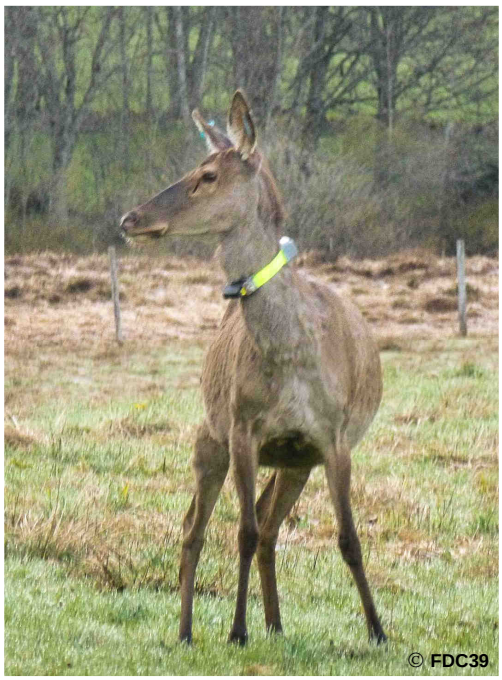
INTERREG CERF IVA

OBSERVATOIRE : LE CERF SUR LE MASSIF JURASSIEN

RAPPORT SCIENTIFIQUE


© FDC39

© FDC39

© D. Chenesseau-ONCFS

Vincent TOLON*, Delphine CHENESSEAU*, Christophe FERRIER*, Claude FISHER, Jérôme BOMBOIS***, Sonia SAID***

* Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS)

** Haute école du paysage, d'ingénierie et d'architecture de Genève (Hepia)

*** Fédération des Chasseurs du Jura

Avec la collaboration de : **Patrick PATTHEY******

**** Direction générale de l'environnement, Canton de Vaud

Tables des matières

REMERCIEMENTS **5**

I. INTRODUCTION GENERALE **7**

II. CONTEXTE **8**

A. Programmes INTERREG III-A et IV-A **8**

B. Objectifs et méthodes de capture préconisées – Choix de la programmation des colliers **8**

III. DESCRIPTIFS DES MILIEUX **10**

A. Dôle-Gex-Versoix **10**

B. Longchaumois **10**

C. Chaux-Neuve **10**

C. Marais de Lavours **10**

IV. DEROULEMENT DU TERRAIN **12**

A. Récapitulatif des colliers posés **12**

B. Retour d'expérience des opérations de capture – préconisations – évolution des techniques **13**

IV. ANALYSE DES DONNEES **15**

A. Analyse multi-échelle des déplacements **15**
1. Introduction 16
2. Méthodes 16
3. Résultats 17
4. Discussion 26

B. Analyse de la présence sur les zones de comptage : une aide pour le suivi des populations **28**
1. Introduction 29
2. Méthodes et Résultats 30
3. Discussion 39

C. Déterminismes environnementaux de la migration : approche inter-populationnelle **41**
1. Introduction 42
2. Méthodes 42
3. Résultats 45
4. Discussion 50

REFERENCES 53

ANNEXES

Annexe 1 : Probabilité de présence sur les zones de comptage des Alpes Suisses 55

Annexe 2 : Utilisation de l'espace par mois, pour le jour (jaune) et la nuit (bleu) de Désirée sur le Marais de Lavours 59

Annexe 3 : Fiches de déplacements des animaux équipés de colliers GPS/GSM 61

Remerciements

Un remerciement tout particulier aux personnes qui ont permis la capture et le marquage des cerfs, ainsi qu'aux personnes qui ont participées aux panneautages. Ces opérations ont nécessité un investissement et une connaissance parfaite du terrain, travail principalement de nuit, sous des conditions météorologiques parfois extrêmes.

Patrick GAULARD, Jacki RUAT de la Fédération des Chasseurs de l'Ain ; David CLERC de la Fédération des Chasseurs du Doubs ; Jérôme BOMBOIS, Michaël MARILLIER de la Fédération des Chasseurs du Jura ; Christian BOMBOIS, Christophe FERRIER, Philippe GASNE de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage ; Didier DUBELLY, Jean-Pierre PERRUCHOUD, PIERACCI garde faune du canton de Genève.

Et grâce aux conseils experts de Jean-Luc HAMMAN, François KLEIN de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

Nos remerciements s'adressent également aux cantons de Berne, Fribourg, Vaudois et à l'Office fédéral de l'Environnement qui ont mis gracieusement à disposition les données du suivi des Préalpes Suisses. Ces données ont pu être collectées grâce à l'engagement sans faille des surveillants de la faune (Gérard BEAUD, Alexandre CHAPPALLEY, Christian JAQUET, Toni JENNY, Fabrice MARADAN, Guy MENOUD, Jean-Claude ROCH, Pierre JORDAN, Erich PEISSARD, Michel PHARISA, Peter ZYSSET, Peter SCHWENDIMANN, Walter KUNZ, Rolf ZUMBRUNNEN, au coordinateur de FaunAlpin (Christian WILLISCH).

I. Introduction générale

Face à l'augmentation globale des populations d'ongulés sur le territoire européen, le développement de nouveaux outils d'évaluation objective et de gestion de leurs populations devient un enjeu majeur. De part leurs abondances, leurs distributions et leurs mouvements, les grands herbivores peuvent avoir un impact important sur les communautés végétales et les cycles écologiques sous-jacents, avec des conséquences écologiques et économiques parfois néfastes comme bénéfiques. Ces espèces ont également un fort intérêt cynégétique et c'est d'ailleurs principalement par ce moyen que ces populations peuvent être régulées. La détermination des plans de chasse et des étendues sur lesquelles ils doivent être appliqués, intervient donc dans un contexte écologique, économique et humain complexe et se doit d'être la plus ajustée possible afin d'atteindre un objectif de gestion donné. Pour se faire, il est important de connaître l'état des populations locales de grands herbivores, tant sur leurs abondances que sur leurs distributions et mouvements. La compréhension des déplacements de grands herbivores peut notamment aider à délimiter les populations, sous populations ou métapopulations suivant l'importance des échanges existant entre plusieurs sous-espaces. Ceci devrait aider les équipes de gestionnaires à mettre en place si besoin une gestion concertée des ongulés, tant sur l'évaluation que la régulation des populations locales, suivant les connexions observées entre différentes zones.

Lorsqu'il est présent dans un massif, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) est une espèce gibier très prisée par les chasseurs locaux et témoigne plus largement d'une richesse écologique importante. Il peut néanmoins créer d'importants problèmes d'abroutissement sur des arbustes ayant un fort intérêt sylvicole. La gestion raisonnée du cerf devient donc cruciale au sein de l'équilibre forêt-gibier et, plus largement, dans une perspective de développement durable. Cet animal, le plus grand des ongulés sauvages d'Europe, a d'importantes capacités de déplacement. Ceci pose donc, plus que jamais, la question de la délimitation spatiale de ses populations lorsque des comptages et des plans de chasses doivent être établis localement.

En France, alors que le cerf avait disparu du massif du Jura, il apparaît depuis plusieurs décennies une recolonisation de cette zone, probablement à partir de populations environnantes comme celle du Bassin Genevois. Une gestion commune entre les gestionnaires des Cantons de Genève-Vaud et la Fédération des Chasseurs de l'Ain (Pays de Gex) a été mise en place il y a une quinzaine d'année, se traduisant notamment par une mise en place concertée des comptages et des plans de chasse. Elle s'est étendue à la FDC du Jura en 2006. Il manquait néanmoins une vision claire des déplacements réels effectués par le cerf sur ces différentes zones, qui pourrait permettre de renforcer ou modifier la manière dont toutes ces unités de gestion travaillent ensembles. Il a donc été décidé d'équiper des animaux de collier GPS sur ces différentes zones, via notamment le financement par un projet INTERREG IV, afin de les suivre au quotidien. Plus largement cette problématique pourrait permettre d'améliorer la connaissance sur le cerf dans des environnements contrastés (du milieu semi-urbain au milieu montagnard).

Ce rapport scientifique restitue les résultats de ce projet et s'articule autour de trois chapitres. Le premier dresse un état des lieux concernant les déplacements observés sur le périmètre INTERREG, en utilisant une approche multi-échelles (période intra, inter journalière, saisonnière et annuelle) avec un focus particulier sur les départs de migration, suivant les conditions environnementales et sur les déplacements induits par la chasse sur une forêt du massif jurassien (le Massacre). Le second chapitre traite de l'estimation de la probabilité de présence des animaux équipés sur les différentes zones de comptage. Celle-ci pourrait permettre, sous différentes hypothèses, d'évaluer la détectabilité des individus et la proportion de la population observée lors des comptages. Le troisième chapitre élargi l'approche en étudiant les facteurs environnementaux associés à l'intensité de migration parmi cinq populations européennes dont celle du périmètre INTERREG. Ce travail vise à généraliser au maximum ses conclusions afin de publier un article scientifique dans une revue d'écologie internationale. Il pourrait néanmoins avoir des retombées locales en aidant les gestionnaires à identifier certains facteurs de migration.

II. Contexte

A. Programmes INTERREG III-A et IV-A

Dans le cadre de la coopération transfrontalière européenne « INTERREG III-A », un programme franco-suisse de « Suivi de la colonisation naturelle du cerf dans le Massif Jurassien » a été réalisé, entre 2005 et 2008, Il s'agissait essentiellement de suivre des populations de cerfs, puis de proposer des mesures de gestion, notamment pour anticiper d'éventuels dégâts sur la forêt.

Ce premier programme était basé sur l'hypothèse d'une évolution relativement lente et localisée de ces ongulés. Les résultats obtenus ont montré une réalité différente, les noyaux de populations étant plus nombreux que prévus. Les modélisations effectuées ont démontré que de grands secteurs sont potentiellement colonisables, sur l'ensemble de la chaîne jurassienne.

En 2010, un nouveau programme européen INTERREG IV-A a été initié par une trentaine de partenaires franco-suisse. Intitulé « Le cerf dans le Massif Jurassien », il offre l'opportunité d'étendre et de préciser les précédant travaux sur le cerf. Il doit permettre notamment de :

1. **Répondre de manière plus efficace aux problèmes attendus de dégâts forestiers, et selon les particularités des différentes zones jurassiennes.**
2. **Renforcer la communication à propos de cette « nouvelle » espèce.**
3. **Définir pour chaque population des politiques de gestion, et installation de structures de gestion par massif.**

Une des actions majeures de ce programme, est d'étendre la connaissance des populations de cerf élaphe sur le Massif Jurassien à partir de nouveaux sites, et de mieux comprendre le fonctionnement des populations déjà installées. Pour ce faire, en France, 18 biches ou bichettes ainsi que 3 mâles ont été équipées de collier GPS/GSM, ainsi que 7 biches et 8 mâles en Suisse.

Pour ce rapport scientifique, il a été décidé de traiter et comparer 3 jeux de données : les données collectées dans le Bassin Genevois (Suisse), le Massif Jurassien (France-Suisse) et la Petite-Pierre (Bas-Rhin). Au cours de l'analyse trois autres populations (2 Belges, 1 Alpes suisses) ont été inclues dans le dernier chapitre. Pour ce faire, les partenaires scientifiques du programme ont souhaité l'embauche d'une personne de niveau bac + 8 sur 9 mois pour l'analyse des données collectées par ces colliers.

B. Objectifs et méthodes de capture préconisées – Choix de la programmation des colliers

En France, 3 zones de capture ont été déterminées. Ces opérations de capture ont des objectifs et des méthodes différents :

- Dôle – Gex

Dans ce secteur, la population de cerf est établie. En hiver, une partie des animaux fréquentent des zones urbanisées dont la configuration pourrait se prêter à une capture nocturne au filet (le panneautage). En été, une partie de ceux-ci se dispersent et ne sont plus présents dans cette zone. L'objectif est de suivre 10

individus femelles (adultes ou jeunes) durant 56 semaines pour comprendre l'utilisation de l'espace (déplacement saisonnier) par ces individus.

- Chaux-Neuve – Longchaumois

Dans ce secteur, la population n'est pas complètement établie et les individus peu nombreux. La situation géographique permet une capture par cage-pièges (au nombre de 2). Celles-ci sont disposées quelques semaines avant la capture effective. Elles sont appâtées régulièrement pour habituer les animaux à rentrer dans le piège. Des piège-photographiques ont été disposés afin de vérifier la fréquentation des abords et de l'intérieur des cages pièges par les animaux. L'objectif est de suivre 5 individus femelles durant 56 semaines pour comprendre le principe de colonisation de l'espèce et son occupation spatiale.

- Marais de Lavours

Le noyau de population de cerf se situe dans un marais, entouré de parcelles agricoles à haut rendement, à proximité d'une zone de montagne (le Colombier). La configuration du territoire permet une capture diurne au filet. L'objectif est de suivre 3 biches ou bichettes pendant 56 semaines pour comprendre sa répartition spatiale, la fréquentation des différents milieux et appréhender la problématique « dégâts agricoles ».

Les animaux sont équipés de colliers GPS/GSM, disposant d'un système de déclenchement qui provoque la chute du collier après un délai préprogrammé de 56 semaines. Ils sont également dotés d'un émetteur VHF (avec une fréquence unique par collier) pour le suivi approximatif et la recherche du collier lorsqu'il est tombé.

Les colliers sont programmés pour :

- effectuer une localisation GPS toutes les 2 heures (de jour comme de nuit), et d'envoyer via le réseau téléphonique, 1 SMS toutes les 5 localisations. Ce qui permet de suivre en direct les déplacements des animaux équipés. A chaque localisation, l'altitude et la température sont mesurées.
- mesurer l'activité selon 2 axes X, Y, toutes les 5 minutes. L'axe X mesure le mouvement avant / arrière et l'axe Y le mouvement haut / bas. Ces données sont collectées dans la mémoire du collier. Seule la récupération du collier permet l'exploitation de ces données. Le travail d'analyse suivant ne concerne pas ces données d'activité. Elles pourront faire l'objet d'analyses futures.

En Suisse, l'objectif initial était d'équiper des individus, mâles ou femelles, afin de déterminer les corridors de déplacements utilisés entre le massif du Jura et la zone de plaine du bassin genevois, ainsi qu'au sein de cette zone de plaine.

Les captures ont débuté avant le début de ce programme Interreg IV-A, et les données obtenues ont été reprises dans le cadre de ce projet transfrontalier. Les animaux ont été capturés au fusil hypodermique afin de les équiper de colliers GPS/GSM.

Dans un premier temps, les colliers n'ont pas été munis d'un système qui permet de les décrocher automatiquement. Dans un deuxième temps un tel système (drop-off), a également été installé, mais ce dernier est réglé pour s'ouvrir après 2 ans de suivi.

La programmation des colliers consiste en 2 localisations journalières et 6 localisations nocturnes espacées régulièrement. Durant la période du brame, le rythme des localisations est doublé la nuit.

III. Descriptifs des milieux

A. Dôle-Gex-Versoix

Les marais et les forêts (principalement des chênaies) de la Versoix, en zone de plaine, sont en lien direct avec le Massif Jurassien. Ils sont à cheval sur les limites entre le département de l'Ain et les cantons de Genève et de Vaud.

Le massif de la Dôle, sur le versant sud du Jura, est très hétérogène, notamment parce que l'altitude varie de 600 à 1 500 m. En France, il est composé à 30 % de futaie régulière de hêtre, à 20 % de taillis simple ou taillis sous futaie.
Les 50 % restant sont composés de peuplements résineux (sapins et épicéas) ou de peuplements mixtes (hêtraie sapinière avec feuillus précieux). Différents traitements y sont appliqués selon le type de peuplements (futaie régulière ou irrégulière).

Le massif du Massacre, au nord-ouest, dans le département du Jura, est situé entre 1 000 et 1 500 m d'altitude. Cette zone couvre une surface de 5 100 ha dont 3 400 ha boisés. Elle est composée, très majoritairement, de peuplements résineux traités en futaie jardinée. Une des particularités du massif est la difficulté de renouvellement des peuplements résineux, compte tenu des contraintes climatiques liées à l'altitude ainsi que de l'envahissement par le hêtre.

B. Longchaumois

La zone suivie sur Longchaumois s'étend sur environ 4 700 hectares, boisés à plus de 75 % avec comme limite naturelle au nord-ouest la vallée de la Bienne. C'est une alternance de combes plutôt occupées par des espaces ouverts et de crêts boisés, parfois très escarpés comme le Mont Fier. Au sud-est, l'extrémité de la zone est matérialisée par le Bois des Arobiers et le Bois de Ban (forêt syndicale du Massacre). L'altitude s'échelonne entre 900 et 1 400 m, les forêts privées représentent environ 3 000 ha dont 400 ha disposent d'un plan simple de gestion ; le solde (1 700 ha), est constitué de forêts communales. Les peuplements, selon l'Institut Géographique National, sont majoritairement des futaies mixtes (45 %) ou des futaies d'épicéas (38 %) traitées en futaies jardinées. Le restant est inventorié comme étant des peuplements de feuillus (18 %), essentiellement à base de hêtre en mélange avec des érables, tilleuls, sorbiers et alisiers. Ces peuplements sont souvent présents dans les zones de pentes fortes. Mise à part ces zones escarpées, les forêts sont gérées dans un objectif principal de production, tout en intégrant les enjeux environnementaux, avec des bois résineux de grande qualité.

C. Chaux-Neuve

Le massif dit de Chaux-Neuve s'étend du Mont d'Or jusqu'à Chapelle des Bois, dans les hautes-chaînes du Jura. On y trouve deux massifs domaniaux (Risol et Noirmont), des forêts communales et d'importantes forêts privées. Ces forêts sont gérées en quasi-totalité en futaie jardinée résineuse et comportent de nombreuses zones d'estives. Ces prébois sont caractérisés par un mélange de zones ouvertes et de forêts plus ou moins denses (Pessières et hêtraies-sapinières - surface terrière moyenne = 23 m²/ha dont 20 de résineux et 3 de feuillus).

C. Marais de Lavours

Dominé par le Grand Colombier (1 534 mètres), le marais de Lavours s'étend sur 1 800 hectares, dont 474 sont classés en réserve naturelle.

Le marais de Lavours est toujours considéré comme faisant partie de la plaine alluviale du Rhône. Les endiguements fluviaux, les centrales hydroélectriques, les travaux de drainage agricole ont diminué la durée et la fréquence des périodes de submersion. Le milieu en a été profondément modifié.
Depuis les années 70, plus du tiers du marais a disparu au profit des cultures intensives de maïs et des boisements mono spécifiques de peupliers.

Répartition des habitats naturels de la réserve naturelle du marais de Lavours :

- Formations boisées hygrophiles : 34%
- Formations semi-aquatiques : 34%
- Prairies hygrophiles sur tourbe : 21%
- Formations boisées mésophiles : 7%
- Peupleraie et cultures : 2%
- Prairies mésophiles : 1%

IV. Déroulement du terrain

A. Récapitulatif des colliers posés

Au total, côté français, 18 biches ou bichettes ont été équipées de collier GPS/GSM, dont 1 collier tombé précocement a été réutilisé. Seul 1 collier reste à poser à l'heure actuelle. L'échantillon de biche a été renforcé par 3 mâles, grâce à la mise à disposition de colliers par le canton de Genève.

Tableau 1 : Tableau récapitulatif des animaux équipés (en France).

Date de capture	Nom de l'animal	Lieu de capture	Age	Méthode de capture
10/02/2012	**Désirée**	Talissieu (01)	Biche	panneautage
16/02/2012	**Betty**	Vesancy (01)	Bichette	fusils
22/02/2012	**Jessika**	Vesancy (01)	Biche	fusils
26/03/2012	**Ambroise**	Longchaumois (39)	Biche	fusils
28/03/2012	**Lila**	Divonne-les-Bains (01)	Biche	fusils
11/12/2012	**Blanche**	Vesancy (01)	Biche	fusils
13/12/2012	**Etoile**	Vesancy (01)	Biche	fusils
19/12/2012	**Prince** (collier suisse)	Divonne-les-Bains (01)	Mâle	fusils
21/12/2012	**Vanille**	Vesancy (01)	Biche	fusils
08/01/2013	**Eglantine**	Vesancy (01)	Biche	fusils
22/01/2013	**Violette**	Divonne-les-Bains (01)	Biche	fusils
07/02/2013	**Jonquille**	Divonne-les-Bains (01)	Bichette	fusils
14/02/2013	**Myrtille**	Vesancy (01)	Biche	fusils
13/03/2013	**Titan** (collier suisse)	Vesancy (01)	Mâle	fusils
15/03/2013	**Tictac** (collier suisse)	Vesancy (01)	Mâle	fusils
26/03/2013	**Perce-neige**	Ceyzerieux (01)	Biche	fusils
08/05/2013	**Mylla**	Lajoux (39)	Biche	fusils
15/07/2013	**Maguy**	La Mouille (39)	Biche	fusils
21/11/2013	**Blanchette**	Lajoux (39)	Bichette	fusils
14/02/2014	**Valentine**	Beon (01)	Biche	fusils
28/03/2014	**Réussite**	Divonne-les-Bains (01)	Biche	fusils

Table 2 : Tableau récapitulatif des animaux équipés (en Suisse).

Date de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Nom de l'animal	Lieu de capture	Age	Méthode de capture
31/03/2009	01/01/2012	**Fabiola**	Versoix	Biche	fusils
12/11/2009	Données non exploitées	**Coyote**	Versoix	Mâle	fusils
03/11/2010	01/01/2012	**Collioud**	Versoix	Mâle	fusils
15/11/2010	01/01/2012	**Baron**	Versoix	Mâle	fusils
17/11/2010	Données non exploitées	**Daille**	Versoix	Mâle	fusils
24/11/2010	24/11/2010	**Rouphie**	Versoix	Biche	fusils
12/12/2010	01/01/2012	**Bibiche = Daillia**	Versoix	Biche	fusils
15/11/2011	24/02/2012	**Miolan**	Versoix	Mâle	fusils
21/12/2011	01/02/2012	**Courtois**	Versoix	Daguet	fusils
13/12/2012	13/12/2012	**Neige**	Versoix	Biche	fusils
13/12/2012	13/12/2102	**Fabiolle**	Versoix	Biche	fusils
22/12/2012	22/12/2012	**Cocotte**	Versoix	Biche	fusils
24/12/2012	24/12/2012	**Obélix**	Versoix	Mâle	fusils
13/10/2013	13/10/2013	**Junior**	Versoix	Mâle	fusils
19/10/2013	19/10/2013	**Biolina**	Versoix	Biche	fusils

B. Retour d'expérience des opérations de capture – préconisations – évolution des techniques

Sur le Massif Jurassien, côté français, lors de l'élaboration du projet et suite à l'expérience de l'ONCFS en capture de cerf, il avait été envisagé deux méthodes : les cage-pièges ou le panneautage (filet). **Au final les captures ont été toutes faites au fusil hypodermique, sauf pour une biche capturée par panneautage dans le marais de Lavours.**

Plusieurs facteurs naturels et/ou anthropiques peuvent expliquer pour le secteur de Gex-Divonne, le changement du mode de capture :

- Les conditions météorologiques (neige peu abondante en altitude) et une qualité d'herbe suffisante en altitude peuvent expliquer en partie ce changement.
- L'urbanisation : il y a encore quelques années, les villages autour de Gex et Divonne-les-Bains étaient séparés les uns des autres. Aujourd'hui, le maillage urbain et périurbain est continu, créant une barrière artificielle infranchissable. Les zones de gagnage propices aux cerfs ont donc diminué et les animaux se concentrent sur des zones plus restreintes.
- Le dérangement : du fait de cette urbanisation, les particuliers observent souvent des animaux lors de leurs déplacements domicile-travail. Les animaux sont plus craintifs et descendent plus tard sur les zones de nourrissage.
- Le changement de pratique culturale : dans les zones de gagnage hivernales, les prairies se transforment de plus en plus en champs de maïs, impropres à la consommation par les cerfs.

En quelques années, on a pu observer un changement de comportement chez les cerfs : les animaux sont en alerte permanente, ils descendent sur les zones de gagnage de plus en plus tard et se concentrent sur

des zones plus restreintes, à proximité des forêts (zone de refuge).

Dans le secteur Chaux-Neuve – Longchaumois, où les cage-pièges étaient installées, les animaux les ont fréquentés, mais pas de façon régulière et suffisante pour qu'elles soient tendues. En effet, lors du 1er hiver (2011-2012), le laps de temps où les animaux auraient pu se faire prendre dans les pièges, a été trop court. La neige est tombée en abondance, recouvrant presque entièrement les cage-pièges.

Les conditions n'étaient toujours pas réunies pendant le 2ème hiver (2012-2013) pour que les cage-pièges fonctionnent. En effet, la fructification forestière étant abondante, les animaux n'avaient pas besoin de fréquenter les pièges pour s'alimenter. Puis la neige est tombée, rendant inutilisable les cage-pièges.

Figure 1 : Cage-piège installé dans le Doubs en été et en hiver

En Suisse, les captures au fusil hypodermique ont bien fonctionné. Les gardes de l'environnement ont su adapter la technique aux particularités du canton de Genève et le succès de capture s'est ainsi amélioré au fur et à mesure qu'ils acquéraient de l'expérience.

IV. Analyse des données

A. Analyse multi-échelle des déplacements

Résumé :

La **compréhension des patrons et processus de déplacements** individuels est essentielle pour la gestion raisonnée des populations de grands herbivores. L'ampleur de ces déplacements détermine par exemple le **rayon d'action d'une mesure de gestion** appliquée en un point donné, et peut donc directement conditionner le fonctionnement **des unités de gestion voisines les unes des autres**. Dans ce contexte, une approche **multi échelle** des déplacements des cerfs et biches étudiées peut donc être un précieux atout dans le cadre de l'amélioration de leur modalité de gestion. Nous proposons ici d'analyser les déplacements **annuels, saisonniers, journaliers et intra-journaliers** des cerfs et biches équipés de colliers GPS dans le cadre du projet INTERREG. Nous identifions pour chaque échelle **l'emplacement géographique, la distance et l'orientation** de ces mouvements. Afin d'affiner l'approche nous explorerons les liens entre **déplacements saisonniers** (migration) avec les **conditions climatiques** locales, ainsi qu'entre **déplacements journaliers** et les activités de **chasse**.

Contrairement aux **biches suivies qui restent majoritairement cantonnées dans leurs massifs**, la **connexion entre les populations Genevoise et Jurassienne existent pour les mâles** aux échelles annuelles et saisonnières. Des **flux migratoires printaniers et automnaux** entre le Haut-Jura et la plaine, ainsi que dans le bassin genevois ont été démontrés.

Il apparaît de manière notable, des **déplacements récurrents** de plus de 1km **entre le jour et la nuit** sur les **pentes jurassienne** en saison froide, et de l'extérieur de la **forêt de la Versoix** vers le cœur du massif, qui correspondent aux **mouvements entre le couvert forestier le jour et les zones de nourrissage la nuit**.

La saisonnalité des déplacements montrent globalement des **mouvements réduits de mai-juin à septembre-octobre**. Nous observons sur la zone du Massacre que des **activités de chasse** peuvent provoquer le **déplacement de la moitié des biches présentes** avec des fuites allant de **500m à 10km** et durant parfois presque une semaine. Avec les **changements saisonniers de l'environnement** (ex : plus forte abondance de nourriture au printemps-été) et les **comportements de migration** qui amènent les individus à utiliser des environnements différents entre l'hiver et l'été, **la chasse** pourrait aussi être un **facteur d'accroissement des déplacements** inter et intra-journaliers **pendant la saison froide**.

Pour deux années sur trois, les **migrations de printemps** semblent intervenir à **± une semaine de la fonte des neiges** en haute altitude. Nous observons également à **l'automne des migrations par « à-coups » entre 4 et 10 jours après des chutes de neiges successives**. Ces observations laissent donc fortement présager la **prépondérance de la neige** sur le déclenchement des migrations.

Les **migrations quasi-systématiques** des biches entre le pays de Gex et le Haut-Jura, la **connexion au moins par les mâles** entre le Pays de Gex, Vaud et Genève et pour une partie des femelles entre les **massifs** confirme **l'importance de la coordination des unités de gestion** couvrant ces zones, tant sur la **mise en place des comptages** que **l'établissement des plans de chasse**.

1. Introduction

La compréhension des patrons et processus de déplacements individuels est une composante essentielle pour la gestion raisonnée des populations de grands herbivores. L'ampleur de ces déplacements détermine par exemple le rayon d'action d'une mesure de gestion appliquée en un point donné, et peut donc directement conditionner la taille des unités de gestion. Mais cet objectif amène automatiquement la question de l'échelle spatiotemporelle à laquelle peuvent être appréhendés les déplacements. A chaque échelle (ex : inter-annuelle ou journalière, dans l'espace géographique ou au sein d'un domaine saisonnier individuel), différents processus biologiques interviennent et les mouvements existant à une échelle donnée peuvent influencer ceux existant sur d'autres échelles. Une approche multi-échelles des déplacements des grands herbivores peut donc être un précieux atout dans le cadre de l'amélioration de leur modalité de gestion sur une zone donnée.

Aux échelles les plus larges, les déplacements des grands herbivores peuvent être soumis à des processus de dispersion, colonisation ou flux migratoires (Coltman et al., 2003). Le point commun entre ces processus biologiques est que certains individus peuvent se retrouver sur des lieux différents lorsqu'on les considère sur des cycles annuels successifs. A l'échelle infra-annuelle, les herbivores tendent généralement à répondre aux variations spatiotemporelles de leur environnement, tant sur le plan des ressources que du climat ou encore du dérangement, auxquels s'ajoute toute une variété de processus comportementaux (ex : reproduction, comportement anti-prédateur, compétition, tactiques d'exploitation des ressources). Il peut en résulter des comportements de migrations saisonnières ou de nomadisme plus ou moins intenses, amenant notamment les individus à fréquenter des endroits différents entre les saisons (Hebblewhite & Merrill, 2009). Dans d'une saison, les patrons de déplacement peuvent être soumis aux même facteurs environnementaux et comportementaux, pouvant induire une utilisation de l'espace stable, du nomadisme, ou encore toutes les stratégies possibles entre ces deux extrêmes (ex : shifts journaliers, hebdomadaires ou mensuels entre des sous-parties du domaine saisonnier, Morellet et al., 2013). Enfin, à l'échelle intra-journalière, les grands herbivores peuvent répondre aux variations circadiennes de leur environnement (ex : dérangement, conditions climatiques) en privilégiant certaines activités (ex : nourrissage ou repos) et certains habitats (ex : prairies ou forêts) suivant l'alternance jour/nuit (Leblond et al., 2010).

Caractériser ces déplacements (ex : distance, orientation, localisation), chacun aux échelles temporelles correspondantes, peut offrir une vision d'ensemble du fonctionnement spatial d'une population permettant d'ajuster au mieux les modalités de sa gestion. La présence de grands déplacements peut par exemple amener plusieurs unités de gestions indépendantes à fonctionner de manière coordonnée. Inversement, de faibles déplacements impliqueront que chaque unité de gestion devient responsable du devenir local des populations. Nous proposons ici d'analyser les déplacements annuels, saisonniers, journaliers et intra-journaliers des cerfs et biches équipés de colliers GPS dans le cadre du projet INTERREG. Nous identifions pour chaque échelle l'emplacement géographique, la distance et l'orientation de ces mouvements. Afin d'affiner l'approche, nous explorerons les liens entre déplacements saisonniers (migration) avec les conditions climatiques locales, ainsi qu'entre déplacements journaliers et les activités de chasse.

2. Méthodes

A partir de la base de données de localisation GPS comprenant 20 biches et 8 cerfs répartis entre le Canton de Genève (Versoix), le Pays de Gex et le haut plateau du Jura, nous avons mesuré différents déplacements correspondant aux quatre échelles temporelles prédéfinies (annuelle, saisonnière, journalière, intra-journalière).

A l'échelle annuelle, nous avons subdivisé les trajets individuels en portion de trajets sur des périodes allant de 9 à 12 mois. Nous avons calculé le barycentre des localisations des deux premières et des deux dernières semaines des trajets annuels, nous permettant de cartographier le déplacement annuel et de mesurer sa distance.

A l'échelle saisonnière, nous n'avons conservé que les suivis sur le cœur de la saison d'estive (juin-

septembre) et d'hivernage (novembre-février), afin de bien opposer les deux saisons. Nous avons alors calculé le barycentre des localisations saisonnières permettant de cartographier les déplacements intersaisons successifs.

A l'échelle inter-journalière, nous avons simplement calculé les barycentres de toutes les localisations d'une journée (point de départ) que nous avons associé aux barycentres des localisations du jour suivant (point d'arrivé).

