le milieu n'est jamais à l'équilibre, il existe localement et périodiquement des fluctuations dans la disponibilité des ressources. Leur théorie est basée sur le fait qu'une communauté est susceptible d'être envahie à chaque fois qu'une ressource se libère, que ce soit de la lumière, des nutriments, de l'eau ou encore de l'espace. Et cette ressource peut devenir disponible consécutivement à une variété d'évènements. Il peut s'agir d'une réduction temporaire de l'utilisation des ressources par la végétation résidente ou bien au contraire de l'addition de nouvelles ressources ou bien encore peut-il s'agir de la combinaison des deux (fig.1 de Davis *et al.* 2000)

Par exemple, des perturbations fréquentes de type ingénierie physique des ongulés sauvages, peuvent détruire ou endommager une partie de la végétation résidente (CH1), réduire temporairement l'utilisation des ressources et donc les libérer pour de nouveaux arrivants, mais aussi créer de nouveaux espaces. De même l'herbivorie chronique (CH2) par des grands herbivores peut réduire l'utilisation des ressources par certaines plantes localement (par exemple accès de la lumière au sol après réduction de la strate arbustive). De même, le dépôt de fèces et le rejet d'urine par les herbivores peuvent augmenter les ressources localement disponibles (Mohr *et al.* 2005), d'autant plus si ces animaux se nourrissent au moins partiellement dans des cultures agricoles. Traveset (1998) montre également que le dépôt de fèces peut affecter négativement la végétation résidente.

En apportant aussi les diaspores par transport zoochore (externe et interne) sur des sites perturbés et enrichis, les grands herbivores créent toutes les conditions favorables à la colonisation des communautés végétales par des espèces invasives, de nombreuses et récentes études en Amérique du Nord le prouvent. La méta-analyse de Myers & Harms (2009) conforte aussi ce constat. Ce cadre théorique ne se limite cependant pas à l'invasion par des espèces exotiques mais se généralise à la colonisation par des espèces natives. Nos récents travaux en Sologne (ACL18p) supportent cette théorie sur les effets combinés et synergiques des ongulés sauvages dans la dynamique des communautés végétales, des entités dont la susceptibilité d'être colonisée fluctue au cours du temps, Myster (1993) parle de « fenêtres d'opportunité ».

Cette théorie prédit que les communautés sont plus susceptibles d'être envahies immédiatement après que les ressources soient rendues disponibles, et cela d'autant plus que la végétation résidente prend du temps à utiliser efficacement les ressources. Par ailleurs, Davis *et al.* (2000) identifient clairement le cas de l'introduction des pousseurs comme une situation pouvant augmenter la susceptibilité d'une communauté d'être colonisée par de nouveaux arrivants, en cela ils font écho à Olff & Ritchie (1998) dont j'ai reproduit la figure en introduction de ce mémoire. Les travaux menés par Rico *et al.* (2014 a-b) sur la dispersion orientée des plantes par les parcours de pâturage ovin sont en parfaite adéquation avec cette théorie générale.

CH4E2 - Exemples d'effets combinés des ongulés sauvages sur la végétation

Cette partie est l'occasion de développer quelques études qui ont cherché à considérer simultanément ou à intégrer différents effets des ongulés sauvages sur la démographie (Vellend *et al.* 2006) et les patrons spatiaux de distribution des plantes (ACL6), à combiner différents processus moteurs de la dynamique des communautés végétales (Beguin *et al.* 2011, ACL18p), ou alors plus globalement à étudier les effets combinés de l'apport de diaspores et des perturbations sur la richesse spécifique des communautés (Myers & Harms 2009). Schiffmann (1997) analyse le processus d'introduction et de naturalisation des plantes exotiques, et comment ces processus sont modulés par des animaux, rejoignant ici les nombreuses études récentes qui mettent en évidence ou suggèrent le rôle des ongulés sauvages dans la colonisation d'espèces exotiques principalement en Amérique du Nord avec *Odocoileus virginianus* (Bartuszevige & Endress, 2008 ; Eschtruth & Battles, 2009 ; Lefcort & Pettoello, 2012 ; Myers *et al.*, 2004 ; Shen *et al.*, 2016 ; Vavra *et al.*, 2007 ; Williams & Ward, 2006) et en Israël aussi avec *Sus scrofa* (Dovrat *et al.*, 2012).

Schiffman (1997) suggère déjà l'action simultanée de la zoochorie, des perturbations physiques du sol et des effets directs et indirects des interactions trophiques (fig. 42). Je traduis ici un passage de son texte qui résume assez bien la situation [...] *C'est à la fois intéressant et troublant de noter que non seulement les cochons sauvages et les rats kangourous indigènes créent des sites perturbés où les plantes exotiques peuvent s'établir, mais tous deux accélèrent le processus de naturalisation en dispersant eux-mêmes des diaspores vers les sites qu'ils perturbent [...]*. Nous avons pu montrer que cerf, chevreuil et sanglier, transportaient des diaspores entre leurs sabots (ACL7), et que ces mêmes individus décapaient la surface du sol avec ces mêmes sabots, susceptibles ainsi de libérer des diaspores sur des microsites perturbés et décapés.

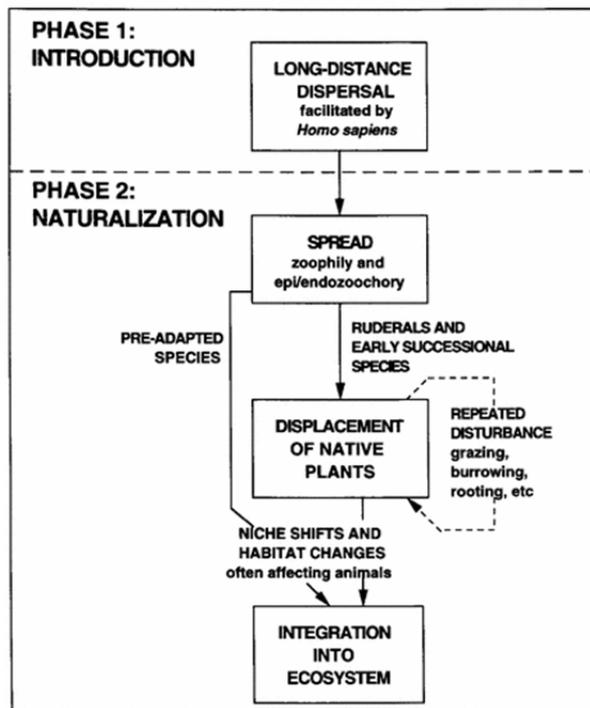


FIGURE 7.1. Diagrammatic representation of the processes that integrate nonindigenous plants into ecosystems. The role of animals is emphasized. (Modified from Bazzaz [1986])

Figure 42. Représentation des processus, modulés par les animaux, qui permettent aux plantes exotiques de coloniser de nouveaux écosystèmes (d'après fig. 7.1, Schiffman 1997)

Myers & Harms (2009) dans une méta-analyse basée sur 62 expérimentations montrent eux aussi qu'un apport équitable de différentes diaspores sur un site donné a un effet positif significatif sur la richesse locale, et cela est d'autant plus fort que le site a été préalablement perturbé. L'ajout de diaspores de taille variée a également un effet positif significatif seulement si le site a été

préalablement perturbé. Ces différents résultats supportent l'idée selon laquelle les ongulés sauvages en véhiculant des diaspores et en perturbant localement le sol que ce soit physiquement ou chimiquement, sont susceptibles d'avoir un effet significatif sur la dynamique des communautés végétales.

Beguin *et al.* (2011), dans des conditions de surabondance du cerf de Virginie en Amérique du Nord, mettent en évidence un réseau d'interactions complexes entre les plantes liées à l'herbivorie sélective et à la préparation du sol (pour faciliter la régénération forestière). Des interactions compétitives entre les espèces dominantes tolérantes à l'herbivorie de type graminéoïde et le bouleau à papier, une espèce très appétente, modulent la magnitude des relations de type facilitation entre l'abondance des espèces tolérantes à l'herbivorie et la richesse totale en plantes herbacées.

Vellend *et al.* (2006) ont étudié le taux de migration de *Trillium grandiflorum* en tenant compte des effets du cerf de Virginie sur la dispersion zoochore d'une part et en termes d'herbivorie sur la croissance de la population d'autre part. Ils mettent en évidence un taux optimum de migration pour un taux d'herbivorie inférieur à 15%, la dispersion zoochore permettant alors de rendre compte des taux de migration postglaciaire nécessaires pour expliquer l'aire de distribution contemporaine. Tenter de prendre en compte conjointement les différents effets liés à la présence des grands herbivores permet de mettre en évidence des seuils d'abondance ou de pression d'herbivorie exercée compatible avec la conservation des espèces et au maintien du potentiel de migration future face aux changements climatiques attendus.

Nous avons aussi contribué à la prise en compte conjointe de différents effets liés aux grands herbivores dans le cadre de la thèse de Vincent Boulanger (PhD1), du projet Dysperse (ACL18p) et nous poursuivons ces travaux dans le cadre du projet Costaud.

CH4E3 - La formidable histoire de *Cynoglossum germanicum*

À partir de données longitudinales sur 30 ans et sur un réseau spatialisé de placettes permanentes, sur lesquelles la composition, la structure des communautés végétales et la pression d'herbivorie par les cervidés étaient inventoriés, nous avons pu mettre en évidence les principaux moteurs de la dynamique des communautés végétales dans 2 massifs forestiers proches, séparés par une rivière et dans lesquels la pression d'herbivorie était initialement très différente et a fluctué au cours du temps avec une réduction régulière de celle-ci dans le massif Nord, une augmentation puis une réduction sur le massif Sud (fig. 43). Par contre, nous n'avions pas les informations nécessaires pour prendre en compte le taux de retournement du sol par une population également abondante de sangliers.

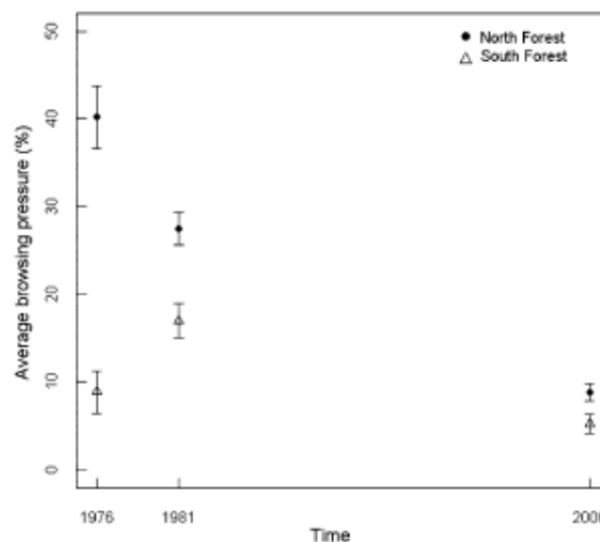


Figure 43. Changement de pression d'herbivorie moyenne dans le massif Nord et le massif Sud de la forêt d'Arc en Barrois de 1976 à 2006 (d'après fig. 2, ACL5)

Trois inventaires de végétation et de pression d'herbivorie ont couvert les deux massifs en 1976/77, en 1981 et finalement en 2005/06 sur un réseau de 217 placettes communes aux trois dates d'échantillonnage. A l'échelle spécifique, nous avons pu analyser (PhD1) les dynamiques temporelles en distinguant les espèces gagnant en fréquence (*winner species* McKinney & Lockwood, 1999; Rooney & Waller, 2003; Wiegmann & Waller, 2006) des espèces dont l'occurrence diminue (*looser species*). Sur 169 plantes vasculaires retenues (dont l'effectif cumulé en 1976 et 2006 était supérieur à 5), soit 99.4% du total des occurrences, 84 espèces ont significativement fluctué, 57 espèces sont gagnantes et 27 sont perdantes.

En particulier, parmi les espèces gagnantes nous avons pu retracer la trajectoire historique de *Cynoglossum germanicum* (fig. 44, ACL6), une espèce absente en 1976, rare à l'échelle régionale et qui s'est progressivement et rapidement répandu sur la quasi-globalité du massif Nord, à une vitesse moyenne de l'ordre de 360m/an, impliquant nécessairement des événements répétés de dispersion à longue distance (Nathan 2006).

Fig. 1 Maps of the Arc-en-Barrois forest showing the location of the sampled plots in 1976, 1981 and 2006. *Open circles*: absence of *C. germanicum*. *Filled circles*: presence of *C. germanicum*

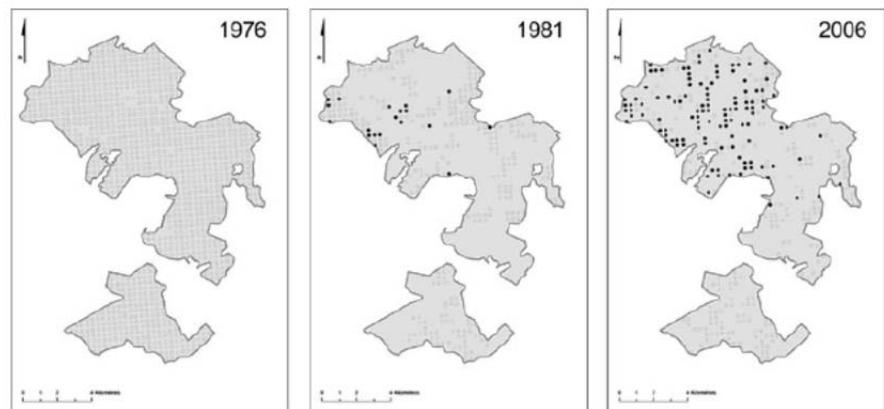


Figure 44. Cartes des massifs Nord et Sud de la forêt d'Arc en Barrois de 1976 à 2006 présentant les placettes d'échantillonnage sans (cercles vides) et avec (cercles pleins) *Cynoglossum germanicum* (d'après fig.1, ACL6).

Comme suggéré par Schiffman (1997), nous avons pu confirmer que l'apparition de cette plante sur ce massif était initialement liée à l'apport de matériau exogène lors d'une plantation forestière à l'extrémité Nord-Est du massif Nord, entre 1976 et 1980. Cette plante a connu alors une expansion spatiale explosive que l'on a essayé d'expliquer par la dynamique de fréquentation des ongulés sauvages sur le massif, étant donné que cette plante bisannuelle produit des graines typiquement épizoochores avec la présence de glochides qui s'accrochent entre autres au pelage des cervidés et probablement du sanglier, de la même manière que l'espèce congénérique *Cynoglossum officinale* véhiculée par les vaches en Amérique du Nord (De Clerck-Floate 1997). Klinkhamer & De Jong (1988) montrent également que l'installation des semis de *Cynoglossum officinale* est facilitée sur les zones perturbées de faible surface et notamment les couchettes de cervidés (Rameau *et al.* 1993). Finalement cette plante porte des feuilles comprenant des composés toxiques évitant sa consommation par les grands herbivores et lui conférant ainsi un avantage sélectif une fois installée vis-à-vis des autres plantes de la communauté subissant l'herbivorie.