A l'échelle intra-journalière, nous avons mesuré les déplacements, pour chaque journée de suivis, à partir des barycentres des localisations au cœur de la période diurne (10h-16h, point de départ) et au cœur de la période nocturne suivante (22h-4h, point d'arrivée).

En complément, nous calculons les surfaces des domaines vitaux et des noyaux annuels (kernel 95 % et 50 %, h-fixe = 300) ainsi que les surfaces des domaines mensuels (kernel 95%). Nous étudions enfin, comment varient les déplacements inter et intra-journaliers, ainsi que les surfaces des domaines mensuels en fonction des mois.

Afin de faire une exploration succincte des causes environnementales de certains déplacements, nous avons comparé les séries temporelles des données météorologiques journalières des stations de Divonne (basse altitude), Mijoux, Lamoura et Les Rousses (haute altitude, Météo France), ainsi qu'une mesure satellitaire de productivité végétale (NDVI) avec les dates de migration estimées sur les individus exprimant un comportement migrateur manifeste (changement de domaine saisonnier en moins de 3 jours avec une absence de retour dans le mois suivant).

A plus fine échelle, nous avons croisée les dates de chasses connues sur la forêt du Massacre avec les déplacements observés à proximité de cette zone. Nous avons étudié comment évoluait la distance à la zone de battues en fonction du temps, depuis un jour avant à six jours après la battue. Nous avons différentié les mâles des femelles et, pour les femelles uniquement, les individus situés initialement (le matin avant la battue) à moins de 500 m, de 500 à 1000 m et de 1000 à 1500 de la zone de battue.

3. Résultats

a) Biches : déplacement multi-échelle

A l'échelle annuelle, nous observons sur les biches, trois déplacements majeurs sur les 15 suivis annuels de plus de 9 mois (Fig. 2). Deux d'entre eux, d'environ 6,5 km, se font depuis les pentes de Divonne vers le plateau du Jura, ce qui correspond à deux biches (« Blanche » et « Etoile ») qui n'effectuent apparemment pas de migration automnale à la suite de leur migration printanière (les individus sont encore présents en altitude jusqu'à mi décembre, ce qui n'exclue pas néanmoins un retour assez tardif après la fin des suivis GPS). Un autre déplacement de 18 km se fait en sens inverse depuis Longchaumois jusqu'au pays de Gex (« Ambroise »). Ce trajet s'effectue de manière séquentielle en 2012, avec une première halte de mi-mai à début septembre proche du Massacre, puis de septembre à début décembre proche de la crête jurassienne avant de descendre sur le Pays de Gex. Quasiment aucun déplacement annuel marqué n'est observable sur la zone de Genève et aucune transition n'existe entre cette zone et la France.

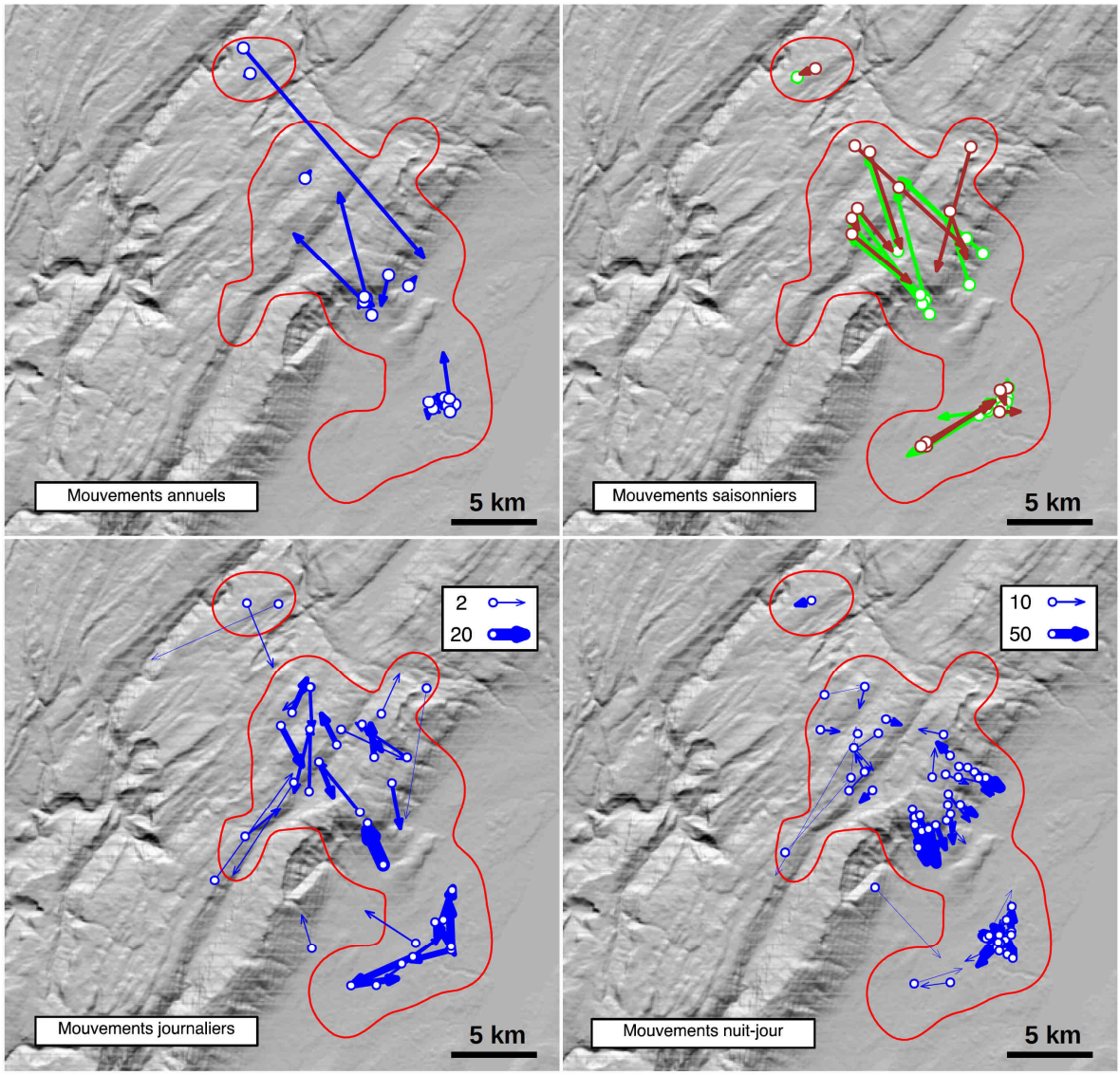


Figure 2 : Cartographie des déplacements observés sur les biches équipées à quatre échelles temporelles différentes. Le périmètre rouge représente 95 % de la distribution du nombre total des localisations GPS (mâles + femelles). Mouvements annuels : début et fin de suivis durant au moins 9 mois. Mouvements saisonniers : les flèches vertes représentent un déplacement saisonnier d'hiver à été (migration de printemps) et les flèches brunes un déplacement d'été à hiver (migration automnale). Mouvements journaliers : déplacement de plus de 2000 m sur 24h. Mouvements nuit-jour : depuis le cœur du jour (10h-16h, points blanc) vers le cœur de la nuit (22h-5h, pointe de la flèche). A l'échelle journalière et intra-journalière, les déplacements similaires (point de départ et d'arrivée proches) sont regroupés en classes (par un algorithme kmeans) et l'épaisseur des flèches traduit le nombre de répétition observée (ex : jusqu'à 20 fois pour déplacements journaliers et jusqu'à 50 fois pour les déplacements jour-nuit).

A l'échelle saisonnière nous observons, parmi les 34 déplacements intersaisons (printemps/été ou été/automne) des migrations systématiques depuis la partie supérieure du pays de Gex vers le plateau du Jura au printemps, et en sens inverse en automne (Fig. 2). Nous observons également quelques évènements de migration sur Genève depuis la forêt de Versoix vers les massifs forestiers de Chevry (France) au printemps, puis en sens inverse en automne.

Les déplacements inter-journaliers les plus importants (> 2000 m) s'effectuent au sein du périmètre Genevois (forêt de Versoix jusqu'aux forêts de Chevry), sur les pentes jurassiennes entre Gex et Divonne ainsi qu'au sein du plateau Jurassien, dans et autour de la forêt du Massacre (Fig. 2). Notons néanmoins que seulement 261 déplacements inter-journaliers supérieurs à 2000 m ont été observés sur les 6799 mesurés (soit 3,83% des cas), ce qui montre que ces transitions restent rares (à titre informatif ce nombre monte à 762, soit 11,21 % lorsque l'on considère les déplacements inter-journaliers supérieurs à 1000 m).

A l'échelle intra-journalière, nous observons les déplacements nuit-jour les plus importants (> 1000 m)

depuis le bas des pentes jurassiennes du Pays de Gex la nuit, vers le haut de ces pentes le jour, ainsi que de l'extérieur de la forêt de Versoix la nuit, vers l'intérieur du massif le jour (Fig. 2). Notons que 1023 déplacements intra-journaliers de plus de 1000 m ont été observés sur les 6724 estimés (soit 15,21 % des déplacements), ce qui montre que ces déplacements sont plus fréquents que les déplacements inter-journaliers.

b) Cerfs : déplacement multi-échelle

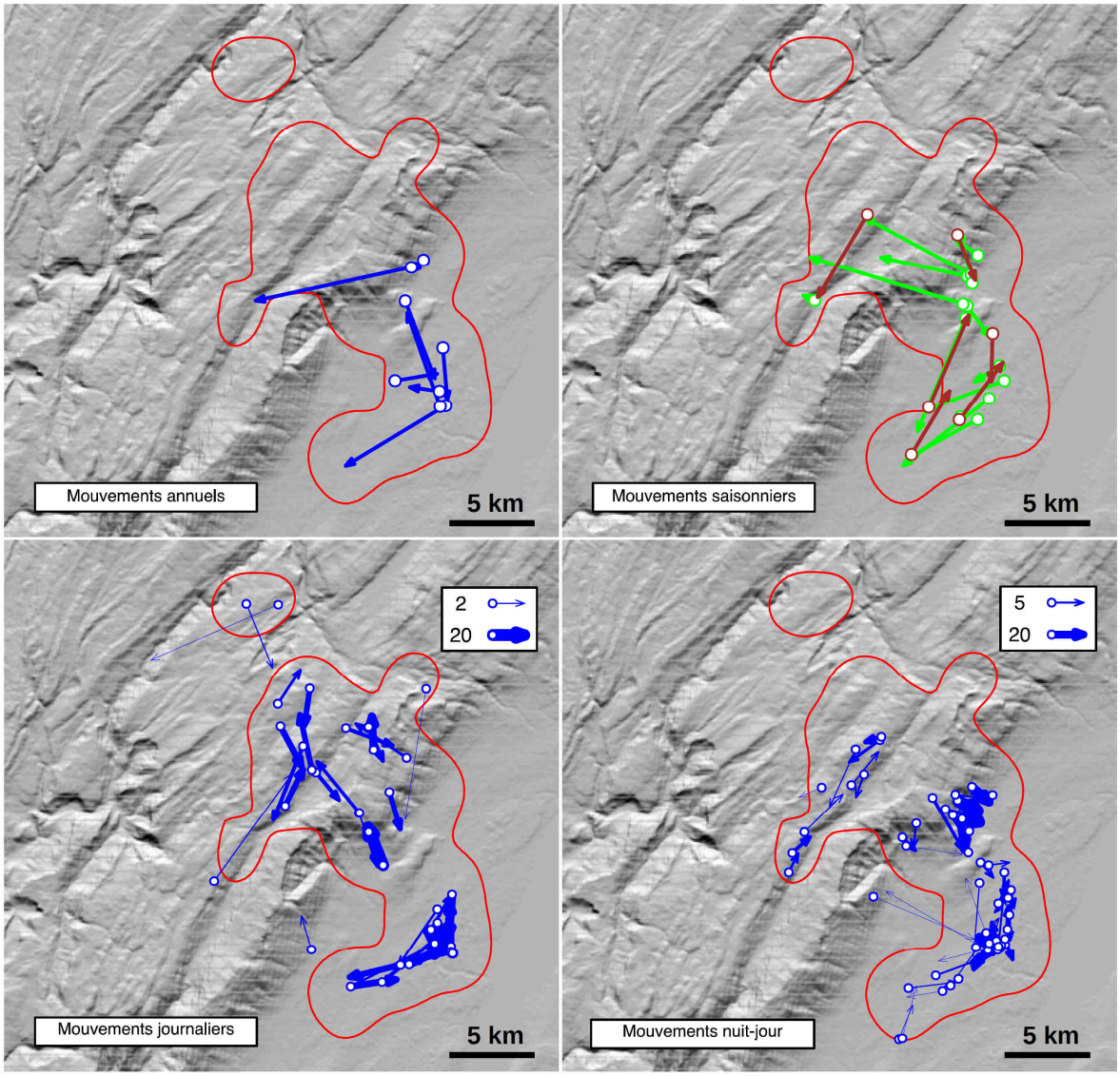


Figure 3 : Cartographie des déplacements observés sur les cerfs équipés à quatre échelles temporelles différentes. Voir la légende de la figure 2 pour plus de détails.

Sur les 8 suivis annuels de cerfs, nous observons 4 déplacements marqués. Un déplacement intervient depuis la Versoix vers Chevry (7 km, « Junior », le suivi est néanmoins seulement de 9 mois et un retour automnal est possible), un autre depuis Divonne vers Mijoux (10 km, « Prince »), tandis que deux déplacements Versoix-Gex (6 km, « Obélix ») et Gex-Versoix (5 km, « Miolan ») sont observables (Fig. 3).

Sur les 18 déplacements inter-saisons, nous observons trois migrations printanières des pentes jurassiennes vers le plateau du Jura, trois migrations printanières depuis la Versoix vers Chevry ainsi que trois migrations automnales de Chevry vers une zone à cheval entre la Versoix et Gex (Fig. 3). Nous observons également un déplacement automnal marqué au sein du plateau jurassien (« Junior »).

A l'échelle inter-journalière nous observons les déplacements les plus fréquents au sein du périmètre

genevois, sur les pentes jurassiennes au dessus de Gex et le long de la forêt du Massacre (Fig. 3). Notons que seuls 182 déplacements inter-journaliers sur les 3017 estimés (soit 6,03 %) sont supérieurs à 2000 m (ce chiffre atteint 586 avec un seuil de 1000 m, soit 19,42 %). Ces déplacements semblent donc presque deux fois plus fréquents chez les mâles que chez les femelles.

A l'échelle intra-journalière, nous observons les déplacements nuit-jours les plus marqués le long des pentes jurassiennes de Gex et Divonne (du bas des pentes la nuit vers le haut le jour), ainsi qu'au sein du massif de la Versoix (de l'extérieur la nuit, vers l'intérieur le jour), même si ce dernier patron semble moins marqué que pour les femelles (Fig. 3 *vs.* Fig. 2). Notons que 457 déplacements jour-nuit de plus de 1000 m ont été observés parmi les 2943 estimés (soit 15,53%), ce qui montre que ces déplacements sont aussi fréquents que chez les femelles.

c) Saisonnalité des déplacements

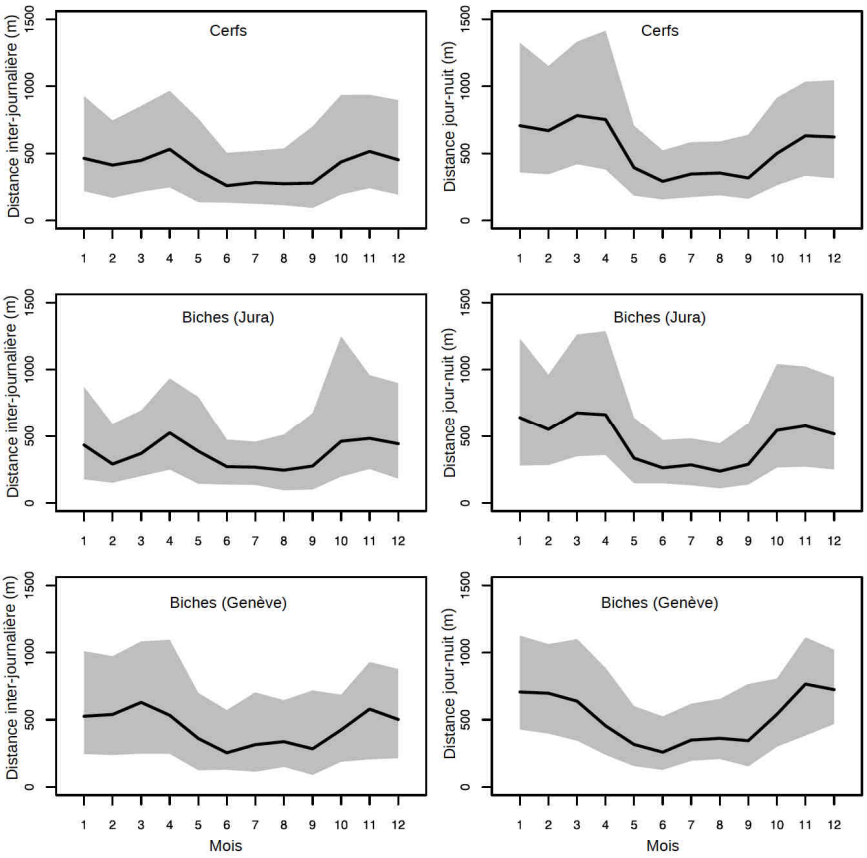


Figure 4 : Déplacements inter (à gauche) et intra-journaliers (à droite) observés suivant les mois de l'année pour les cerfs (en haut), les biches du Jura (au milieu) et les biches genevoises (en bas). Trait noir : médiane. La surface grise représente les limites contenant ± 25 % des valeurs observées autour de la médiane, soit l'intervalle comprenant 50 % des valeurs totales.

Nous observons premièrement que les déplacements intra-journaliers semblent, toujours plus importants (environ 250m de plus) que les déplacements inter-journaliers (Fig. 4). Nous observons un patron général correspondant à une baisse des déplacements intra-journaliers (distance jour-nuit) sur les mois les plus chauds, de mai à septembre (déplacement d'environ 300-400 m en moyenne, contre 600-700m le reste de l'année, d'après le graphique). Ce patron est aussi présent sur les déplacements inter-journaliers des femelles genevoises. Les femelles jurassiennes et les mâles montrent des déplacements inter-journaliers plutôt similaires (Fig. 4) : ces derniers animaux ont notamment une phase de mouvement inter-journalier important d'octobre à janvier. Ces deux groupes d'animaux montrent également un pic de mobilité inter-journalier en avril au moment de la migration printanière (la migration automnale est masquée au sein de la seconde phase de déplacements, Fig. 4).

d) Domaines vitaux

La surface des domaines vitaux et des noyaux annuels (Kernel 95 % et 50 %, h-fixe = 200) est visiblement plus petite pour les femelles genevoises (Fig. 5) dont la surface médiane du domaine vital annuel est de 902 ha (min = 701 ha, max = 1963 ha).

Les mâles et les femelles jurassiennes ont des surfaces de domaines vitaux annuels comparables avec des valeurs médianes de 1758 ha (min = 875, max = 3684) et de 1773 ha (min = 1029, max = 3852) respectivement.

A l'échelle mensuelle, nous observons cette fois des valeurs de surfaces médianes très proches (biches genevoises : 389 ha, min-max = 57-891 ; biches jurassiennes : 403 ha, min-max = 94-1295 ; mâles : 389 ha, min-max = 93-1265, Kernel 95 %, h-fixe=150).

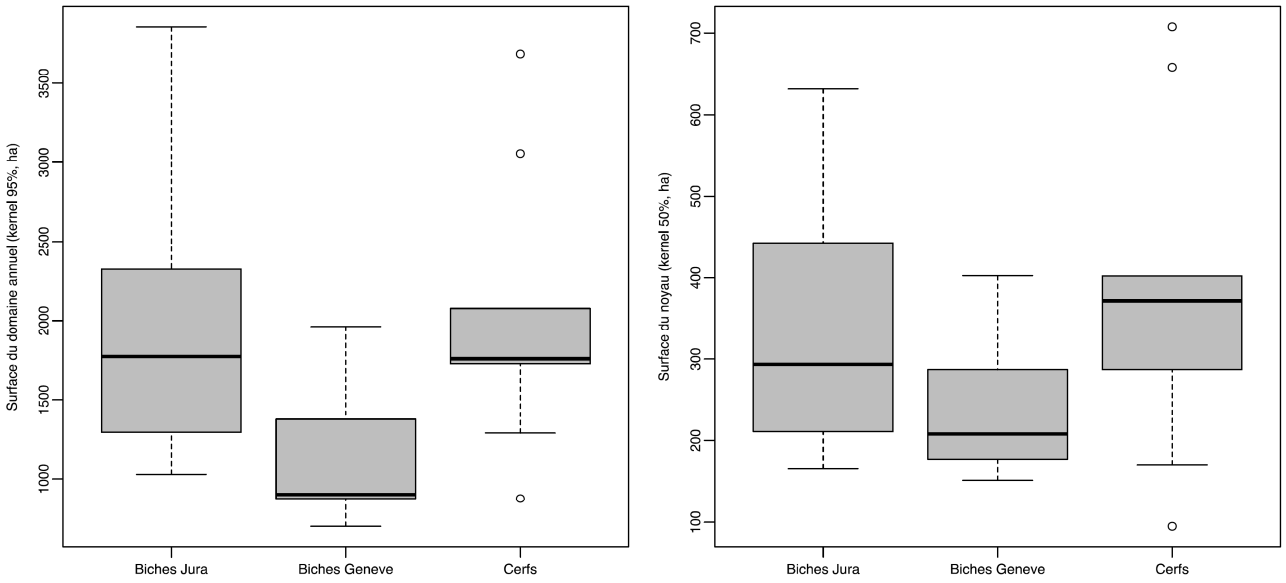


Figure 5 : Surfaces des domaines annuels (kernel 95%) et des noyaux annuels (kernel 50%) des biches jurassiennes, des biches genevoises et des mâles.

L'évolution des surfaces des domaines mensuels (Fig. 6) est la plus marquée pour les biches jurassiennes avec deux pics (autour de 600 ha) en avril-mai puis en octobre, qui correspondent notamment aux phases de migration. Une baisse remarquable des surfaces est visible entre juin et septembre (autour de 200-300 ha). Les biches genevoises ont un domaine mensuel plus constant avec seulement un pic en mars autour de 700 ha) puis une surface qui reste plus faible sur les autres mois (autour 300 à 500 ha suivant les mois). Les mâles eux montrent un pic fort au moment du rut (septembre) jusqu'en janvier (autour de 500-600 ha), une hausse vers mars-d'avril (autour de 500 ha), puis des domaines plus petits le reste du temps (autour de 200-400 ha).

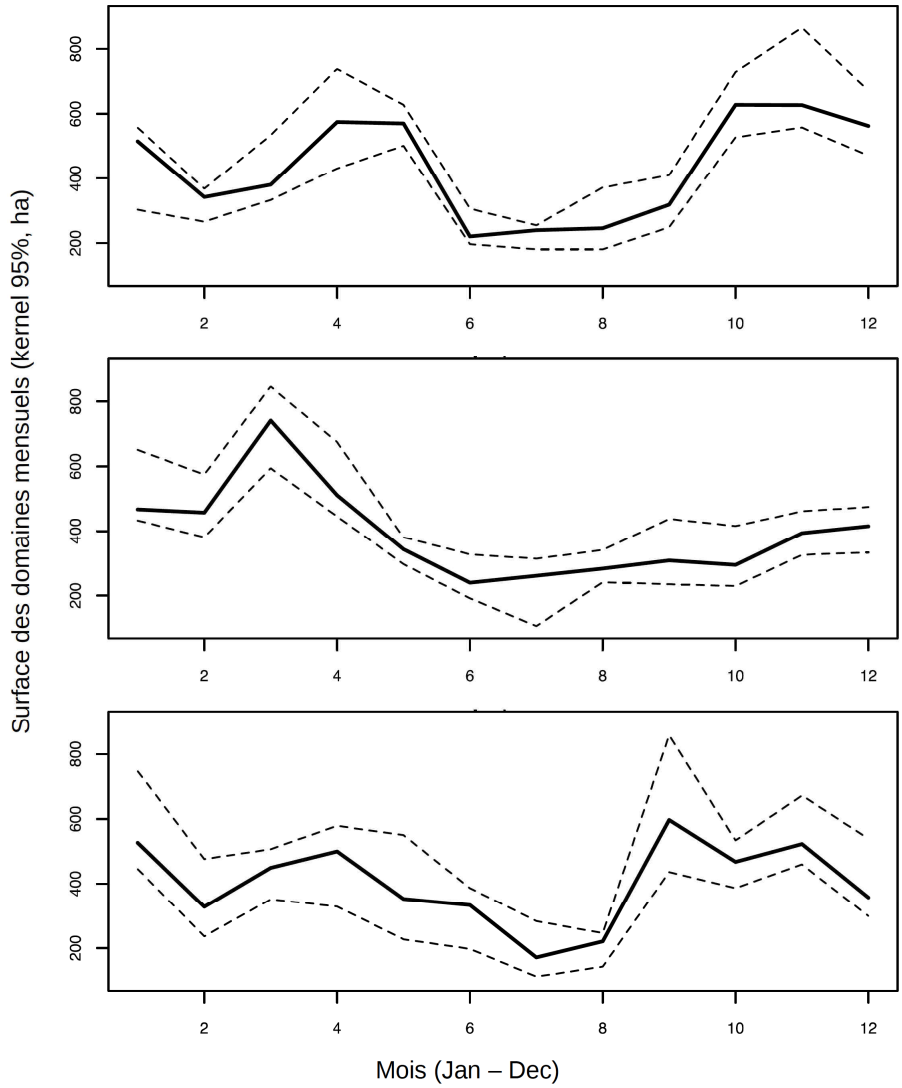


Figure 6 : Evolution des surfaces des domaines mensuels (kernel 95%) des biches jurassiennes, des biches genevoises et des mâles.

e) Départs de migration

Les **départs de migration de printemps** interviennent tous à ± un mois de la fonte totale des neiges sur le Jura, pendant une hausse de température printanière, et lorsque le NDVI d'altitude devient équivalent au NDVI du bas de la chaine (Fig. 7).

Le printemps tardif de 2013 aboutit bien à un retard des départs de migration par rapport aux deux autres années. Nous observons néanmoins de nombreux détails intra-annuels. Premièrement, les femelles suisses (Bibiche, Cocotte) migrent toujours plus tôt que les autres mais restent à basse altitude (sur Chevry). Elles ne peuvent donc être dépendantes des conditions de haut de massif.

En 2012, trois départs de migration (sur 5) interviennent à ± 6 jours de la fonte des neiges alors que le NDVI est équivalent entre le haut et le bas depuis 10 jours. Le même décalage est observé en 2013 ou 7 migrations (sur 9) interviennent à ± 15 jours de la fonte des neiges alors que l'équivalence du NDVI haut-bas est atteinte depuis presque 3 semaines. Ces décalages laissent penser à un effet prépondérant de la neige sur le déclenchement de la migration.

En 2014, nous observons néanmoins deux migrations synchrones avec l'équivalence haut-bas du NDVI qui interviennent une semaine après la fonte des neiges et qui laissent penser à un effet végétation prépondérant.

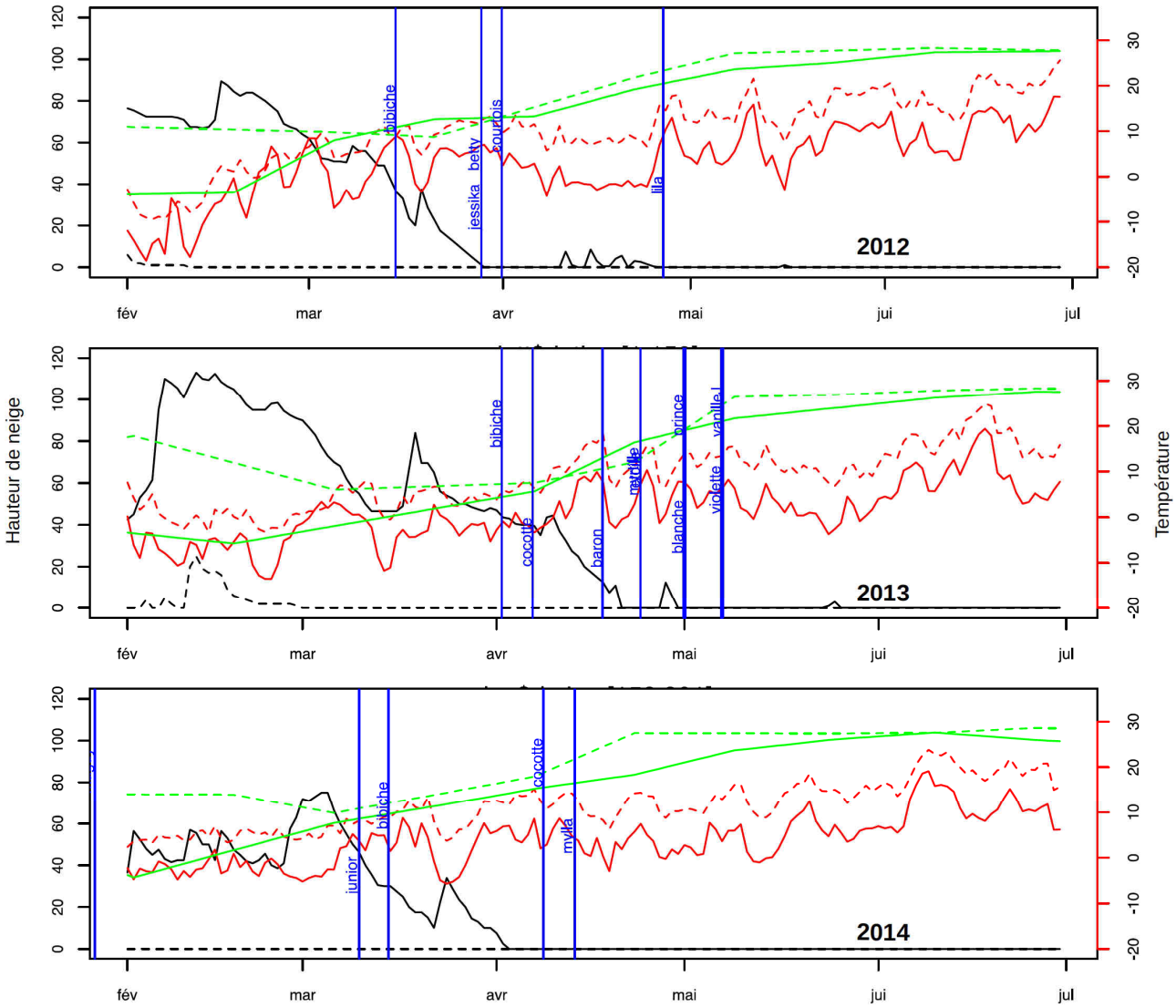


Figure 7 : Séries temporelles météorologiques et phénologiques sur le Jura (traits pleins) et Divonne (traits pointillées) autour de la période de migration printanière. Rouge : températures. Noir : hauteur de neige. Vert : NDVI (indice variant entre 0 et 1).

Les **migrations d'automne** interviennent autour des premières chutes de neige, lors d'une baisse de température, et lorsque le NDVI d'altitude chute par rapport à celui de plaine (Fig. 8). Hormis les animaux situés sur la Suisse (Bibiche, Cocotte, Courtois) qui migrent très tôt (fin de l'été) et ne vivent pas dans le même environnement que les autres, tous les autres départs de migration interviennent en automne-hiver entre une ou deux semaines après la chute de neige.

En 2012, une biche migre en réponse à une première chute de neige d'environ 30 cm sur le Jura, puis deux autres migrent une semaine après, en réponse à une accumulation d'1 m de neige.

En 2013, cette hétérogénéité est plus flagrante. Deux biches migrent 6 jours après la première chute de neige (30 cm) sur le Jura fin novembre, puis deux autres migrent, une à deux semaines après un second épisode neigeux (50 cm) fin décembre début janvier et une biche migre enfin fin janvier suite à une nouvelle accumulation de neige (40 cm).

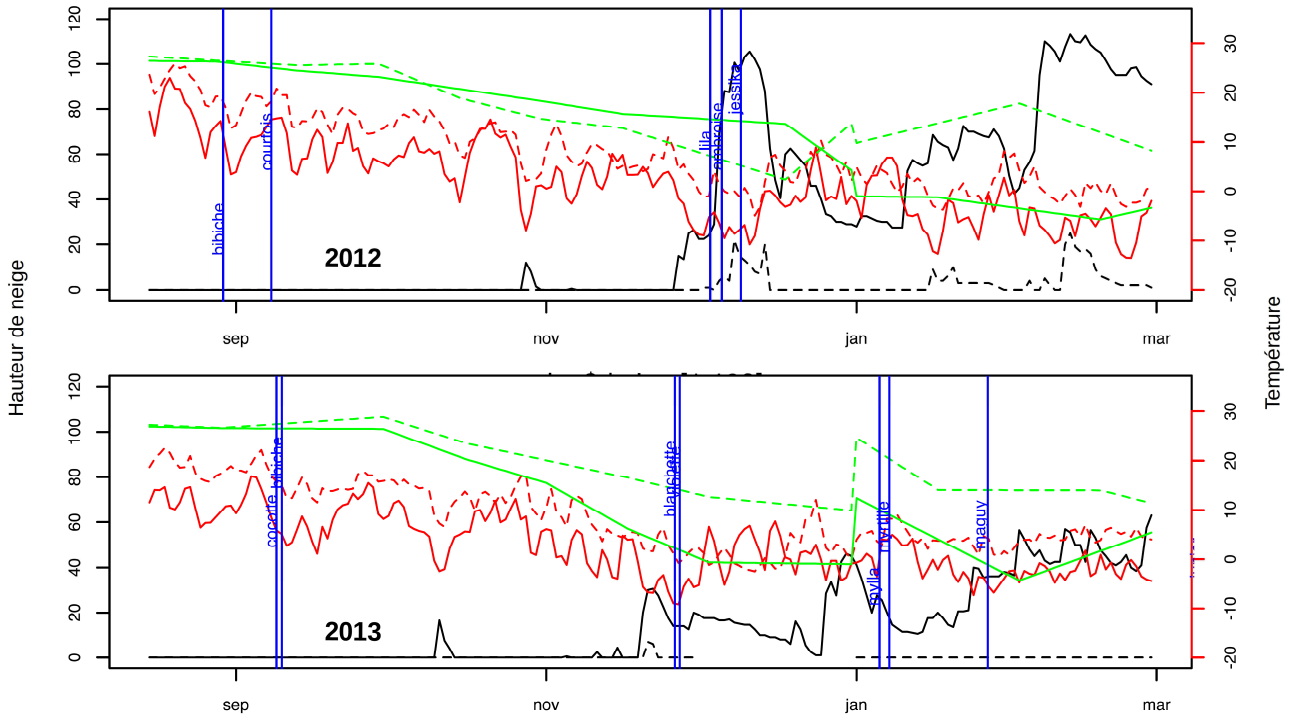


Figure 8 : Séries temporelles météorologiques et phénologiques sur le Jura (traits pleins) et Divonne (traits pointillées) autour de la période de migration automnale. Rouge : températures. Noir : hauteur de neige. Vert : NDVI (indice variant entre 0 et 1). Le pic de NDVI début janvier est un artefact.

f) Comportement des animaux sur une zone chassée : l'AICA du Massacre

Le massif du Massacre, qui se situe principalement sur la commune de Lajoux (39), est composé de plusieurs territoires de chasse : une AICA qui couvre 660 ha, des chasses privées, et des ACCA en bordure. Concernant l'AICA, chaque année, seulement 4 à 5 battues spécifiques sont organisées. Pour les autres territoires, les jours de chasse sont plus nombreux, avec des possibilités les samedi, dimanche, mercredi, et certains le lundi.

Le comportement des animaux équipés a été analysé en fonction uniquement des battues de l'AICA. Ces battues ont eu lieu les 06, 14 et 27 octobre 2012, les 04 et 10 novembre 2012, les 28 septembre 2013, les 05, 13, 19 et 27 octobre 2013.

Nous avons observé 5 événements pour lesquels un cerf (« Obélix ») était présent à proximité du massif du Massacre au moment d'une chasse. Un seul évènement de fuite durable à environ 2 000 m de la zone de battue apparaît, alors que l'animal était très proche de la zone auparavant (Fig. 9 & 10). Les autres trajets ne montrent pas de patrons clairs d'éloignement, mais l'animal était parfois positionné à 1 000 ou 2 000 m de la zone avant la battue.

Nous observons pour les biches situées initialement dans et à moins de 500 m de la zone de battues, trois fuites durables à environ 3 000 m (notamment Ambroise le 03/11/2012 et Jessika le 13/10/2012, Fig. 9 & 10). Nous observons également environ 3 ou 4 fuites plus courtes (de l'ordre de 500 à 1 000 m) et moins longues. Les 5 autres suivis ne montrent pas de réponse de fuite manifeste. Pour les biches situées initialement entre 500 et 1 000 m de la zone de battues, nous observons une fuite durable à presque 10 000 m (Jessika le 05/10/2012), 2 fuites durables à environ 3 000 m (Betty le 05/10/2012 et Lila le 26/10/2012), ainsi qu'une fuite jusqu'à 7 000 m avant un retour vers 2 500 m (Ambroise le 26/10/2012, Fig. 9 & 10). Les deux autres déplacements ne montrent pas patrons de fuite manifeste. Enfin, les biches situées initialement entre 1 000 et 1 500 m de la zone de battue ne montrent pas de patron de fuite, excepté pour un suivis (sur 8) ou une fuite courte à plus de 2 000 m apparaît lors de deux jours de chasse consécutifs (Mylla le 03 et le 04/11/2012, Fig. 9 & 10). Nous pouvons noter qu'aucune fuite manifeste n'a été observée en

2013.

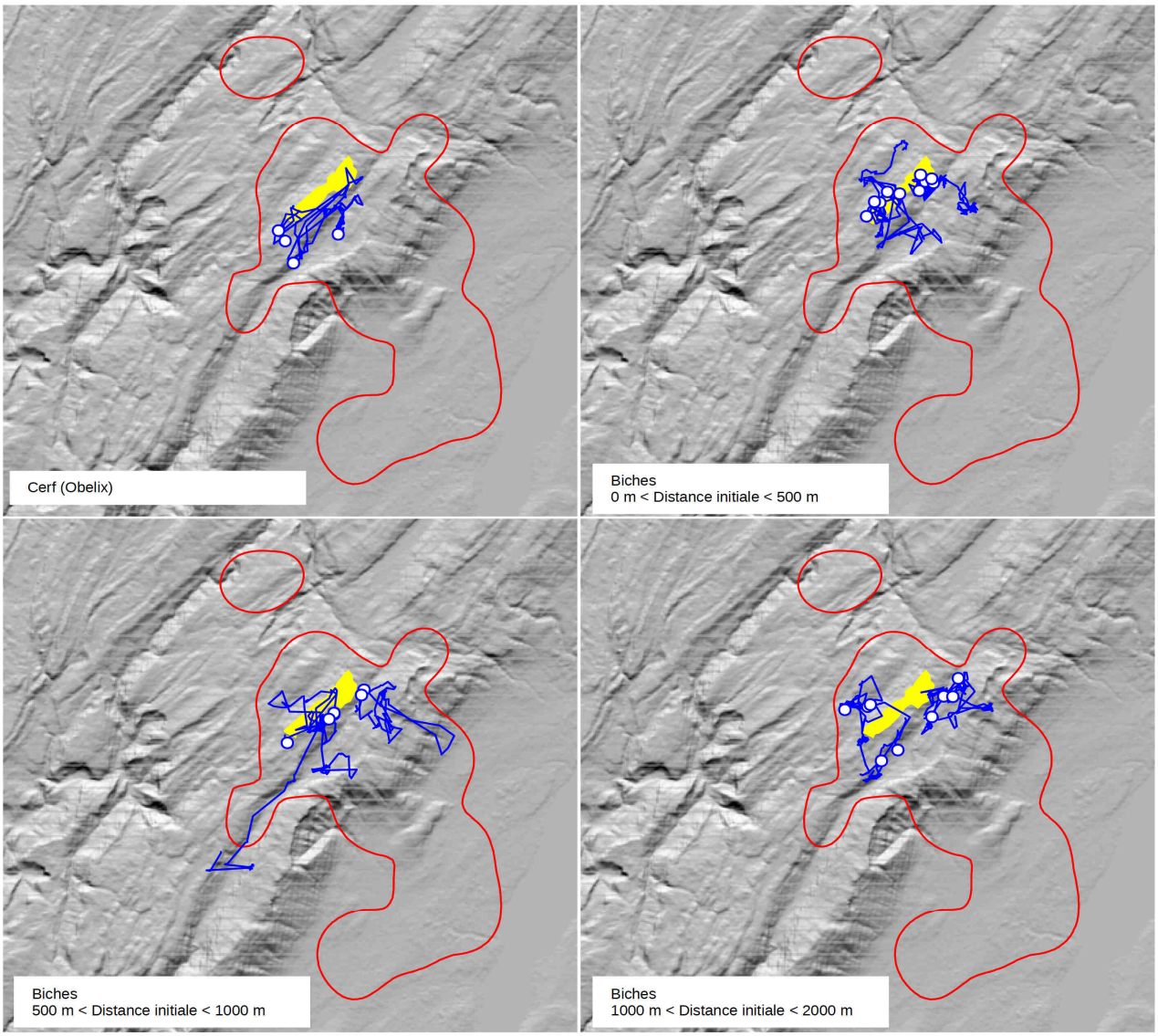


Figure 9 : Cartographie des déplacements observés autour de la forêt du Massacre faisant suite à une journée (ou deux) de chasse (périmètre de battue en jaune). Le périmètre rouge représente 95 % de la distribution du nombre total des localisations GPS (mâles + femelles).Points blancs : position d'un individu le matin avant la battue. Traits bleus : trajets faisant suit à la battue sur 6 jours. Les quatre cartes représentent les déplacements d'Obélix (le seul mâle observable sur la zone, en haut à gauche) puis des biches situées initialement à moins de 500m (en haut à droite), entre 500 et 1 000m (en bas à gauche) et entre 1 000 et 2 000 m (en bas à droite) de la zone de battue.

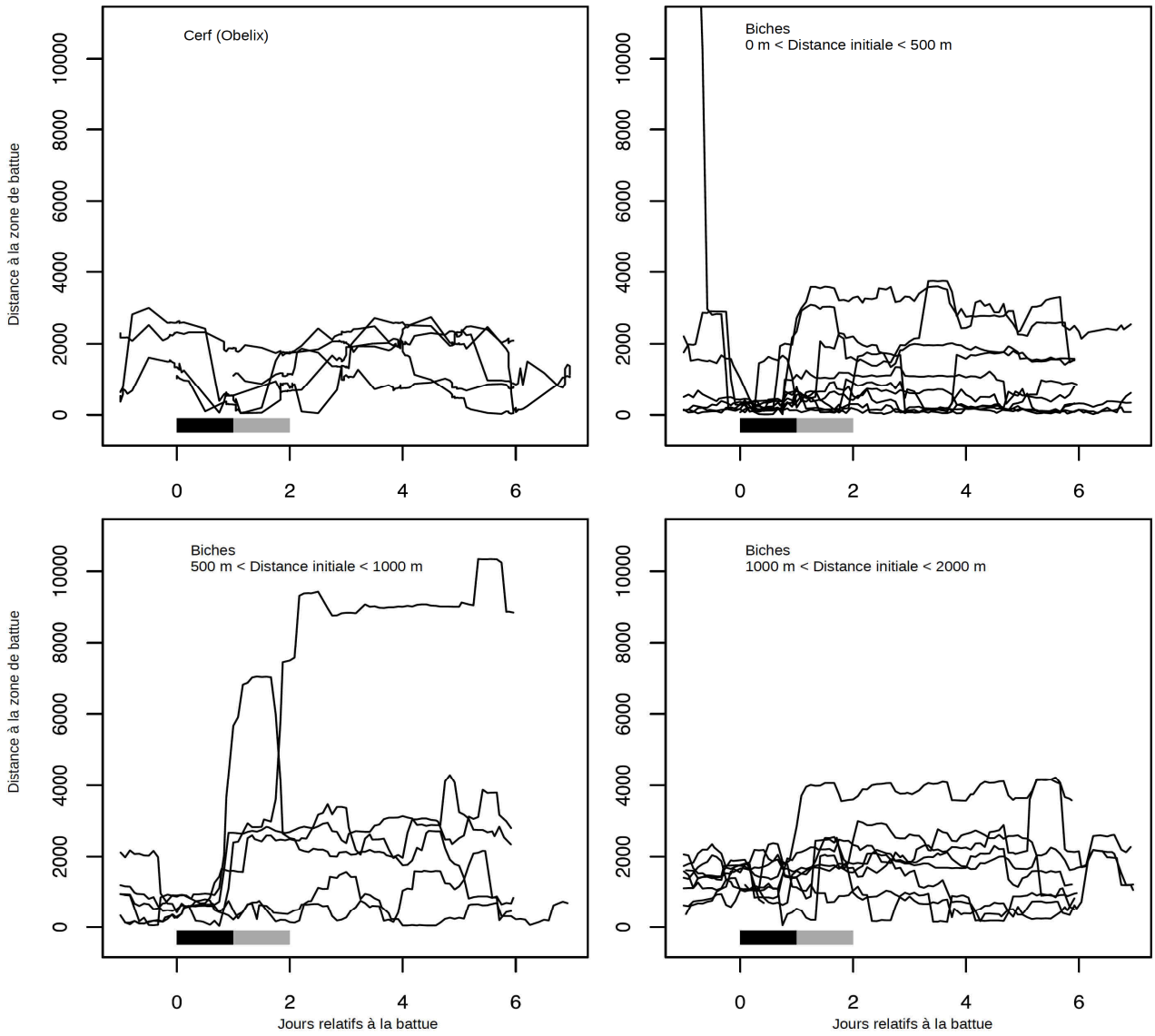


Figure 10 : Distance (m) par rapport à la zone de battue de la forêt du Massacre pour les individus locaux, en fonction du temps (un jour avant et 6 jours après la battue). Rectangle noir premier jour de battue (systématique) ; rectangle gris : second jour de battue (optionnel). Les quatre graphiques représentent les déplacements d'Obélix (le seul mâle observable sur la zone, en haut à gauche) puis des biches situées initialement à moins de 500m (en haut à droite), entre 500 et 1 000m (en bas à gauche) et entre 1 000 et 2 000 m (en bas à droite) de la zone de battue.

4. Discussion

Si la majorité des animaux restent d'une année sur l'autre dans leur massif initial, quelques grands déplacements annuels existent entre le bassin genevois (Pays de Gex, Vaud et Genève) et le haut plateau du Jura. Ceux-ci laissent néanmoins plus penser à des flux migratoires entre sous populations qu'à un processus de colonisation à sens unique. Nous pouvons noter que, contrairement aux biches qui restent cantonnées dans leurs massifs, la connexion entre les populations Genevoise et Jurassienne existent pour les mâles aux échelles annuelles et saisonnières. Il semble que certains des cerfs de Genève tendent notamment à joindre les pentes jurassiennes en hiver au moment ou les femelles du Haut-Jura redescendent en plus basse altitude.

Si les domaines vitaux annuels des cerfs sont indéniablement plus grands que ceux des biches genevoises, ils ne sont pas plus importants que ceux des biches jurassiennes. A l'échelle mensuelle, aucune différence notable n'apparait, que ce soit entre les sexes ou entre les zones. Les deux sexes ne semblent

pas non plus montrer de grandes différences dans leurs distances de déplacements quelque soit l'échelle considérée. La grande surface des domaines annuels des biches jurassienne semble surtout s'expliquer par les migrations qui créent des pics de surface autour d'avril-mai et octobre-novembre. Celles des mâles semblent plus s'expliquer par le rut qui fait croitre leurs domaines mensuels de septembre à novembre. De manière générale, les biches montrent une utilisation de l'espace saisonnière et intra-journalière assez répétitive (ex : migration entre Gex et le plateau du Jura et aller-retour jour-nuit le long des pentes jurassiennes ou autour de la forêt de la Versoix) tandis que les mâles montrent pour ces échelles des déplacements plus imprévisibles. Toutes ces observations peuvent être cohérentes avec l'hypothèse selon laquelle les femelles suivent en priorité la disponibilité de la ressource alimentaire et des refuges (avec différentes conséquences sur l'utilisation de l'espace suivant la zone), tandis que les mâles se déplacent entre les groupes de femelles afin de s'assurer du meilleur accès à la reproduction. Néanmoins, il semble que cela se fasse par une orientation assez imprévisible des déplacements des mâles, sans augmentation claire de leurs distances de déplacements ou de leur surface de domaines vitaux par rapport aux femelles.

La saisonnalité des déplacements montrent globalement des mouvements réduits de mai-juin à septembre-octobre. Si le cycle reproducteur (rut en saison froide, mise bas au cœur du printemps puis lactation) peut expliquer en partie ces variations chez les femelles, le fait que les déplacements restent faibles jusqu'en septembre, et que ce patron soit commun aux deux sexes, laisse présager un effet environnemental global qui amène les individus à faire de plus grandes distances sur la saison froide (en se déplaçant entre des zones de gagnage nocturne et de couvert diurne, comme sur les pentes jurassiennes) et de plus faibles sur la saison chaude (maintien dans les zones boisées l'été). Dans nos résultats, que de nombreux déplacements journaliers de biches sont observés sur le Massacre tandis que les déplacements jour-nuit sont assez rares dans cette zone. Sur les pentes jurassiennes et la zone genevoise nous observons plutôt une situation inverse, même si ces deux groupes répondent à des environnent différents. Beaucoup de facteurs environnementaux spécifiques au plateau du Jura pourraient expliquer ces différences (ex : faible densité humaine, composition et structure spatiale de la végétation différente). Mais nos résultats montrent clairement que la chasse pourrait aussi générer d'importants déplacements journaliers. Plusieurs fuites de 2 à 10 km ont été observées à la suite d'une battue dans ce massif forestier. Près de la moitié des biches équipées de colliers et situées à moins d'un kilomètre de la zone de battue ont montré une réponse de fuite supérieure à 500 m. Au delà de ce seuil d'un kilomètre, la réponse semble s'estomper. Avec les changements saisonniers et les comportements de migration qui amènent les individus à utiliser des environnements différents (pentes ou plateau jurassien), la chasse pourrait être un facteur d'accroissement des déplacements pendant la saison froide.

Avec seulement deux ou trois années, il est difficile de conclure sur l'effet prépondérant de la neige et/ou de la phénologie de la végétation sur les déclenchements de migration. Il faudrait pour cela comparer des années ou la végétation est en retard ou en avance par rapport à la présence de neige et voir quels facteurs suivent préférentiellement les animaux. Pour deux années sur trois, les migrations de printemps semblent néanmoins intervenir à ± une semaine de la fonte des neiges en haute altitude. Nous observons également à l'automne des migrations par « à-coups » entre 4 et 10 jours après des chutes de neiges successives. Ces observations laissent donc fortement présager la prépondérance de ce facteur par rapport à la végétation.

Les migrations quasi-systématiques des biches entre le pays de Gex et le Haut-Jura confirme l'importance de la coordination des unités de gestion couvrant ces zones (déjà en place depuis plus de 15 ans avec la Suisse et depuis 2006 avec le Jura), tant sur la mise en place des comptages que l'établissement des plans de chasse. Cela pourrait être également le cas entre le massif de la Versoix (Suisse) et Chevry (France), où des migrations facultatives (migration seulement pour certains individus) peuvent apparaître. Peu de comptages sont actuellement réalisés sur Chevry et nos résultats pourraient suggérer leur développement en concertation avec les équipes genevoises. La connexion entre le Bassin Genevois et le massif du Jura n'étant confirmée que pour les mâles à l'échelle inter-annuelle et saisonnière, il convient donc d'établir, de manière particulièrement bien concertée, les plans de chasse pour les cerfs entre toutes les entités de gestion franco-suisse. Il serait néanmoins illusoire de penser que les femelles peuvent être gérées plus indépendamment car des mouvements non mesurés ici pourraient exister plus au nord ou sur d'autre années.

B. Analyse de la présence sur les zones de comptage : une aide pour le suivi des populations

Résumé :

Dans la chaîne jurassienne, la gestion des effectifs de cerfs se fait principalement via leur limitation par la chasse. Les plans de chasse sont ajustés, souvent annuellement, de manière à répondre à l'objectif de gestion (maintien, diminution ou augmentation des effectifs). Les plans de chasse sont définis principalement sur la base des comptages printaniers nocturnes. Hors cet indicateur d'abondance est sensible aux variations climatiques et phénologiques puisque la présence des animaux dans ces zones de comptage dépend notamment de l'enneigement, de la repousse des végétaux ou encore de la température et du vent, rendant les comparaisons difficiles.

Cette analyse doit permettre, sous certaines hypothèses, d'élaborer une méthode de **correction de l'indicateur annuel d'abondance** de façon à pouvoir notamment comparer les résultats des comptages. Les variations de la **probabilité de présence dans les zones de comptage** de cerfs et de biches équipés de collier GPS ont été analysées en fonction de la **date**, de **l'heure** et des **conditions climatiques**. Bien que les résultats des analyses doivent être pris avec précaution en raison du faible nombre (du point de vue statistique !) d'animaux et d'années de suivi, un **modèle prédictif** de la probabilité de présence de bonne qualité a été construit. Son application nécessite les informations suivantes : la date, l'heure, la hauteur de neige sur le Jura, la température et le vent sur le Jura et dans le bassin Genevois. La superposition des observations nocturnes aux parcours de comptages a tout d'abord montré une lacune potentielle dans la couverture du réseau de comptage dans la région de Chevry, suite aux migrations observées de ce secteur. Pendant la période de suivi et des comptages, la détectabilité prédite des animaux de la population du périmètre INTERREG est **maximale de fin février à mi-avril, de 22h – 02h**, - qui correspondant grosso modo aux heures effectives de comptages - avec une valeur variant de **35 à 42 % d'animaux équipés observables** (présent dans les zones de comptages d'après les localisations GPS) en moyenne, suivant notamment les conditions météorologiques. En effet, une **forte épaisseur de neige sur le Jura, un vent faible et une température plus chaude que la normale saisonnière** fait **augmenter la probabilité de présence** (de quelques %) tandis que les **conditions inverses** la font **diminuer**. Ces résultats correspondent néanmoins à une **détectabilité moyenne**, autour de laquelle existe d'importantes **variations inter-annuelles et individuelles**. Pendant les périodes et horaires de comptage réels (mars-avril, de 22h à 1h), la détectabilité annuelle observée est de **23.6 % en 2012, 49.3 % en 2013 et 27.0 % en 2014**. **L'année 2013** correspond à un **hiver tardif** qui à probablement **contraints les animaux à se maintenir proche des zones de comptage** de Divonnes-Vaud (en basse altitude). Ces observations peuvent néanmoins aussi provenir de certains individus capturés uniquement sur certaines années. La **détectabilité** des animaux équipés de colliers GPS pendant les heures et jours effectifs de comptages varie effectivement de **quelques pourcents** (ex : 1.4 % pour Prince en 2014, 5.7 % pour Lila en 2012) **à presque 80 %** (ex : 78.6 % pour Prince en 2013, 77.0 % pour Violette en 2013) ce qui rend la l'interprétation difficile. Ce travail est donc une première étape permettant de valider scientifiquement les processus biologiques à l'œuvre (grâce notamment à l'utilisation de modèles mixtes prenant en compte ces effets individus). Il serait néanmoins intéressant à l'avenir d'améliorer encore son pouvoir prédictif en décomposant les effets annuels, saisonniers et inter-journaliers des facteurs climatiques, ceci en faisant aussi l'hypothèse que les individus capturés sont bien représentatifs d'une année donnée.

En conclusion, le **modèle prédictif** développé sur la base des suivis GPS pourra être un **outil complémentaire d'aide à la décision** et pourrait servir à terme à **comparer les résultats des anciens et futurs comptages**, sous l'hypothèse que les **individus équipés et les années étudiées** soient bien **représentatifs de la réalité**. Il sera néanmoins **très important** de bien **ré-estimer la population à partir de chaque comptage** d'une saison (même ceux assez infructueux) puis d'en faire une **moyenne**, et non uniquement à partir de l'effectif maximum souvent retenu, sous peine de surestimer la population.

1. Introduction

En Europe, la gestion des grands herbivores se fait principalement via leur limitation par la chasse ou autres modes de prélèvement. En fonction des dynamiques des populations locales, de leur fonctionnement spatial et de leurs interactions avec l'environnement, des plans de chasse doivent être ajustés de manière optimale afin de répondre à un objectif de gestion donné (maintien, diminution ou augmentation des effectifs). Définir un nombre d'animaux à prélever demande une bonne connaissance des populations locales, tant sur leurs effectifs que sur leur distribution à un temps donné. La gestion raisonnée des grands herbivores doit donc d'abord reposer sur un suivi méthodique des effectifs des populations.

L'estimation exhaustive du nombre d'individu présent dans une population est néanmoins souvent hors de portée des gestionnaires (Gaillard et al., 2003). Les méthodes de comptages ne permettent d'observer qu'une partie des individus, ce qui induit une importante erreur d'estimation des effectifs (Yoccozet al., 2001). Tous les individus d'une population ne sont par exemple jamais présents en même temps sur une zone de comptage et ceux-ci ne sont également pas forcement tous observables même lorsqu'ils sont présents. De plus, la probabilité d'observation présente généralement d'importantes variations inter-individuelles, ce qui rend toute une partie de la population indécelable. La sous-estimation des effectifs est donc généralement la règle pour les comptages terrestres (Yoccoz et al., 2001). Cette justesse ne peut pas être estimée à partir de la répétition des comptages mais seulement à partir de la connaissance des effectifs réels par une autre méthode (Gaillard et al., 1993), ce qui n'est généralement pas applicable pour toutes les unités de gestion.

La distribution spatiale de la population et des individus vis à vis des zones de comptage doit jouer un rôle majeur dans la justesse des estimations. A large échelle, une distribution de la population excentrée par rapport aux zones de comptage devrait aboutir à une très forte sous-estimation des effectifs, tandis qu'une bonne association spatiale entre ces zones et la population devrait réduire ce biais. A moyenne échelle, les animaux dont le domaine vital est proche des zones de comptage doivent avoir logiquement plus de chance d'être observés tandis que ceux plus éloignés peuvent rester indécelables. Enfin, à plus fine échelle et pour des emplacements de domaines vitaux identiques, certains individus peuvent avoir des tactiques d'utilisation de l'habitat les amenant à fréquenter préférentiellement les zones de comptage, tandis que d'autres resterons bien plus indécelables en choisissant un habitat autre.

Ainsi, la connaissance de la distribution spatiale d'une population et de ses individus, via par exemple l'équipement d'animaux avec des systèmes de localisation (ex : Global Positionning System, GPS) peut offrir, sous certaines hypothèses, une estimation indirecte de la justesse des comptages. Le postulat principal de cette méthode doit être que les animaux équipés seront bien représentatifs de la population, tant à large échelle pour sa distribution générale, qu'à plus fine échelle pour représenter toute l'hétérogénéité individuelle existante. Le second postulat est qu'il ne doit pas exister de biais de détection des animaux par les observateurs une fois présent sur les zones de comptage, ou bien que ce biais soit préalablement estimé. Le troisième postulat doit être enfin que les animaux ne modifient pas leur distribution en présence des observateurs. Dans une situation idéale, la justesse des comptages peut être estimée simplement par la proportion des localisations au sein des zones de comptage lors de ceux-ci.

Pour les populations de cerf, dénombrés généralement la nuit sur les milieux ouverts, il semble qu'il existe un optimum d'utilisation des prairies les nuits de printemps, lorsque la neige est fondue et que la croissance herbeuse s'accélère (Godvik et al., 2009). De plus, des événements météorologiques extrêmes (fortes pluies, coups de vent, épisodes neigeux et froid) pourraient réduire drastiquement l'utilisation des prairies.

Nous proposons dans ce travail d'étudier, au sein du périmètre INTERREG franco-suisse, les variations de la probabilité de présence dans des zones de comptage de cerfs et de biches équipés de collier GPS. Nous étudions notamment l'effet de l'année, de la date et de l'heure en parallèle avec l'effet de différentes variables climatiques et phénologiques, et construisons un modèle prédictif. Nous étudions ensuite l'influence des variations individuelles sur les prédictions du modèle à travers une procédure de validation croisée. Nous discutons enfin de la portée à laquelle ces résultats pourraient être généralisés tant sur d'autres zones que sur d'autres années au sein de la zone d'étude.

2. Méthodes et Résultats

a) Données spatiales

Les zones de comptages ont été délimitées par les responsables des comptages locaux sur la Versoix dans le Canton de Genève, sur la Rippe dans le Canton de Vaux, sur la zone basse du Jura autour de Divonne et sur le plateau Jurassien autour du massif du Massacre et de Longchaumois. Les zones correspondent aux prairies, champs ou forêts clairsemées visibles lors des passages nocturnes (Fig. 11). Les localisations GPS comprennent 20 biches et 8 cerfs adultes. Les données sont ensuite restreintes aux mois de février à mai compris pour une période nocturne allant de 20h à 8h avec une période de 2h entre les localisations. Ces périodes et horaires centrés sur les comptages réels (effectués en mars-avril de 22h à 1h), sont élargis de façon à vérifier que les périodes et horaires préconisés sont bien optimaux.

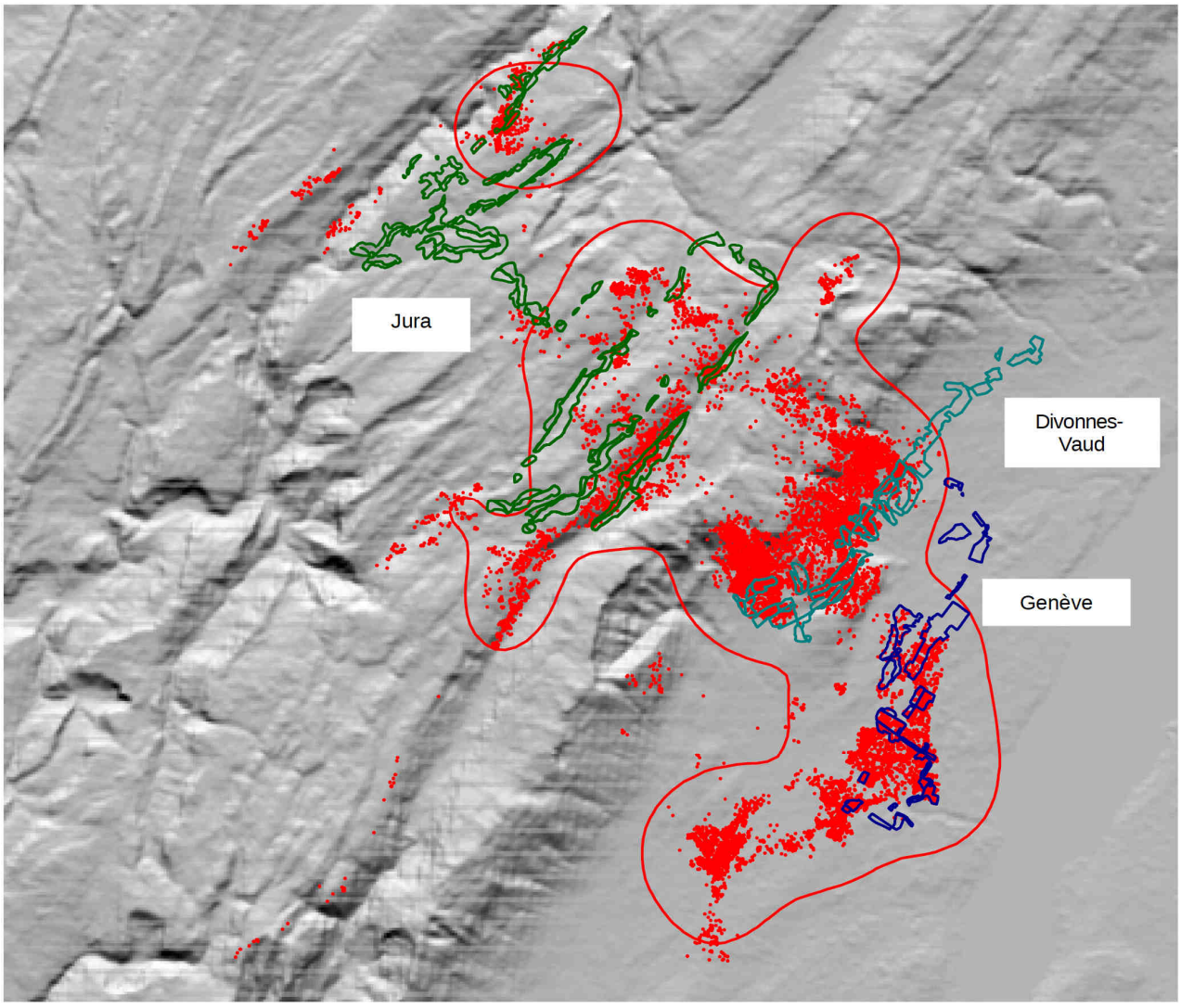


Figure 11 : Emplacements des zones de comptages des trois secteurs (bleu = Genève, vert = Jura et bleu-vert = Divonne-Vaud). Points rouges : localisations de février à mai entre 20h et 8h. Traits rouges : contours à 95 % du lissage Kernel de toutes les localisations (même hors périodes de comptage, pour les mâles + les femelles). Ce contour pourrait délimiter la population représentée par ces individus.