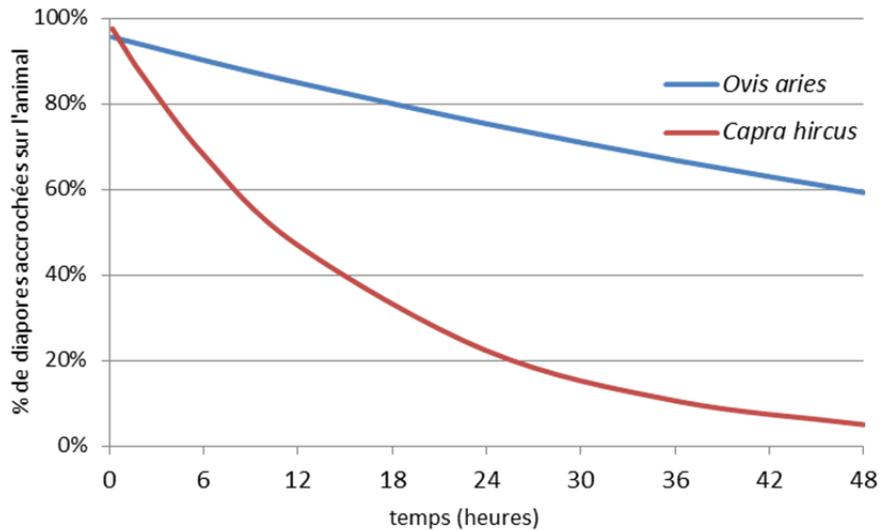


Figure 45. Dynamique de détachement des diaspores de *Cynoglossum creticum* dans le pelage du mouton (en bleu) et de la chèvre (en marron) en fonction du temps passé depuis l'accrochage, modélisée d'après Shmida & Ellner (1983).

Nous avons pu montrer que la présence de cette plante dépendait de la présence passée des cervidés (ACL6), avec une présence accrue sur les sites où la pression d'herbivorie et donc la fréquentation des cervidés était la plus élevée. Nous n'avons pas pu tester le rôle du sanglier dans cette dynamique alors qu'il transporte beaucoup de graines dans son pelage (ACL7) et qu'il perturbe régulièrement le sol forestier. Une visite du 11/02/2014 semble confirmer que la colonisation du massif par le cynoglosse est très dynamique, révélant un patron d'espèce invasive. Ce massif est envisagé comme zone en réserve intégrale du parc national des forêts de Champagne et Bourgogne. Dans le cadre du projet Costaud, les brossages de pelage réalisés en octobre 2015 sur les ongulés prélevés à la chasse ont déjà permis d'identifier une graine de *Cynoglossum sp.* dans le pelage d'un mouflon du Domaine National de Chambord.

Dans le cadre de l'expérimentation sur la durée de rétention des diaspores dans le pelage des ongulés sauvages (MSc14 ; Bullock *et al.*, 2011), nous avons pu isoler la fonction d'ajustement des diaspores de *Cynoglossum creticum* dans le pelage du mouton et de la chèvre (Shmida & Ellner, 1983), il s'agit d'une fonction exponentielle simple avec une décroissance beaucoup plus rapide dans le pelage fin et lisse des chèvres que dans le pelage épais et dense du mouton (fig. 45). Ces données pourront être couplées aux déplacements de biches suivies par colliers GPS de Chambord, s'il s'avère que cette plante est suffisamment représentée sur le massif et fréquemment véhiculée par les ongulés sauvages.

CHAPITRE 5 - PERSPECTIVES DE RECHERCHE

CH5A - Approches chronologique et rétrospective de la zoochorie

CH5B - Développements du programme de recherche DIPLO

CH5C - Initier et contribuer aux approches intégrées

CH5A - Approches chronologique et rétrospective de la zoochorie

Quand ils décrivent le cycle de dispersion, Wang & Smith (2002) identifient deux approches complémentaires pour étudier la dispersion des plantes pourvue par les animaux (fig. 40). Ils résument ces approches par les patrons observés d'une part et les processus qui mènent à ces patrons d'autre part.

L'approche **rétrospective « backward »** analyse les conséquences spatio-temporelles du processus de dispersion des plantes, à savoir les patrons de distribution à différents stades, diaspores, semis « seedlings », plantules « saplings » et plantes adultes, c'est à dire en état de produire des fruits et donc une descendance.

L'approche **chronologique « forward »**, la dispersion des plantes comme elle se déroule dans le temps, débute par la prise en charge des diaspores par l'animal, leur transfert et libération à distance puis leur installation comme plantule. L'essentiel des travaux que nous avons menés jusqu'à présent relèvent de cette approche mécaniste, abordant successivement les trois phases de la dispersion (émigration, transfert et immigration).

Dans le futur, nous essaierons de rééquilibrer la part de ces deux approches dans nos travaux, en privilégiant les études rétrospectives, et cela principalement de deux manières : par des **approches génétiques** d'une part, et par la compréhension de la **distribution spatio-temporelle des plantes adultes**. Potentiellement les données d'inventaire temporel à fine résolution spatiale devraient permettre d'analyser ces patrons et essayer d'en comprendre l'origine. Plus finement, le rééchantillonnage de la flore sur un réseau de placettes permanentes doit permettre d'aborder ces questions.

Cette question incluse comme une option de secours dans le cadre du post-doctorat d'Aurélié Albert n'a finalement pas été traitée (Post-doc3). Elle s'intitulait « Peut-on détecter un effet d'accélérateur des cervidés sur l'évolution de la répartition des plantes à l'échelle d'un massif forestier sur le moyen terme (30 ans) ? », c'est-à-dire peut-on évaluer l'efficacité de la dispersion zoochore par les cervidés (cerf et chevreuil) par l'analyse des patrons contemporains de distribution de la flore et s'inspire du cas d'expansion rapide du Cynoglosse d'Allemagne (ACL6). D'autres espèces gagnantes sur ce même massif ont augmenté en fréquence sur cette période de 30 ans, dont notamment certaines espèces considérées épizoochores (*Brachypodium sylvaticum*, *Bromus benekenii*, *Carex sylvatica*, *Galium odoratum*, *Geum urbanum*, *Hordelymus europaeus* et *Stachys sylvatica*).

Les données disponibles sur le massif d'Arc-en-Barrois consistent en 3 phases de relevés floristiques (1976/77, 1981 et 2005/06) composé de 217 placettes permanentes communes aux trois dates. Dans le cadre de la thèse de Vincent Boulanger (PhD1), l'analyse des changements de fréquence des 169 plantes vasculaires a permis d'identifier 57 espèces gagnantes, 27 espèces perdantes, les autres n'ayant pas évolué. Dans un premier temps, nous chercherons à savoir si le mode de dispersion tel que référencé dans les bases de traits est un bon critère d'identification des espèces qui ont augmenté en fréquence. Dans un second temps, nous testerons les traits clés identifiés dans nos synthèses (ACL11 & 13) pour valider l'hypothèse de la dispersion par les ongulés sauvages et expliquer l'augmentation en fréquence des espèces gagnantes. Finalement, nous analyserons *a posteriori* les distances de dispersion réalisées par les espèces gagnantes (Doxford & Freckleton, 2011) sur ce pas de temps pour mettre en évidence des événements de dispersion à longue distance. La première estimation pour le cynoglosse d'Allemagne, aboutit à un déplacement moyen régulier de 360m/an en accord avec de la dispersion à très longue distance (Nathan 2006).

Une seconde approche rétrospective que nous souhaitons initier consiste à tester si les distributions actuelles des plantes sont indépendantes des ongulés sauvages et seulement explicables par l'autécologie des espèces ou si des indicateurs de la fréquentation de l'habitat par les potentiels vecteurs de dispersion améliorent la compréhension des patrons observés. Principalement nous

testérons des indicateurs indirects comme la pression d'herbivorie (ACL6) ou directs comme la localisation des coulées, voies préférentielles de circulation des cervidés (Lefcort & Pettoello, 2012) et du sanglier.

Nous envisageons principalement deux massifs d'étude, le massif de Montargis pour le couple *Capreolus capreolus* - *Galium odoratum*, une espèce de forêt ancienne en limite d'aire de distribution, ce site est couvert par un réseau de placettes permanentes de suivi de la pression d'herbivorie et nous cartographierons le réseau de coulées à l'échelle des parcelles où la plante est cantonnée. *Galium odoratum* est par ailleurs une des espèces gagnantes du massif d'Arc-en-Barrois. Le second massif est le Domaine National de Chambord, site de référence du projet Costaud. Dans le cadre du chantier Chambord-Châteaux d'Intelligence des Patrimoines, ce projet est associé au projet Solidar qui étudie les irrégularités du sol pour identifier les traces humaines passées à partir d'une campagne Lidar. La tranche de sol étudiée a mis en évidence le réseau de coulées lié à la présence des ongulés sauvages à l'échelle du massif entier (environ 5000 ha).

Un dernier site complémentaire concerne la réserve naturelle du Grand Lemps et le couple *Sus scrofa* - *Liparis loeselii*, une petite orchidée des tourbières, protégée à l'échelle nationale. Les inventaires successifs montrent que la probabilité de trouver un pied de *Liparis* est plus forte le long d'un cheminement créé par le sanglier et laisse ainsi penser que le sanglier crée des sites favorables à l'installation de cette plante (Chevron & Maillet, 2014). J'ai contribué à la mise en place d'un protocole d'étude de la dispersion épizoochore sur cette réserve. Bien que basé sur un faible nombre d'échantillons, il a néanmoins révélé la présence de graines de *Liparis* dans le pelage des sangliers, qui disperserait donc cette plante par voie externe.

L'autre piste prometteuse d'approche rétrospective est d'utiliser la génétique pour étudier les flux de gènes entre populations, ou bien essayer de tracer les lignées plante mère et descendants (Broquet & Petit 2009, Honnay *et al.* 2006, Rico *et al.* 2014a). Nous pourrions débiter avec le Cynoglosse d'Allemagne en forêt d'Arc en Barrois (ACL6, Selvi *et al.*, 2011), une plante toxique, pour laquelle seule la dispersion externe peut expliquer la répartition actuelle, contrairement à de nombreuses plantes dispersées par voie interne et externe. Cette approche nécessitera de se rapprocher d'équipes utilisant les marqueurs génétiques (collaboration envisagée avec le CBGP et l'Université de Florence).

Ces approches rétrospectives permettront ainsi de **détecter et fournir de nouvelles preuves de la dispersion longue distance des plantes par les ongulés sauvages** dans les patrons actuels observés, puisqu'à ce jour seule l'étude de Vickery *et al.* (1986), il y a 30 ans, le démontre pour le couple *Odocoileus virginianus*-*Mimulus guttatus*.

CH5B - Développements du programme de recherche DIPLO

Mes perspectives de recherche passent également par l'approfondissement et la structuration des **collaborations internationales sur la Dispersion des Plantes par les Ongulés (et la faune) sauvages**.

- Elles se basent sur le réseau actuel de **partenaires européens** sur les aspects liés à la dispersion zoochore [Stockholm University, Department of Physical Geography and Quaternary Geology, Landscape Ecology and Biogeography (Dr. Alistair Auffret, Dr. Sara Cousins, Dr. Jan Plue); Technische Universität Darmstadt, Faculty of Biology (Dr. Carsten Eichberg) ; University of Bergen, Department of Biology (Dr. Amy Eycott); University of Potsdam, Biodiversity Research/Systematic Botany (Dr. Thilo Heinken); Ghent University, Terrestrial Ecology Unit (Dr. Maurice Hoffmann, Tanja Milotić et Dr. Bram D'hondt); University of Warsaw, Faculty of Biology (Dr. Bogdan Jaroszewicz) ; Universidad Autónoma de Madrid, Departamento de Ecología (Dr. Juan Malo); The James Hutton Institute (Dr. Robin Pakeman); University of Regensburg, Faculty of Biology and Preclinical

Medicine (Pr. Peter Poschlod); Research Institute for Nature and Forest (Dr. Sam Provoost); University of Kassel, Ecological Site and Vegetation Studies (Kiowa Alraune Schulze)]. Nous envisageons de monter un **projet sur financement européen sur les aspects de connectivité et de restauration** des écosystèmes dégradés par l'introduction de vecteurs de dispersion domestiques et sauvages, corridors écologiques dynamiques (Couvreur *et al.*, 2004). La fin de l'expérience multi-site DUNG BEETLE (ALTER-Net) et sa valorisation nous amènent à penser aussi aux suites à donner à ce dispositif et aux questions liées à la dispersion secondaire.

Nous réfléchissons à un projet de thèse en co-encadrement sur une question originale qui concerne la complémentarité des trois mécanismes de dispersion (endozoochorie et épizoochorie dans le pelage et entre les sabots) par une guilda d'ongulés sauvages (cerf, chevreuil et sanglier) sur nos sites pilotes en région Centre Val de Loire (données acquises), d'autres sites en Europe (forêt de Bialowieza, Pologne) et au Proche-Orient (Golestan National Park, Iran) pour évaluer la **redondance et la spécificité** de chaque espèce au service global de dispersion.

Un dossier Gundishapur de **Partenariat Hubert Curien** (Iran) a été déposé avec l'Université d'Ispahan pour une période de 2 ans (2017-2018) dans le cadre du copilotage scientifique de la thèse de Soroor Karimi «Endozoochorous Seed Dispersal by Mammalian Large Herbivores and Omnivores in Golestan National Park, Iran» avec l'accueil de cette étudiante durant le premier semestre 2017. Un des objectifs de cette collaboration est aussi d'étudier en parallèle du projet Costaud, les connexions entre les différents compartiments de flore (flore dispersée, flore exprimée et banque de diaspores du sol).

Plus récemment et suite aux contacts tissés lors du colloque de 2015 «Frugivores and Seed Dispersal», nous réfléchissons avec Soumya Prasad et Sachin Sridhara en Inde qui étudient la dispersion des plantes par le cerf *Axis axis*, à des travaux conjoints sur les aspects d'endozoochorie partielle. Ces travaux pourraient être menés en parallèle en testant expérimentalement la régurgitation par le chevreuil avec les animaux imprégnés du site de Gardouch (Inra-CEFS).

- **En France**, je me base sur un partenariat également bien stabilisé pour aborder de nouvelles questions de recherche. Dans le cadre des approches chronologiques et le constat que l'épizoochorie exerce le filtre le plus marqué sur le pool de plantes régional (ACL13), nous allons développer une approche mécaniste intégrée du mécanisme épizoochore par le cerf dans le cadre du projet Costaud. Cette approche sera couplée à une tentative de modélisation de l'épizoochorie (Will & Tackenberg, 2008) en partenariat avec Björn Reineking (Irstea, Grenoble) et dans le cadre de la thèse d'Ushma Shukla (PhD4) qui débute cet automne.

La finalité de ces travaux est de **concevoir et alimenter** des modèles prédictifs de dispersion des plantes par les ongulés sauvages en fonction des traits du vecteur, des plantes et des diaspores : i) pour tester les effets du changement climatique et de la configuration paysagère sur l'efficacité de la dispersion et ii) pour intégrer ces aspects de dispersion longue distance dans les modèles globaux de distribution des plantes et de dynamique des méta-communautés.

Un projet un peu plus périphérique concerne la dispersion endozoochore par l'ours des Pyrénées suite à notre étude pilote (ACL14) pour i) valoriser l'ensemble des données collectées par le réseau Ours en collaboration avec l'ONCFS/DRE et l'INRA/Eco&Sols et ii) évaluer le rôle de l'ours dans la dispersion de plantes endémiques (dont *Angelica razulii*).

Nous continuerons tout au long de ces travaux à alimenter et développer notre **séminothèque de référence** des plantes en région Centre Val de Loire en collaboration avec le MNHN (Paris) par recueil d'échantillons de spécimens et initiation d'une base photographique.

CH5C - Initier et contribuer aux approches intégrées

Le projet Costaud «Contribution des Ongulés Sauvages au fonctionnement des écosystèmes et Aux services rendus à Chambord» en cours (2015-2018) a permis de développer un partenariat scientifique en région Centre Val de Loire (UMR Citeres de l'Université de Tours ; Réserve de la Haute-Touche du MNHN et INSA Centre Val de Loire) autour des approches intégrées traitant herbivorie et prédation des œufs, ingénierie de transport (épizoochorie) et effets d'ingénierie physique et chimique du sol.

Ce projet s'appuie sur une approche pluridisciplinaire et intégrée du rôle des ongulés sauvages, cerf et sanglier, comme acteurs dynamiques des socio-écosystèmes contemporains pour améliorer la compréhension des paysages du Domaine National de Chambord. Il se positionne ainsi dans la continuité du projet Dysperse (2012-2015) en Sologne avec comme finalité de pouvoir adapter la gestion de fortes populations d'ongulés sauvages et de leurs habitats en tenant compte à la fois des conséquences socio-économiques des impacts et des services rendus (chasse, tourisme, ...) à l'homme par ces animaux.