Nous observons que les zones de comptage sont assez bien réparties au sein de l'aire de distribution de la population Franco-Suisse. Il semble néanmoins exister deux « vides » : sur le haut des pentes du Pays de Gex (aucune zone propice aux comptages n'y est néanmoins présente) puis sur la zone

de Chevry (extrême sud, Fig. 11). Nous pouvons noter que certaines zones de comptage sortent de l'aire de distribution des localisations GPS ce qui peut vouloir dire que les animaux équipés ne sont pas tout à fait représentatifs de la population locale.

b) Données environnementales

A partir des données de Météo France et Météo Suisse, nous avons obtenus les données météorologiques suivantes : la température horaire au niveau du sol, la pluviométrie horaire et la force scalaire du vent horaire pour les stations de Genève Cointrin (basse altitude) et La Dôle (haute altitude) puis la hauteur de neige à 6h sur les stations de Divonne (basse altitude), Mijoux, Lamoura et Les Rousses (haute altitude). Ceci permet de définir à l'échelle annuelle, journalière et horaire des conditions climatiques globales ainsi que leurs contrastes entre le haut et le bas du massif. Nous avons également obtenu des indices satellitaires de productivité végétale (Normalized Difference Végétation Index, NDVI, satellite MODIS, à 16 jours d'intervalle). Nous avons associé chaque localisation avec les données météorologiques et phénologiques locales puis avec leur présence/absence dans les zones de comptage (0 = absent ; 1 = présent). L'effet de la neige sur la présence dans les zones basses peut être complexe : la neige sur le Haut-Jura peut accroitre la présence des animaux sur Divonne (descente des individus) et la faire décroitre lorsqu'elle fond (remontée ou migration). Sur le Haut-Jura, l'effet devrait être inverse. Dans nos données météo, la station de Divonne ne montre en moyenne que 10 % de jours enneigés sur l'année, avec une hauteur de neige ne dépassant pas 25 cm. A l'inverse les stations du Haut-Jura montrent 59 % de jours enneigés sur la période, avec une hauteur de neige maximale de 113 cm. Ainsi, la hauteur de neige sur le Jura devrait non seulement expliquer l'inaccessibilité des ressources en haute altitude, mais aussi provoquer l'utilisation préférentielle des zones de comptage en basse altitude.

Nous contrôlons ensuite les corrélations entre variables explicatives (date, heure, météo, NDVI). En cas de forte corrélation (r > + 0,5 ou - 0,5), nous supprimons des variables trop redondantes (ex : date, NDVI et neige risquent d'être très semblables) ou bien nous calculons les anomalies d'une variable autour la tendance saisonnière, ces dernières étant modélisées par un Modèle Additif Généralisé (GAM). Les GAM permettent notamment de modéliser des relations non-linéaire (ex : courbe en cloche).

Résultats pour la corrélation entre variables explicatives

Table 3 : Corrélations entre variables explicatives non-transformées. Coefficient de corrélation de Pearson.

	date	heure	sexe	neige	ndvi	temp	vent
heure	0.00						
sexe	-0.01	-0.06					
neige	**-0.82**	0.00	-0.06				
ndvi	**0.94**	0.00	0.05	**-0.90**			
temp	**0.68**	-0.15	0.05	**-0.74**	0.70		
vent	-0.19	-0.06	0.03	0.09	-0.14	-0.12	
pluvio	0.03	-0.01	-0.02	-0.05	0.03	0.04	0.15

La date est très fortement corrélée au NDVI, car proche de 1 (Tab. 3). Nous prenons la décision de supprimer le NDVI de l'analyse en considérant que la date sera, entre autre, un indicateur du printemps.

Nous observons ensuite une forte corrélation entre la date, la hauteur de neige et la température (Tab. 3). Nous appliquons donc un Modèle Additif Généralisé (GAM) sur la hauteur de neige et la température en fonction de la date (Fig. 12). Nous récupérons les écarts par rapport à la courbe qui nous donnent une mesure des anomalies de hauteur de neige ou de température autour de la tendance saisonnière pour une date donnée. Nous obtenons des variables explicatives considérées comme suffisamment indépendantes pour les analyses suivantes (Tab. 4).

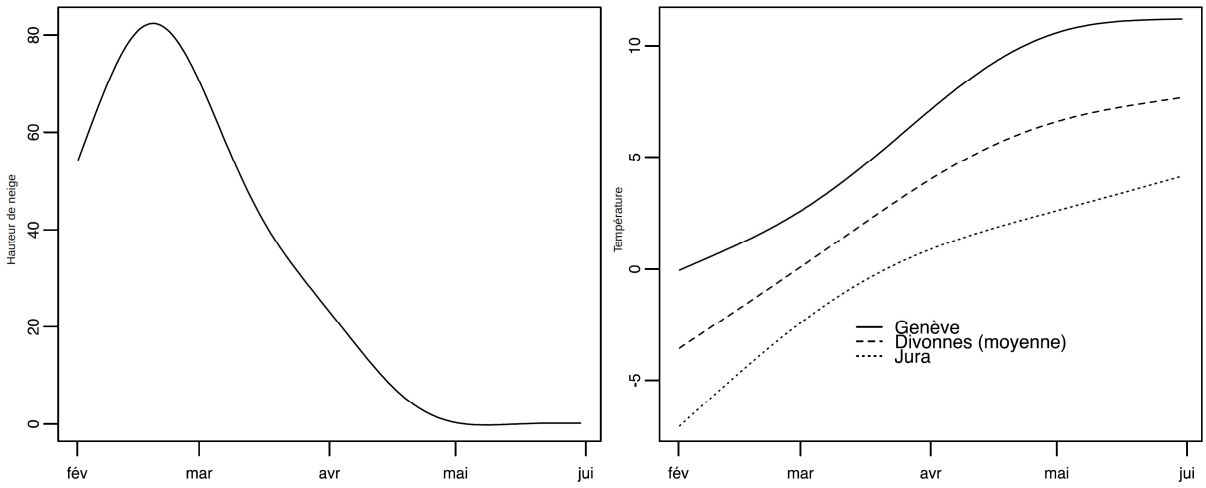


Figure 12 : Prédictions des tendances saisonnières de température (en ℃) sur les trois secteurs et de hauteur de neige (en cm) sur le Jura. Les prédictions sont réalisées avec des modèles additifs généralisés (GAM).

Table 4 : Corrélations entre variables explicatives restreintes (suppression du NDVI) et transformées (anomalies de neige et de température).

	date	heure	neige_a	temp_a	vent
heure	0.00				
neige_a	0.00	0.00			
temp_a	0.00	-0.21	-0.42		
vent	-0.19	-0.06	-0.06	0.03	
pluvio	0.03	-0.01	0.01	0.03	0.15

c) Probabilité de présence sur zones de comptage

Dans un premier temps nous analysons séparément la probabilité de présence sur la zone genevoise, celle de Divonne-Vaud, puis celle du Haut-Jura afin de différentier les effets météorologiques locaux. Nous avons analysé premièrement les variations de notre variable réponse en fonction de la date et de l'heure (présence/absence d'animaux sur les zones de comptage) avec des modèles additifs généralisés (GAM). Nous récupérons ensuite les résidus de ces modèles que nous analysons avec des modèles linéaires à effets mixtes (LME). Nous incluons dans les LME la température (ou son anomalie) en interaction avec le vent (température ressentie), puis la hauteur de neige (ou son anomalie) ainsi que les précipitations. Tous les modèles comprennent aussi un effet aléatoire (individus) et un terme autorégressif d'ordre 1 prenant en compte l'autocorrélation temporelle des données (à 2h d'intervalle, une valeur de présence/absence à un temps donné est très dépendante de la valeur précèdent du fait des contraintes de déplacements).

A partir des résultats précédents nous essayons de choisir un modèle commun aux trois zones (contenant les mêmes variables explicatives, même si leur effets sont différents) afin de réaliser des prédictions pour chaque zone). Nous les interprétons un par un, puis nous réajustons un modèle global prédisant, avec seulement les variables pertinentes, la probabilité de présence sur tous les sites confondus.

- Résultats sur les effets généraux de la date et l'heure

Pour la période considérée (février-mai & 20h-8h) la probabilité de présence moyenne est de 0,2429. (soit 24.29 % des individus marqués présents sur les zones de comptage ; l'équivalence entre probabilité et pourcentage est valable pour toute la suite du texte). Nous observons que le maximum d'utilisation des zones de comptage est fin février – début mars pour Genève, autour de 10h-13h (en GMT +12h, soit autour de 23h-0h et 2-3h) avec une valeur maximale (tout effet météo néanmoins confondu) d'environ 0,24 (Fig. 13 & 14). Pour Divonne-Vaud, le maximum apparaît début-mi avril autour de 11h-16h

(soit 0h-1h et 5h-6h) avec une valeur maximale atteignant 0,33 (Fig. 13 & 14). Sur le Haut-Jura le maximum d'utilisation des zones de comptage apparaît cette fois début mai autour de 8h-15h (21h-22h et 4h-5h), avec une probabilité maximum atteignant presque 0,15. Enfin, le modèle global montre une probabilité d'utilisation des zones de comptage maximale de fin février à mi-avril, de 22h-23h à 4h-5h avec une probabilité maximale variant de 0,35 à 0,42 (soit entre 35 et 42 %, Fig. 13 & 15).

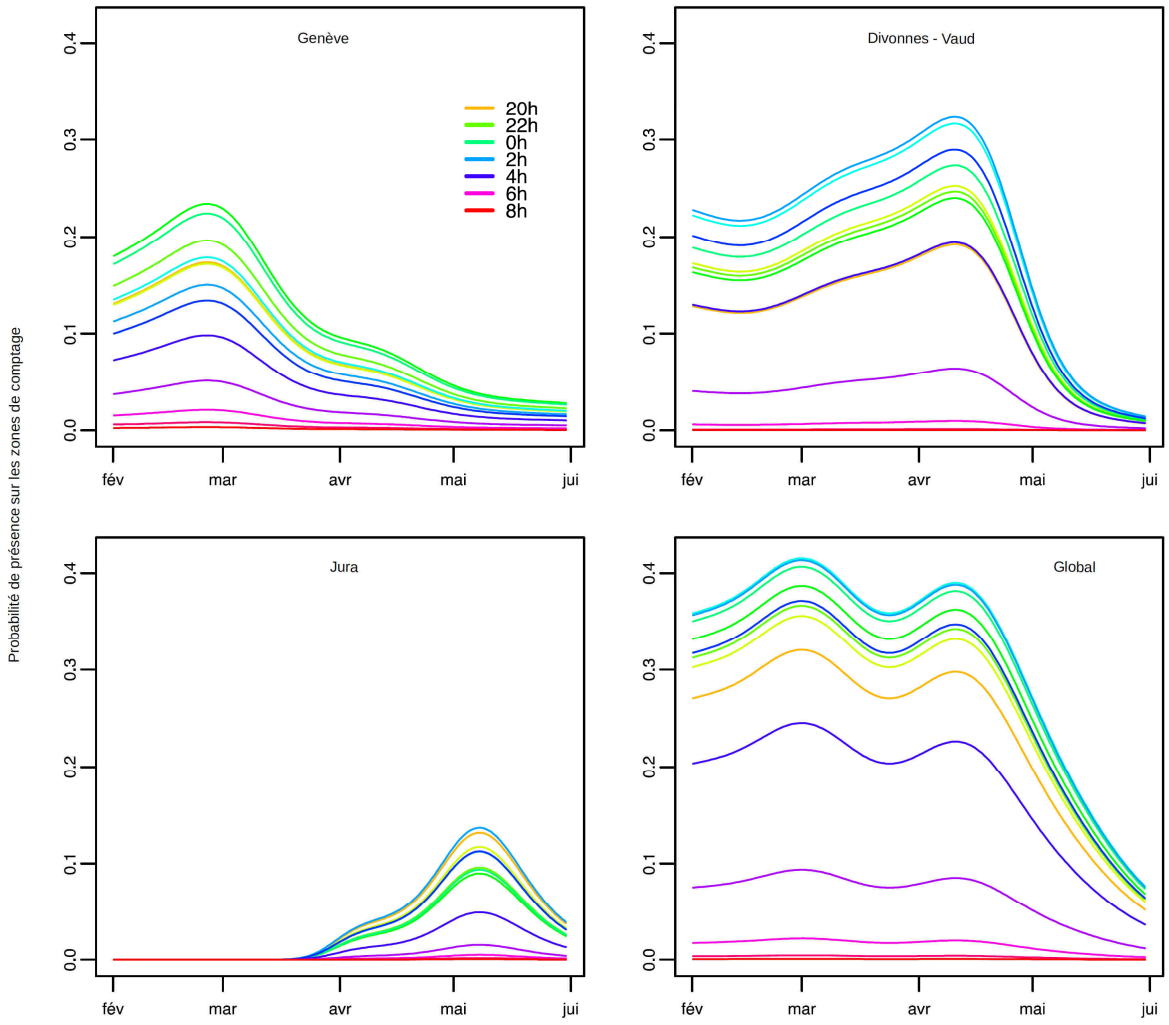


Figure 13 : Probabilité de présence prédite (GAM) sur les zones de comptage en fonction de la date, de l'heure et pour les trois secteurs (tous les effets météorologiques confondus).

- Résultats sur les effets météorologiques

Les anomalies neigeuses influencent les probabilités de présence sur les zones de comptage de manière significative dans les trois zones (Tab. 5). Sur les zones basses (Genève et Divonne-Vaud), une anomalie neigeuse importante en haut du Jura aboutit à une augmentation de l'utilisation des zones de comptage (en cas de forte chute de neige ou de retard de fonte en haut du massif, les animaux sont « poussés » vers le bas, Tab. 5b & 5c, Fig. 14). Nous observons l'effet inverse sur le haut du massif où de fortes anomalies neigeuses diminuent la fréquentation des zones de comptage (Tab. 5a, Fig. 14).

Table 5 : Modèles linéaires à effets mixtes (effets aléatoires : individus et années) prédisant les effets résiduels (autour de l'effet général de la date et de l'heure) de la météo sur la probabilité de présence des individus sur les trois zones de comptage. Une p-value inférieure à 0,05 est considérée comme significative. Value : coefficient. SE : Erreur standard. DF : Degrés de libertés. t-value : statistique du test. p-value : probabilité critique.

a) Genève

	Value	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.1002	0.0829	25105	-1.2075	0.2272
vent	-0.0122	0.0030	25105	-4.0410	0.0001
temp_a	-0.0076	0.0022	25105	-3.4028	0.0007
pluvio	0.0103	0.0084	25105	1.2258	0.2203
neige_a	0.0027	0.0004	25105	6.1780	0.0000
sexe	-0.0930	0.1518	25	-0.6130	0.5454
vent:temp_a	0.0024	0.0006	25105	3.6726	0.0002

Intervalle de prédiction à 95 %:
min = 0.1368 ; max = 0.1878.

b) Divonne-Vaud

	Value	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.1538	0.0720	25105	-2.1344	0.0328
vent	-0.0034	0.0025	25105	-1.3375	0.1811
temp_a	0.0083	0.0038	25105	2.1915	0.0284
pluvio	-0.0059	0.0095	25105	-0.6242	0.5325
neige_a	0.0034	0.0005	25105	6.1122	0.0000
sexe	0.0149	0.1299	25	0.1153	0.9091
vent:temp_a	-0.0003	0.0005	25105	-0.6169	0.5372

Intervalle de prédiction à 95 %:
min = 0.1165 ; max = 0.1929.

c) Haut-Jura

	Value	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.0520	0.0335	25105	-1.5519	0.1207
vent	0.0017	0.0008	25105	1.9756	0.0482
temp_a	-0.0038	0.0018	25105	-2.1312	0.0331
pluvio	-0.0070	0.0041	25105	-1.7089	0.0875
neige	-0.0017	0.0003	25105	-5.2604	0.0000
sexe	-0.1133	0.0599	25	-1.8889	0.0706
vent:temp_a	0.0002	0.0001	25105	1.2511	0.2109

Intervalle de prédiction à 95 %:
min = 0.0573 ; max = 0.0921.

Malgré un vent généralement plus fort et des températures plus froides en hauteur, nous observons des effets marqués et une interaction significative essentiellement sur Genève (Tab. 5a). Sur cette zone, en cas de fort vent (5-10 m/s), une anomalie de température décroissante fait décroître l'utilisation, tandis que pour des vents plus faibles, l'anomalie de température a moins, voir plus du tout d'effet (Fig. 14). Ceci pourrait traduire le phénomène de température « ressentie » qui augmente avec le vent. Etonnamment cette interaction n'est pas significative sur les deux autres zones (Tab 5b & 5c). Seul des effets légèrement significatifs de l'anomalie de température et/ou du vent apparaissent (une température particulièrement faible fait décroître l'utilisation des zones de comptage, Fig. 14).

Enfin, la pluviométrie et le sexe n'ont pas d'influence significative sur la probabilité de présence (Tab. 5). Nous retenons donc dans la suite la date, l'heure, les anomalies de neige et de température ainsi que le vent dans les modèles.

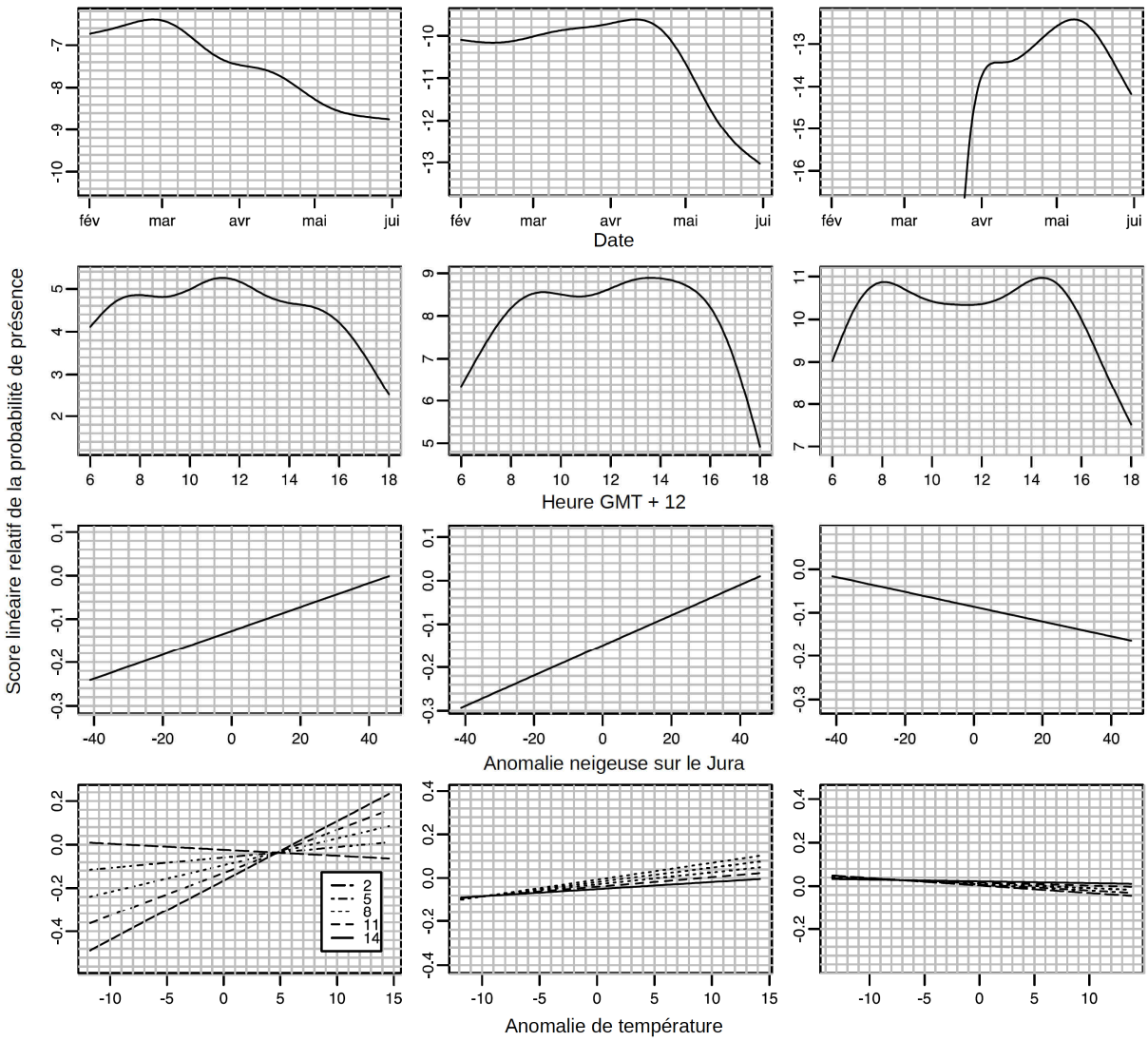


Figure 14 : Score linéaire relatif de la probabilité de présence sur chaque secteur de comptage (Genève à gauche, Divonne-Vaud au centre, Jura à droite) prédit par les modèles additifs généralisés (GAM) pour la date et l'heure, puis par des modèles linéaires à effets mixtes (LME) pour les autres variables. Ce score correspond à la probabilité linéarisée pour le paramètre considéré, lorsque tous les autres paramètres sont de 0 (l'intercept des GAM et des LME sont pris en compte). Les différents traits correspondent à différentes vitesses de vent (m/s).

- Résultats sur la présence globale

Nous observons un effet interactif du vent et de la température (anomalie) similaire à celui décrit sur Genève ainsi qu'un effet positif de la neige similaire à celui décrit sur Divonne-Vaud (Tab. 6, Fig. 15). Ni la pluviométrie ni le sexe n'ont d'effets significatifs (Tab. 6). Nous retenons pour la suite ce modèle global comprenant l'effet date, heure, neige (anomalie) ainsi que l'interaction entre le vent et l'anomalie de température.

Table 6 : Modèle linéaire à effets mixtes (effets aléatoires : individus et années) prédisant les effets résiduels (autour de l'effet général de la date et de l'heure) de la météo sur la probabilité de présence des individus sur l'ensemble des zones de comptage. Une p-value inférieure à 0,05 est considérée comme significative. Value : coefficient. SE : Erreur standard. DF : Degrés de libertés. t-value : statistique du test. p-value : probabilité critique.

	Value	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.0282	0.0639	25105	-0.4409	0.6592
vent	-0.0077	0.0032	25105	-2.4055	0.0162
temp_a	-0.0085	0.0048	25105	-1.7761	0.0757
pluvio	0.0049	0.0124	25105	0.4028	0.6871
neige_a	0.0039	0.0006	25105	5.6658	0.0000
sexe	-0.1581	0.1131	25	-1.3976	0.1745
vent:temp_a	0.0017	0.0007	25105	2.3925	0.0167

Intervalle de prédiction à 95 %:
min = 0.1051 ; max = 0.2194.

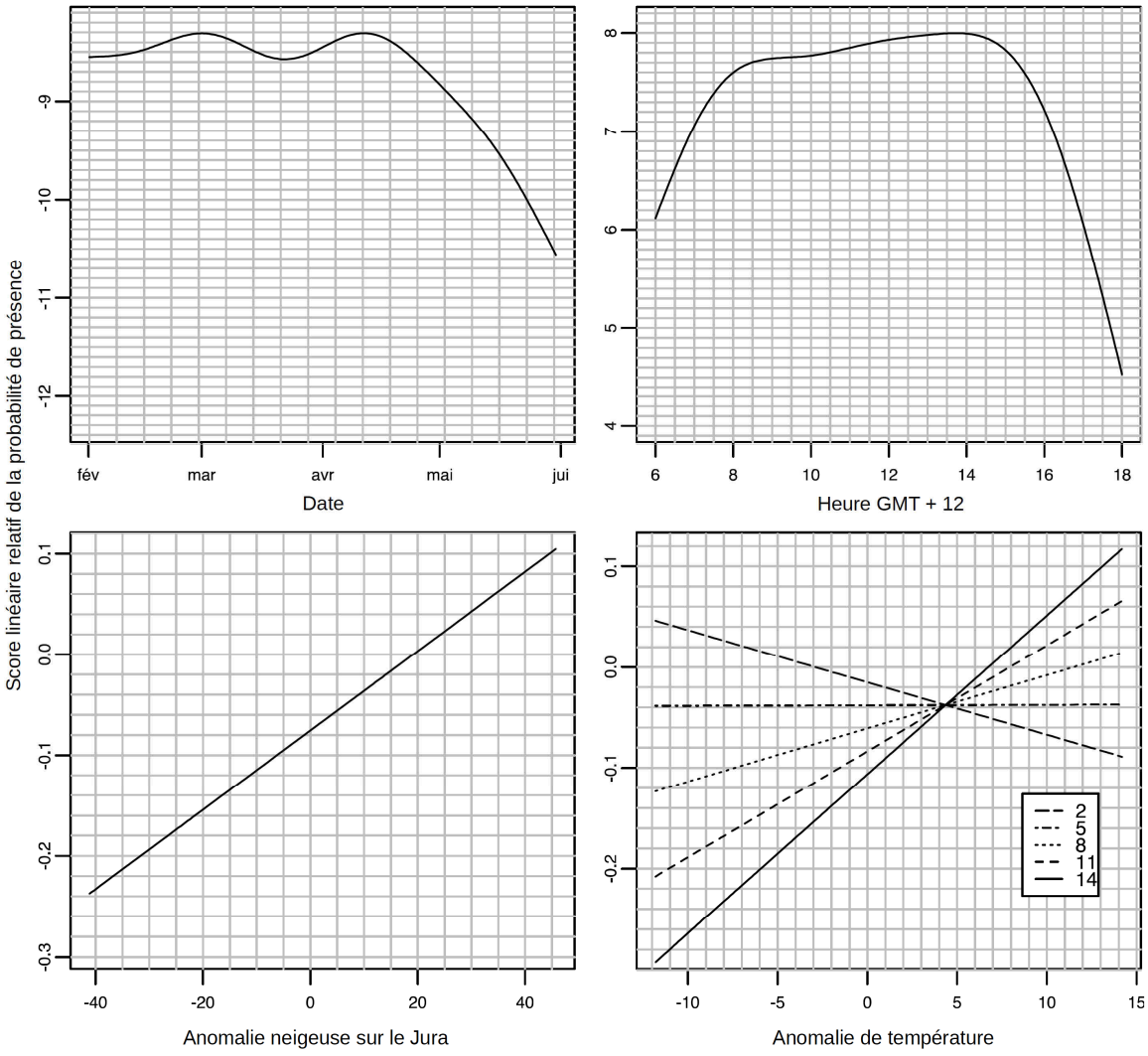


Figure 15 : Score linéaire relatif de la probabilité de présence sur l'ensemble des zones de comptage prédit par le modèle additif généralisé (GAM) pour la date et l'heure, puis par le modèle linéaire à effets mixtes (LME) pour les autres variables. Ce score correspond à la probabilité linéarisée pour le paramètre considéré, lorsque tous les autres paramètres sont de 0 (l'intercept des GAM et des LME sont pris en compte). Les différents traits correspondent à différentes vitesses de vent (m/s).

d) Variations inter-annuelles et inter-individuelles.

Sur les périodes (mars-avril) et horaires de comptage (22h-1h), nous mesurons d'importantes variations de probabilité de présence observées entre les années (23.6 % en 2012, 49.3 % en 2013 et 27.0 % en 2014). L'année 2013 correspond notamment à un hiver tardif avec globalement 20 cm de neige

en plus et 2°C de moins par rapport aux autres anné es. En revanche nous observons beaucoup moins de variations de la probabilité prédite par le modèle (30.6 % en 2012, 32.7 % en 2013 et 30.8 % en 2014). Ceci provient notamment du fait qu'il existe une confusion entre les années et les individus. Nous observons en effet sur 2013 un nombre important d'individus ayant une forte probabilité de présence (Tab. 7), sans savoir s'il s'agit d'un effet année réel ou d'effets individus.

Table 7 : Probabilité de présence sur les zones de comptage par années et par individu.

	2012	2013	2014
lila	0.0571	0.5000	NA
courtois	0.0698	NA	NA
bibiche	0.0762	0.1538	0.1520
colliou	0.0879	0.3883	NA
jessika	0.3115	0.2000	NA
miolan	0.3173	NA	NA
fabiola	0.3243	NA	NA
baron	0.3523	NA	NA
betty	0.4565	NA	NA
ambroise	0.5833	0.5357	NA
prince	NA	0.7864	0.0144
violette	NA	0.7705	NA
fabiolle	NA	0.7473	NA
myrtille	NA	0.6885	0.4167
titan	NA	0.6641	0.2800
etoile	NA	0.6393	NA
neige	NA	0.5769	0.5804
Vanille	NA	0.5690	NA
blanche	NA	0.4262	NA
tictac	NA	0.4123	NA
obelix	NA	0.3393	0.3684
cocotte	NA	0.0935	0.2345
mylla	NA	NA	0.4921
maguy	NA	NA	0.4091
biolina	NA	NA	0.1849
junior	NA	NA	0.1410
blanchette	NA	NA	0.0984

Par précaution, le modèle mixte considère qu'il s'agit d'effets individus, ce qui explique la faible variation des probabilités prédites due aux effets fixes (neige, température, vent). Les quelques individus suivis plusieurs années montrent des évolutions assez hétérogènes des probabilités de présence suivant les années, ce qui rend la conclusion difficile. Si l'utilisation de modèles mixtes assure la prudence nécessaire à la validation scientifique des résultats, il pourrait être intéressant pour les gestionnaires d'ajuster un modèle linéaire classique, en faisant l'hypothèse forte que les individus sont représentatifs des années et qu'il n'existe pas d'effet individu. Dans ce cas, les écarts de prédictions inter-annuelles pourraient être plus importants (ex : avec l'utilisation de GAM et d'effet linéaire classique nous obtenons des probabilités prédites de 0.3016 en 2012, 0.3908 en 2013 et 0.3173 en 2014).

e) Validation croisée

Les individus suivis lors de ce travail le sont souvent pour une période d'un an. Chaque individu peut ainsi fortement influencer les prédictions du modèle suivant son année et sa zone de capture. Pour tester la robustesse de notre modèle aux effets individus, nous avons réalisé une validation croisée par retrait de clusters (Leave cluster-out cross-validation). Cette méthode consiste à utiliser seulement la moitié de nos individus choisis aléatoirement pour ajuster le modèle, puis d'utiliser l'autre moitié des individus pour tester les prédictions du modèle. Nous associons les prédictions du modèle ajusté sur le premier groupe d'individu avec les présence/absence du second groupe d'individu. Nous calculons la statistique d'AUC (Area Under the Curve) adaptée à la validation du modèle sur des données de présence/absence. Une AUC de 0.5 signifie que le modèle n'a aucun pouvoir prédictif, une valeur de 1 signifie un modèle « parfait » et une valeur

de 0 signifie que le modèle prédit inversement la probabilité de présence. Nous réitérons 1 000 fois cette procédure en choisissant à chaque fois des groupes d'individus différents pour l'ajustement et le test du modèle. Nous réalisons ensuite la même validation croisée, à la différence que nous testons cette fois le pouvoir prédictif du modèle uniquement pour mars et avril et pour des horaires de 22h à 1h (périodes et horaires réels des comptages).