Une collaboration accrue avec le laboratoire Comportement et Écologie de la Faune Sauvage de l'INRA est envisagée dans le cadre d'un projet en réflexion porté par Cécile Vanpé et traitant du **chevreuil comme ingénieur de l'écosystème** sur le site LTER et zone atelier CNRS « Vallées et Côteaux de Gascogne » dans lequel nous pourrions intervenir sur la zoochorie et les effets d'ingénierie physique induits par le chevreuil.

Nous poursuivrons aussi nos **échanges** et activités de recherche au sein de différents **groupes de travail** internationaux FURN (Forest Ungulates Research Network), IUFRO WP 1.01.12 Silviculture & Ungulates, du RGIS (Research Group on Introduced Species) et du ERDG (European Roe Deer Group). McAlpine *et al.* (2016) abordent la question centrale de la réhabilitation des habitats et écosystèmes modifiés et dégradés par les activités humaines pour limiter l'érosion de la biodiversité. Ils soulignent l'absence de consensus théorique et pratique entre les approches basées sur les plantes et celles basées sur les animaux, et proposent des approches synthétiques fondées plutôt sur des interactions clés entre animaux et plantes à différentes échelles spatiales et temporelles. Cette proposition ainsi que les conclusions des travaux menés par Rico *et al.* (2014 a-b) renforcent mes convictions sur le nécessaire développement des approches intégrées comme celle proposée dans ce manuscrit, qu'elles impliquent des ongulés sauvages ou domestiques pour la revégétalisation de sites ciblés par l'apport de diaspores, la fertilisation chimique et la création d'hétérogénéité physique du sol. Cette proposition augure de solutions nouvelles et économiques d'ingénierie écologique pour la restauration des écosystèmes, utilisant ces animaux comme des corridors écologiques dynamiques, pouvant assurer une continuité écologique, et une connectivité fonctionnelle dans des configurations où les capacités intrinsèques de dispersion des plantes ne permettraient pas de flux rapide de diaspores.

Ces travaux, notamment sur la dispersion, processus clé de la dynamique des populations spatialement structurées, contribuent aux réflexions et à la définition des éléments de la Trame Verte et Bleue, en appui aux politiques publiques de préservation de la biodiversité. L'approche intégrée défendue dans ce manuscrit s'insère dans le Thème de Recherche Sedyvin du département Territoires d'Irstea, en contribuant à l'échelle d'entités territoriales cohérentes, à mieux définir les circonstances dans lesquelles les ongulés sauvages peuvent aider au maintien du fonctionnement (axe Dynamique et Gestion des Ecosystèmes) et de la biodiversité (axe Biodiversité et Qualité Environnementale) des écosystèmes terrestres ainsi qu'à leur restauration (axe 3R).

Les procaryotes sont cuites !

Wladimir Maniacovski, 4/10/2016

CHAPITRE 6 - RÉFÉRENCES

CH6A - Références de nos travaux

CH6B - Références externes

CH6A - Références de nos travaux

- [ACL1] Martin J.-L. & Baltzinger C. (2002) Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne de Recherche Forestière* 32(7): 1254-1264;
- [ACL3] Stroh N., Baltzinger C. & Martin J.-L. (2008) Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255(12): 3973-3979
- [ACL4] Adrados C., Baltzinger C., Janeau G. & Pépin D. (2008) Red deer *Cervus elaphus* resting place characteristics obtained from differential GPS data in a forest habitat. *European Journal of Wildlife Research* 54(3): 487-494
- [ACL5] Boulanger V., C. Baltzinger, S. Saïd, P. Ballon, J.-F. Picard & J.-L. Dupouey (2009) Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management* 258(7): 1397-1406;
- [ACL6] Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Ningre F., Picard J.-F. & Dupouey J.-L. (2011) Deer mediated expansion of a rare plant species. *Plant Ecology* 212(2): 307-314
- [ACL7] Picard M. & Baltzinger C. (2012) Hitch-hiking in the wild: should seeds rely on ungulates? *Plant Ecology and Evolution* 145(1): 24-30
- [ACL8] Chollet S., Baltzinger C., Ostermann L., Saint-André F. & Martin J.-L. (2013) Importance for forest plant communities of refuges protecting from deer browsing. *Forest Ecology and Management* 289(2): 470-477
- [ACL9] Chollet S., Baltzinger C., Le Saout S. & Martin J.-L. (2013) "A better world for bryophytes? A rare and overlooked case of positive community-wide effects of browsing by overabundant deer". *Ecoscience* 20(4): 352-360
- [ACL10] Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. & Dupouey J.-L. (2015) "Decreasing deer browsing pressure influenced understorey vegetation dynamics over 30 years". *Annals of Forest Science* 72(3): 367-378
- [ACL11] Albert A., Mårell A., Picard M. & Baltzinger C. (2015) "Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential". *Ecography* 38(5): 440-449
- [ACL12] Picard M., Papaïx J., Gosselin F., Picot D.; Bideau E. & Baltzinger C. (2015) "Temporal dynamics of seed excretion by wild ungulates: implications for plant dispersal". *Ecology and Evolution* 5(13): 2621-2632
- [ACL13] Albert A., Auffret A.G., Cosyns E., Cousins S.A.O., D'Hondt B., Eichberg C., Eycott A.E., Heinken T., Hoffmann M., Jaroszewicz B., Malo J.E., Mårell A., Mouissie M., Pakeman R.J., Picard M., Plue J., Poschlod P., Provoost S., Schulze K.A. & Baltzinger C. (2015). "Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis". *Oikos* 124(9): 1109-1120
- [ACL14] Lalleroni A., Quenette P.-Y., Daufresne T., Pellerin M. & Baltzinger C. (2016). "Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in southern European mountains". *Mammalia*
- [ACL15] Pellerin M., Picard M., Saïd S., Baubet E. & Baltzinger C. (2016). "Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates". *Basic And Applied Ecology* 17, 321-332
- [ACL16] Picard M., Chevalier R., Barrier R., Boscardin Y. & Baltzinger C. (2016). "Functional traits of seeds dispersed through endozoochory by native forest ungulates". *Journal of Vegetation Science* 27, 987-998
- [ACL17p] Boulanger V., Mårell A., Archaux F., Baltzinger C., Corcket E., Heuzé P., Monpied P., Paillet Y., Saïd S. & Dupouey J.-L. "Ungulates increase plant species richness to the benefit of non forest-specialist species in French forests".
- [ACL18p] Mårell A., Avril D., Baltzinger M., Chevalier R. & Baltzinger C. "Ecosystem engineering by ungulates enhances forest understory plant diversity".
- [ACL19p] Chollet S., Baltzinger C., McKenzie A., Stroh N. & Martin J.-L. "Protocol matters: multi-experiment testing deer overabundance on understory vegetation community reveals different stories".
- [ACL20p] Liehrmann O., Guilbert M.-A., Jégoux F., Isselin-Nondedeu F., Locatelli Y. & Baltzinger C. Ungulates' fur quality and grooming behaviour affect epizoochorous seed retention time.

[ACL21p] Milotić T., *Ádám R.*, Ari Noriega J., **Baltzinger C.**, Bargmann T., Bilger I., Buse J., Eichberg C., Eycott A., Gergely B., Heurich M., Jay-Robert P., Kruus M., Menendez R., Merivee E., Miessen G., Müller J., Must A., Omidzadeh Ardali E., Preda E., Slade E., Somay L., Stadler J., Thamasebi P. & Hoffmann M. "Ecosystem services provided by different dung beetle assemblages in dung removal and secondary seed dispersal along a biogeographical and climatologic gradient: a multi-site experiment in the Western Palaearctic".

[AP1] **Baltzinger C. (1997)** Impact d'un grand herbivore sur la dynamique de régénération de *Thuja plicata* après perturbation sur les îles de la Reine Charlotte (Canada). DEA de Biologie, Ecologie, Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.

[AP3] **Baltzinger C. (2003)** Sélection des sites de repos par le cerf (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) vivant en sympatrie en forêt tempérée de moyenne montagne. Thèse de doctorat, ENGREF, Paris, France.

[ASCL5] Mårell A. & **Baltzinger C. (2013)**. Effets des herbivores sauvages sur la dynamique de la flore des écosystèmes forestiers tempérés. Actes du séminaire de la commission scientifique de RNF, organisé en collaboration avec le Conservatoire des espaces naturels de Picardie et le Conservatoire des espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais, Auxi-le-Château (62), 21-23/11/2012. Cahier RNF 1: 17-30

[BTS2] **Barrier R.** 2007. Impact des cervidés sur la diversité floristique - Etude du cas d'un massif témoin et comparaison avec un massif fortement sollicité. BTSA Gestion forestière, LEGTA des Barres, Nogent-sur-Vernisson

[C-ACTI12] **Baltzinger C.**, Chollet S. & Martin J.-L. (2015) Insular western red cedar response to introduced Sitka black-tailed deer (Queen Charlotte Islands, Canada). IUFRO International Conference "Effects of Ungulate Browsing on Forest Regeneration and Silviculture", Birmensdorf, Switzerland, October 14-16.

[C-AFF12] Liehrmann O., Guilbert M.-A., Jégoux F., Isselin-Nondedeu F., Locatelli Y. & Baltzinger C. (2016) Grooming behaviour, fur quality and attachment position affect epizoochorous detachment time by large ungulates. Ecology & Behaviour, Villeurbanne, France, 27th June – 1st July 2016.

[MSc7] **Bourdin L.** 2010-2011. Les perturbations du sol par les ongulés sauvages: des zones favorables à la végétation ? M2R Ecosystèmes Terrestres, Orléans.

[MSc8] **Picard M.** 2010-2011. The role of wild ungulates in plant dispersal with particular considerations about seed retention time. M2R Biodiversité, Ecologie et Evolution, Toulouse.

[MSc9] **Bohème C.** 2011-2012. Etude du transport des graines dans le pelage des ongulés sauvages : quels traits facilitent le transport épizoochore par les ongulés sauvages ? M2R Ecologie-Ethologie, Université Jean Monnet, Saint-Etienne

[MSc12] **Messaoudi Y.** 2012-2013. Etude expérimentale du temps de rétention endozoochore des graines chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*). M1 Biodiversité, Ecologie et Environnement, Rennes.

[MSc14] **Liehrmann O.** 2015-2016. Evaluation expérimentale du temps de détachement des diaspores par épizoochorie : effets de la qualité du pelage et des comportements de toilettage chez trois ongulés. M2R Ecologie Comportementale, Evolution et Biodiversité, Tours

[MSc15] **Jégoux F.** 2015-2016. Impact de la chasse sur les déplacements des biches et sur la dispersion de graines véhiculées dans leur pelage : application au Domaine National de Chambord. M2R Ethologie et Ecophysiologie, Strasbourg

[PhD 1] **Boulanger V.** 2006-2010. Pression d'herbivorie et évolution des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité végétale en milieu forestier. Université de Nancy. Co-encadrée par Jean-Luc Dupouey, INRA/EEF, Champenoux et Sonia Saïd, ONCFS/DER, Birieux.

[PhD 2] **Chollet S.** 2009-2012. De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf - Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwii. Université de Montpellier. Co-encadrée par Jean-Louis Martin, Cefe-CNRS, Montpellier.

[Post-doc 3] **Albert A.** 2012-2014. Dispersion des plantes à longue distance : prédire le rôle des ongulés dans la dispersion des plantes en milieu tempéré en adoptant une approche comparative par traits fonctionnels des graines, des vecteurs et des interactions plantes-vecteurs. Co-encadrée par Anders Mårell, Irstea, Nogent-sur-Vernisson.

CH6B - Références externes

- Abbas, F., J. Merlet, N. Morellet, H. Verheyden, A. J. M. Hewison, B. Cargnelutti, J. M. Angibault, D. Picot, J. L. Rames, B. Lourtet, S. Aulagnier et T. Daufresne (2012). "Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe." *Oikos* 121(8): 1271-1278.
- Adrados, C., H. Verheyden-Tixier, B. Cargnelutti, D. Pépin et G. Janeau (2003). "GPS approach of fine-scale site use by wild Red deer for active and inactive behaviour." *Wildlife Society Bulletin* 31(2): 544-552.
- Allombert, S., A. J. Gaston et J.-L. Martin (2005). "A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations." *Biological Conservation* 126(1): 1-13.
- Allombert, S., S. Stockton et J.-L. Martin (2005). "A Natural Experiment on the Impact of Overabundant Deer on Forest Invertebrates." *Conservation Biology* 19(6): 1917-1929.
- Baltzinger, M., A. Mårell, F. Archaux, T. Pérot, F. Leterme et M. Deconchat (2016). "Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands." *Basic and Applied Ecology* 17(6): 552-563.
- Baltzinger, M., A. Mårell, M. Deconchat et R. Barrier (en révision). "Spread of private fencing and wild game population management in rural areas : what can we learn from human conflict ?" *Wildlife Research*.
- Barnes, T. G., L. W. Varner, L. H. Blankenship et J. F. Gallagher (1992). Indigestible particulate passage in white-tailed deer. *The biology of deer* e. R. D. Brown. New York, Springer Verlag: 436-442.
- Bartuszevige, A. M. et B. A. Endress (2008). "Do ungulates facilitate native and exotic plant spread?: Seed dispersal by cattle, elk and deer in northeastern Oregon." *Journal of Arid Environments* 72(6): 904-913.
- Begley-Miller, D. R., A. L. Hipp, B. H. Brown, M. Hahn et T. P. Rooney (2014). "White-tailed deer are a biotic filter during community assembly, reducing species and phylogenetic diversity." *AoB Plants*.
- Beguín, J., D. Pothier et S. D. Côté (2011). "Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis." *Ecological Applications* 21(2): 439-451.
- Bekker, R. M., J. P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson et J. H. Willems (1998). "Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity." *Functional Ecology* 12(5): 834-842.
- Bennett, J. (1996). The effect of deer browsing on shrub, herbaceous plant growth and redcedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands, Western Forest Products Ltd., Vancouver, B.C. R8-5: F2421-2420.
- Benthien, O., J. Bober, J. Castens et C. Stolter (2016). "Seed dispersal capacity of sheep and goats in a near-coastal dry grassland habitat." *Basic and Applied Ecology*(17): 508-515.
- Bergès, L., C. Avon, L. Arnaudet, F. Archaux, S. Chauchard et J.-L. Dupouey (2016). "Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context." *Diversity and Distributions* 22(1): 3-16.
- Beschta, R. L. et W. J. Ripple (2009). "Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States." *Biological Conservation* 142(11): 2401-2414.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard et R. Michalet (2008). "Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future." *Journal of Ecology* 96(1): 18-34.
- Broquet, T. & Petit, E.J. (2009). Molecular Estimation of Dispersal for Ecology and Population Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 193-216.
- Bullock, J. M., S. Galsworthy, P. Manzano, P. Poschlod, C. Eichberg, K. Walker et M. C. Wichmann (2011). "Process-based functions for seed retention on animals: A test of improved descriptions of dispersal using multiple data sets." *Oikos* 120(8): 1201-1208.
- Bump, J. K., C. R. Webster, J. A. Vucetich, R. O. Peterson, J. M. Shields et M. D. Powers (2009). "Ungulate Carcasses Perforate Ecological Filters and Create Biogeochemical Hotspots in Forest Herbaceous Layers Allowing Trees a Competitive Advantage." *Ecosystems* 12(6): 996-1007.