Résultats pour la validation croisée

Les AUC sont toujours supérieures à 0.5 (moyenne [min ; max] : 0.701 [0.657 ; 0.750]) mais ne sont jamais supérieures à 0.75 (donc plus proche de 0.5 que de 1). Ceci révèle un pouvoir prédictif significatif et cohérent des modèles. Lorsque l'on restreint les données de validation aux périodes (mars-avril) et horaires des comptages (22h-1h), nous observons des AUC supérieures à 0.5 (moyenne [min ; max] : 0.577 [0.500 ; 0.657] mais encore plus éloignée de 1. Le pouvoir prédictif des modèles pendant les périodes et horaires de comptages est donc significatif et cohérent (toujours dans le bon sens) mais reste discutable. Le modèle global est donc statistiquement robuste aux effets individus (il prédit toujours des résultats cohérents quelque soit les individus considérés) mais son pouvoir prédictif reste néanmoins discutable, surtout lorsque l'on se focalise uniquement la période des comptages.

f) Déterminer une prédiction

Le but ici est de retrouver au final une proportion prédite d'animaux présents dans les zones de comptage, soit par zones, soit pour l'ensemble du périmètre. Supposons un comptage réalisé le 15 avril autour de minuit sur les trois zones (heure d'été, donc 0h correspond à 2h GMT soit 14h en GMT+12). La température moyenne (La Dôle et Genève) est de 8,5°C et le vent est d'environ 5 m/s sur les trois zones. La hauteur de neige sur le Jura est de 40 cm. Nous devons premièrement calculer l'anomalie de température et de neige en fonction des courbes de la Figure 10. Pour le 15 avril, la tendance saisonnière de température moyenne indique 5,5℃ et l'anomalie de température est donc de 8.5-5.5 = +3℃. Avec le même raisonnement nous obtenons une anomalie de neige de 40-8 = +32 cm. Le but maintenant est de calculer le score linéaire de la probabilité de présence correspondant à toutes ces conditions. En repérant visuellement pour chaque zone (ou pour le global), et pour chaque variable, les conditions du comptage, nous obtenons par exemple pour le modèle global (Fig. 13) un score de -8,3 (effet date), +7,9 (effet heure), +0,05 (effet neige) et -0,07 (interaction température-vent), soit, en additionnant, un score linéaire de -0,42. Pour obtenir une probabilité, il suffit ensuite de transformer ce score avec une fonction logistique :

$$P = \frac{1}{1 + e^{-score}}$$

soit une probabilité de présence de 0,3965 dans les conditions du comptage (soit 39.65 % des individus présents sur les zones de comptage).

Le calcul des intervalles de prédiction à 95 % est trop complexe pour être réalisé à la main et dépend des conditions du comptage. Lorsqu'un comptage se situe dans des conditions moyennes, l'intervalle de prédiction à 95 % est le plus faible et vaut dans notre exemple ± 0,1051 (Tab. 4). Lorsque l'on s'éloigne de ces conditions (d'un coté ou de l'autre) cet intervalle augmente et peut atteindre un maximum de ± 0,2194 (Tab. 4). Nous pouvons donc additionner et soustraire au score linéaire ces deux valeurs d'intervalle à 95 %, puis transformer ces nouveaux scores d'intervalle par la même équation que ci-dessus. Nous obtenons par exemple un intervalle de prédiction à 95 % maximum de [0,345 ; 0,450]. Si 155 individus ont été observés lors de ce comptage et si toutes les hypothèses de travail sont respectées, alors la population peut être estimée à 155/0,358 = 423 individus avec un intervalle de prédiction à 95 % maximum de [155/0,45 ; 155/0,345] soit [344 ; 449].

Il est fondamental de rappeler que les prédictions de ce modèle correspondent à une probabilité de présence **moyenne** dans des conditions données. Hors, l'estimation des plans de chasse repose souvent

sur des valeurs d'observation maximales retenues. Imaginons une situation de comptage exceptionnelle ou, sans le savoir, 100 % des individus sont observés en réalité (sur une population de 250 animaux). Dans cette situation, le modèle qui fera une prédiction moyenne dans les conditions du comptage, prédira par exemple une valeur de probabilité de présence moyenne de 0.44. Le risque serait alors de ne retenir que ce comptage exceptionnel, de calculer la prédiction du modèle (0.44), puis ré-estimer la population par 250/0,44 = 568 individus, ce qui est très loin de la réalité (250 individus). Il faut absolument **considérer tous les comptages** effectués, même ceux plutôt infructueux, **calculer les probabilités de présence** respectives, **ré-estimer la population à chaque fois** puis **interpréter toutes ces valeurs** ensembles (ou en faire une moyenne générale).

3. Discussion

Nos résultats montrent bien des effets date et heure importants, un effet de la neige sur le haut du massif et un effet plus ou moins marqué du vent en interaction avec la température. Ces effets peuvent être différents suivant les zones. L'optimum d'utilisation des zones de comptage se décale dans le temps à mesure que l'altitude augmente. L'effet négatif de la neige en haute altitude (ressource inaccessibles) devient positif sur les zones basses (la neige d'altitude pousse les animaux vers le bas). Enfin, l'interaction entre vent et température (effet de température ressentie) est manifeste sur Genève mais absente sur les autres zones. Il faut rappeler à ce stade que la date prend déjà en compte une part très importante des variations saisonnières environnementales (notamment température, neige et NDVI). Avec une durée d'étude supérieure à 3 années (ex : 10 ans) il pourrait être possible de différentier clairement ces effets et de tester si, au final, l'effet global de la neige (fonte), de la température (réchauffement saisonnier) ou de la végétation (arrivé du printemps) ne sont pas autant, voir plus explicatif que la date.

Sur une période (février-mai) et des horaires larges (20h-8h) et à l'échelle de toute la zone, les résultats de la validation croisée sont suffisamment bons pour affirmer que le modèle de probabilité de présence sur les zones de comptage est assez robuste aux effets individus. Lorsque nous restreignons les données de validation aux périodes et horaires de comptage réel (mars-avril, 22h-1h), les résultats sont toujours statistiquement valides mais moins performants. Cela vient du fait que le modèle est robuste pour prédire les variations importantes de l'utilisation des zones de comptages entre périodes et horaires très contrastés, mais plus difficilement au sein des périodes et horaires de comptage.

Sous les trois hypothèses énoncées en introduction (représentativité de la population par les individus capturées, pas de biais d'observation, pas d'effet observateur sur les distributions), ce modèle pourrait donc offrir une estimation relative de la proportion de la population observée lors des comptages. Il sera néanmoins nécessaire de bien garder à l'esprit que le modèle n'expliquera pas toutes les variations de la probabilité de présence observée. D'autres phénomènes non pris en comptes (ex : végétation, reproduction, dérangement, tactique d'approvisionnement) ou encore le simple hasard, peuvent expliquer une part importante des variations de l'utilisation des zones de comptage. Cela signifie que ce modèle pourrait constituer tel quel un outil d'aide à la décision, ne pourra porter à lui seul la responsabilité des ré-estimations. Pour les mêmes raisons, il sera toujours nécessaire de conserver une bonne répétition des comptages car la ré-estimation des effectifs par ce modèle à partir d'un seul comptage serait trop risquée.

Sur des zones ouvertes, assez souvent parcourues par les humains même la nuit, et avec de grands ongulés comme les cerfs, il est assez probable que le biais d'observation (la proportion d'animaux non observés alors qu'ils sont sur le site), ainsi que l'effet observateur (la tendance des animaux à fuir la zone à l'arrivée des observateurs) soient faibles, ce qui conforte la validité des hypothèses initiales. En revanche, il est plus difficile de savoir si les individus marqués de colliers GPS dans cette étude sont bien représentatifs de la population globale. Les captures n'ont pas pu être réparties uniformément sur tout le territoire (essentiellement sur Genève et Divonne-Vaud). De plus, la majorité des animaux ont été télé-anesthésiés à partir d'un véhicule directement sur les zones de comptages et sont peut-être des individus assez tolérants aux dérangements. Il faut néanmoins préciser que les animaux équipés sur Divonne, sont ceux migrant sur le Jura au printemps. La représentativité spatiale des individus est donc probablement suffisante pour utiliser le modèle sur la zone restreinte des localisations, même si elle prête à discussion.

Plus problématique sera la représentativité de ces individus sur les années futures (et passées). Avec le réchauffement climatique et l'urbanisation croissante du Bassin Genevois, la probabilité de présence sur les zones de comptage risque de changer. Il semble ainsi difficile de savoir pendant combien d'années ce modèle sera encore valide. La détermination des plans de chasse pourrait néanmoins aussi être objectivée par l'utilisation des Indicateurs de Changement Ecologiques (ICE, Morellet et al., 2007). Cette méthode préconise d'utiliser seulement des indicateurs d'abondance (ex : indice kilométrique), de performance individuelle (ex : poids des jeunes, longueur de la patte arrière) et de pression sur le milieu (ex : indice de consommation) sur minimum 5 années, afin de faire un diagnostic sur l'état de la population (début de colonisation, pleine croissance, saturation, densité dépendance) et de décider s'il faut accroitre ou diminuer le plan de chasse. Le modèle présenté ici aura néanmoins toujours le mérite de donner un ordre de grandeur de la détectabilité moyenne sur une zone donnée, qui varie ici de deux tiers à presque la moitié de la population (avec une erreur de l'ordre de ± 6%) et d'expliquer en partie ce qui la fait varier. Ce travail est donc une première étape permettant de valider scientifiquement les processus biologiques à l'œuvre (grâce notamment à l'utilisation de modèles mixtes prenant en compte les effets individus). Il serait néanmoins intéressant à l'avenir d'améliorer encore son pouvoir prédictif en décomposant les effets annuels, saisonniers et inter-journaliers des facteurs climatiques, ceci en faisant aussi l'hypothèse que les individus capturés sont bien représentatifs d'une année donnée. Ceci permettrait de relativiser les résultats des indicateurs annuels d'abondance et de faire des comparaisons interannuelles prenant en compte l'effet global de l'hiver (très froid ou plutôt doux) sans chercher à estimer la population.

C. Déterminismes environnementaux de la migration : approche inter-populationnelle

Résumé :

Les tactiques de **migration des grands herbivores** semblent **influencées par les conditions environnementales** rencontrées par les individus. Les animaux peuvent suivre le **pic de productivité végétal printanier** (lorsque la nourriture est de meilleure qualité), se déplaçant de façon continue suivant l'altitude et la latitude à mesure que le printemps avance (hypothèse de la "**maturation du fourrage**"). Les animaux peuvent également être contraints de migrer pour répondre à la **présence de neige**, rendant les **ressources inaccessibles** à certains endroits (hypothèse de **l'accessibilité des ressources**) et forçant les animaux à migrer vers le sud ou les basses altitudes. Ces deux hypothèse prédisent que les animaux doivent **migrer** surtout si **l'hétérogénéité** et la **prévisibilité spatiotemporelle** des ressources ou de leur accessibilité est **forte**. Nous proposons ici d'étudier l'intensité de la migration chez des biches de l'Europe de l'ouest répartis en **cinq populations** (dont celle du périmètre INTERREG). Nous mesurons des variables **topographiques, phénologiques et nivologiques** et calculons des **indices d'hétérogénéité spatiale** nous permettant de différentier des environnements homogènes, de ceux structurés en gradient. Nous étudions ensuite l'effet de ces variables sur l'intensité observée de la migration.

Nous observons que les individus **migrants fortement aux printemps** suivent surtout des **gradients de productivité végétale** (ex : cycles longs et très productifs d'un coté et cycles courts et peu productifs de l'autre) tandis que les animaux **résidents** se maintiennent dans des zones ou la **phénologie est plus uniforme** dans l'espace. Nos résultats montrent également que les **migrations automnales** les plus fortes se font principalement sur des zones où la **couverture neigeuse est durable et structurée en gradient** (ex : présence de neige d'un coté, absence de l'autre) tandis que les animaux **résidents** se maintiennent sur des zones où les **chutes de neiges sont plus rares et plus aléatoire dans l'espace**. Ainsi, les **différences de migrations** inter et intra-population observées chez les biches étudiées, peuvent globalement être expliquées par l'hypothèse de **« l'accessibilité des ressources » en automne** et par la **« maturation du fourrage » au printemps**. L'hypothèse de **l'évitement de la chasse** ou de **l'évitement de la compétition intra-spécifique** pourrait expliquer **certaines migrations locales** (ex : comme sur Genève ou les deux femelles migrantes ne montent pas en altitude), mais ne peut expliquer pourquoi la majorité des animaux descendent des montagnes précisément sur les périodes de chasse et de faible abondance alimentaire en basse altitude.

Nos résultats montrent que la **répartition saisonnière** des biches sur les sites montagnards, comme ceux du périmètre INTERREG, peut être autant influencée par les **conditions globales** de l'environnement que par **le contraste entre le haut et le bas** des montagnes. Les **conditions de végétation** pourraient être prépondérantes au **printemps** tandis que le **manteau neigeux** semble principalement influencer les migrations **automnales** (ces deux variables seront néanmoins toujours liées). Nous proposons **d'objectiver l'approche** en mesurant sur le terrain des **indices phénologiques et nivologiques** (hauteur de neige, densité, dureté), ceci en **haute et basse altitude**, pour expliquer, voir anticiper les changements saisonniers de distribution. La migration déterminant fortement la **réussite des comptages,** effectués le plus souvent à basse altitude, ces indices ainsi que la compréhension de ces déplacements devraient permettre une **interprétation plus éclairée des estimations** réalisées à une date ou sur une année donnée (cf. partie 2)

1. Introduction

Identifier les facteurs environnementaux contribuant à l'émergence de la migration dans le monde animal est un enjeu majeur de l'écologie comportementale et peut contribuer à l'amélioration de la gestion et la conservation de la faune sauvage. Les ongulés sont connus pour exprimer des comportements de migration partielle, ou facultative et ces tactiques semblent influencer par les conditions environnementales rencontrées par les individus (Cagnacci et al., 2011; Singh et al., 2012). Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer ces migrations. Les animaux peuvent ainsi suivre le pic de productivité végétal printanier (lorsque la nourriture est de meilleur qualité), se déplacer de façon continue suivant l'altitude et la latitude à mesure que le printemps avance (hypothèse de la “maturation du fourrage”, Hebblewhite et al., 2008). Les animaux peuvent également être contraints de migrer pour répondre à la présence de neige, rendant les ressources inaccessibles à certains endroits (hypothèse de l'accessibilité des ressources) et forçant les animaux à migrer vers le sud ou les basses altitudes (Singh et al., 2012). Ces deux hypothèses peuvent être résumées dans le concept de l'ajustement aux ressources prédisant que les animaux doivent migrer surtout si l'hétérogénéité et la prévisibilité spatiotemporelle des ressources sont fortes (Mueller & Fagan, 2008). D'autres hypothèses existent (ex : réduction de la prédation, Hebblewhite & Merrill, 2007; densité-dépendance Mysterud et al., 2011), mais toutes reposent sur le fait que les animaux tendent à profiter du contraste d'habitat existant dans l'environnement.

La comparaison de populations de cerf en Scandinavie montre que la couverture neigeuse en interaction avec la latitude influençait le plus la probabilité de migration parmi les individus (Singh et al., 2012). Mais jusqu'à ce jour aucune comparaison n'a néanmoins été faite pour des populations vivant sur de plus faibles latitudes, où le climat est plus chaud, la topographie plus variable et les cycles de végétation plus longs. Nous proposons ici d'étudier l'intensité de la migration chez des biches de l'Europe de l'ouest réparties en cinq populations (dont celle du périmètre INTERREG, Tab. 5). Nous prenons des mesures directes de l'accessibilité des ressources alimentaires (couverture neigeuse) et de la phénologie de la végétation (productivité végétale annuelle) ainsi que des mesures indirectes de ces composantes (via la topographie) sur les domaines vitaux des individus. Pour ces variables, nous calculons des indices d'hétérogénéité spatiale nous permettant de différentier des environnements homogènes, de ceux structurés en gradient. Nous étudions ensuite l'effet de ces variables sur l'intensité observée de la migration.

2. Méthodes

a) Zones d'études

Nous avons obtenu des données de Belgique, de France et de Suisse entre la latitude 46,4°N et 50,6°N (Fig. 16). Les zones d'études présentent d'importants écarts d'altitudes (de 250m à 1 800m), des paysages contrastés, depuis la forêt de feuillus en plaine à la forêt de conifères morcelée avec des pâturages alpins en montagne, en passant par les forêts mixtes d'Alsace (Tab. 8). Toutes les populations sont régulées par des pressions de chasse variables (difficiles à quantifier de manière cohérente sur tous les territoires, tant les modes de régulation sont différents). Le chevreuil et le sanglier coexistent avec les biches étudiées au moins en basse altitude, mais le chamois est aussi présent aux hautes altitudes des sites montagneux. Sur le périmètre INTERREG, la question de savoir si les biches de Genève et du Jura appartenaient à la même population à été posée. Nous pouvons définir une population comme « l'ensemble des individus d'une même espèce qui occupe simultanément le même milieu et pouvant se reproduire entre eux ». D'un coté, il ne semble pas exister de mouvements entre ces deux zones chez les biches, qui vivent dans des environnements différents (forêts fragmentées en milieu semi-urbain sur Genève, milieu montagnard sur le Jura) et ne migrent pas aux mêmes endroits (Chevry pour les biches de Genève, Haut Jura pour les biches du pays de Gex). Il pourrait donc s'agir de deux populations différentes. Mais d'un autre

coté, la connexion existe pour les mâles qui se déplacent entre ces groupes précisément au moment de la reproduction. Vu la proximité géographique des deux zones (moins de 10 km), il n'est pas non plus impossible que des transferts existent pour d'autres femelles non-équipés, ou pour d'autres années. Il pourrait donc aussi s'agir d'une même population d'après la définition, qui montre ici ses limites. Une réponse possible réside dans le concept d'échelle spatiale. Nous pouvons considérer à l'échelle du périmètre INTERREG, et pour les questions propres à ce territoire, qu'il s'agit de deux populations (ce qui à globalement été fait dans les deux premiers chapitres). Mais à l'échelle européenne, où se place ce troisième chapitre, avec des populations espacées généralement de 100 à 600 km (sans aucune connexion possible sauf cas extrême), il semble plus cohérent de les considérer comme une même population, connectée à minima par les mâles, vivant dans un gradient d'environnement allant de la forêt fragmentée de bas de massif au haut plateau jurassien. C'est donc afin de maintenir la cohérence de l'échelle spatiale à laquelle nous étudions ici nos populations que nous faisons ce choix.

Table 8 : Noms et caractéristiques générales des populations étudiées

Populations	**Lat/Long (en °)**	**Altitudes (en m)**	**Paysage / Gestion / Températures mensuelles ([min, max] en °C)**	**N individus** (N individu-année-saison) Période retenue pour les analyses
1 : Hertogenwald (Belgique)	50,5948 / 6,0221	250 - 450	Forêts de conifères et mixtes entourées de cultures et de prairies / Chasse / [0,8, 16,5]	**7** (22) 2009-2013
2 : Saint Hubert (Belgique)	50,1027 / 5,3681	450 - 570	Forêts de feuillus et mixtes entourées de cultures et de prairies / Chasse / [0,5, 15,5]	**10** (33) 2009-2013
3 : La Petite Pierre (France)	48,8321 / 7,3514	250 - 370	Forêts mixtes entourées de cultures et de prairies / Chasse autour d'une réserve naturelle / [0,8, 18,5]	**46** (72) 2004-2013
4 : Jura (France - Suisse)	46,4039 / 6,0304	400 - 1400	Forêts de conifères et mixtes entourées de prairies, de cultures et de pelouses alpines à haute altitude / Chasse en France, Pas de chasse en Suisse / Altitude haute : [-3, 14] ; basse : [0,2, 17,1].	**13** (25) 2012-2013
5 : Alpes (Suisse)	46,5088 / 7,1530	800 - 1800	Massifs fragmentés de forêts de conifères et mixtes entourés de pâtures et de pelouse alpine / Chasse / Altitude haute [-5,2, 11,1] ; basse : [-3,4, 13,1].	**7** (29) 2009-2012

b) Suivis GPS

Toutes les biches étudiées ont été équipées avec des colliers GPS (LOTEK ou VECTRONICS) principalement entre 2009 et 2013 (Tab. 5). La population de la Petite Pierre a néanmoins été étudiée depuis 2004 (durée maximum de suivis) et la population du Jura depuis 2012 (durée minimum de suivis). Les suivis GPS ont été homogénéisés entre les populations avec une localisation toutes les 4h. Nous avons conservés les localisations 3 Dimensions avec une DOP<10 (DOP : Dilution Of Precision) et les 2 Dimensions avec une DOP<5. Nous avons ensuite sélectionné la localisation avec la plus faible DOP existante à ± 60 min de 0h, 4h, 8h, 12h, 16h & 20h. Nous avons retenus les suivis couvrant au moins deux saisons de migration consécutives (l'hiver : du 1er novembre au 15 mars ; L'été : du 1er mai au 15 septembre) avec plus de 10 jours de suivis au sein de chaque saison. Nous obtenons des données sur 81 individus (soit 181 individus/année/saison, qui sera l'unité statistique dans cette analyse). La durée médiane de suivis est de 346 jours (min = 88; max = 1084). Nous calculons pour chaque suivi individuel, les utilisations de distribution (lissage Kernel avec lissage fixe, h=140) hivernales et estivales successives.

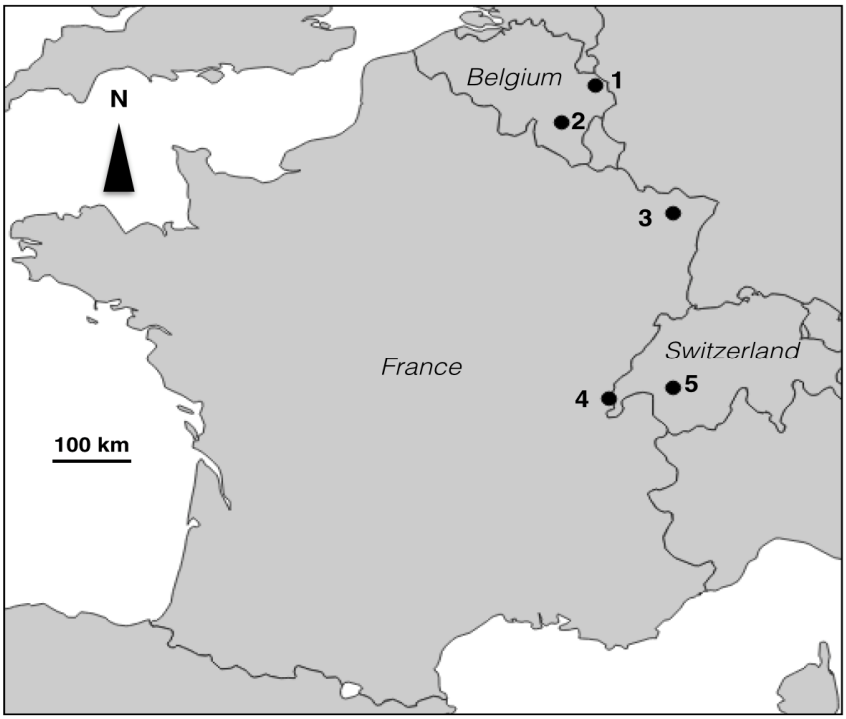


Figure 16 : Positions géographiques des cinq zones d'étude

c) Intensité de migration

Un patron de migration complet est défini comme la séparation spatiale de la distribution des localisations lors de deux saisons successives (hiver-été si on considère la migration de printemps ou été-hiver pour celle d'automne). Pour quantifier l'intensité de migration, nous calculons le Volume d'Intersection (VI : une mesure de la proportion de recouvrement en 3 dimensions) entre deux distributions d'utilisation successives. Les VIs offrent une mesure continue de l'intensité de migration depuis les animaux « résidents » (VI proche de 1), aux « migrants » (VI proche de 0), en passant par les migrants partiels (ex : VI = 0,2).

d) Variables environnementales

Nous avons utilisé un indice satellitaire de productivité végétale (Normalized Difference Végétation Index = NDVI, satellite MODIS, à 16 jours d'intervalle) comme mesure de la productivité végétale au cours des années de suivis. Pour chaque pixel (250m de coté), nous avons calculé le NDVI Intégré (INDVI : la surface sous la courbe annuelle du NDVI) afin de résumer le cycle de végétation annuel. Un fort INDVI correspond à un cycle long et très productif (ex: forêt de feuillus en plaine) et un INDVI faible correspond à un cycle court et peu productif (mélange de forêt de conifères et pelouses alpines à haute altitude). Nous avons utilisé des mesures satellitaires de couverture neigeuse (satellite MODIS, à 1 jour d'intervalle) permettant de mesure la présence/absence journalière de neige sur des pixels de 500m de coté. Nous avons résumés ces données en calculant le nombre de jours avec présence de neige au sol pour chaque hiver. Nous avons utilisé un Modèle Numérique de Terrain (source : Consortium for Spatial Information, Consultative Group on International Agricultural Research) de 90m de résolution pour estimer l'exposition (l'angle par rapport au Nord-Est) et l'altitude (indicateurs indirects du climat et de la végétation). Nous avons calculé sur chaque domaine vital annuel (Polygone Minimum Convexe à 95 % calculé avec les localisations de deux saisons consécutives), la moyenne du INDVI (*INDVI*), de la couverture neigeuse annuelle (*neige*) et des variables topographiques (*exposition*, *altitude*). Au final nous avons calculé des indices d'auto-corrélation spatiale (Indice de Moran) permettant de différentier les répartitions aléatoires de ces variables

dans l'espace (indice proche de 0) et les répartitions en gradient (indice proche de 1). Les mesures environnementales sont notées par exemple $neige_m$ et $neige_a$ pour les valeurs « moyennes » (m) et les indices d'auto-corrélation spatiale (a) respectivement.

e) Analyses statistiques

Nous avons analysé les variations des VIs (intensité de migration) printaniers et automnales séparément, en fonction des huit variables environnementales, avec des modèles linéaires à effet mixtes. Les modèles ont été ajustés avec une seule des variables environnementales, soit avec une mesure moyenne (ex : $INDVI_m$), soit avec une mesure de structuration spatiale (ex : $INDVI_a$). Tous les modèles comprennent des effets aléatoires en fonction de l'année et de l'individu. Nous avons réalisé une analyse inter-population en prenant les valeurs moyennes des paramètres environnementaux pour chaque population, puis une analyse intra-population en prenant les valeurs individuelles et en ajoutant la population comme variable aléatoire. Nous avons sélectionné le modèle offrant le meilleur compromis entre précision et simplicité avec le Critère d'Information d'Aikaike corrigé pour les échantillons de petite taille (AICc). Comme préconisé par la méthode, nous retenons le modèle ayant l'AICc le plus faible.

3. Résultats

a) Variation inter et intra-populations

Nous observons premièrement qu'il existe autant de variations de l'intensité de migration (VI) entre les populations qu'au sein des populations (le facteur « population » explique 50 % de la variance des VIs, ANOVA à un facteur). Certaines variables environnementales présentent surtout des variations inter-populationnelles comme la moyenne du INDVI (57,6 %) et la couverture neigeuse (64,1 %) ainsi que la moyenne et la structure spatiale de l'altitude (75,7 % et 86,3 % de variance expliquée par le facteur « population » respectivement). A l'inverse, certaines mesures environnementales sont plus variables au sein des populations, comme la structure spatiale du INDVI (26,0%) et la moyenne de l'exposition (25,9%). Enfin la structure spatiale de la couverture neigeuse et de l'exposition présentent autant de variation inter et intra-population (48,2 % et 47,2 % respectivement).

b) Analyse inter-populationnelle

Table 9 : Sélection du modèle par Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc) et par différence d'AICc entre le meilleur modèle (AICc le plus faible) et les autres (delta). Ces modèles prédisent les variations d'intensité de migration (VI, voir méthode) en fonction des moyennes populationnelles de différentes variables environnementales (voir méthodes).

Analyses	Models	k	AICc	delta
Migration de printemps Inter-population	$INDVI_a$	5	343.98	0.00
	$Neige_m$	5	344.17	0.20
	$Neige_a$	5	346.23	2.25
	$Altitude_m$	5	349.49	5.52
	$Exposition_a$	5	354.71	10.73
	$Altitude_a$	5	356.93	12.95
	$INDVI_a$	5	365.77	21.79
	Null	4	378.32	34.34
	$Exposition_m$	5	397.12	53.14
Migration d'automne Inter-population	$Neige_m$	5	293.98	0.00
	$Altitude_m$	5	298.75	4.77
	$INDVI_a$	5	301.61	7.63
	$Neige_a$	5	302.47	8.49
	$Exposition_a$	5	312.24	18.26
	$INDVI_m$	5	317.96	23.98
	$Altitude_a$	5	318.59	24.61
	Null	4	361.37	67.40
	$Exposition_m$	5	363.60	69.63

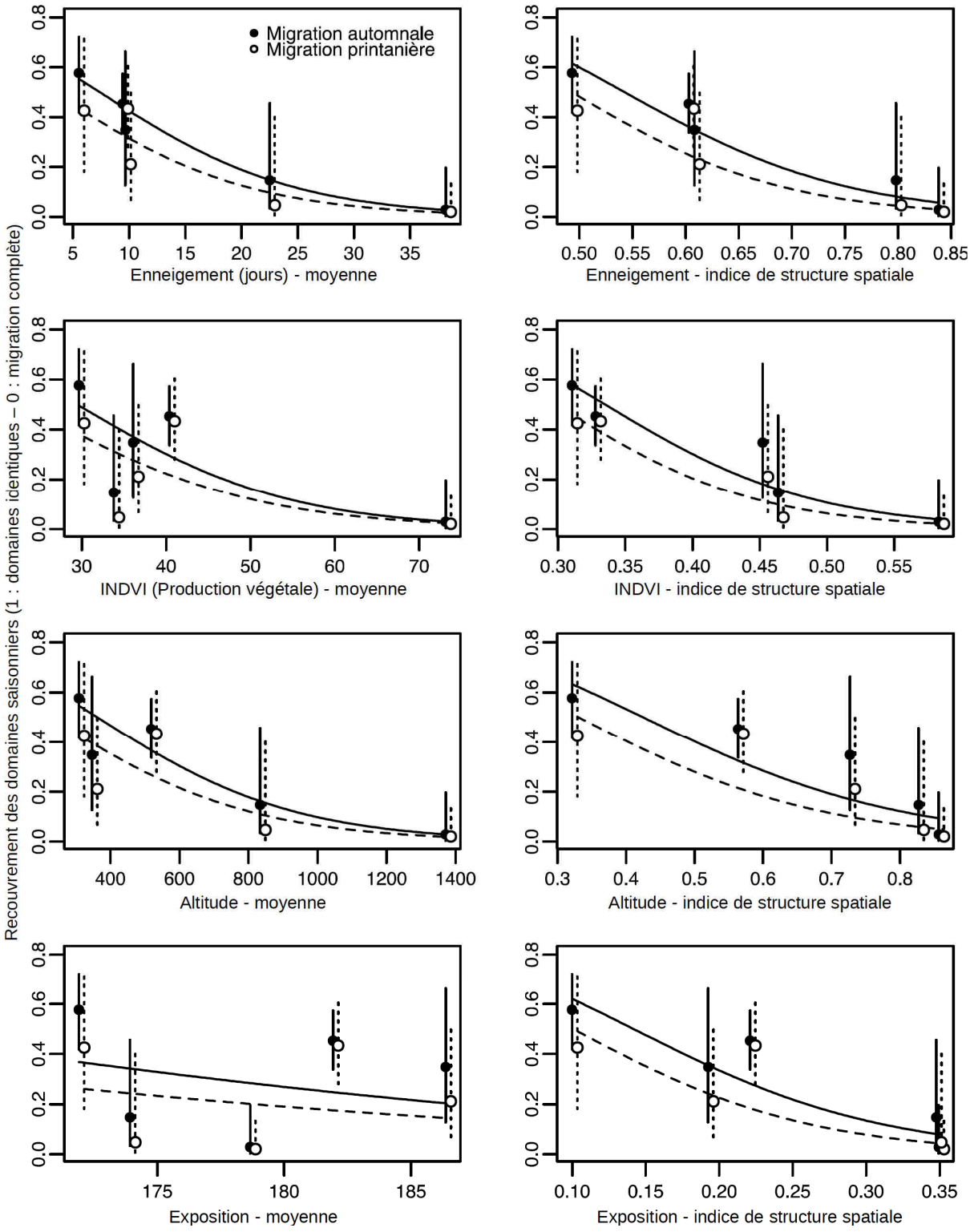


Figure 17 : Intensité de migration observée entre les cinq populations étudiées en fonction de différents paramètres environnementaux mesurés à l'échelle de la population. L'intensité de migration est mesurée par le recouvrement spatial des domaines estivaux et hivernaux (migration automnale) ou hivernaux et estivaux (migration printanière) consécutifs (le recouvrement est donc une mesure inverse de la migration). A gauche : relations établies à partir des valeurs moyennes des paramètres. A droite : relations établies à partir des valeurs d'autocorrélation spatiale (Indice de Moran) des paramètres, indiquant si leur répartition est aléatoire (proche de 0) ou fortement structuré (proche de 1, ex : gradient). Points : moyennes des recouvrements par population (noir : été → hiver, migration automnale ; blanc : hiver → été ; migration printanière). Traits pleins et pointillés : écart-types. Courbes: prédiction du modèle pour les migrations automnale (plein) et printanière (pointillés).