- Cailleret, M., M. Heurich et H. Bugmann (2014). "Reduction in browsing intensity may not compensate climate change effects on tree species composition in the Bavarian Forest National Park." *Forest Ecology and Management* 328: 179-192.
- Cain, M. L., B. G. Milligan et A. E. Strand (2000). "Long-distance seed dispersal in plant populations." *American Journal of Botany* 87(9): 1217-1227.
- Cappers, R. T. J., R. M. Bekker et J. E. A. Jans (2006). *Digital Seed Atlas of the Netherlands*. Eelde, The Netherlands, Barkhuis Publishing.
- Cavallero, L., M. A. Aizen et E. Raffaele (2012). "Endozoochory decreases environmental filtering imposed to seedlings." *Journal of Vegetation Science* 23(4): 677-689.
- Chevron, L. et G. Maillet (2014). Suivi du Liparis de Loesel et rôle du sanglier dans sa répartition sur la Tourbière du Grand Lemps en 2013, CEN Isère: 17.
- Chollet, S., C. Bergman, A. J. Gaston et J.-L. Martin (2015). "Long-term consequences of invasive deer on songbird communities: Going from bad to worse?" *Biological Invasions* 17(2): 777-790.
- Chollet, S., S. Padié, S. Stockton, S. Allombert, A. J. Gaston et J.-L. Martin (2016). "Positive plant and bird diversity response to experimental deer population reduction after decades of uncontrolled browsing." *Diversity and Distributions* 22(3): 274-287.
- Clauss, M., A. Schwarm, S. Ortmann, W. J. Streich et J. Hummel (2007). "A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 148(2): 249-265.
- Cornelis, J., J. Casaer et M. Hermy (1999). "Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) : a review." *Journal of Zoology* 248: 195-207.
- Cosyns, E., S. Claerbout, I. Lamoot et M. Hoffmann (2005). "Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape." *Plant Ecology* 178(2): 149-162.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault et D. M. Waller (2004). "Ecological impacts of deer overabundance." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113-147.
- Couvreur, M., B. Christiaen, K. Verheyen et M. Hermy (2004). "Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal." *Applied Vegetation Science* 7(2): 229-236.
- Couvreur, M., E. Cosyns, M. Hermy et M. Hoffmann (2005). "Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys." *Ecography* 28(1): 37-48.
- Creel, S. et D. Christianson (2008). "Relationships between direct predation and risk effects." *Trends in Ecology and Evolution* 23(4): 194-201.
- D'hondt, B., B. Bossuyt, M. Hoffmann et D. Bonte (2008). "Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland." *Basic and Applied Ecology* 9(5): 542-549.
- D'hondt, B., S. D'hondt, D. Bonte, R. Brys et M. Hoffmann (2012). "A data-driven simulation of endozoochory by ungulates illustrates directed dispersal." *Ecological Modelling* 230: 114-122.
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species*.
- Dávalos, A., V. Nuzzo et B. Blossey (2015). "Interactive effects of deer, earthworms and non-native plants on rare forest plant recruitment." *Biological Conservation* 187: 173-181.
- Davis, M. A., J. P. Grime et K. Thompson (2000). "Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility." *Journal of Ecology* 88(3): 528-534.
- De Clerck-Floate, R. (1997). "Cattle as Dispersers of Hound's-Tongue on Rangeland in Southeastern British Columbia." *Journal of Range Management* 50(3): 239-243.
- Díaz, S., M. Cabido et F. Casanoves (1998). "Plant functional traits and environmental filters at a regional scale." *Journal of Vegetation Science* 9(1): 113-122.

- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark et B. D. Campbell (2006). "Plant trait responses to grazing - a global synthesis." *Global Change Biology* 12: 1–29.
- Dobson, A. et B. Blossey (2015). "Earthworm invasion, white-tailed deer and seedling establishment in deciduous forests of north-eastern North America." *Journal of Ecology* 103(1): 153-164.
- Douaud, J.-F. (1983). Utilisation de l'espace et du temps et ses facteurs de modulation chez le sanglier, *Sus scrofa* L., en milieu forestier ouvert (Massif des Dhuits, Haute-Marne) Thèse de 3ème cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg I.
- Dovrat, G., A. Perevolotsky et G. Ne'eman (2012). "Wild boars as seed dispersal agents of exotic plants from agricultural lands to conservation areas." *Journal of Arid Environments* 78(0): 49-54.
- Doxford, S. W. et R. P. Freckleton (2011). "Changes in the large-scale distribution of plants: extinction, colonisation and the effects of climate." *Journal of Ecology* 100(2): 519-529.
- Eichberg, C., C. Storm et A. Schwabe (2005). "Epizoochorous and post-dispersal processes in a rare plant species: *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (Asteraceae)." *Flora* 200(5): 477-489.
- Eschtruth, A. K. et J. J. Battles (2009). "Acceleration of exotic plant invasion in a forested ecosystem by a generalist herbivore." *Conservation Biology* 23(2): 388-399.
- Eycott, A., K. Daleszczyk, J. Drese, A. Cantero, J. Pèbre et S. Gladys (2013). "Defecation rate in captive European bison, *Bison bonasus*." *Acta Theriologica* 58(4): 387-390.
- Eycott, A., A. Watkinson, M.-R. Hemami et P. Dolman (2007). "The dispersal of vascular plants in a forest mosaic by a guild of mammalian herbivores." *Oecologia* 154(1): 107-118.
- Fedriani, J. M. et M. Delibes (2009). "Seed Dispersal in the Iberian Pear, *Pyrus bourgaeana*: A Role for Infrequent Mutualists." *Ecoscience* 16(3): 311-321.
- Fedriani, J. M., T. Wiegand et M. Delibes (2010). "Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear." *Ecography* 33(3): 545-555.
- Feer, F. (1995). "Seed dispersal in African forest ruminants." *Journal of Tropical Ecology* 11: 683-689.
- Galetti, M., H. Camargo, T. Siqueira, A. Keuroghlian, C. I. Donatti, M. L. S. P. Jorge, F. Pedrosa, C. Z. Kanda et M. C. Ribeiro (2015). "Diet Overlap and Foraging Activity between Feral Pigs and Native Peccaries in the Pantanal." *PLoS ONE* 10(11): e0141459.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill et J.-P. Toussaint (2004). "Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession." *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Gebert, C. et H. Verheyden-Tixier (2001). "Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe." *Mammal Review* 31(3): 189-201.
- George, L. O. et F. A. Bazzaz (1999). "The fern understory as an ecological filter: Emergence and establishment of canopy-tree seedlings." *Ecology* 80(3): 833-845.
- Georgii, B. et W. Schröder (1983). "Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the alps." *Oecologia*(58): 238-248.
- Gill, J. (1959). Die durhgangzeitend er nahrungd en verdauungsk-anal des elches. Transactions of IV Congress of International Union of Game Biologists. Arnhem, The Netherlands: 155-164.
- Gill, R. M. A. et V. Beardall (2001). "The impact of deer on woodlands: The effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition." *Forestry* 74(3): 209-218.
- Grime, J. P. (1974). "Vegetation classification by reference to strategies." *Nature* 250(5461): 26-31.
- Grünewald, C., N. Breitbach et K. Böhning-Gaese (2010). "Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient." *Basic and Applied Ecology* 11(6): 532-541.
- Heinken, T., H. Hanspach, D. Raudnitschka et F. Schaumann (2002). "Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany." *Phytocoenologia* 32: 627-643.

- Heinken, T., H. Hanspach et F. Schaumann (2001). "Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten." *Hercynia*(34): 237-259.
- Heinken, T. et D. Raudnitschka (2002). "Do Wild Ungulates Contribute to the Dispersal of Vascular Plants in Central European Forests by Epizoochory? A Case Study in NE Germany." *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121(4): 179-194.
- Heinken, T., M. Schmidt, G. von Oheimb, W.-U. Kriebitzsch et H. Ellenberg (2006). "Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar." *Basic and Applied Ecology* 7(1): 31-44.
- Hermý, M. et K. Verheyen (2007). "Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity." *Ecological Research* 22(3): 361-371.
- Hidding, B., J. P. Tremblay et S. D. Cote (2013). "A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest." *Ecology* 94(12): 2852-2860.
- Hobbs, N. T. (1996). "Modification of ecosystems by ungulates" *Journal of Wildlife Management* 60(4):695-713.
- Hofmann, R. R. (1989). "Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system." *Oecologia* 78: 443-457.
- Holand, Ø. (1994). "Seasonal dynamics of digestion in relation to diet quality and intake in European roe deer (*Capreolus capreolus*)" *Oecologia* 98(3): 274-279.
- Holtmeier, F.-K. (2015). *Animals' Influence on the Landscape and Ecological Importance: Natives, Newcomers, Homecomers*. Dordrecht, Springer.
- Honnay, O., E. Coart, J. Butaye, D. Adriaens, S. Van Glabeke et I. Roldán-Ruiz (2006). "Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations." *Biological Conservation* 127(4): 411-419.
- Horsley, S. B., S. L. Stout et D. S. DeCalesta (2003). "White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest." *Ecological Applications* 13(1): 98-118.
- Illiuss, A. W. et I. J. Gordon (1992). "Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions." *Oecologia* 89(3): 428-434.
- Isselin-Nondedeu, F., F. Rey et A. Bédécarrats (2006). "Contributions of vegetation cover and cattle hoof prints towards seed runoff control on ski pistes." *Ecological Engineering* 27(3): 193-201.
- Jabot, F., R. S. Etienne et J. Chave (2008). "Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test." *Oikos* 117(9): 1308-1320.
- Jansen, P. (2015). Seed dispersal by a seed-predating rodent. 6th International Symposium - Workshop on Frugivores & Seed Dispersal. Drakensberg, South Africa.
- Janzen, D. H. (1983). Dispersal of seeds by vertebrate guts. *Coevolution*. S. A. Incorporated, Futuyma, D. J. & Slatkin, M.: 232-262.
- Janzen, D. H. (1984). "Dispersal of Small Seeds by Big Herbivores: Foliage is the Fruit." *The American Naturalist* 123(3): 338-353.
- Jaroszewicz, B., E. Pirożnikow et I. Sondej (2013). "Endozoochory by the guild of ungulates in Europe's primeval forest." *Forest Ecology and Management* 305(0): 21-28.
- Johansson, A., O. Liberg et L. K. Wahlström (1995). "Temporal and physical characteristics of scraping and rubbing in roe deer (*Capreolus capreolus*)." *Journal of Mammalogy* 76(1): 123-129.
- Johnson, D. H. (1980). "The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference." *Ecology* 61(1): 65-71.
- Jones, C. G., J. H. Lawton et M. Shachak (1994). "Organisms as ecosystem engineers" *Oikos* 69(3): 373-386.
- Jones, C. G., J. H. Lawton et M. Shachak (1997). "Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers" *Ecology* 78(7): 1946-1957.

- Joyal, R. et J.-G. Ricard (1986). "Winter defecation output and bedding frequency of wild, free-ranging moose." *Journal of Wildlife Management* 50(4): 734-736.
- Keddy, P. A. (1992). "Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology." *Journal of Vegetation Science* 3(2): 157-164.
- Keuling, O., N. Stier et M. Roth (2008). "Annual and seasonal space use of different age classes of female wild boar *Sus scrofa* L." *European Journal of Wildlife Research* 54(3): 403-412.
- Klein, F. et J. L. Hamann (1999). "Domaines vitaux diurnes et déplacements de cerfs mâles (*Cervus elaphus*) sur le secteur de la Petite Pierre." *Gibier Faune Sauvage* 16(3): 251-271.
- Kleyer, M., R. M. Bekker, I. C. Knevel, J. P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, J. M. Van Groenendael, L. Klimeš, J. Klimešová, S. Klotz, G. M. Rusch, M. Hermy, D. Adriaens, G. Boedeltje, B. Bossuyt, A. Dannemann, P. Endels, L. Götzenberger, J. G. Hodgson, A. K. Jackel, I. Kühn, D. Kunzmann, W. A. Ozinga, C. Römermann, M. Stadler, J. Schlegelmilch, H. J. Steendam, O. Tackenberg, B. Wilmann, J. H. C. Cornelissen, O. Eriksson, E. Garnier et B. Peco (2008). "The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora." *Journal of Ecology* 96(6): 1266-1274.
- Klinkhamer, P. G. L. et T. J. De Jong (1988). "The importance of small-scale disturbance for seedling establishment in *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*." *Journal of Ecology* 76(2): 383-392.
- Knapp, S., J. Stadler, A. Harpke et S. Klotz (2016). "Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession." *Ecological Indicators* 65: 44-54.
- Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller et J. M. Levine (2015). "Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor." *Functional Ecology* 29(5): 592-599.
- Kuijper, D. P. J., J. W. Bubnicki, M. Churski, B. Mols et P. van Hooft (2015). "Context dependence of risk effects: wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest." *Behavioral Ecology*.
- Kuijper, D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, M. Churski, B. Adam, B. Jędrzejewska et W. Jędrzejewski (2009). "Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest?" *Forest Ecology and Management* 258(7): 1528-1535.
- Kuijper, D. P. J., C. de Kleine, M. Churski, P. van Hooft, J. Bubnicki et B. Jędrzejewska (2013). "Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland." *Ecography* 36(12): 1263-1275.
- Latham, J., B. W. Staines et M. L. Gorman (1997). "Correlations of red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer densities in Scottish forests with environmental variables." *Journal of Zoology* 242: 681-704.
- Le Corre, M., M. Pellerin, D. Pinaud, G. Van Laere, H. Fritz et S. Saïd (2009). "A multi-patch use of the habitat: testing the First-Passage Time analysis on roe deer *Capreolus capreolus* paths." *Wildlife Biology* 14(3): 339-349.
- Le Saout, S., J.-L. Martin, P. Blanchard, N. Cebe, J.-L. Rames et S. Chamaillé-Jammes (2015). "Seeing a ghost? Vigilance and its drivers in a predator-free world." *Ethology* (121): 651-660.
- Lefcort, H. et C. L. Pettoello (2012). "White-Tailed Deer Trails are Associated with the Spread of Exotic Forbs." *Natural Areas Journal* 32(2): 159-165.
- Loison, A., J. M. Gaillard, C. Pélabon et N. G. Yoccoz (1999). "What factors shape sexual size dimorphism in ungulates?" *Evolutionary Ecology Research* 1: 611-633.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire et R. M. Callaway (2004). "Rethinking plant community theory." *Oikos* 107(2): 433-438.
- Malo, J. E. et F. Suárez (1995). "Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa." *Oecologia* 104(2): 246-255.
- Malo, J. E. et F. Suárez (1997). "Dispersal mechanism and transcontinental naturalization proneness among Mediterranean herbaceous species." *Journal of Biogeography* 24(3): 391-394.
- Mandujano, S., S. Gallina et S. H. Bullock (1994). "Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in México." *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation* 42(1/2): 107-114.

- Mårell, A., F. Archaux et N. Korboulewsky (2009). "Floral herbivory of the wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) by roe deer (*Capreolus capreolus* L.)." *Plant Species Biology* 24(3): 209-214.
- Martin, J.-L., S. A. Stockton, S. Allombert et A. J. Gaston (2010). "Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction." *Biological Invasions*: 1-19.
- Mateo-Tomás, P., P. P. Olea, M. Moleón, J. Vicente, F. Botella, N. Selva, J. Viñuela et J. A. Sánchez-Zapata (2015). "From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting." *Diversity and Distributions* 21(8): 913-924.
- Mautz, M. W. et G. A. Petrides (1971). "Food passage rate in the white-tailed deer." *Journal of Wildlife Management* 35: 723-731.
- McAlpine, C., C. P. Catterall, R. M. Nally, D. Lindenmayer, J. L. Reid, K. D. Holl, A. F. Bennett, R. K. Runting, K. Wilson, R. J. Hobbs, L. Seabrook, S. Cunningham, A. Moilanen, M. Maron, L. Shoo, I. Lunt, P. Vesk, L. Rumpff, T. G. Martin, J. Thomson et H. Possingham (2016). "Integrating plant- and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity." *Frontiers in Ecology and the Environment* 14(1): 37-45.
- McKinney, M. L. et J. L. Lockwood (1999). "Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction." *Trends in Ecology & Evolution* 14(11): 450-453.
- Milchunas, D. G., M. I. Dyer, O. C. Wallmo et D. E. Johnson (1978). *In vivo/in vitro* relationships of Colorado mule deer forages. Colorado Division of Wildlife Special Reports. 43: 1-43.
- Milne, J. A., J. C. Macrae, A. M. Spence et S. Wilson (1978). "A comparison of the voluntary intake and digestion of a range of forages at different times of the year by the sheep and the red deer (*Cervus elaphus*)." *British Journal of Nutrition* 40(2): 347-357.
- Milotić, T. et M. Hoffmann (2016b). "Cost or benefit for growth and flowering of seedlings and juvenile grassland plants in a dung environment." *Plant Ecology*: 1-18.
- Milotić, T. et M. Hoffmann (2016a). "How does gut passage impact endozoochorous seed dispersal success? Evidence from a gut environment simulation experiment." *Basic and Applied Ecology* 17(2): 165-176.
- Milotić, T. et M. Hoffmann (2016c). "Reduced germination success of temperate grassland seeds sown in dung: consequences for post-dispersal seed fate." *Plant Biology*: n/a-n/a.
- Mohr, D., L. W. Cohnstaedt et W. Topp (2005). "Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel." *Soil Biology and Biochemistry* 37(4): 693-700.
- Mohr, D. et W. Topp (2001). "Forest soil degradation in slopes of the low mountain range of Central Europe — Do deer matter?" *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch* 120(1): 220-230.
- Morellet, N., S. Champely, J. M. Gaillard, P. Ballon et Y. Boscardin (2001). "The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations." *Wildlife Society Bulletin* 29(4): 1243-1252.
- Mouissie, A. M., P. Vos, H. M. C. Verhagen et J. P. Bakker (2005). "Endozoochory by free-ranging, large herbivores: Ecological correlates and perspectives for restoration." *Basic and Applied Ecology* 6(6): 547-558.
- Murray, B. D., C. R. Webster et J. K. Bump (2013). "Broadening the ecological context of ungulate–ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen." *Ecology* 94(6): 1317-1326.
- Myers, J., M. Vellend, S. Gardescu et P. Marks (2004). "Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America." *Oecologia* 139(1): 35-44.
- Myers, J. A. et K. E. Harms (2009). "Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis." *Ecology Letters* 12(11): 1250-1260.
- Myster, R. W. (1993). "Tree Invasion and Establishment in Old Fields at Hutcheson-Memorial-Forest." *Botanical Review* 59(4): 251-272.
- Mysterud, A. (1996). "Bed-site selection by adult roe deer *Capreolus capreolus* in southern Norway during summer." *Wildlife Biology* 2(2): 101-106.

- Mysterud, A. et E. Østbye (1995). "Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter." *Canadian Journal of Zoology* 73: 924-932.
- Naaf, T. et M. Wulf (2007). "Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps." *Forest Ecology and Management* 244(1-3): 141-149.
- Naiman, R. J. (1988). "Animal Influences on Ecosystem Dynamics." *Bioscience* 38(11): 750-752.
- Nathan, R. (2006). "Long-distance dispersal of plants." *Science* 313(5788): 786-788.
- Olff, H. et M. E. Ritchie (1998). "Effects of herbivores on grassland plant diversity." *Trends in Ecology & Evolution* 13(7): 261-265.
- Paillet, Y., L. Bergès, J. Hjältén, P. Ódor, C. Avon, M. Bernhardt-Römermann, R.-J. Bijlsma, L. U. C. De Bruyn, M. Fuhr, U. L. F. Grandin, R. Kanka, L. Lundin, S. Luque, T. Magura, S. Matesanz, I. Mészáros, M. T. Sebastià, W. Schmidt, T. Standovár, B. Tothmérész, A. Uotila, F. Valladares, K. A. I. Vellak et R. Virtanen (2010). "Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe." *Conservation Biology* 24(1): 101-112.
- Pakeman, R. J. (2001). "Plant migration rates and seed dispersal mechanisms." *Journal of Biogeography* 28(6): 795-800
- Persson, I.-L., K. Danell et R. Bergström (2000). "Disturbance by large herbivores in boreal forests with special reference to moose." *Annales Zoologici Fennici* 37(4): 251-263.
- Persson, I.-L., J. Pastor, K. Danell et R. Bergström (2005). "Impact of moose population density on the production and composition of litter in boreal forests." *Oikos* 108(2): 297-306.
- Picard, M., R. Chevalier, R. Barrier, Y. Boscardin et C. Baltzinger (2016). "Functional traits of seeds dispersed through endozoochory by native forest ungulates." *Journal of Vegetation Science*(27): 987-998.
- Poff, N. L. (1997). "Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology." *Journal of the North American Benthological Society* 16(2): 391-409.
- Polak, T., Y. Gutterman, I. Hoffman et D. Saltz (2014). "Redundancy in seed dispersal by three sympatric ungulates: a reintroduction perspective." *Animal Conservation* 17(6): 565-572.
- Prasad, S., J. Krishnaswamy, R. Chellam et S. P. Goyal (2006). "Ruminant-mediated Seed Dispersal of an Economically Valuable Tree in Indian Dry Forests1." *Biotropica* 38(5): 679-682.
- Rameau, J.-C., D. Mansion, G. Dumé, A. Lecointe, J. Timbal, P. Dupont et R. Keller (1993). *Flore Forestière Française - Guide Ecologique Illustré*.
- Renecker, L. A. et R. J. Hudson (1990). "Digestive kinetics of moose (*Alces alces*), wapiti (*Cervus elaphus*) and cattle." *Animal Science* 50(01): 51-61.
- Richard, E., S. Saïd, J.-L. Hamann et J.-M. Gaillard (2014). "Daily, seasonal, and annual variations in individual home-range overlap of two sympatric species of deer." *Canadian Journal of Zoology* 92(10): 853-859.
- Rico, Y., H. J. Boehmer et H. H. Wagner (2014a). "Effect of Rotational Shepherding on Demographic and Genetic Connectivity of Calcareous Grassland Plants." *Conservation Biology* 28(2): 467-477.
- Rico, Y., R. Holderegger, H. J. Boehmer et H. H. Wagner (2014b). "Directed dispersal by rotational shepherding supports landscape genetic connectivity in a calcareous grassland plant." *Molecular Ecology* 23(4): 832-842.
- Riley, S. J., D. J. Decker, J. W. Enck, P. D. Curtis et T. B. Lauber (2003). "Deer populations up, hunter populations down: Implications of interdependence of deer and hunter population dynamics on management." *Ecoscience* 10(4): 455-461.
- Romero, G. Q., T. Gonçalves-Souza, C. Vieira et J. Koricheva (2015). "Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis." *Biological Reviews* 90(3): 877-890.
- Rooney, T. P. (2009). "High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation." *Plant Ecology* 202(1): 103-111.
- Rooney, T. P. et D. M. Waller (2003). "Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems." *Forest Ecology and Management* 181(1-2): 165-176.

- Royo, A. A., R. Collins, M. B. Adams, C. Kirschbaum et W. P. Carson (2010). "Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity." *Ecology* 91(1): 93-105.
- Sarasa, M., J. M. Pérez, S. Alasaad, E. Serrano, R. C. Soriguer, J.-E. Granados, P. Fandos, J. Joachim et G. Gonzalez (2011). "Neatness depends on season, age, and sex in Iberian ibex *Capra pyrenaica*." *Behavioral Ecology* 22(5): 1070-1078.
- Schiffman, P. M. (1997). Animal-mediated dispersal and disturbance: driving forces behind alien plant naturalization. *Assessment and Management of Plant Invasions*. J. O. Luken et J. W. Thieret. New York, Springer: 87-94.
- Schley, L. et T. J. Roper (2003). "Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops." *Mammal Review* 33(1): 43-56.
- Schmidt, M., K. Sommer, W. U. Kriebitzsch, H. Ellenberg Jun. et G. V. Oheimb (2004). "Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I : Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*)." *European Journal of Forest Research* 123(2): 167 - 176.
- Schulze, K. A., R. Buchwald et T. Heinken (2014). "Epizoochory via the hooves - the European bison (*Bison bonasus* L.) as a dispersal agent of seeds in an open-forest-mosaic." *Tuexenia* 34: 131-143.
- Schupp, E. W. (1993). "Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals." *Plant Ecology* 107-108(1): 15-29.
- Schupp, E. W., P. Jordano et J. M. Gómez (2010). "Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review." *New Phytologist* 188(2): 333-353.
- Seagle, S. W. (2003). "Can ungulates foraging in a multiple-use landscape alter forest nitrogen budgets?" *Oikos* 103(1): 230-234.
- Selvi, F., A. Coppi et L. Cecchi (2011). "High epizoochorous specialization and low DNA sequence divergence in mediterranean cynoglossum (*Boraginaceae*): Evidence from fruit traits and ITS region." *Taxon* 60(4): 969-985.
- Shen, X., N. A. Bourg, W. J. McShea et B. L. Turner (2016). "Long-Term Effects of White-Tailed Deer Exclusion on the Invasion of Exotic Plants: A Case Study in a Mid-Atlantic Temperate Forest." *PLoS ONE* 11(3): e0151825.
- Shmida, A. et S. Ellner (1983). "Seed dispersal on pastoral grazers in open mediterranean chaparral, Israel." *Israelian Journal of Botany* 32: 147-159.
- Sims, N. K. E. (2005). The ecological impacts of wild boar in East Sussex. PhD Thesis, University of Sussex (United Kingdom).
- Steyaert, S. M. J. G., J. Bokdam, W. G. Braakhekke et S. Find'o (2009). "Endozoochorical plant seed dispersal by red deer (*Cervus elaphus*) in the Poľana Biosphere Reserve, Slovakia." *Ekológia* 28(2): 191-205.
- Stockton, S. A., S. Allombert, A. J. Gaston et J.-L. Martin (2005). "A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests." *Biological Conservation* 126(1): 118-128.
- Storms, D., P. Aubry, J. L. Hamann, S. Said, H. Fritz, C. Saint-Andrieux et F. Klein (2008). "Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*." *Wildlife Biology* 14(2): 237-250.
- Suárez-Esteban, A., M. Delibes et J. M. Fedriani (2013). "Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal." *Journal of Applied Ecology* 50(3): 767-774.
- Suzuki, M., T. Miyashita, H. Kabaya, K. Ochiai, M. Asada et T. Tange (2008). "Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan." *Ecological Research* 23(1): 151-158.
- Taschen, E., Rousset, F., Sauve, M., Benoit, L., Dubois, M.P., Richard, F. et Selosse, M.A. (2016). How the truffle got its mate: insights from genetic structure in spontaneous and planted Mediterranean populations of *Tuber melanosporum*. *Molecular Ecology*, 25, 5611-5627.
- Ter Heerdt, G. N. J., G. L. Verweij, R. M. Bekker et J. P. Bakker (1996). "An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving." *Functional Ecology* 10(1): 144-151.

- Tixier, H. et P. Duncan (1996). "Are European roe deer browsers ? A review of variations in the composition of their diets." *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 51: 3-17.
- Tonn, W. M., J. J. Magnuson, M. Rask et J. Toivonen (1990). "Intercontinental Comparison of Small-Lake Fish Assemblages: The Balance between Local and Regional Processes." *The American Naturalist* 136(3): 345-375.
- Traveset, A. (1998). "Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(2): 151-190.
- Tremblay, J.-P., J. Huot et F. Potvin (2006). "Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities." *Oecologia*.
- Tremblay, J. P., J. Huot et F. Potvin (2007). "Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests." *Journal of Applied Ecology* 44(3): 552-562.
- Van der Valk, A. G. (1981). "Succession in wetlands : Gleasonian approach." *Ecology* 62: 688-696.
- Vander Wall, S. B. et W. S. Longland (2004). "Diplochory: are two seed dispersers better than one?" *Trends in Ecology & Evolution* 19(3): 155-161.
- Vanschoenwinkel, B., A. Waterkeyn, T. I. M. Vandecaetsbeek, O. Pineau, P. Grillas et L. U. C. Brendonck (2008). "Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands." *Freshwater Biology* 53(11): 2264-2273.
- Vavra, M., C. G. Parks et M. J. Wisdom (2007). "Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate." *Forest Ecology and Management* 246(1): 66-72.
- Vellend, M., T. M. Knight et J. M. Drake (2006). "Antagonistic effects of seed dispersal and herbivory on plant migration." *Ecology Letters* 9(3): 319-326.
- Vickery, R. K., D. R. Phillips et P. R. Wonsavage (1986). "Seed Dispersal in *Mimulus-Guttatus* by Wind and Deer." *American Midland Naturalist* 116(1): 206-208.
- Vila, B., F. Guibal, F. Torre et J.-L. Martin (2005). "Can we reconstruct deer browsing history and how? Lessons from *Gaultheria shallon* Pursh." *Annals of Forest Science* 62(2): 153-162.
- Vila, B., F. Torre, F. Guibal et J.-L. Martin (2004). "Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith in Rees." *Forest Ecology and Management* 201(2-3): 171-185.
- Wang, B. C. et T. B. Smith (2002) "Closing the seed dispersal loop" *Trends in Ecology & Evolution* 17(8):379-386.
- Welander, J. (2000). Spatial and temporal dynamics of a disturbance regime: wild boar *Sus scrofa* rooting and its effects on plant species diversity PhD Thesis, SLU, Uppsala (Sweden). .
- Welch, D. (1985). "Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung." *Journal of Applied Ecology* 22(2): 461-472.
- Westcott, D. A., J. Bentrupperbäumer, M. G. Bradford et A. McKeown (2005). "Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves." *Oecologia* 146(1): 57-67.
- Wiegmann, S. M. et D. M. Waller (2006). "Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species." *Biological Conservation* 129(1): 109-123.
- Wilby, A., M. Shachak et B. Boeken (2001). "Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores." *Oikos* 92(3): 436.
- Will, H. et O. Tackenberg (2008). "A mechanistic simulation model of seed dispersal by animals." *Journal of Ecology* 96(5): 1011-1022.
- Williams, S. C., J. S. Ward et U. Ramakrishnan (2008). "Endozoochory by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) across a suburban/woodland interface." *Forest Ecology and Management* 250(3-4) :940-947
- Zollner, P. A. (2000). "Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes." *Landscape Ecology* 15(6): 523-533.
- Zollner, P. A., W. P. Smith et L. A. Brennan (2000). "Microhabitat characteristics of sites used by swamp rabbits." *Wildlife Society Bulletin* 28(4): 1003-1011.