- Migrations printanières

La sélection du modèle par AICc montre que le nombre moyen de jours enneigés, ou bien l'auto-corrélation spatiale du INDVI (structure spatiale de la productivité annuelle de la végétation) sont les meilleurs descripteurs des variations inter-populations d'intensité de migration (Tab. 9). Nous observons que les VIs évoluent d'environ 0,4 (animaux « résidents ») sur la Petite Pierre, rencontrant 5,5 jours de neige en moyenne et présentant un indice de structure spatiale du INDVI proche de 0,3 (peu de structure spatiale des cycles de végétation), à presque 0 (animaux « migrants ») pour la population alpine rencontrant en moyenne 38,1 jours de neige et présentant une plus forte structure spatiale de la productivité végétale (auto-corrélation du INDVI proche de 0,6, Fig. 17). Entre ces extrêmes, les populations belges et jurassiennes suivent plutôt bien les courbes. Tous les autres modèles présentent une différence d'AICc de plus de 2 (seuil d'équivalence entre deux modèles) ce qui montre leur moindre performance pour décrire la variable réponse (Tab. 9).

- Migrations automnales

La sélection du modèle par AICc montre que le nombre moyen de jours enneigés est le meilleur descripteur des variations inter-populations d'intensité de migration (Tab. 9). Nous observons que les VIs évoluent d'environ 0,5 (animaux « résidents ») pour 5,5 jours de neige en moyenne à la Petite Pierre, à presque 0 (animaux « migrants ») pour la population alpine rencontrant en moyenne 38,1 jours de neige (Fig. 17). Entre ces extrêmes, les populations belge et jurassienne suivent bien la courbe. Tous les autres modèles présentent une différence d'AICc de plus de 4,7 (supérieur à 2) ce qui montre leur moindre performance pour décrire la variable réponse.

c) Analyses intra-populationnelles

Table 10 : Sélection du modèle par Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc) et par différence d'AICc entre le meilleur modèle (AICc le plus faible) et les autres (delta). Ces modèles prédisent les variations d'intensité de migration (VI, voir méthode) en fonction de valeurs individuelles (sur les domaines vitaux annuels) de différentes variables environnementales (voir méthodes). Un facteur aléatoire "population" est inclu de façon à ne mesurer que les effets intra-populations.

Analyses	Modèles	k	AICc	delta
Migration de printemps	$INDVI_a$	8	310.04	0.00
	$Altitude_m$	8	329.87	19.84
	$Exposition_a$	8	334.34	24.30
	$Altitude_a$	8	342.93	32.89
	$Neige_m$	8	344.27	34.23
Intra-population	Null	5	346.08	36.05
	$Neige_a$	8	356.57	46.53
	$INDVI_m$	8	360.29	50.26
	$Exposition_m$	8	366.31	56.28
Migration d'automne	$Neige_a$	8	294.01	0.00
	$Altitude_a$	8	297.62	3.61
	$Altitude_m$	8	299.21	5.19
	$INDVI_a$	8	308.31	14.30
	$Exposition_a$	8	315.23	21.21
Intra-population	$Neige_m$	8	319.95	25.93
	$Exposition_m$	8	321.67	27.66
	$INDVI_m$	8	324.29	30.28
	Null	4	361.37	67.36

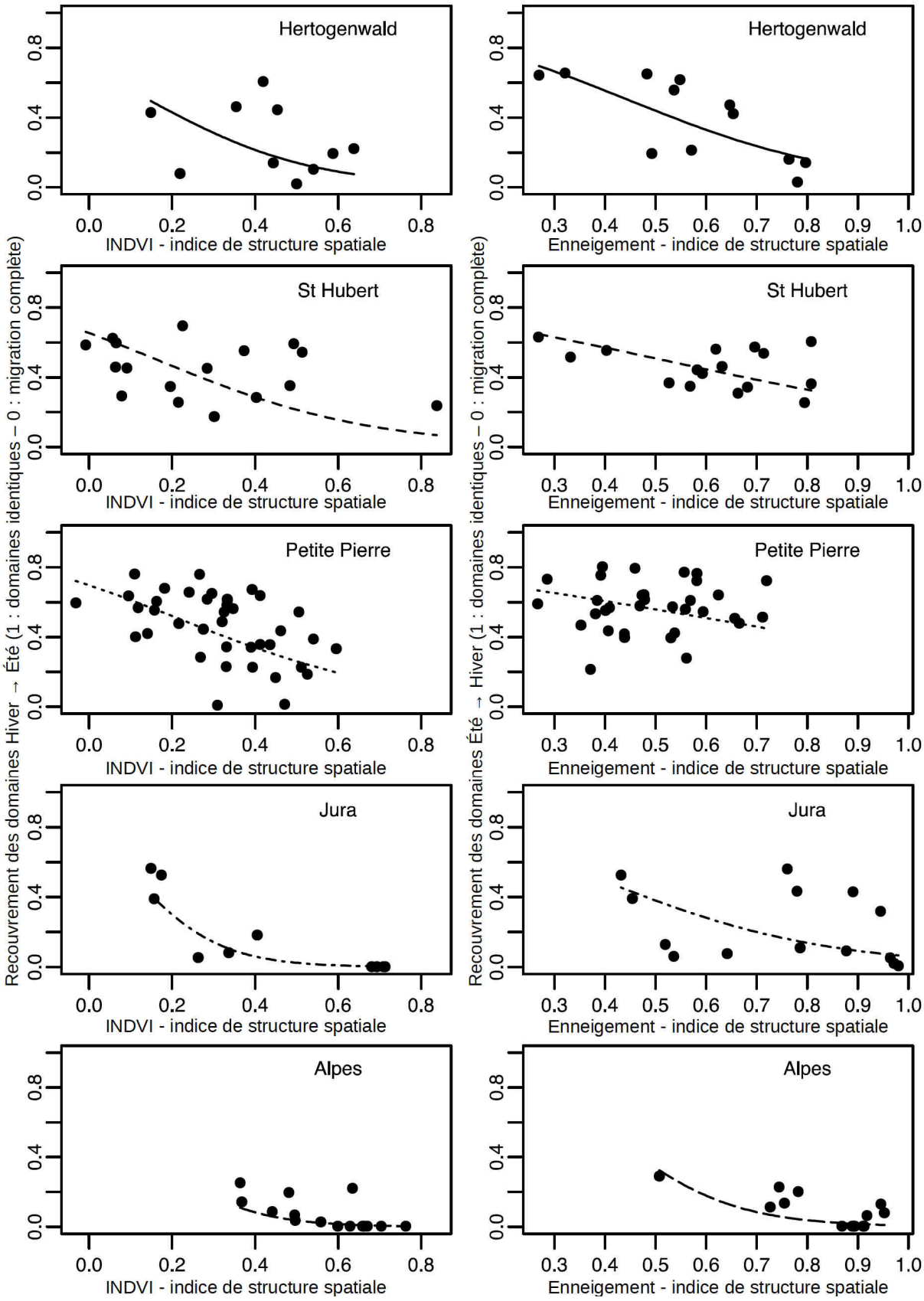


Figure 18 : Intensité de migration observée au sein des cinq populations étudiées en fonction de la structure spatiale (Indice de Moran), du INDVI (pour les migrations de printemps, à gauche) et du manteau neigeux (pour les migrations d'automne, à droite), mesurée sur les domaines vitaux individuels. L'intensité de migration est mesurée par le recouvrement spatial des domaines estivaux et hivernaux (migration automnale) ou hivernaux et estivaux (migration printanière) consécutifs (le recouvrement est donc une mesure inverse de la migration). L'indice de Moran indique si la répartition de la variable est aléatoire (proche de 0) ou fortement structuré (proche de 1, ex : gradient). Points : valeurs individuelle. Courbes: prédiction du modèle.

- Migrations de printemps

Le meilleur modèle (AICc le plus faible), devançant largement tous les autres (les autres AICc sont espacés de bien plus de 2, la valeur seuil pour des modèles équivalents) est celui comprenant la structure spatiale du INDVI (Tab. 10). Nous observons sur toutes les populations que les VIs diminuent (l'intensité de migration printanière augmente) lorsque l'auto-corrélation spatiale du INDVI augmente (Fig. 18). Sur les populations Belges et sur la Petite Pierre, les VIs évoluent d'environ 0,5-0,7 (animaux « résidents ») à environ 0,2 (animaux « migrants partiels ») quand le l'auto-corrélation du INDVI augmente de 0-0,2 (structure aléatoire dans l'espace) à 0,6 (structure spatiale moyenne). Sur les populations du Jura et des Alpes, les Vis évoluent de 0,2-0,6 (animaux « résident » ou « migrants partiels ») à quasiment 0 (animaux « migrants ») quand la structure spatiale du INDVI évolue de 0,2-0,4 (structuration spatiale moyenne) à 0,7-0,8 (gradients).

- Migrations d'automne

Le meilleur modèle (AICc le plus faible), devançant tous les autres (les autres AICc sont espacés de plus de 2, la valeur seuil pour des modèles équivalents) est celui comprenant la structure spatiale du manteau neigeux (Tab. 10). Nous observons sur toutes les populations que les VIs diminuent (l'intensité de migration printanière augmente) lorsque l'auto-corrélation spatiale du manteau neigeux augmente (Fig. 18). Sur les populations de St Hubert et de la Petite Pierre, les VIs évoluent d'environ 0,6-0,7 (animaux « résidents ») à environ 0,4-0,5 (animaux « résident » avec une légère séparation des domaines saisonniers) quand l'auto-corrélation spatiale du manteau neigeux augmente de 0,3 (légère structure spatiale) à 0,7-0,8 (gradients). Pour des variations identiques de structure spatiale du manteau neigeux, les VIs évoluent, sur Hertogenwald, de 0,6 (« résidents ») à 0,2 (« migrants partiels »). Enfin, sur les populations du Jura et des Alpes, la structure spatiale du manteau neigeux évolue de 0,4-0,5 (structure spatiale moyenne) à presque 1 (très fort gradient) et induit une diminution des VIs de 0,3-0,5 (« résidents » ou « migrants partiels ») à quasiment 0 (« migrants »).

4. Discussion

Nos résultats montrent que différentes composantes environnementales sont associées à l'importance des migrations printanières et automnales, entre et au sein des populations. La structure spatiale de la productivité végétale est fortement associé aux variations d'intensité de migrations de printemps, à la fois entre et au sein des populations. Les individus migrants fortement aux printemps suivent généralement des gradients de productivité végétale (ex : cycle long et très productif d'un côté et cycles courts et peu productifs de l'autre) tandis que les animaux résidents se maintiennent dans des zones ou la phénologie est plus aléatoire dans l'espace. Il a souvent été montré que les ongulés suivent la « vague du printemps », moment où la qualité de la végétation est maximale (optimum entre biomasse et contenu en fibre), et qui se déplace le long de gradients d'altitude et de latitude (Hebblewhite et al., 2008). Si la végétation est très structurée dans l'espace, cette « vague » amènera logiquement les animaux à faire de grandes distances pour la suivre. Nos résultats supportent donc l'hypothèse de la « maturation du fourrage » pour expliquer l'importance des migrations printanières entre et au sein des populations de biches étudiées.

Nos résultats montrent également que la durée de la couverture neigeuse est particulièrement bien associé aux différences de migration inter-population, à la fois au printemps et à l'automne. Ce résultat est le même que pour les biches scandinaves (Singh et al., 2012), ce qui pourrait nous permettre de généraliser l'hypothèse de l'accessibilité aux ressources pour expliquer l'importance des migrations. Au sein des populations, l'intensité de migration automnale varie cette fois préférentiellement avec la structure spatiale du manteau neigeux. Les migrations automnales les plus fortes se font effectivement sur des zones où le manteau neigeux forme un gradient (ex : présence de neige d'un côté, absence de l'autre) tandis que les animaux résidents se maintiennent sur des zones où le manteau neigeux est plus uniforme dans l'espace.

Ainsi, les différences de migrations inter et intra-population observées chez les biches étudiées, peuvent globalement être expliquées par l'hypothèse de « l'accessibilité des ressources » en automne (voir au printemps à l'échelle inter-population) et par la « maturation du fourrage » au printemps.

La neige peut néanmoins être associée à d'autres inconvénients pour les individus, comme l'augmentation des coûts de déplacements ou des pertes thermiques liées aux basses températures hivernales (Fortin et al., 2005), ce qui n'est pas en lien direct avec l'accessibilité des ressources. Mais si cette explication était prépondérante, nous devrions observer que les caractéristiques du manteau neigeux sont aussi bien associées à l'importance des migrations de printemps que d'automne. Cela peut être le cas à l'échelle inter-population, mais la structure spatiale de la phénologie végétale explique aussi bien (en inter-population), voir mieux (en intra-population) l'intensité de migration printanière. Nous ne pouvons donc pas exclure ces effets de conditions climatiques (indépendants des ressources) sur les migrations d'automne, mais l'hypothèse de la maturation du fourrage reste ainsi toujours privilégiée pour le printemps.

De manière générale, plusieurs hypothèses coexistent pour expliquer la migration chez les ongulés au sein d'une aire géographique donnée. La migration du cerf en Scandinavie peut ainsi être expliquée par la combinaison de l'ajustement aux ressources, la réduction du risque de prédation, l'évitement de la compétition intra-spécifique sur les sites hivernaux à haute densité, ainsi que par les barrières sociales qui empêchent la migration à haute densité sur les sites estivaux (Singh et al., 2012). Dans notre cas, les grands prédateurs sont quasiment absents (comparé à la Scandinavie) excepté le lynx dans le Jura et les Alpes suisses. La chasse intervient surtout en basse altitude en autonome-hiver, ce qui va à l'encontre de cette hypothèse, puisque les animaux descendent des montagnes précisément à cette période. Le cerf est néanmoins présent sur d'autres zones de l'Europe de l'ouest où les grands prédateurs sont présent (ex : Alpes Méridionales, Pyrénées, Abruzzes) et l'hypothèse de réduction du risque mériterait donc toujours d'être considérée sur d'autres sites.

Malgré le manque de mesures sur les densités parmi nos populations, il semble que la population de la Petite Pierre (migrations les plus faibles) présentent une forte densité (Garel et al., 2010), tandis que les sites montagnards (migrations les plus fortes) présentent les densités les plus faibles (massif récemment colonisé), ce qui va à l'encontre de l'évitement de la compétition intra-spécifique. Il est néanmoins probable, lorsque l'on considère uniquement les surfaces des sites hivernaux, que les densités puissent être comparables, ce qui n'exclue pas le fait que les animaux de montagne migrent aussi, pour réduire cette compétition existante en fond de vallée. En revanche, cela n'explique pas pourquoi les migrations sont si faibles sur la Petite Pierre. L'hypothèse de l'évitement de la compétition intra-spécifique semble donc pouvoir être exclue comme déterminant majeur de la migration, mais pourrait néanmoins être à l'œuvre localement.

Enfin l'hypothèse des barrières sociales pourrait expliquer les faibles migrations sur la Petite Pierre (haute densité) et les fortes migrations sur les sites montagnards (faible densité), où la rareté des congénères faciliterait l'établissement des nouveaux domaines estivaux, et le retour sur les anciens domaines hivernaux. Pour l'ensemble des biches et des sites étudiés, l'hypothèse des barrières sociales ne peut donc pas être exclue, en parallèle de l'ajustement aux ressources disponibles.

L'évitement de la chasse ou de la compétition intra-spécifique pourrait néanmoins expliquer certaines migrations locales (comme sur Genève ou les deux femelles migrantes ne montent pas en altitude). Ceci montre que les conclusions de ce travail sont valables à l'échelle spatiale définie, mais que des particularités peuvent exister sur des échelles plus réduites.

Ces résultats généraux peuvent amener diffèrent enseignements, en terme de gestion. Nos résultats montrent que la répartition saisonnière des biches sur les sites montagnards, comme ceux du périmètre INTERREG, peut être autant influencée par les conditions globales de conditions environnementales que par leur contraste entre le haut et le bas des montagnes. Les résultats suggèrent également que les conditions de végétation pourraient être prépondérantes au printemps (autant voir plus que la fonte des neiges elle même), tandis que le manteau neigeux influence principalement les migrations automnales. Ainsi, un printemps de végétation tardif en haut de massif, pourrait bloquer les individus dans les zones basses, puis induire une arrivée soudaine lorsqu'il gagnera ces zones de haute altitude. En automne, de fortes chutes de neige en haute altitude devraient provoquer l'arrivée soudaine des animaux en fond de vallée. Inversement un printemps ou un hiver bien plus progressif devrait rendre les migrations plus diffuses dans le temps et/ou moins intenses. Si ces comportements sont déjà perçus depuis longue date par les gestionnaires locaux, ce travail scientifique les confirment et pourrait également suggérer d'objectiver

l'approche en mesurant des indices phénologiques (ex : date de floraison de différentes espèces indicatrices, hauteur d'herbe, estimation de biomasse ou de quantité de fibre) et nivologiques (hauteur de neige, densité, dureté), ceci en haute et basse altitude, pour expliquer, voir anticiper les changements saisonniers de distribution. Nous n'avons notamment pu prendre en compte que la présence/absence de neige et il est très probable que la hauteur de neige (néanmoins non disponible par voie satellitaire pour comparer ces populations de manière cohérente) soit encore plus prédictive, notamment pour des problématiques spécifiques au périmètre INTERREG. La migration étant un processus déterminant fortement la réussite des comptages effectués le plus souvent à basse altitude, ces indices ainsi que la compréhension de ces déplacements devraient permettre une interprétation plus éclairée des estimations réalisées à une date ou sur une année donnée.

REFERENCES

Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, a. J. M., Morellet, N., … Urbano, F. (2011). Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos*, *120*(12), 1790–1802, doi:10,1111/j.1600-0706,2011,19441,x

Coltman, D. W., Pilkington, J. G., & Pemberton, J. M. (2003). Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *MOLECULAR ECOLOGY*, *12*(3), 733–742, doi:10,1046/j.1365-294X.2003,01762,x

Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *ECOLOGY*, *86*(5), 1320–1330, doi:10,1890/04-0953

Gaillard, J.-M., Boutin, J.-M., & Van Laere, G. (1993). Dénombrer les populations de chevreuils par l'utilisation du line transect. Etude de faisabilité. *1993*, *48*, 73–85,

Gaillard, J.-M., Loison, A., & Toïgo, C. (2003). Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management. *Animal Behavior and Wildlife Conservation. Island Press, Washington*, 115–132,

Garel, M., Bonenfant, C., Hamann, J.-L., Klein, F., & Gaillard, J.-M. (2010). Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer Cervus elaphus populations? *WILDLIFE BIOLOGY*, *16*(1), 77–84, doi:10,2981/09-022

Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., & Mysterud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *ECOLOGY*, *90*(3), 699–710, doi:10,1890/08-0576,1

Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2007). Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *OECOLOGIA*, *152*(2), 377–387, doi:10,1007/s00442-007-0661-y

Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2009). Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *ECOLOGY*, *90*(12), 3445–3454, doi:10,1890/08-2090,1

Hebblewhite, M., Merrill, E., & McDermid, G. (2008). A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, *78*(2), 141–166, doi:10,1890/06-1708,1

Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J.-P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *ECOGRAPHY*, *33*(6, SI), 1102–1112, doi:10,1111/j.1600-0587,2009,06104,x

Morellet, N., Bonenfant, C., Boerger, L., Ossi, F., Cagnacci, F., Heurich, M., … Mysterud, A. (2013). Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, *82*(6), 1326–1339, doi:10,1111/1365-2656,12105

Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., … Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY*, *44*(3), 634–643, doi:10,1111/j.1365-2664,2007,01307,x

Mueller, T., & Fagan, W. F. (2008). Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *OIKOS*, *117*(5), 654–664, doi:10,1111/j.0030-1299,2008,16291,x

Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V., & Meisingset, E. (2011). Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes--a role for density dependence? *Oikos*, *120*(12), 1817–1825,

Singh, N. J., Boerger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N., & Ericsson, G. (2012). From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, *22*(7), 2007–2020,

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, *16*(8), 446–453, doi:10,1016/S0169-5347(01)02205-4

ANNEXES

Annexe 1 : Probabilité de présence sur les zones de comptage des Alpes Suisses.

Nous proposons ici d'appliquer la méthode d'estimation de la probabilité de présence développée au chapitre 2 sur les données des 5 biches et 1 mâle (Scotch) des Alpes Suisses. Les données vont de février 2010 à février 2013 (ne couvre pas la saison de comptage 2013). A la différence du permettre INTERREG, chaque biche est localisée dans une zone différente ce qui rend impossible l'analyse par zone. Nous effectuons donc une analyse globale, toutes zones et tous animaux confondus. Nous avons récupéré les données météorologiques horaires via Météo Suisse sur les stations d'Adeldoden (haut de massif) et Aigle (fond de vallée).

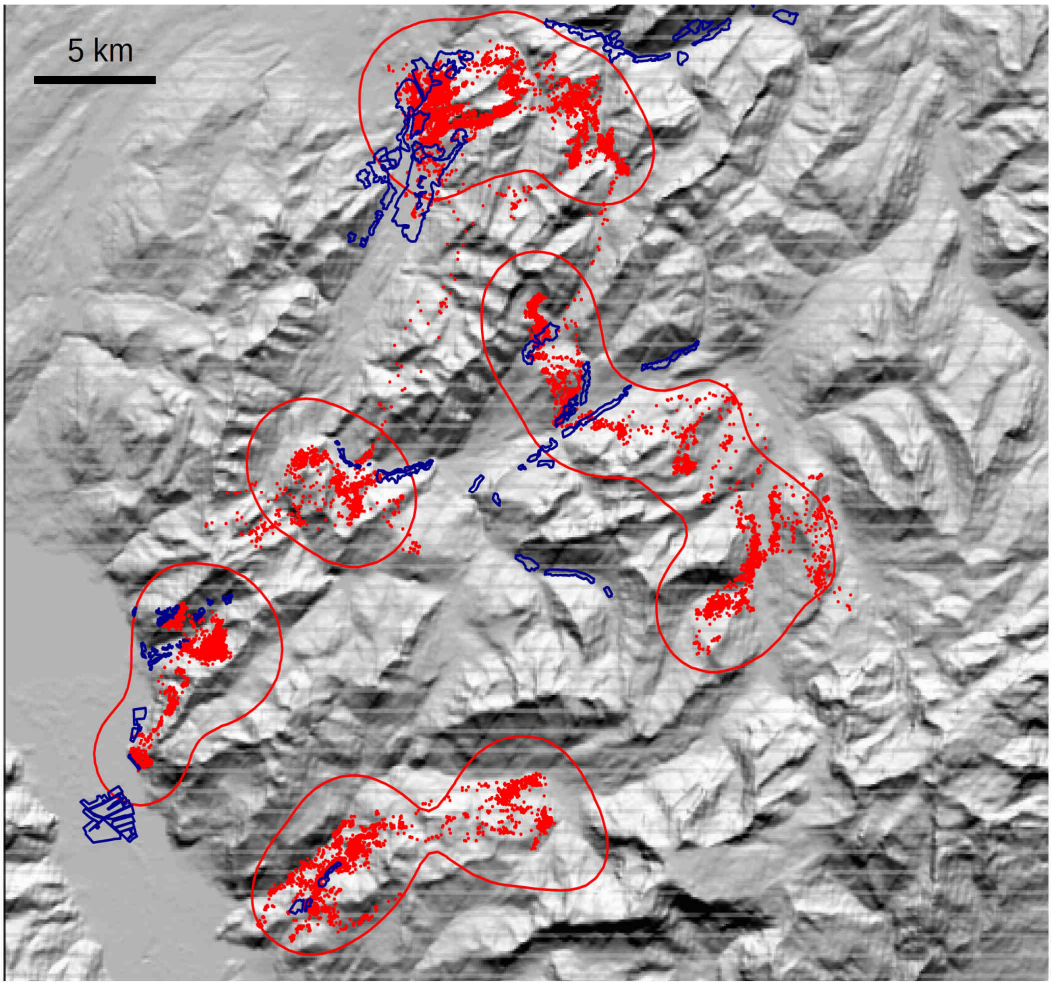


Figure 1 : Emplacements des zones de comptages (bleu). Points rouges : localisations de février à mai entre 20h et 8h. Traits rouges : contours à 95 % du lissage Kernel de toutes les localisations (même hors périodes de comptage). Ce contour pourrait délimiter la population représentée par ces individus.

Malgré l'étendue de la zone d'étude, nous observons que les biches fréquentent bien les zones de comptage entre février et mai, de 20h à 8h. Au sein des périodes et horaires restreints aux comptages (mars-avril, 22h-1h), nous observons d'importantes différences entre individus et entre années avec des probabilités de présence allant de 0 pour « Hota » en 2011 à 0.93 pour « Scotch » en 2010.

Table 1 : Probabilité de présence sur les zones de comptage par années et par individu.

	2010	2011	2012
hota	NA	0.0000	0.0324
kata	0.3875	0.0464	NA
lola	0.2570	0.1142	0.0108
luna	NA	0.0602	0.0573
scotch	0.9333	NA	NA
zaja	0.2118	0.1765	NA

Comme attendu nous observons des corrélations marquées entre la date, la hauteur de neige et la température.

Table 2 : Corrélations entre variables explicatives non-transformées. Coefficient de corrélation de Pearson.

	date	heure	neige	vent	temp
heure	-0.01				
neige	**-0.68**	0.01			
vent	-0.01	-0.10	0.02		
temp	**0.73**	-0.20	-0.64	0.19	
pluvio	0.10	-0.04	-0.06	0.15	0.06

L'utilisation des GAM prédisant la hauteur de neige et la température en fonction de la date permet alors de récupérer les anomalies de neige et de température autour d'une tendance moyenne. Nous obtenons alors des variables explicatives peut corrélées.

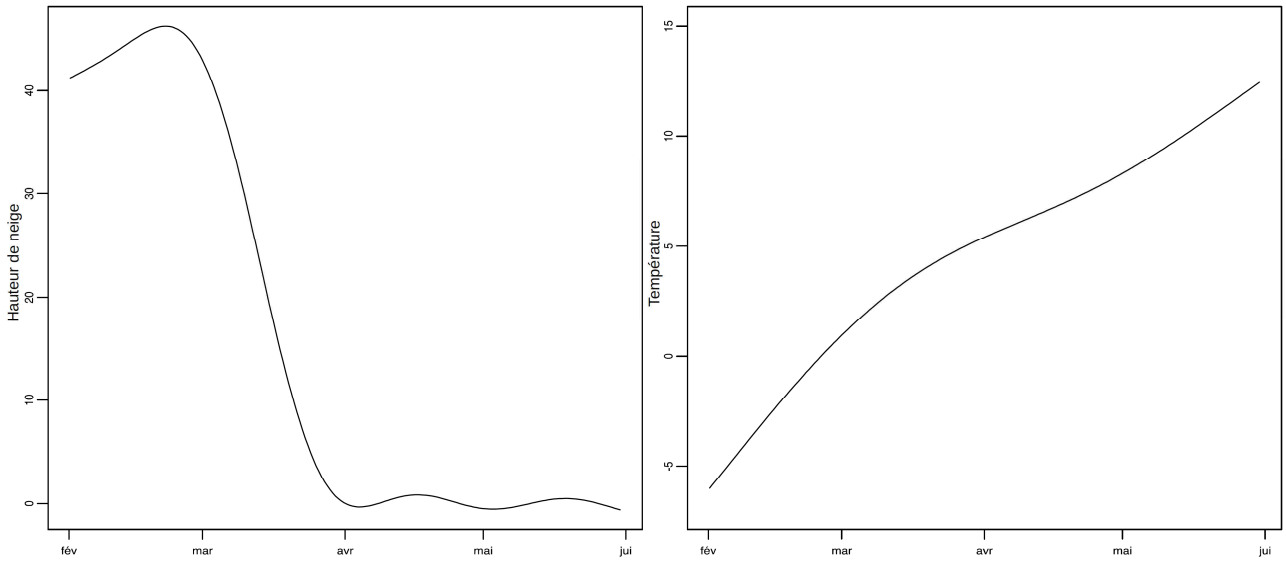


Figure 12 : Prédictions des tendances saisonnières de température (en ℃) et de hauteur de neige (en cm) sur Adelboden. Les prédictions sont réalisées avec des modèles additifs généralisés (GAM).

Table 3 : Corrélations entre variables explicatives transformées.
Coefficient de corrélation de Pearson.

	date	heure	neige_a	vent	temp_a
heure	-0.01				
neige_a	0.00	0.01			
vent	-0.01	-0.10	-0.02		
temp_a	0.00	-0.30	-0.27	0.29	
pluvio	0.10	-0.04	0.00	0.15	-0.01

L'utilisation maximale des zones de comptages intervient fin février - début mars entre 11h et 16h

GMT+12 (soit entre 23h-0h et 5h-6h) et atteint un maximum de 0.372 toutes météos confondues (soit 37.2 % des individus présents sur les zones de comptages).

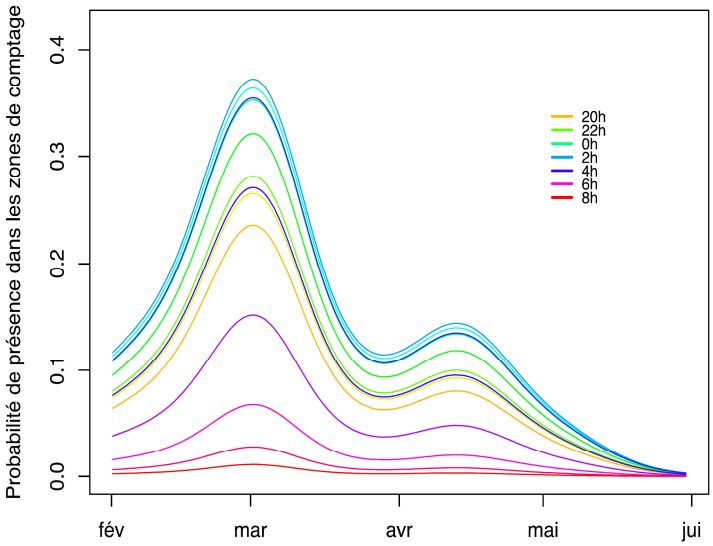


Figure 3 : Probabilité de présence prédite (GAM) sur les zones de comptage en fonction de la date, de l'heure (tout effets météo confondus).

Nous observons un effet tendanciel (presque significatif) de l'anomalie d'enneigement (plus ou moins de neige par rapport à ce qui est prévu en moyenne pour une date donnée) qui montre que l'augmentation de la hauteur de neige fait décroitre cette probabilité de présence. Nous observons également un effet tendanciel du vent et de son interaction avec l'anomalie de température. L'augmentation XX du vent tend à faire décroitre l'utilisation des zones de comptages seulement lorsque qu'il fait particulièrement froid pour une date donnée.

Table 4 : Modèles linéaires à effets mixtes (effets aléatoires : individus) prédisant les effets résiduels (autour de l'effet général de la date et de l'heure) de la météo sur la probabilité de présence des individus sur les trois zones de comptage. Une p-value inférieur à 0,05 est considérée comme significative. Value : coefficient. SE : Erreur standard. DF : Degrés de libertés. t-value : statistique du test. p-value : probabilité critique.