CHAPITRE 7 - CURRICULUM VITAE DÉTAILLÉ

BALTZINGER Christophe

45 Faubourg Marceau,
45230 Châtillon-Coligny
02.38.97.69.62/ 06.82.18.96.11
christophe.baltzinger@wanadoo.fr

Age : 42 ans
Marié, 4 enfants
Nationalité Française
Sapeur-pompier volontaire depuis 2007

**Ingénieur de Recherche, Ingénieur
Divisionnaire de l'Agriculture et de
l'Environnement**

UR EFNO, Irstea
Domaine des Barres,
45290 Nogent-sur-Vernisson
02.38.95.66.75
christophe.baltzinger@irstea.fr;
www.irstea.fr/baltzinger

Permis de conduire B
Service militaire accompli 2000/02
Sauveteur Secouriste du Travail depuis 2007

FORMATION ET DIPLOMES

2008	Spécialiste du Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt en Ecologie végétale et Ecologie animale
2003	Doctorat en Sciences Forestières, ENGREF – Paris. <i>Mention Très Honorable</i>
1997	DEA de Biologie, Ecologie et Evolution de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc – Montpellier. <i>Mention Assez Bien</i>
1994 - 1997	Ingénieur forestier, ENGREF – Nancy.
1994 - 1996	Diplôme de foresterie générale, ENGREF – Nancy.
1992 - 1994	Classe préparatoire aux grandes écoles - Biologie, Physique, Chimie et Sciences de la Terre. Lycée Henri Poincaré – Nancy.
1992	Baccalauréat scientifique. Lycée Georges Colomb – Lure. <i>Mention Très Bien</i>

ACTIVITES DE RECHERCHE

Disciplines	Ecologie végétale, Ecologie animale, Ecologie comportementale, Ecologie des communautés, Ecologie forestière, Biologie de la conservation, Gestion de la faune sauvage, Gestion forestière
2015 - 2018	Coordinateur du projet d'intérêt régional Centre Val de Loire COSTAUD. <i>Contribution des Ongulés Sauvages au fonctionnement de l'écosystème et AUx services rendus à Chambord</i>
2014 - 2016	Partenaire du Multi-Site Experiment DUNG BEETLE, réseau ALTER-Net en collaboration avec 17 laboratoires européens (http://www.alter-net.info). <i>The role of dung beetle assemblages in dung removal and decomposition, secondary seed dispersal, and seed germination along a bioclimatic gradient.</i>
2012 - 2015	Coordinateur du projet d'intérêt régional Centre Val de Loire DYSERSE (http://dysperse.irstea.fr). <i>DYnamique SPatiale et temporelle de l'EngRillagement en Sologne et Services Ecosystémiques</i>

2012-2013	Partenaire du projet DYNINDIC. <i>Mieux prendre en compte la dynamique des écosystèmes dans la conception des indicateurs de qualité environnementale.</i>
2011 - 2014	Partenaire du projet Gestion, Naturalité et Biodiversité (GNB, http://qnb.irstea.fr/). <i>Etude de la pression d'herbivorie exercée par les ongulés sauvages en forêts gérées et non gérées.</i>
2011 - 2016	Chercheur associé au Forest Ungulates Research Network (FURN), https://sites.google.com/site/forestungulatern/
2009 - 2015	Coordinateur du programme de recherche DIPLO (phases 1 et 2). <i>Dispersion des Plantes par les Ongulés sauvages.</i> Animation de session "Seed Dispersal by Animals as an Ecological Filter" au 6th International Symposium on Frugivory and Seed Dispersal, Drakensberg, South Africa, June 21-26, 2015. Organisation d'un workshop à portée européenne et mise en réseau "Seed dispersal by large ungulates: Do they act as ecological filters?" Nogent-sur-Vernisson, France, September 4-6, 2013
2005 - 2010	Coordinateur du projet en FD d'ARC EN BARROIS (+ Rénécofor). <i>Influence des cervidés sur la dynamique des communautés végétales.</i>
2003 - 2004	Coordinateur du projet en FD de PERSEIGNE. <i>Prise en compte des cervidés dans la révision d'aménagement de la forêt de Perseigne.</i>
2000 - 2002	Chargé d'études à l'ONF, Section Technique Interrégionale Tropicale – Cayenne (Guyane française). Volontariat à l'Aide Technique. <i>Essai de revégétalisation de sites d'extraction d'or, suivis de croissance en forêt tropicale primaire, essais de plantations en forêt secondaire.</i>
2002 - 2003 et 1998 - 2000	Thèse de doctorat au Cemagref sous la direction de Dominique Pépin (DR Inra), INRA/Irgm. Projet BOUGÈS. <i>Sélection des sites de repos par le cerf (Cervus elaphus) et le chevreuil (Capreolus capreolus) vivant en sympatrie en forêt tempérée de moyenne montagne.</i>
1998 - 2016	Chercheur associé au Research Group on Introduced Species (http://rgis.cefe.cnrs.fr), projet HAIDA GWAIL. <i>Effets de l'introduction du cerf à queue noire sur le fonctionnement des écosystèmes insulaires des forêts tempérées pluviales de Colombie Britannique (Canada).</i>
1997	Stage de DEA au CNRS/CEFE sous la direction de Jean-Louis Martin (DR CNRS). <i>Impact d'un grand herbivore sur la dynamique de régénération de Thuya plicata après perturbation sur les îles de la Reine Charlotte (Canada).</i>
Publications et communications ¹	16 ACL - 7 ACSL - (5ACL en prép.) 14 C-ACTI; 3 C-ACTN; 7 C-COM; 12 C-AFF 7 PV et 7 AP
Projets de recherche	Coordinateur de 7 projets (BOUGES, PERSEIGNE, ARC EN BARROIS, DIPLO, DIPLO2, DYSPERSE et COSTAUD) Partenaire dans 4 projets (DUNG BEETLE, DYNINDIC, GNB, HAIDA GWAIL)

¹ Classification HCERES : ACL - comité de Lecture ; ACSL - sans comité de lecture ; C-ACTI - conf. internationales ; C-ACTN - conf. nationales; C-COM - conf. sans actes; C-AFF - conf. affiches ; PV - vulgarisation ; AP - autres productions

Financements associés	Région Centre: DYSPERSE (133 k€), COSTAUD (209 k€ dont ½ bourse de thèse) Ministère de l'Écologie : DIPLO (81k€), DIPLO2 (50 k€), ARC EN BARROIS (50 k€) Irstea: 1 bourse de thèse (101 k€) et région Centre : ½ bourse de thèse (50 k€) FDC Sarthe et ONF : PERSEIGNE (12 k€) Irstea : DYNINDIC (25 k€), 2 bourses de post-doctorat (2*45k€) et 4 missions à l'étranger (HAIDA GWAI et réseau FURN 10 k€) ALTER-Net : MSE DUNG BEETLE (15 k€) Gip-Ecofor : GNB (150 k€)
-----------------------	--

FORMATIONS CONTINUES

2013	- Mediatraining, Jaeglé Consultants, Antony (2 jours)
2004	- Formation en statistiques spatiales, Maison de la télédétection, UMR 3S, Montpellier (5 jours)
2003	- Management de projet, CAP-AFNOR, Nogent-sur-Vernisson (2 jours)
1999	- Formation technologie GPS, <i>Cemagref</i> , Montoldre (2 jours) - Formation SIG, Data-expert, Nogent-sur-Vernisson (5 jours) - Ecological basis for Wildlife Management and conservation, Universidade do Minho, Braga, Portugal (2 semaines)

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET D'ENCADREMENT

2015	- Séminaire invité "Overview of ungulate-mediated processes in forest ecosystems", Trier Universität (Allemagne)
Depuis 2008	- Module « Interactions animaux et végétaux en forêt » AgroParisTech - Nancy
Depuis 2012	- Module « Dynamique et fonctionnement des écosystèmes terrestres » Master BOPE - Université d'Orléans
Depuis 2005	Encadrements : 3 post-docs, 3+1 thèses, 12 M2R, 2 M2Pro, 1 M1, 2 BTS, 3 Ing et 1 Lic.Pro Comité de pilotage de 2 thèses : Sophie Padié (CNRS/Cefe) et Soroor Karimi (Université Ispahan)

ACTIVITES ADMINISTRATIVES ET D'INTERET COMMUN

Depuis 2003	Coordination de projets de recherche : rédaction et soumission du projet, fixation des objectifs et suivi d'avancement, recrutement et encadrement d'étudiants et vacataires, gestion humaine, matérielle et financière, organisation et animation de réunions et séminaire de restitution :
2015 - 2018	- Projet COSTAUD (en cours)
2012 - 2015	- Projet DYSPERSE (+ animation de comités de concertation semestriels)
2009 - 2015	- Projets DIPLO et DIPLO2
2005 - 2010	- Projet ARC EN BARROIS
2003 - 2004	- Projet PERSEIGNE
1998 - 2007	- Projet BOUGES
2015	Membre du comité scientifique : IUFRO International Symposium "Effects of ungulate browsing on forest regeneration and silviculture", Birmensdorf (Zürich), Switzerland 14 - 16 October 2015

Depuis 2012	Expert scientifique pour les groupes de travail Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE) en région Centre et Trame Verte et Bleue (TVB) en Sologne
Depuis 2009	Evaluation de projets de recherche canadiens pour le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies - Canada (64 k€ et 53 k€) ; le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie (Chaire de Recherche Industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti, 2000 k€ et Discovery Grant, 150 k€).
Depuis 2007	Révision de 23 articles d'écologie (https://publons.com/a/640928)

Verified Peer Review Record
PREPARED BY PUBLONS ON AUGUST 31ST 2016



Christophe Baltzinger
<https://publons.com/a/640928>

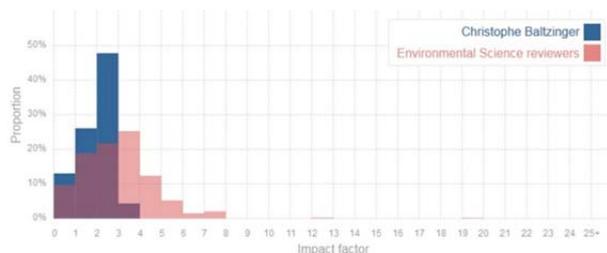
Peer Review Summary

Reviewed 22 manuscripts for journals including *Agriculture, Ecosystems and Environment* and *Basic and Applied Ecology*; placing in the 88th percentile for verified review contributions on Publons up until August 2016.

	1	Agriculture, Ecosystems and Environment
	3	Basic and Applied Ecology
	5	Forest Ecology and Management
	2	Plant Biology
	1	European Journal of Forest Research
	1	Weed Research
	3	Annals of Forest Science
	1	Wildlife Biology
	1	Acta Theriologica
	1	Animal Biology
	1	Mammalia
	2	IForest - Biogeosciences and Forestry

Impact factors of journals reviewed for

The distribution of the impact factors of journals you have reviewed for.



Total reviews over time

A cumulative record of the total number of your reviews.



LISTE DÉTAILLÉE DES TRAVAUX ET PUBLICATIONS

Note : le nom des étudiants que j'ai encadrés ou co-encadrés est souligné dans la liste des publications, IF (Impact Factor)

ACL - Articles dans des revues avec comité de lecture en préparation (n=5)

[ACL 21p] Milotić T., Ádám R., Ari Noriega J., **Baltzinger C.**, Bargmann T., Bilger I., Buse J., Eichberg C., Eycott A., Gergely B., Heurich M., Jay-Robert P., Kruus M., Menendez R., Merivee E., Miessen G., Müller J., Must A., Omidzadeh Ardali E., Preda E., Slade E., Somay L., Stadler J., Thamasebi P. & Hoffmann M.

“Ecosystem services provided by different dung beetle assemblages in dung removal and secondary seed dispersal along a biogeographical and climatologic gradient: a multi-site experiment in the Western Palaearctic”.

[ACL 20p] Liehrmann O., Guilbert M.-A., Jégoux F., Isselin-Nondedeu F., Locatelli Y. & **Baltzinger C.** Ungulates' fur quality and grooming behaviour affect epizoochorous seed retention time.

[ACL 19p] Chollet S., **Baltzinger C.**, McKenzie A., Stroh N. & Martin J-L. “Protocol matters: multi-experiment testing deer overabundance on understory vegetation community reveals different stories”.

[ACL 18p] Mårell A., Avril D., Baltzinger M., Chevalier R. & **Baltzinger C.** “Ecosystem engineering by ungulates enhances forest understory plant diversity”.

[ACL 17p] Boulanger V., Mårell A., Archaux F., **Baltzinger C.**, Corcket E., Heuzé P., Monpied P., Paillet Y., Saïd S. & Dupouey J.-L. “Ungulates increase plant species richness to the benefit of non forest-specialist species in French forests”.

ACL - Articles dans des revues avec comité de lecture (n=16)

[ACL16] Picard M., Chevalier R., Barrier R., Boscardin Y. & **Baltzinger C. (2016)**. “Functional traits of seeds dispersed through endozoochory by native forest ungulates”. *Journal of Vegetation Science* 27, 987-998 [doi:10.1111/jvs.12418](https://doi.org/10.1111/jvs.12418); [IF₂₀₁₅: 3.151].

[ACL15] Pellerin M., Picard M., Saïd S., Baubet E. & **Baltzinger C. (2016)**. “Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates”. *Basic And Applied Ecology* 17, 321-332. [doi:10.1016/j.baae.2016.01.005](https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.005); [IF₂₀₁₅: 1.836].

[ACL14] Lalleroni A., Quenette P.-Y., Daufresne T., Pellerin M. & **Baltzinger C. (2016)**. “Exploring the potential of brown bear (*Ursus arctos arctos*) as a long-distance seed disperser: a pilot study in southern European mountains”. *Mammalia*. [doi:10.1515/mammalia-2015-0092](https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0092) [IF₂₀₁₅: 0.538].

[ACL13] Albert A., Auffret A.G., Cosyns E., Cousins S.A.O., D'Hondt B., Eichberg C., Eycott A.E., Heinken T., Hoffmann M., Jaroszewicz B., Malo J.E., Mårell A., Mouissie M., Pakeman R.J., Picard M., Plue J., Poschlod P., Provoost S., Schulze K.A. & **Baltzinger C. (2015)**. “Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis”. *Oikos* 124(9): 1109-1120 (Editor's choice September issue); [doi:10.1111/oik.02512](https://doi.org/10.1111/oik.02512); [IF₂₀₁₅: 3.586].

[ACL12] Picard M., Papaïx J., Gosselin F., Picot D., Bideau E. & **Baltzinger C. (2015)** “Temporal dynamics of seed excretion by wild ungulates: implications for plant dispersal”. *Ecology and Evolution* 5(13): 2621-2632; [doi:10.1002/ece3.1512](https://doi.org/10.1002/ece3.1512); [IF₂₀₁₅: 2.537].

[ACL11] Albert A., Mårell A., Picard M. & Baltzinger C. (2015) “Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential”. *Ecography* 38(5): 440-449 (Editor’s choice May issue); [doi:10.1111/ecog.00709](https://doi.org/10.1111/ecog.00709) [IF₂₀₁₅: 5.355].

[ACL10] Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. & Dupouey J.-L. (2015) “Decreasing deer browsing pressure influenced understorey vegetation dynamics over 30 years”. *Annals of Forest Science* 72(3): 367-378; [doi:10.1007/s13595-014-0431-z](https://doi.org/10.1007/s13595-014-0431-z); [IF₂₀₁₅: 2.086].

[ACL9] Chollet S., Baltzinger C., Le Saout S. & Martin J.-L. (2013) “A better world for bryophytes? A rare and overlooked case of positive community-wide effects of browsing by overabundant deer”. *Ecoscience* 20(4): 352-360; [doi:10.2980/20-4-3627](https://doi.org/10.2980/20-4-3627); [IF₂₀₁₅: 0.595].

[ACL8] Chollet S., Baltzinger C., Ostermann L., Saint-André F. & Martin J.-L. (2013) Importance for forest plant communities of refuges protecting from deer browsing. *Forest Ecology and Management* 289(2): 470-477; [doi:10.1016/j.foreco.2012.10.043](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.043); [IF₂₀₁₅: 2.826].

[ACL7] Picard M. & Baltzinger C. (2012) Hitch-hiking in the wild: should seeds rely on ungulates? *Plant Ecology and Evolution* 145(1): 24-30; [doi:10.5091/plecevo.2012.689](https://doi.org/10.5091/plecevo.2012.689); [IF₂₀₁₅: 1.162].

[ACL6] Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Ningre F., Picard J.-F. & Dupouey J.-L. (2011) Deer mediated expansion of a rare plant species. *Plant Ecology* 212(2): 307-314; [doi:10.1007/s11258-010-9823-9](https://doi.org/10.1007/s11258-010-9823-9); [IF₂₀₁₅: 1.490].

[ACL5] Boulanger, V., C. Baltzinger, S. Saïd, P. Ballon, J.-F. Picard & J.-L. Dupouey (2009) Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management* 258(7): 1397-1406; [doi:10.1016/j.foreco.2009.06.055](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.055); [IF₂₀₁₅: 2.826].

[ACL4] Adrados C., Baltzinger C., Janeau G. & Pépin D. (2008) Red deer *Cervus elaphus* resting place characteristics obtained from differential GPS data in a forest habitat. *European Journal of Wildlife Research* 54(3): 487-494; [doi:10.1007/s10344-008-0174-y](https://doi.org/10.1007/s10344-008-0174-y); [IF₂₀₁₅: 1.403].

[ACL3] Stroh N., Baltzinger C. & Martin J.-L. (2008) Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255(12): 3973-3979; [doi:10.1016/j.foreco.2008.03.039](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.039); [IF₂₀₁₅: 2.826].

[ACL2] Galan M., Baltzinger C., Hewison A.J.M. & Cosson J.-F. (2005) Distinguishing red and roe deer using DNA extracted from hair samples and the polymerase chain reaction (PCR) method. *Wildlife Society Bulletin* 33(1): 204-211; [doi:10.2193/0091-7648\(2005\)33\[204:DRARDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[204:DRARDU]2.0.CO;2); [IF₂₀₁₅: 0.781].

[ACL1] Martin J.-L. & Baltzinger C. (2002) Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne de Recherche Forestière* 32(7): 1254-1264; [doi:10.1139/X02-043](https://doi.org/10.1139/X02-043); [IF_{2014/5}: 1.683].

ASCL - Articles dans des revues sans comité de lecture (n=7)

[ASCL7] Boulanger V., Saïd S., Baltzinger C. & Dupouey J.-L. (2014) Effets des populations de cervidés sur la biodiversité végétale. Enseignements de deux suivis à moyen terme (10 et 30 ans). *Faune sauvage* 303 (2) : 36-41

[ASCL6] Lalleroni A., Quenette P.-Y, Daufresne T., Pellerin M. & **Baltzinger C. (2014)** Rôle de l'ours dans la dispersion des graines. Actes du 36ème colloque francophone de mammalogie "Climat, paysages, perceptions - Les Mammifères sauvages face aux changements globaux", Toulouse. Bulletin des Mammalogistes de Midi-Pyrénées, TAIS 7: 102-110.

[ASCL5] Mårell A. & **Baltzinger C. (2013)**. Effets des herbivores sauvages sur la dynamique de la flore des écosystèmes forestiers tempérés. Actes du séminaire de la commission scientifique de RNF, organisé en collaboration avec le Conservatoire des espaces naturels de Picardie et le Conservatoire des espaces naturels du Nord et du Pas-de-Calais, Auxi-le-Château (62), 21-23/11/2012. Cahier RNF 1: 17-30 <http://www.reserves-naturelles.org/publications/numero-1-des-cahiers-rnf-herbivorie-et-dynamique-des-milieux>

[ASCL4] Boulangier V., **Baltzinger C.**, Saïd S. & Dupouey J.-L. (2011) Relations cervidés - végétation forestière : Apports des suivis temporels. Forêt Wallonne 110: 22-32.

[ASCL3] **Baltzinger C. (2007)**. Les effets des cervidés et du sanglier sur la biodiversité : des recommandations de gestion des populations. Rendez-vous Techniques de l'ONF 16:48-51.

[ASCL2] Normant P. & **Baltzinger C. (2004)** Les typologies de faciès alimentaires pour les cervidés : application à la forêt domaniale de Perseigne (Sarthe). Rendez-vous Techniques de l'ONF 6:50-56.

[ASCL1] **Baltzinger C.** & Martin J.-L. (1998). The effect of browsing deer on the regeneration of western red cedar in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). In Laskeek Research 8 (Ed. A.J. Gaston), pp 42-65. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte, British Columbia.

C-ACTI – Communications avec actes dans un congrès international (n=14)

[C-ACTI 14] **Baltzinger C. (2016)** Understanding the role wild ungulates play in ecosystem functioning – an integrated approach. "Ungulates in a changing world – consequences for population dynamics, migration and management", Krasny Bor, Belarus, September 19-22.

[C-ACTI 13] **Baltzinger C.**, Albert-Daviaud, A., Picard, M. & Mårell A. (2016) Seed dispersal by temperate ungulates: Revisiting "foliage is the fruit". ESA Annual Meeting "Novel Ecosystems in the Anthropocene", Fort Lauderdale, USA, August 7-12.

[C-ACTI 12] **Baltzinger C.**, Chollet S. & Martin J.-L. (2015) Insular western red cedar response to introduced Sitka black-tailed deer (Queen Charlotte Islands, Canada). IUFRO International Conference "Effects of Ungulate Browsing on Forest Regeneration and Silviculture", Birmensdorf, Switzerland, October 14-16.

[C-ACTI 11] Mårell A., Hamard J.-P., Laurent L., Rocquencourt A., **Baltzinger C.** & Balandier P. (2015) Effects of deer on oak regeneration: interactions among silviculture, ungulates and neighboring plants. IUFRO International Conference "Effects of Ungulate Browsing on Forest Regeneration and Silviculture", Birmensdorf, Switzerland, October 14-16.

[C-ACTI 10] **Baltzinger C.**, Albert-Daviaud, A., Picard, M. & Mårell A. (2015) Seed dispersal by large ungulates: a multi-stage ecological filtering process. 6th International Symposium-Workshop on Frugivory and Seed Dispersal, Drakensberg, South Africa, June 21-26.

[C-ACTI 9] Picard M., Lalouette P., Gosselin F. & **Baltzinger C. (2014)** Influence of endozoochory on processes of plant community assembly in agroforested landscapes. BES/SFE 2014, December 9-12, Lille. *Présentation par M. Picard*

[C-ACTI 8] Baltzinger M., Mårell A., Mouche J. & **Baltzinger C. (2014)** Private fencing and its cascading effects on biodiversity, ecosystem functioning, and ecosystem services delivery at the landscape scale: Human-nature relationships in a social-ecological landscape. Global Change Research Symposium, Brindisi, Italy, September 16-18. *Présentation par M. Baltzinger*

[C-ACTI 7] Albert A., Mårell A., Picard M. & **Baltzinger C. (2013)** Looking for basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential: a systematic literature review. The 11th International Mammalogical Congress 2013, Belfast, 11 - 16 August 2013 *Présentation par A. Albert*

[C-ACTI 6] **Baltzinger C. (2012)**. An integrated approach to herbivore roles in ecosystems: ungulate seed dispersal and global changes. Impact of ungulates and other mammalian herbivores on forest ecosystems – Järvselja, Estonia - 8-12 October 2012.

[C-ACTI 5] Picard M. & **Baltzinger C. (2011)** Les ongulés sauvages contribuent-ils à la dispersion des plantes ? 7^{ème} colloque d'Ecologie des Communautés Végétales, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Suisse, 30 mars au 1er avril 2011 *Présentation par M. Picard*

[C-ACTI 4] Mårell A., Ballon P., **Baltzinger C.**, Boulanger V. et Hamard, J.P. (2011) Les ongulés sauvages dans l'écosystème forestier: un obstacle ou une opportunité pour la gestion ? 7ème colloque d'Ecologie des Communautés Végétales, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Suisse, 30 mars au 1er avril 2011 *Présentation par A. Mårell*

[C-ACTI 3] **Baltzinger C.**, Stroh N., Martin J.L. (2009) Can the missing understory in old-growth forests on Haïda Gwaii (British Columbia, Canada) recover after deer exclusion? Moscow, RUSSIA, XXIXth International Union of Game Biologists Congress, 2009.

[C-ACTI 2] Boulanger V., Dupouey J.-L., **Baltzinger C.**, Saïd S., Ballon P. & Picard J.-F. (2007) Spatio-temporal relationships between vegetation diversity and deer browsing. Annual meeting of the British Ecological society, Glasgow. September 10 - 12th. *Présentation par V. Boulanger*

C-ACTI 1] **Baltzinger C.**, de Kermabon J., Denis M. & Pépin D. (2002) Red and roe deer in the cohabitation age : how do they choose their bed ?. 5th International Deer Biology Congress, Quebec, Canada. August 25 - 30th.

C-ACTN – Communications avec actes dans un congrès national (n=3)

[C-ACTN 3] **Baltzinger C.**, Pellerin M., Picard M., Virfollet D., Bourdin L., Saïd S. & Baubet E. (2011) Les ongulés sauvages, des vecteurs de dissémination pour les plantes à l'échelle du paysage. 5èmes Journées Françaises de l'Ecologie du Paysage IALE France, 2011.

[C-ACTN 2] Boulanger V., Mårell A., Dupouey J.L, Archaux F., Paillet Y., Heuzé P., **Baltzinger C.** & Saïd S. (2010) Analyse de la réponse du sous-bois à la pression des grands herbivores au travers du réseau national d'enclos/exclos Renecofor couplé à un gradient de populations animales. Ecologie 2010, Montpellier, 2-4 septembre 2010 *Présentation orale par V. Boulanger*

[C-ACTN 1] Boulanger V., Dupouey J.-L., **Baltzinger C.**, Saïd S., Ballon P. & Picard J.-F. (2010) L'abroustissement des cervidés : élément de structuration et moteur de la dynamique des

communautés végétales forestières. 6^{ème} colloque d'Ecologie des Communautés Végétales, Université de Rouen, du 31 Mars au 2 Avril 2010. *Présentation orale par V. Boulanger*

C-COM – Communications orales sans actes (n=7)

[C-COM7] Baltzinger M., Mouche J., Mârell A. & **Baltzinger C. (2014)** Clôturer la nature : jeux croisés entre système social et espaces naturels ? Colloque du Réseau Sciences Economiques Humaines et Sociales d'Ecofor, 19-20 novembre 2014. *Présentation par M. Baltzinger*

[C-COM6] Albert A., Mârell A., Picard M. & **Baltzinger C. (2013)** Looking for basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential. Workshop "Seed dispersal by large ungulates: Do they act as ecological filters?" Nogent-sur-Vernisson 4-6 september 2013. *Présentation par A. Albert*

[C-COM5] **Baltzinger C. (2013)** The Ungulate Seed Dispersal research programm. Workshop "Seed dispersal by large ungulates: Do they act as ecological filters?" Nogent-sur-Vernisson 4-6 september 2013.

[C-COM4] Picard M. & **Baltzinger C. (2013)** Consequences of endozoochorous seed dispersal by three wild ungulates on plant distribution patterns. Workshop "Seed dispersal by large ungulates: Do they act as ecological filters?" Nogent-sur-Vernisson 4-6 september 2013. *Présentation par M. Picard*

[C-COM3] Archaux F., **Baltzinger C. et al. (2013)** Dispersion et impact de la configuration paysagère sur la biodiversité floristique et faunistique. Séminaire TVB, Antony, 20-21 juin 2013. *Présentation par F. Archaux*

[C-COM2] **Baltzinger C.**, Bohême C., Virfollet D., Bourdin L. & Picard M. (2012) Quels traits facilitent le transport des graines dans le pelage des ongulés sauvages ? Groupe Chevreuil, 23-25 octobre 2012, Chizé.

[C-COM1] **Baltzinger C. (2011)** Ungulates and their management in France. FURN Workshop 27 Aug. – 01 Sept., Lille Vildmose, Denmark.

C-AFF - Communications par affiche (n=12)

[C-AFF12] Liehrmann O., Guilbert M.-A., Jégoux F., Isselin-Nondedeu F., Locatelli Y. & **Baltzinger C. (2016)** Grooming behaviour, fur quality and attachment position affect epizoochorous detachment time by large ungulates. Ecology & Behaviour, Villeurbanne, France, 27th June – 1st July 2016.

[C-AFF11] Baltzinger M., Mouche J., Mârell A. & **Baltzinger C. (2014)** Les services écosystémiques : Pourquoi ce cadre d'analyse ne permet pas toujours de rendre compte des interactions homme-nature ? Colloque « Évaluer les écosystèmes et les services écosystémiques » La Défense, Paris, 9 décembre 2014.

[C-AFF10] Picard M. & **Baltzinger C. (2013)** Endozoochorous seed dispersal by wild ungulates and its consequences on plant metacommunities in a fragmented landscape. IAVS, Tartu, Estonia, 26-30th June 2013.

[C-AFF9] Pellerin M., Picard M., Saïd S., Baubet E. & **Baltzinger C. (2012)** Variations saisonnières du potentiel de dispersion des plantes par les ongulés sauvages. 8^{ème} colloque d'Ecologie des Communautés Végétales ECOVEG 8, Nancy, 28-30 mars 2012.

[C-AFF8] Baltzinger C. , Picard M., Benoit-Valièrgue H., Saïd S., Bideau E., Bec M. & Baubet E. (2010) Forest-dwelling ungulates and seed dispersal: a comparative approach to three different species: roe deer, red deer and wild boar. 8th International Symposium on Wild Boar and Other Suids, York (UK), 1-4 september 2010.

[C-AFF7] Baltzinger C. , Picard M., Benoit-Valièrgue H., Saïd S., Bideau E., Bec M. & Baubet E. (2010) DIPLO - Dissémination des Plantes par 3 ongulés sauvages. Ecologie 2010, Montpellier, 2-4 septembre 2010.

[C-AFF6] Mårell A. & Baltzinger C. (2010) Revue historique de l'utilisation des dispositifs enclos-exclos en milieu forestier. Ecologie 2010, Montpellier, 2-4 septembre 2010.

[C-AFF5] Baltzinger C. , Picard M., Benoit-Valièrgue H., Saïd S., Bideau E. & Bec M. (2010). Forest-dwelling ungulates and seed dispersal using a comparative approach of three different species: roe deer, red deer and wild boar. 5th International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal (1985-2010), Montpellier, 13-18 June 2010.

[C-AFF4] Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J.-F. & Dupouey J.-L. (2010) Deer mediated progression of a rare plant species. 5th International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal (1985-2010), Montpellier, 13-18 June 2010.

[C-AFF3] Mårell A. & Baltzinger C. (2010) Effets des ongulés sauvages sur la dynamique végétale forestière. 6^{ème} colloque d'Ecologie des Communautés Végétales, Université de Rouen, du 31 Mars au 2 Avril 2010.

[C-AFF2] Baltzinger C., Galan M., Denis M. & Pépin D. (2005). Using bed characteristics to identify red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in the field. In XXVIIth Congress of the International Union of Game Biologists (Ed. K. Pohlmeier), pp. 274-276. DSV-Verlag Hamburg, Hannover.

[C-AFF1] Baltzinger C. (2000) Winter bedsite selection by two sympatric ungulates, red (*Cervus elaphus* L.) and roe deer (*Capreolus capreolus* L.), in the Parc National des Cévennes (Bouguès). Ungulate Research Group, Ford Castle, Northumberland, UK. May 30th - June 2nd.

PV – Publications de Vulgarisation (n=7)

[PV7] Baltzinger C. (2015) « Les plantes voyagent avec les cerfs, chevreuils et sangliers » Vénérerie 197 : 56-59.

[PV6] Tournier E. (2014) « Forêt et Gibier ou le difficile équilibre ... » documentaire 52'02'', diffusé le 14/05/2014 sur Seasons

[PV5] Lobera M.-A. (2013) « Le chevreuil à pas feutrés ». Pyrénées magazine 151 : 18-23

[PV4] Baltzinger C. , Picard M., Virfollet D., Bourdin L., Pellerin M., Saïd S. & Baubet E. (2013) Dispersion des plantes par les ongulés sauvages - DIPLO. Lettre d'information Réseau Ongulés sauvages 17: 25-27.

[PV3] Picard M., Virfollet D., Bohême C., Pellerin M., **Baltzinger C. et Ballon P. (2013)** « Dispersion des Plantes par les Ongulés forestiers – DIPLO ». Covalences.

[PV2] Baltzinger C. (2011) « Le sanglier semeur des forêts ». Sanglier et techniques de la chasse

[PV1] Baltzinger C. (2011) « Ongulés sauvages des forêts : attention, transport de graines ! » dans Quelle forêt pour les hommes ?, éditions Cemagref.