	Value	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.0211	0.1357	24159	-0.1559	0.8760
vent	0.0114	0.0064	24159	1.7787	0.0753
temp_a	0.0009	0.0025	24159	0.3567	0.7213
pluvio	0.0052	0.0125	24159	0.4203	0.6743
neige_a	-0.0018	0.0010	24159	-1.7723	0.0764
vent:temp_a	-0.0017	0.0009	24159	-1.8848	0.0595

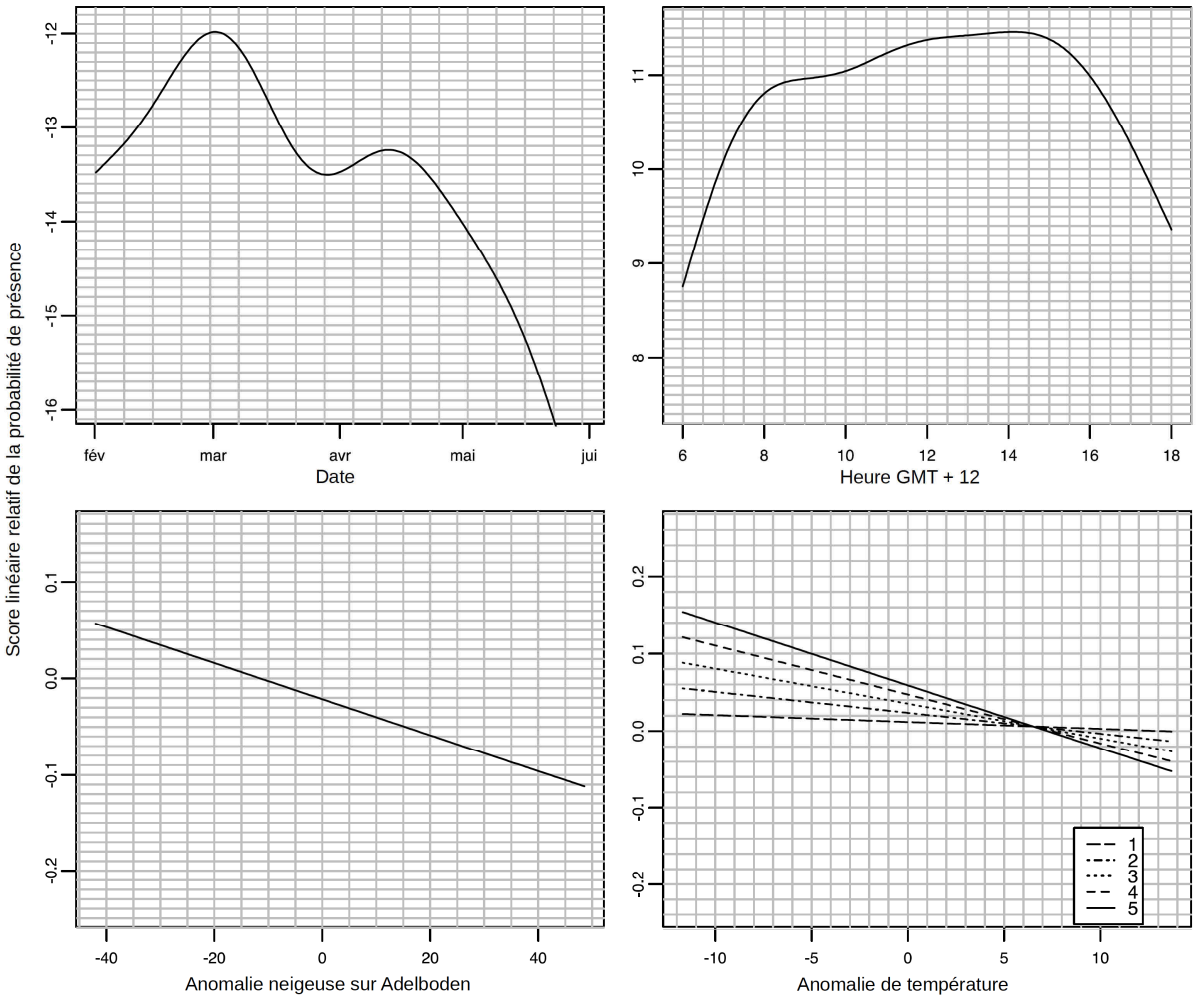
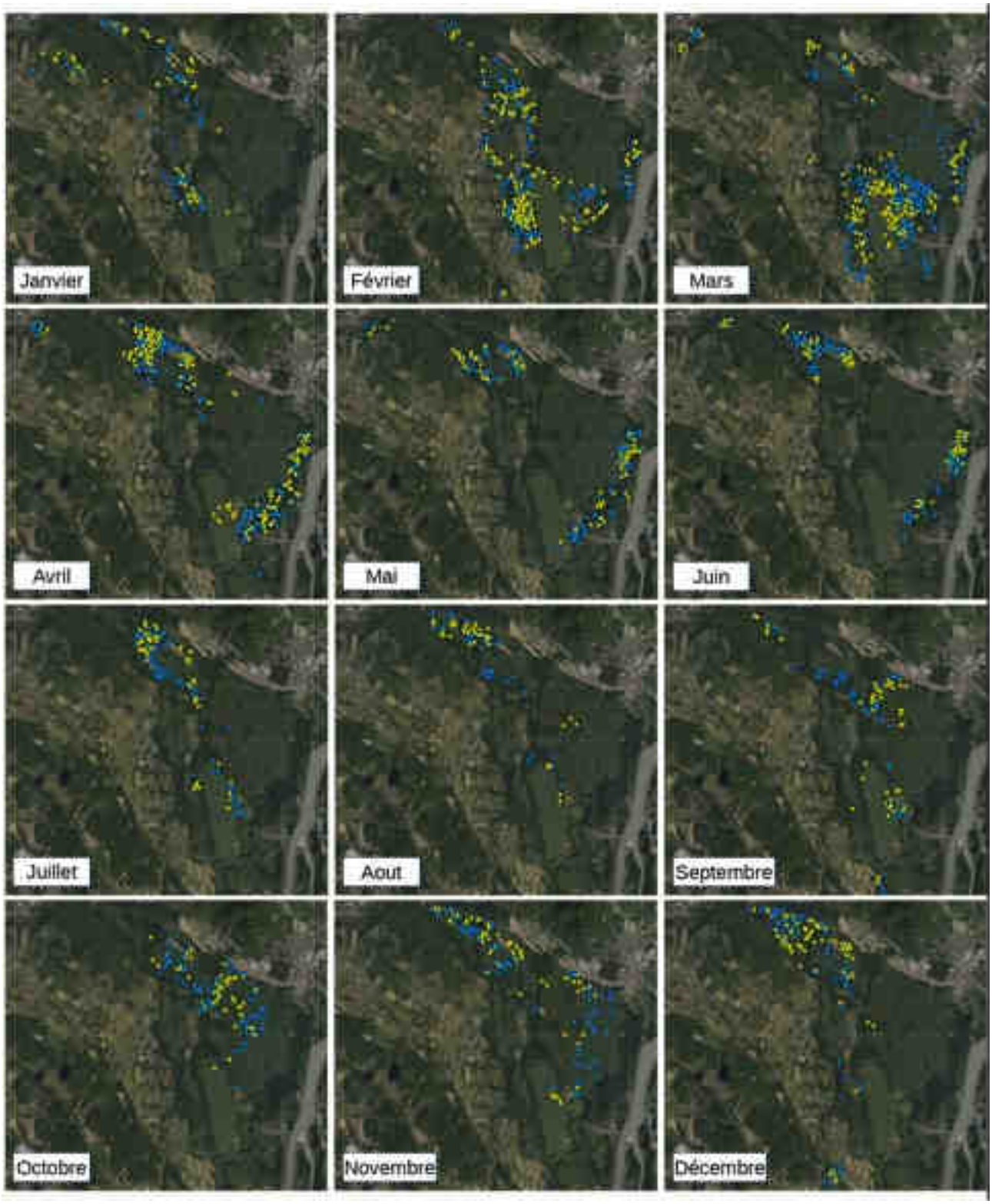


Figure 4 : Score linéaire relatif de la probabilité de présence sur l'ensemble des zones de comptage prédit par le modèle additif généralisé (GAM) pour la date et l'heure, puis par le modèle linéaire à effets mixtes (LME) pour les autres variables. Ce score correspond à la probabilité linéarisée pour le paramètre considéré, lorsque tous les autres paramètres sont de 0 (l'intercept des GAM et des LME sont pris en compte). Les différents traits correspondent à différentes vitesses de vent (m/s).

Il faut néanmoins retenir que ces effets météorologiques ne sont pas tout à fait significatifs et sont estimés sur 6 animaux seulement. Il semble donc difficile de pouvoir généraliser ces résultats et d'utiliser ce modèle tel quel comme outil prédictif pour la gestion. Il semble néanmoins intéressant de voir que dans les meilleures conditions, la proportion d'individu présent atteint en moyenne un peu plus de deux tiers, ce qui est inférieur au périmètre INTERREG (presque la moitié des individus peuvent être observés en moyenne quand les conditions sont optimales) mais reste dans le même ordre de grandeur.

Annexe 2 : Utilisation de l'espace par mois, pour le jour (jaune) et la nuit (bleu) de Désirée sur le Marais de Lavours.

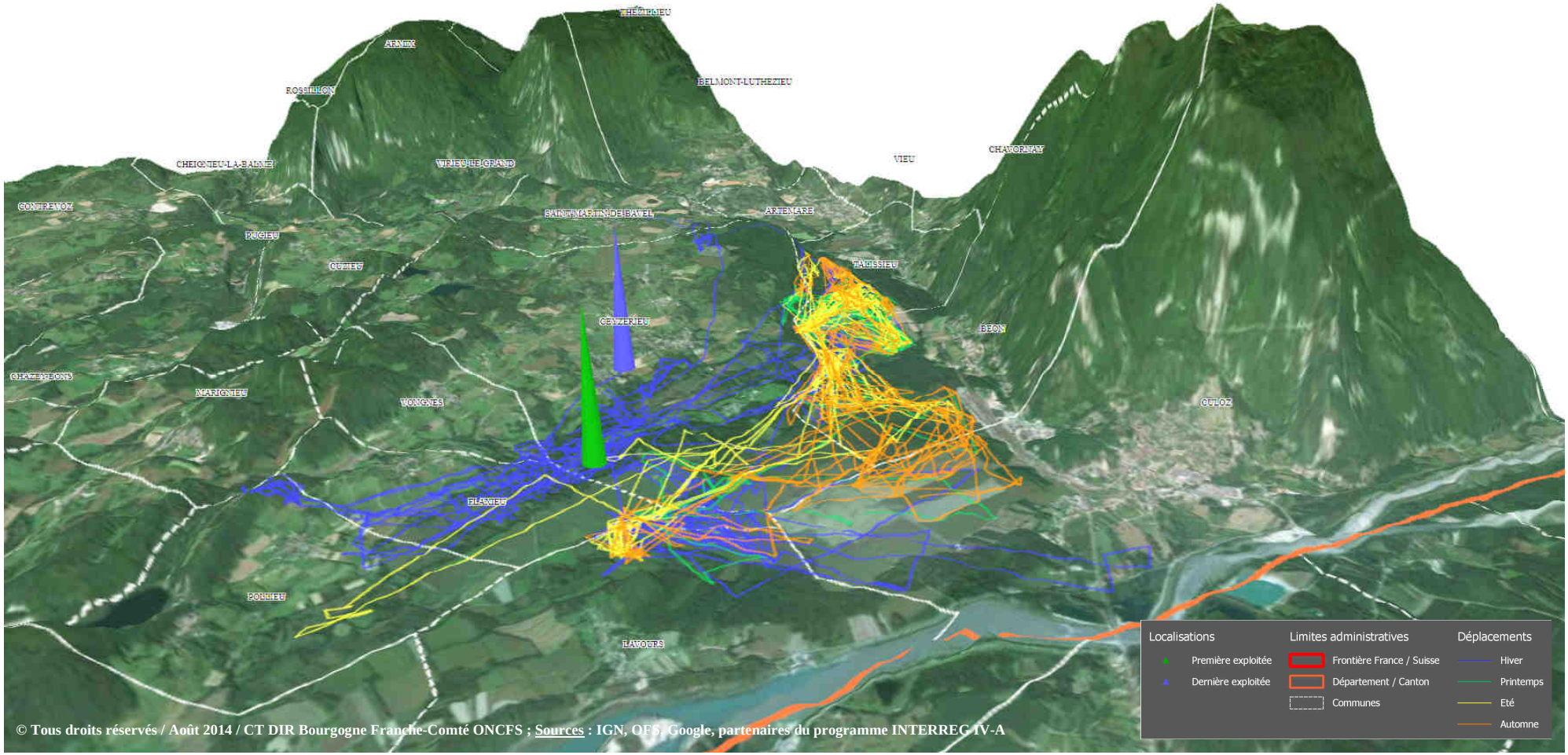


Annexe 3 : Fiches de déplacements des animaux équipés de colliers GPS/GSM

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Désirée**	10.02.2012 à Talissieu (01)	15.03.2013	4 879

Déplacements :

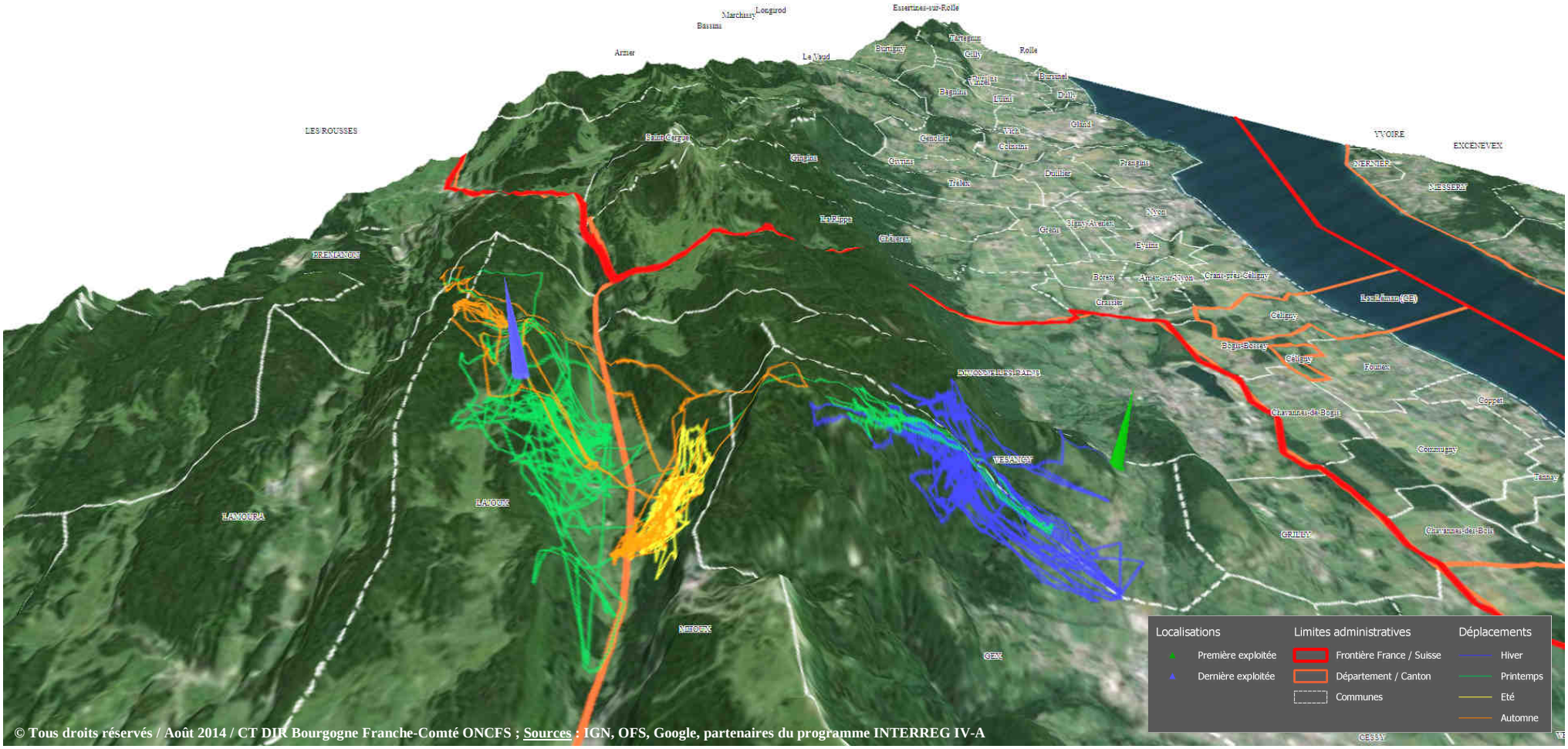


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Bichette	**Betty**	16.02.2012 à Vesancy (01)	27.10.2012	1 829

Déplacements :

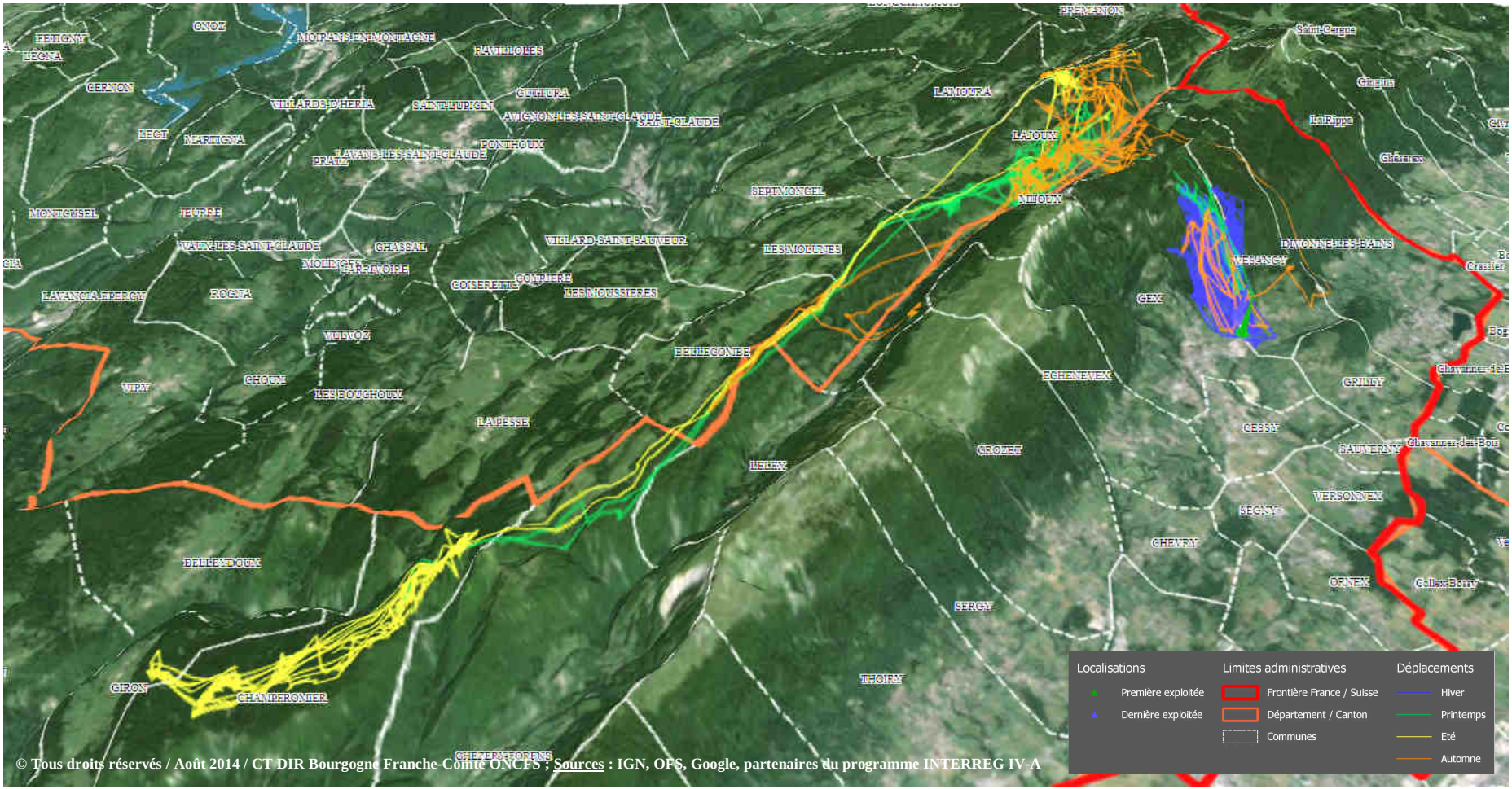


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Jessika**	22.02.2012 à Vesancy (01)	22.03.2013	4 749

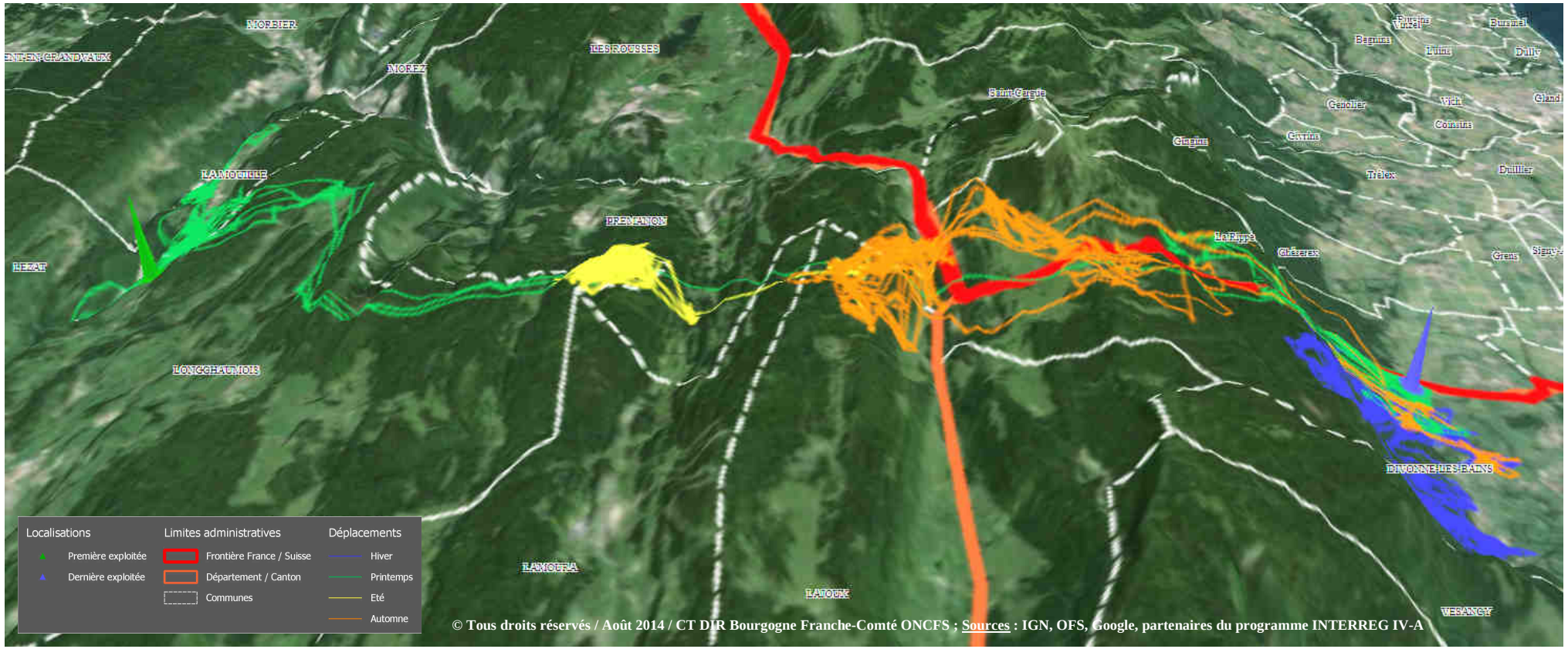
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Ambroise**	26.03.2012 à Longchaumois (39)	26.04.2013	4 855

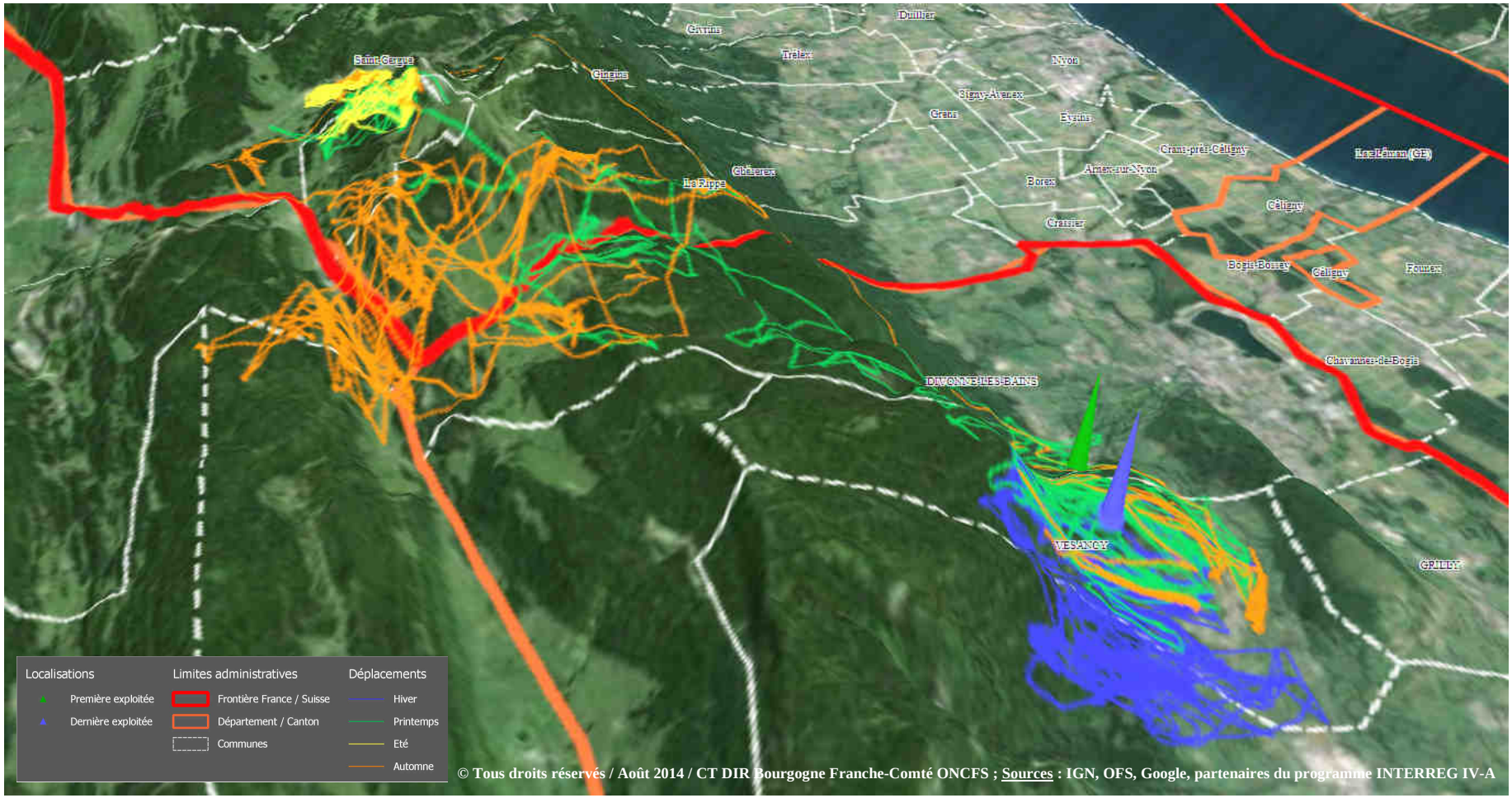
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Lila**	28.03.2012 à Divonne les Bains (01)	23.04.2013	4 734

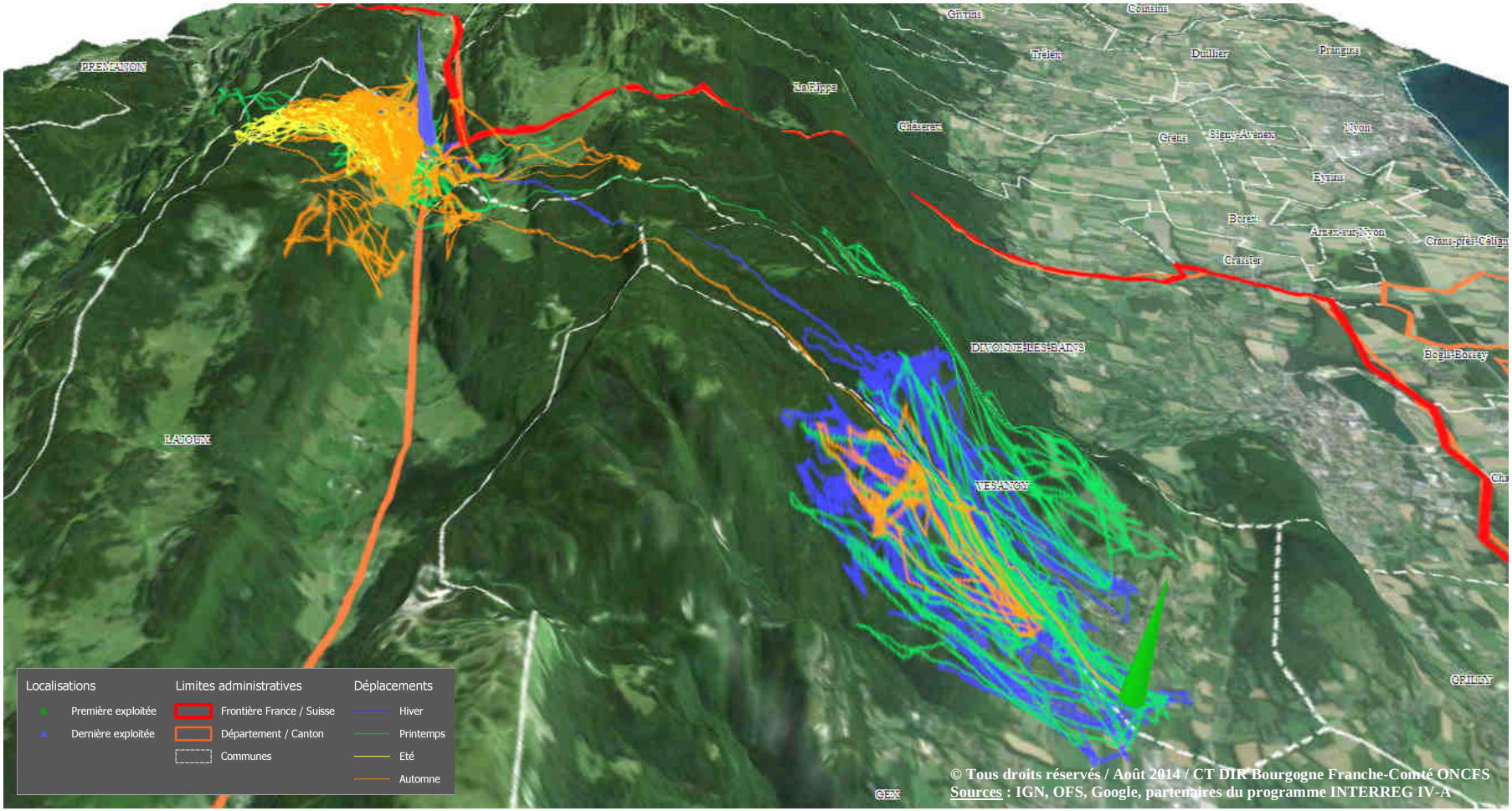
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Blanche**	11.12.2012 à Vesancy (01)	14.01.2014	4 727

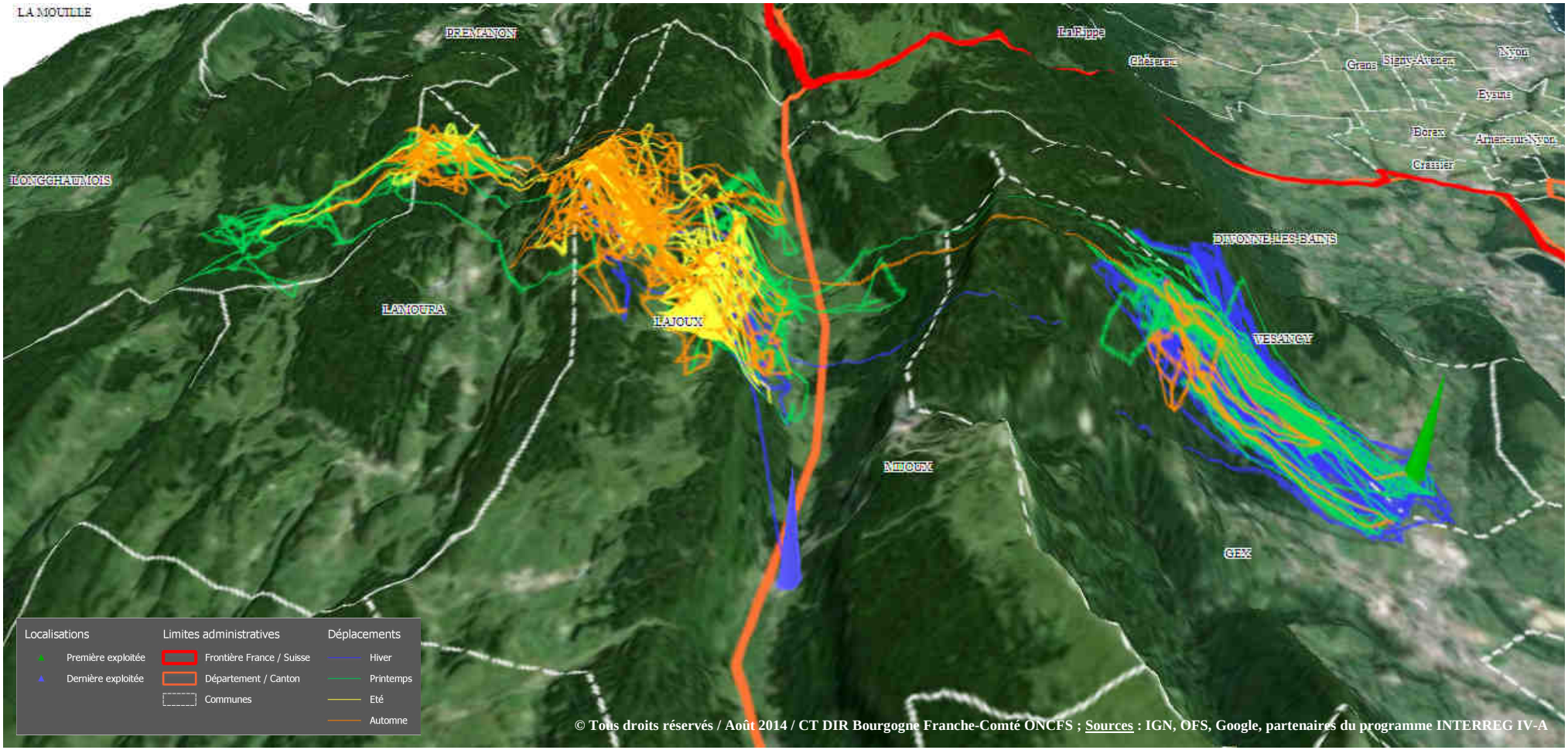
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Etoile**	13.12.2012 à Vesancy (01)	15.01.2014	4 726