AP – Autres Productions (n=8)

[AP8] Milotić T. et al. (2015) The role of dung beetle assemblages in dung removal and decomposition, secondary seed dispersal, and seed germination along a bioclimatic gradient. Preliminary results of the 2014 ALTER-Net Multi-Site Experiments. 38 p.

[AP7] Lepeigneul O. & Baltzinger C. (2014) Rapport technique DYSPERSE 2.1 Bilan des données sur les collisions avec la grande faune. 21 p.

[AP6] Gosselin M., Valadon A., Bergès L., Dumas Y., Gosselin F., Baltzinger C. & Archaux F. (2006). Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des connaissances et recommandations. 161 p.

[AP5] Mårell A., Guillemard P., Launay S. & Baltzinger C. Site web du projet Dysperse <https://dysperse.irstea.fr/>

[AP4] Baltzinger C., Rocquencourt A. & Ballon P. (2004). Prise en compte des cervidés dans la révision d'Aménagement de la forêt domaniale de Perseigne pour la période 2004-2024. Rapport Cemagref, Nogent/Vernisson 53 p.

[AP3] Baltzinger C. (2003) Sélection des sites de repos par le cerf (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) vivant en sympatrie en forêt tempérée de moyenne montagne. Thèse de doctorat, ENGREF, Paris, France.

[AP2] Baltzinger C. & Fuhr M. (2001). Comparaison de méthodes d'estimation de la ressource ligneuse en forêt de Counami : rapport final. STIR Tropicale ONF, Cayenne. 16p.

[AP1] Baltzinger C. (1997) Impact d'un grand herbivore sur la dynamique de régénération de *Thuja plicata* après perturbation sur les îles de la Reine Charlotte (Canada). DEA de Biologie, Ecologie, Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.

ACTIVITES PEDAGOGIQUES D'ENCADREMENT

Post-doc - Encadrement de jeunes chercheurs (n=3)

[Post-doc 3] Albert A. 2012-2014. Taux d'encadrement **60%**. Dispersion des plantes à longue distance : prédire le rôle des ongulés dans la dispersion des plantes en milieu tempéré en adoptant une approche comparative par traits fonctionnels des graines, des vecteurs et des interactions plantes-vecteurs. Co-encadrée par Anders Mårell, Irstea, Nogent-sur-Vernisson.

[Post-doc 2] Pellerin M. 2010-2011. Taux d'encadrement **70%**. Etude de la dispersion à longue distance pour une guildes d'ongulés sauvages. Co-encadrée par Sonia Saïd et Eric Baubet, ONCFS/DER, Birieux.

[Post-doc 1] Adrados C. 2005-2007. Taux d'encadrement **80%**. Description des patrons de sélection des sites de reposée par le cerf élaphe en milieu forestier, apport des suivis de cerf par la localisation au GPS. Co-encadré par Dominique Pépin, INRA/Irgm, Castanet-Tolosan.

PhD - Encadrement de doctorants (n=3)

[PhD 4] Shukla U. 2016-2019. Taux d'encadrement **80%**. Epizoochory by large ungulates and the response of plants to fast changing environments. Co-encadré par Björn Reineking, Irstea

[PhD 3] Picard M. 2011-2014. Taux d'encadrement **90%**. Influence de la dispersion endozoochore sur la composition des communautés végétales : une approche fonctionnelle basée sur trois ongulés sauvages. Université d'Orléans. Co-encadrée par Frédéric Gosselin, Irstea, Nogent-sur-Vernisson.

[PhD 2] Chollet S. 2009-2012. Taux d'encadrement **50%**. De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf - Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii. Université de Montpellier. Co-encadrée par Jean-Louis Martin, Cefe-CNRS, Montpellier.

[PhD 1] Boulanger V. 2006-2010. Taux d'encadrement **50%**. Pression d'herbivorie et évolution des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité végétale en milieu forestier. Université de Nancy. Co-encadrée par Jean-Luc Dupouey, INRA/EEF, Champenoux et Sonia Saïd, ONCFS/DER, Birieux.

MSc - Encadrement d'étudiants de Masters (n=15)

[MSc15] Jégoux F. 2015-2016 Taux d'encadrement **10%**. Impact de la chasse sur les déplacements des biches et sur la dispersion de graines véhiculées dans leur pelage : application au Domaine National de Chambord. M2R Ethologie et Ecophysiologie, Strasbourg

[MSc14] Liehrmann O. 2015-2016 Taux d'encadrement **100%**. Evaluation expérimentale du temps de détachement des diaspores par épizoochorie : effets de la qualité du pelage et des comportements de toilettage chez trois ongulés. M2R Ecologie Comportementale, Evolution et Biodiversité, Tours

[MSc13] Masson M. 2014-2015 Taux d'encadrement **20%**. Analyse multi-échelle de la fragmentation du paysage sur la structure génétique des populations de cerf en Sologne (*Cervus elaphus*). M2R Biodiversité, Ecologie et Evolution, Toulouse.

[MSc12] Messaoudi Y. 2012-2013. Taux d'encadrement **10%**. Etude expérimentale du temps de rétention endozoochore des graines chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*). M1 Biodiversité, Ecologie et Environnement, Rennes.

[MSc11] Lalleroni A. 2012-2013 Taux d'encadrement **80%**. Endozoochorie par une population relictuelle d'ours brun (*Ursus arctos*) dans le massif des Pyrénées. M2Pro Sciences de l'Environnement Terrestre, Marseille.

[MSc10] Mermoud M.-H. 2011-2012. Taux d'encadrement **30%**. Etude des patrons de réponse de la strate arbustive à la pression d'herbivorie du chevreuil (*Capreolus capreolus*). M2R Ecologie, Evolution, Biométrie, Lyon.

[MSc9] Bohême C. 2011-2012. Taux d'encadrement **100%**. Etude du transport des graines dans le pelage des ongulés sauvages : quels traits facilitent le transport épizoochore par les ongulés sauvages ? M2R Ecologie-Ethologie, Université Jean Monnet, Saint-Etienne

[MSc8] Picard M. 2010-2011. Taux d'encadrement **100%**. The role of wild ungulates in plant dispersal with particular considerations about seed retention time. M2R Biodiversité, Ecologie et Evolution, Toulouse.

[MSc7] Bourdin L. 2010-2011. Taux d'encadrement **60%**. Les perturbations du sol par les ongulés sauvages: des zones favorables à la végétation ? M2R Ecosystèmes Terrestres, Orléans.

[MSc6] Virfollet D. 2010-2011. Taux d'encadrement **100%**. Etude de la zoochorie chez trois ongulés sauvages. M2R Ecosystèmes Terrestres, Orléans.

[MSc5] Picard M. 2009-2010. Taux d'encadrement **100%**. Etude prospective et comparative du rôle des ongulés sauvages dans la dispersion des plantes. M2Pro Environnement-Aménagement, Metz.

[MSc4] McKenzie A. 2009-2010 Taux d'encadrement **70%**. Monitoring the effects of deer on plant abundance and diversity in old-growth coastal temperate rainforests, Haida Gwaii, British Columbia. Master of Forest Conservation, Ottawa (Canada).

[MSc3] Stroh N. 2006-2007 Taux d'encadrement **90%**. Grands herbivores et diversité de la végétation en forêt tempérée: une approche expérimentale. M2R Ecologie, Biodiversité, Evolution, Paris.

[MSc2] Boulanger V. 2005-2006 Taux d'encadrement **50%**. Influence des grands herbivores sur la diversité végétale : cas de la forêt domaniale d'Arc en Barrois. M2R Ecologie, Biodiversité, Evolution, Paris.

[MSc1] Girard F. 2004-2005. Taux d'encadrement **90%**. Suivi des équilibres flore - cervidés : indice de consommation et stratégie d'échantillonnage des grands massifs forestiers à Cerf. M2R Ecosystèmes Terrestres, Orléans.

BTS - Encadrement d'étudiants de BTS (n=2)

[BTS 2] Barrier R. 2007. Taux d'encadrement **80%**. Impact des cervidés sur la diversité floristique - Etude du cas d'un massif témoin et comparaison avec un massif fortement sollicité. BTSA Gestion forestière, LEGTA des Barres, Nogent-sur-Vernisson

[BTS 1] Mandret M. 2000. Taux d'encadrement **90%**. Etude des déterminants de végétation impliqués dans la sélection estivale des reposées pour le cerf et le chevreuil sur la forêt domaniale du Bougès (Parc National des Cévennes). BTSA Gestion forestière, LEGTA des Barres, Nogent-sur-Vernisson.

Inq - Encadrement d'étudiants ingénieurs (n=3)

[Ing 3] Guilbert M.-A. 2015-2016. Taux d'encadrement **50%**. Etude du transport et de la dispersion des graines par les ongulés sauvages. Projet de fin d'études, PolyTech Tours (A5).

[Ing 2] Magueur A. & Jacquet A. 2005. Taux d'encadrement **100%**. Suivi des équilibres flore-cervidés - indice de consommation et stratégie d'échantillonnage des massifs forestiers à Cerf : cas du sous-massif des Bordes. Institut National d'Agronomie Paris-Grignon (A1)

[Ing 1] Millot M.-L. 2004. Taux d'encadrement **100%**. Comment étudier l'influence des cervidés sur la diversité végétale en forêt? - Synthèse bibliographique. La population de chevreuils en forêt de Montargis - Eléments de la relation faune-flore. Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers (A4)

Lic – Encadrement d'étudiants en licence professionnelle (n=1)

[Lic 1] Leclère M. 2007. Taux d'encadrement **50%**. Impact et évolution à court et moyen termes de l'abrutissement des cervidés sur la végétation, en forêt d'Arc-en-Barrois (52). Licence professionnelle Biologie appliquée aux espaces naturels, Anglet.

DEVENIR DES ETUDIANTS ENCADRÉS

Niveau	Etudiant	Période d'encadrement	Poste actuel
Post-doc 3	Albert-Daviaud Aurélie	2012-2014	Post-doctorat Royal Botanic Kew Garden (UK)
Post-doc 2	Pellerin Maryline	2010-2011	Ingénieure de Recherche ONCFS
Post-doc 1	Adrados Christophe	2005-2007	Professeur SVT collège
PhD 3 MSc 5 MSc 8	Picard Mélanie	2011-2014 2009-2010 2010-2011	Chef de projet environnement en bureau d'études (Valenciennes)
PhD 2	Chollet Simon	2009-2012	Maitre de conférences, UMR Écobio (Rennes)
PhD 1 MSc2	Boulangier Vincent	2006-2010 2005-2006	Chargé de R&D écologie-biodiversité ONF
MSc1	Girard Frédéric	2004-2005	Gérant Et-Nat – bureau d'études en écologie et mi-temps dans l'éducation nationale
MSc3	Stroh Noémie	2006-2007	Scuba Production (vidéo sous-marine)
MSc4	McKenzie Annie	2009-2010	Service Canadien de la Faune (Gatineau, Québec)
MSc6	Marques-Virfollet Daphné	2010-2011	Chargée de mission biodiversité FNE Centre Val de Loire
MSc7	Bourdin Laurence	2010-2011	Enseignante d'aménagement espaces naturels au LEGTA de Vendôme
MSc9	Bohème Céline	2011-2012	Assistance d'éducation en lycée et préparation Capes SVT
MSc10	Mermoud Mathilde-Héloïse	2011-2012	Directrice adjointe en communauté de communes, responsable des services techniques (Haute-Savoie)
MSc11	Lalleroni Aurélie	2012-2013	Chargée de sécurité et gestion environnementale (DOW Chemical, Sophia-Antipolis)
MSc12	Messaoudi Yness	2012-2013	En recherche de thèse
MSc13	Masson Mélusine	2014-2015	Préparation Capes SVT
MSc14	Liehrmann Océane	2015-2016	CDD au Centre for Agriculture & Biosciences International, en recherche de thèse
MSc15	Jégoux Flore	2015-2016	Recherche de thèse
BTS 1	Mandret Mathieu	2000	Chargé d'ouvrage à la Roannaise de l'Eau
BTS 2	Barrier Rachel	2007	Technicienne de Recherche Irstea (Grenoble)
Ing 3	Guilbert Marie-Alice	2015-2016	Fin d'études PolyTech', CDD mairie La Roche-sur-Yon
Ing 2a	Magueur Anaëlle	2005	Coordinatrice de l'antenne de Brest du Forum des marais atlantiques
Ing 2b	Jacquet Antoine	2005	Consultant société de conseil Oresys
Ing 1	Millot Marie-Laure	2004	Brasserie (bière, limonade) et prestation pour travaux agricoles avec traction animale
Lic 1	Leclère Mathieu	2007	Responsable magasin de ski – Bootfitter (Tignes)

RÉSUMÉ

Les processus successifs de filtrage écologique dont le frein à la dispersion (la capacité des plantes à atteindre un environnement), le filtre environnemental (contraintes abiotiques locales à l'installation des plantes), et les interactions biotiques entre plantes (compétition, facilitation) et avec d'autres niveaux trophiques agissent sur le pool régional de plantes pour créer localement des assemblages de plantes dynamiques et transitoires.

Les ongulés herbivores autochtones dispersent régulièrement de nombreuses diaspores (zoochorie), créent localement de l'hétérogénéité chimique et physique par des perturbations du sol de faible surface (effets d'ingénierie) et consomment sélectivement les plantes (herbivorie), façonnant ainsi les assemblages de plantes en intervenant à chaque niveau de filtrage écologique. Les processus écologiques par lesquels les grands ongulés affectent localement les conditions abiotiques et biotiques rendent les communautés de plantes plus sujettes à l'invasion par des espèces non résidentes (à la fois colonisatrices autochtones et invasives exotiques) ; je discute ainsi du rôle des ongulés sauvages dans la fluctuation des ressources disponibles pour l'assemblage des communautés végétales dans le cadre de la théorie de l'invasibilité proposée par Davis *et al.* (2000). En particulier, j'illustre comment les mécanismes complémentaires de dispersion zoochore par une guildes de grands ongulés modulent la composition et les patrons de distribution spatiale des assemblages de plantes.

Je présente dans ce manuscrit différents résultats traitant des effets des ongulés sauvages comme filtre écologique. Par exemple, une méta-analyse européenne basée sur les traits des plantes montre comment l'endozoochorie, l'épizoochorie sous les sabots et dans le pelage filtrent différenciellement le pool régional de plantes. Les interactions entre traits des vecteurs, des diaspores et des plantes interviennent dans les trois phases de la dispersion (émigration, transfert et immigration) et l'efficacité de la dispersion. Je mets aussi en évidence comment les ongulés combinent étroitement zoochorie et effets d'ingénierie physique et chimique.

Ainsi, mes collègues et moi suggérons que les ongulés herbivores, en tant que vecteurs quotidiens, sélectifs et à longue distance des diaspores peuvent jouer un rôle déterminant dans les dynamiques spatiales et temporelles des méta-communautés. Ces animaux sont susceptibles de moduler la réponse des plantes aux changements globaux contemporains : fragmentation des habitats, changement d'utilisation des terres et réchauffement climatique, et ont probablement contribué aux patrons passés de migration post-glaciaire. En tant que consommateurs primaires, ils occupent une position clé au sein de la chaîne alimentaire et peuvent ainsi concurrencer d'autres groupes, comme l'entomofaune, dans l'accès aux ressources avec de potentiels effets de cascades trophiques sur les communautés d'oiseaux.

Au travers des multiples interactions dans lesquelles sont impliqués les ongulés sauvages, nous avons à les considérer plus généralement comme des acteurs dynamiques dans les assemblages de plantes, le fonctionnement des écosystèmes et des agents potentiels de restauration d'habitats dégradés via la zoochorie et les effets associés d'ingénierie.

MOTS CLÉS

Interactions plantes-animaux ; zoochorie; herbivorie; ingénierie physique et chimique; ongulés; filtre écologique; assemblage de plantes