Déplacements :

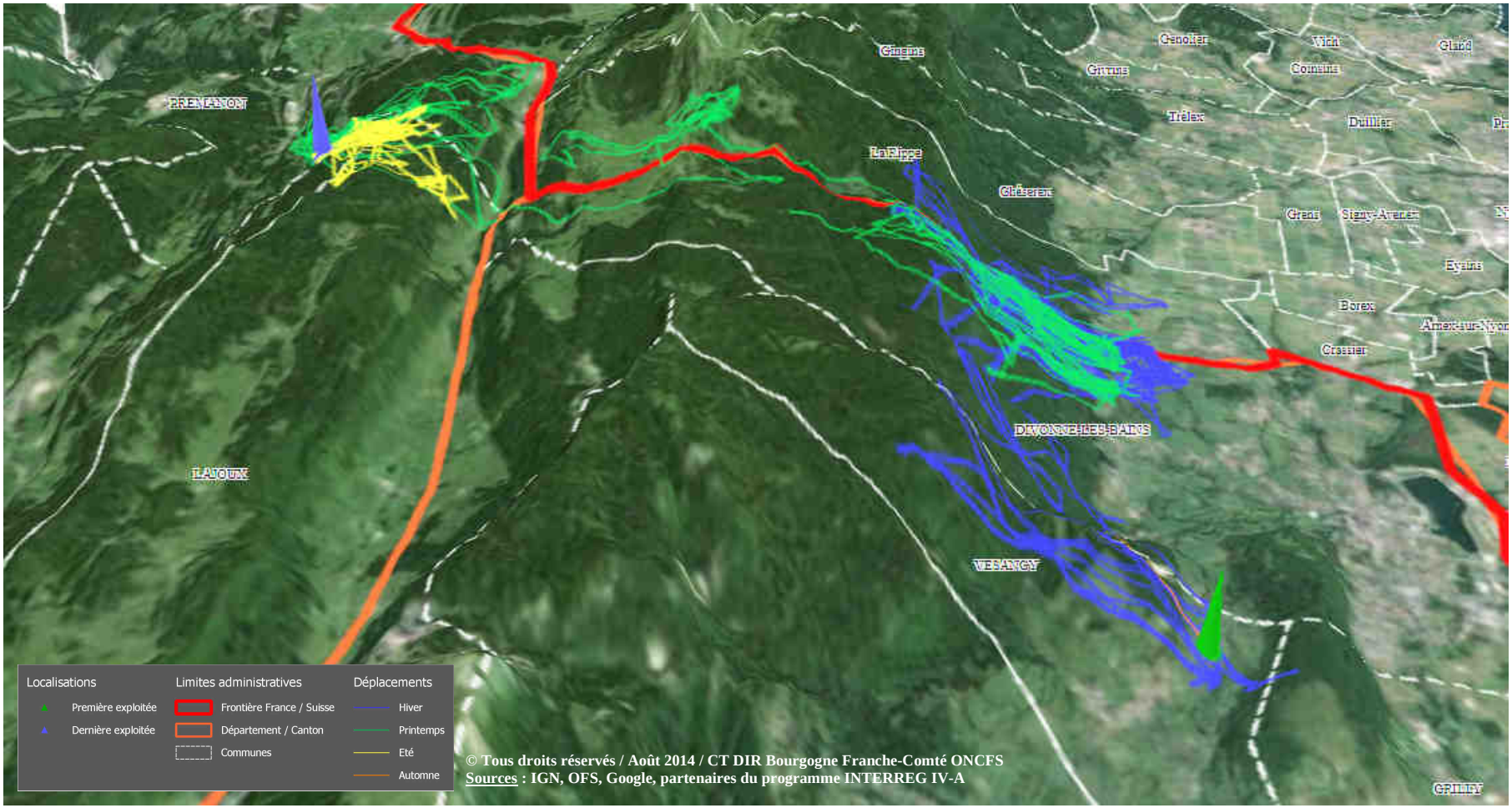


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Vanille**	21.12.2012 à Vesancy (01)	04.08.2013	2 477

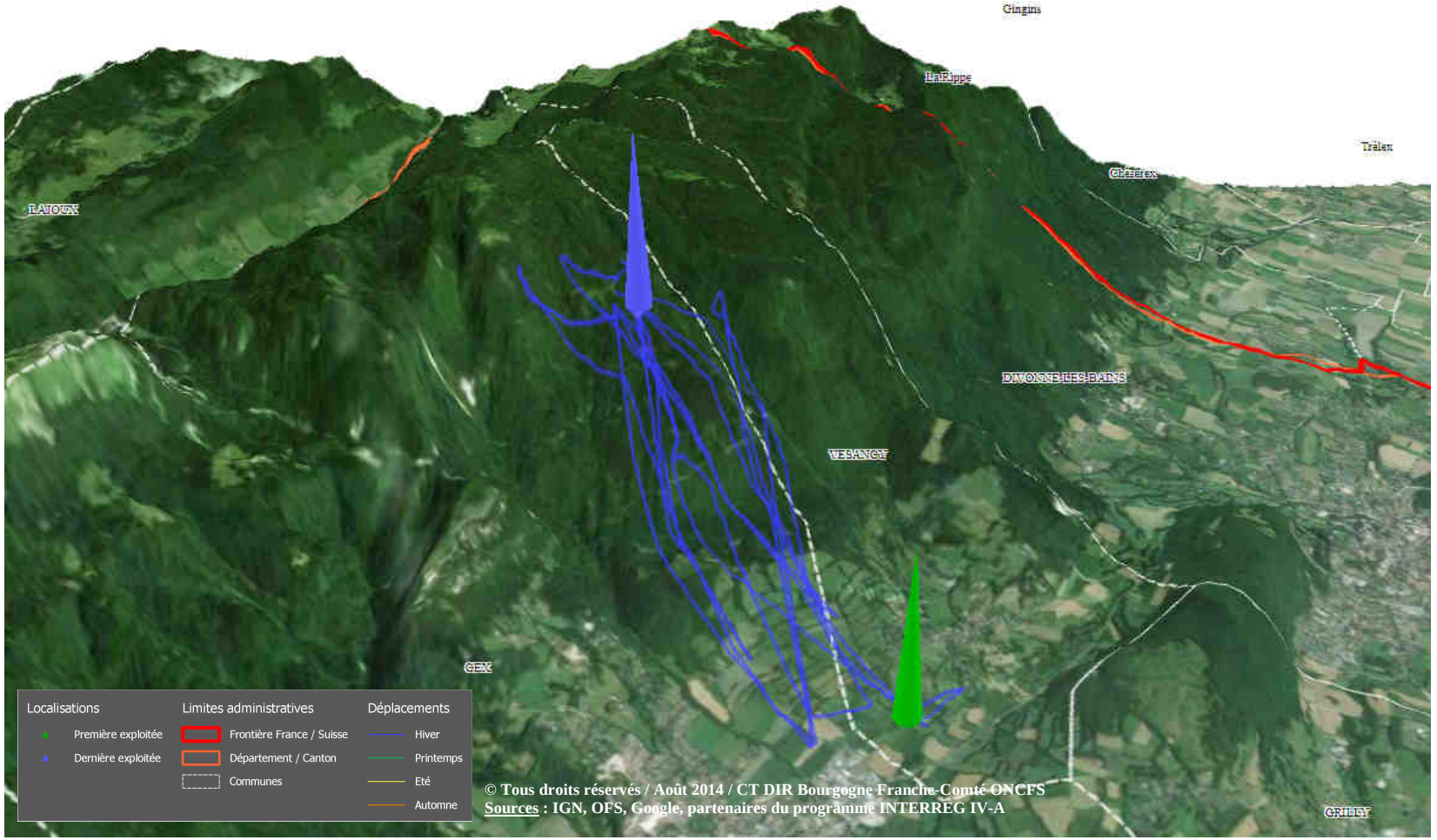
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Eglantine**	08.01.2013 à Vesancy (01)	05.03.2013	671

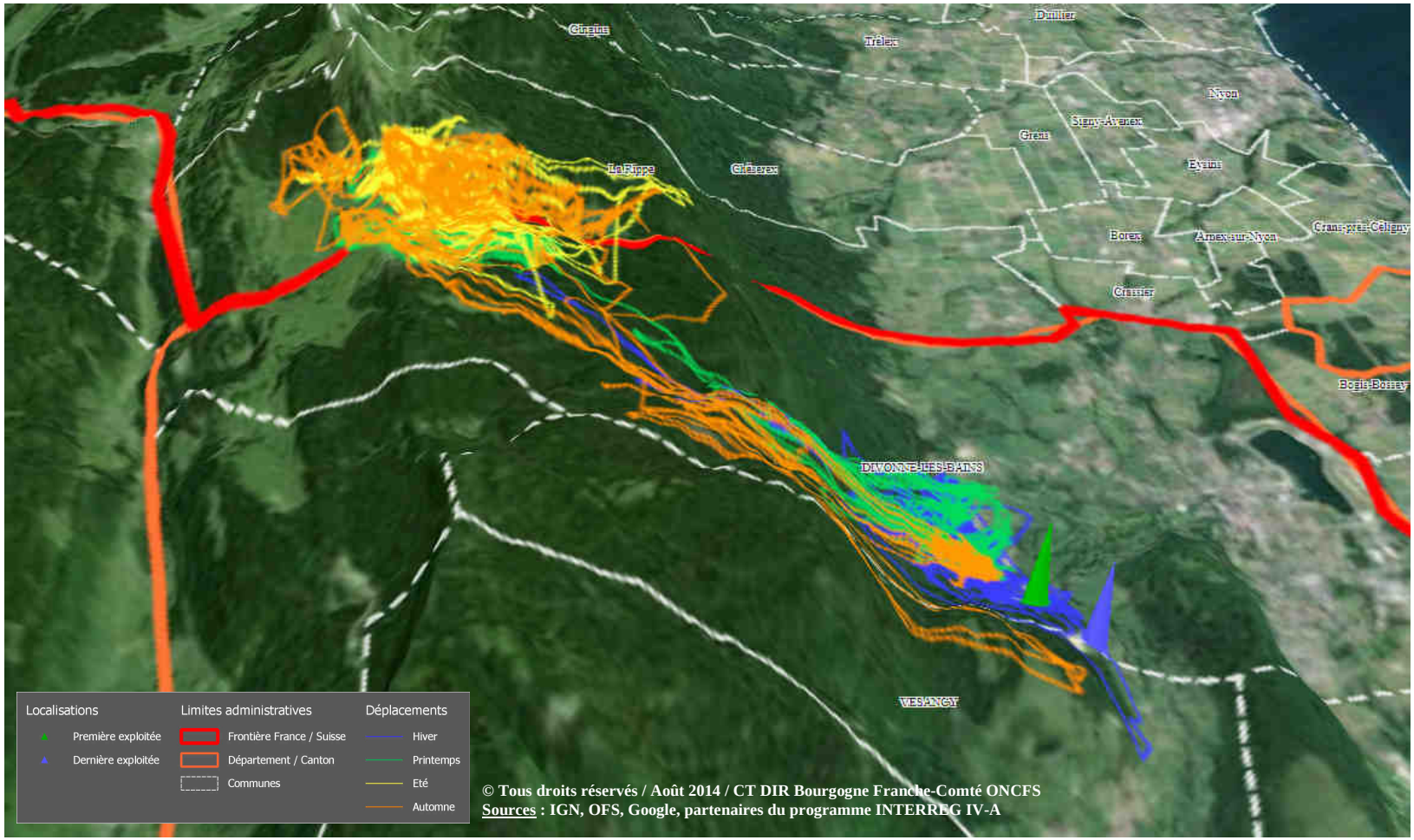
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Violette**	22.01.2013 à Divonne les Bains (01)	19.02.2014	4 661

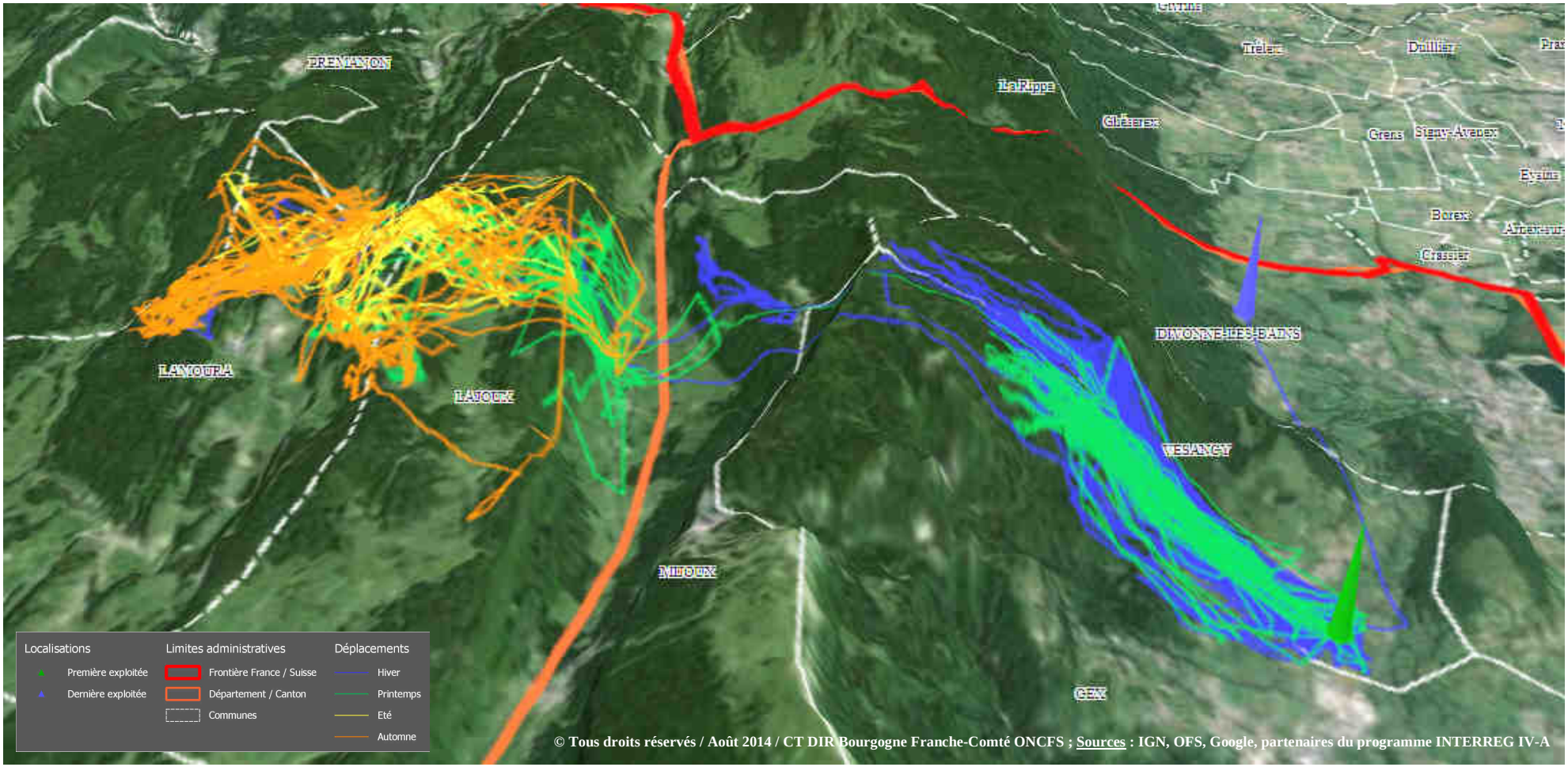
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Myrtille**	14.02.2013 à Vesancy (01)	14.03.2014	4 661

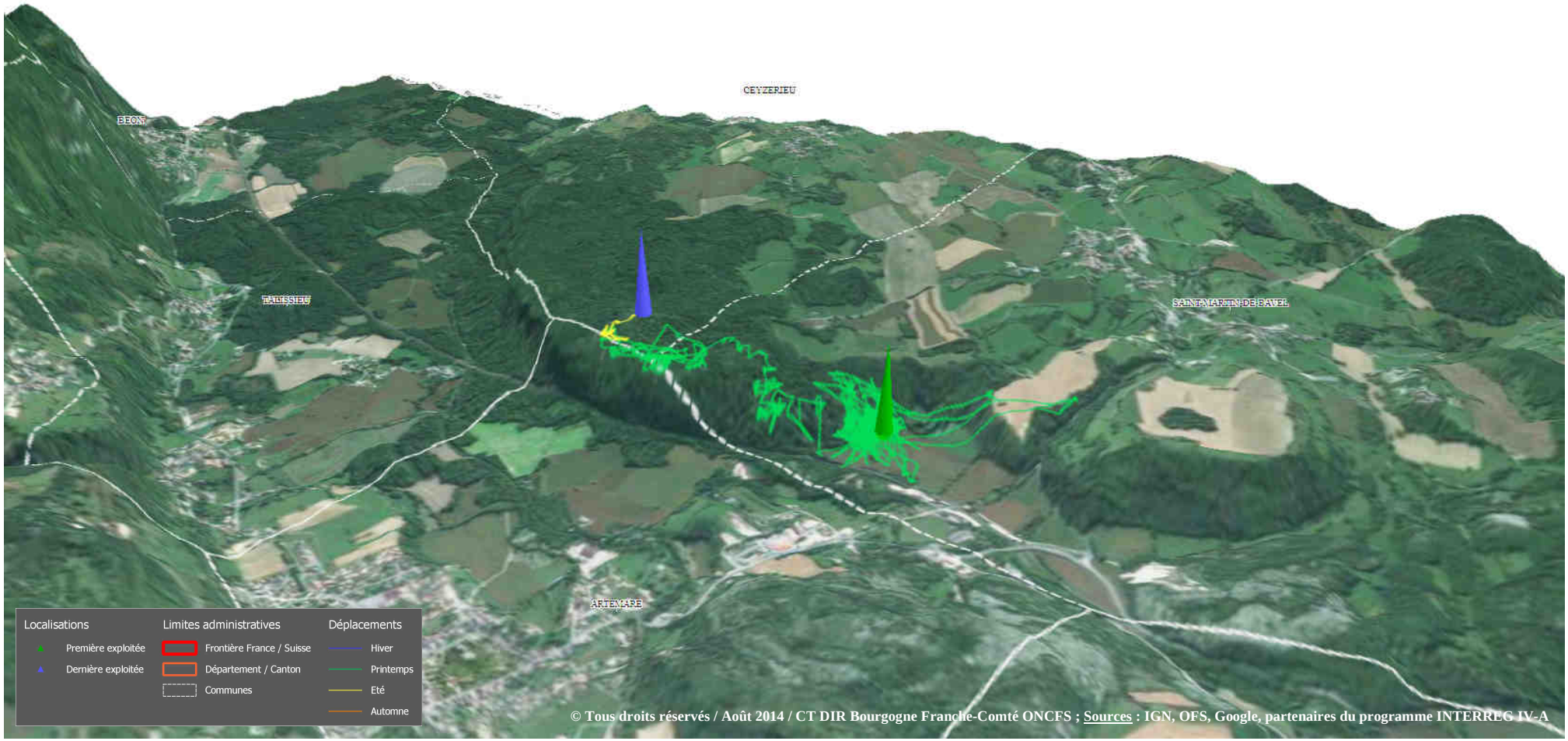
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Perce-neige**	26.03.2013 à Saint-Martin-de-Bavel (01)	26.06.2013	1 079

Déplacements :

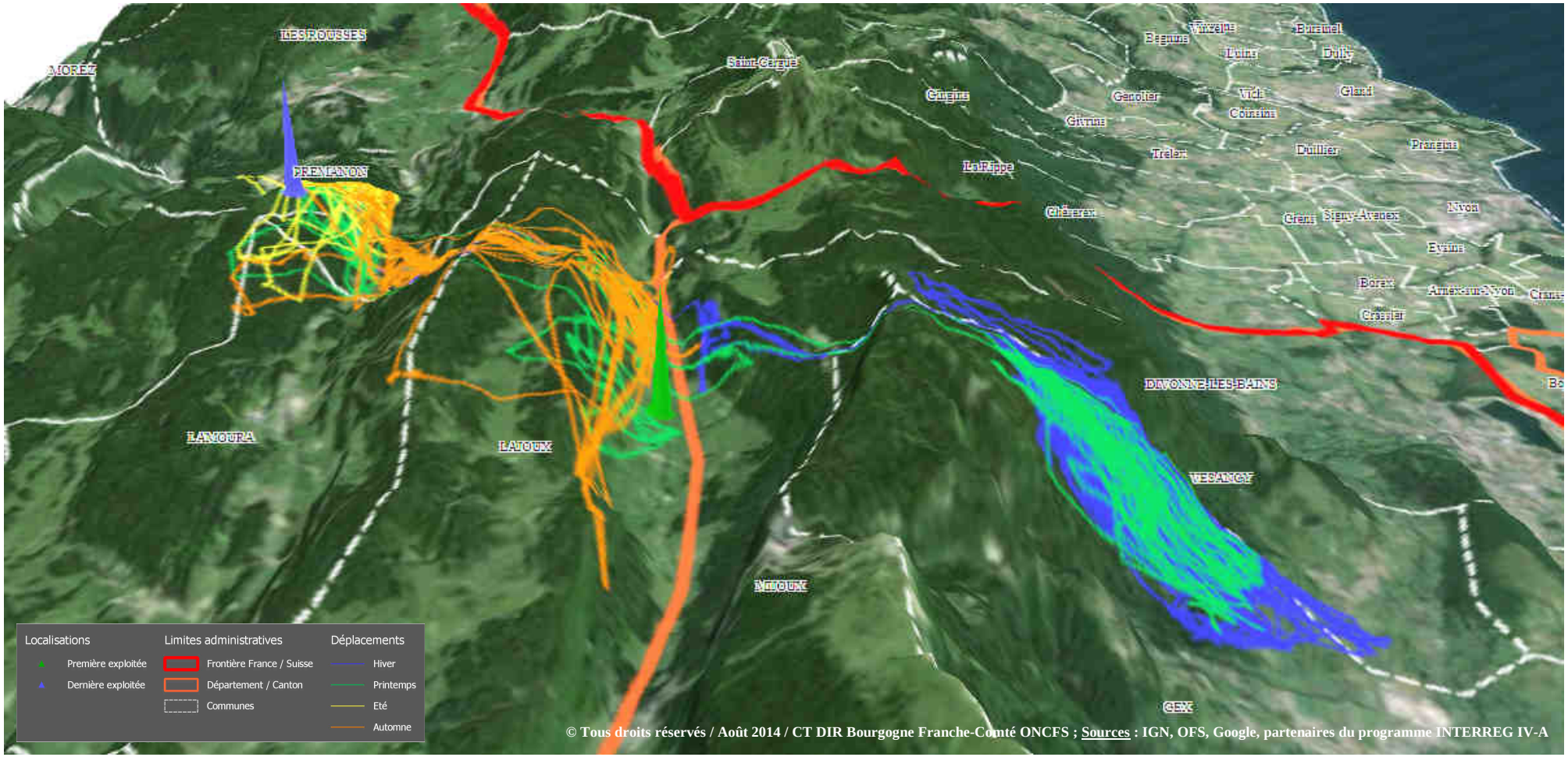


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Mylla**	08.05.2013 à Lajoux (39)	14.06.2014	4 341

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

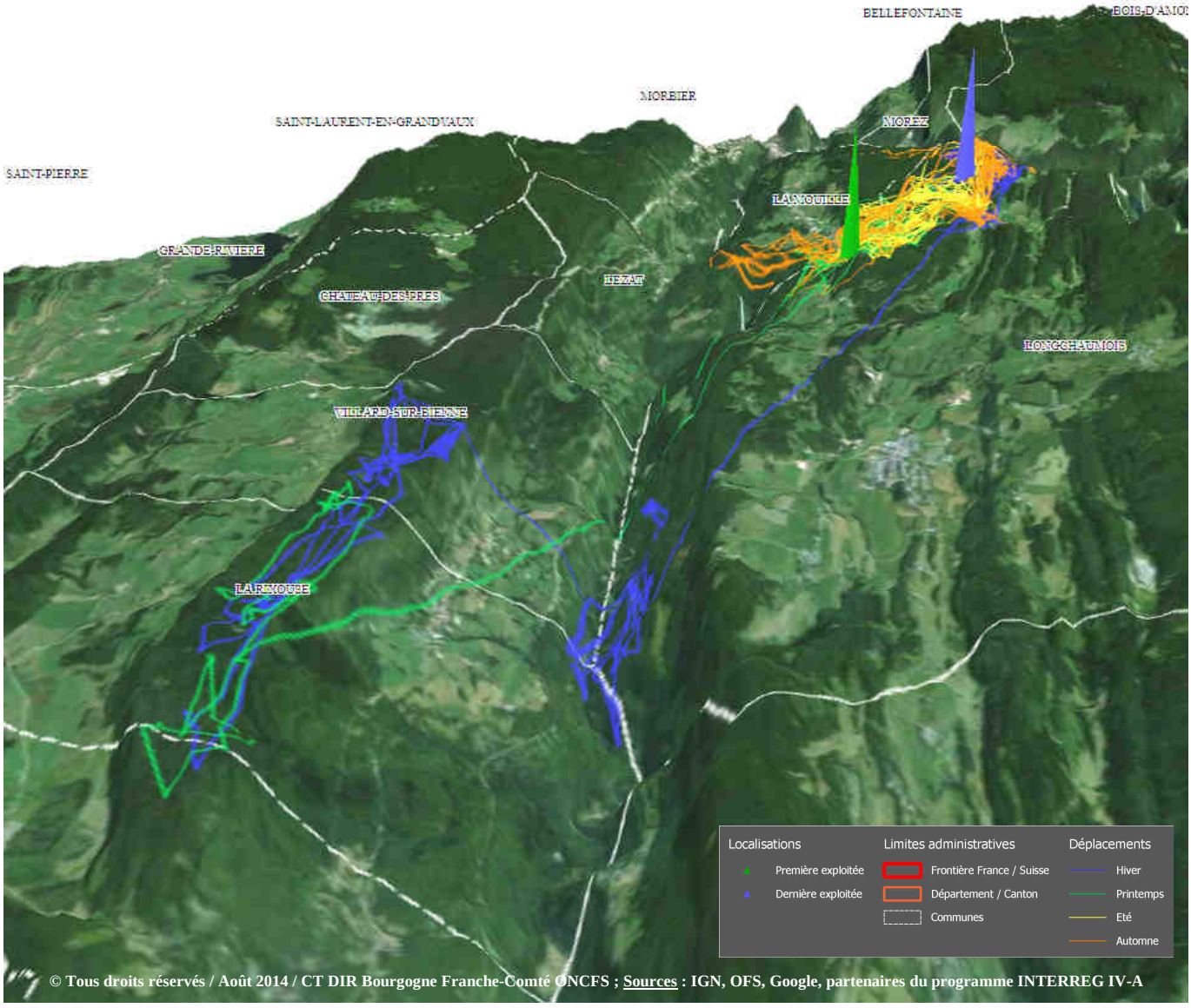
Interreg FRANCE-SUISSE

Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Maguy**	15.07.2013 à La Mouille (39)	Collier non tombé (dernière donnée collectée : 22.06.2014)	2 988

Déplacements :

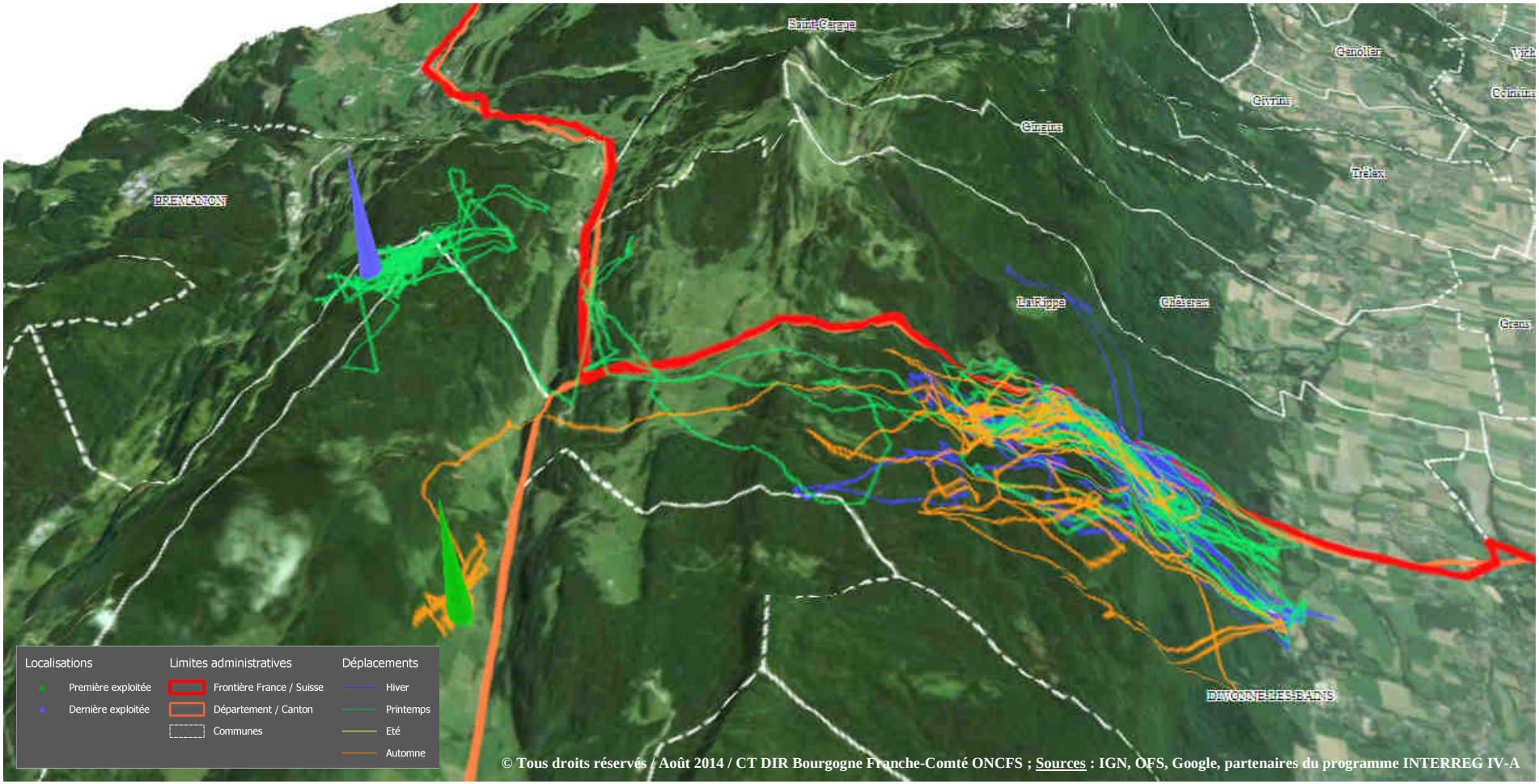


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Bichette	**Blanchette**	21.11.2013 à Lajoux (39)	Collier non tombé (dernière donnée collectée : 17.06.2014)	2 378

Déplacements :



UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

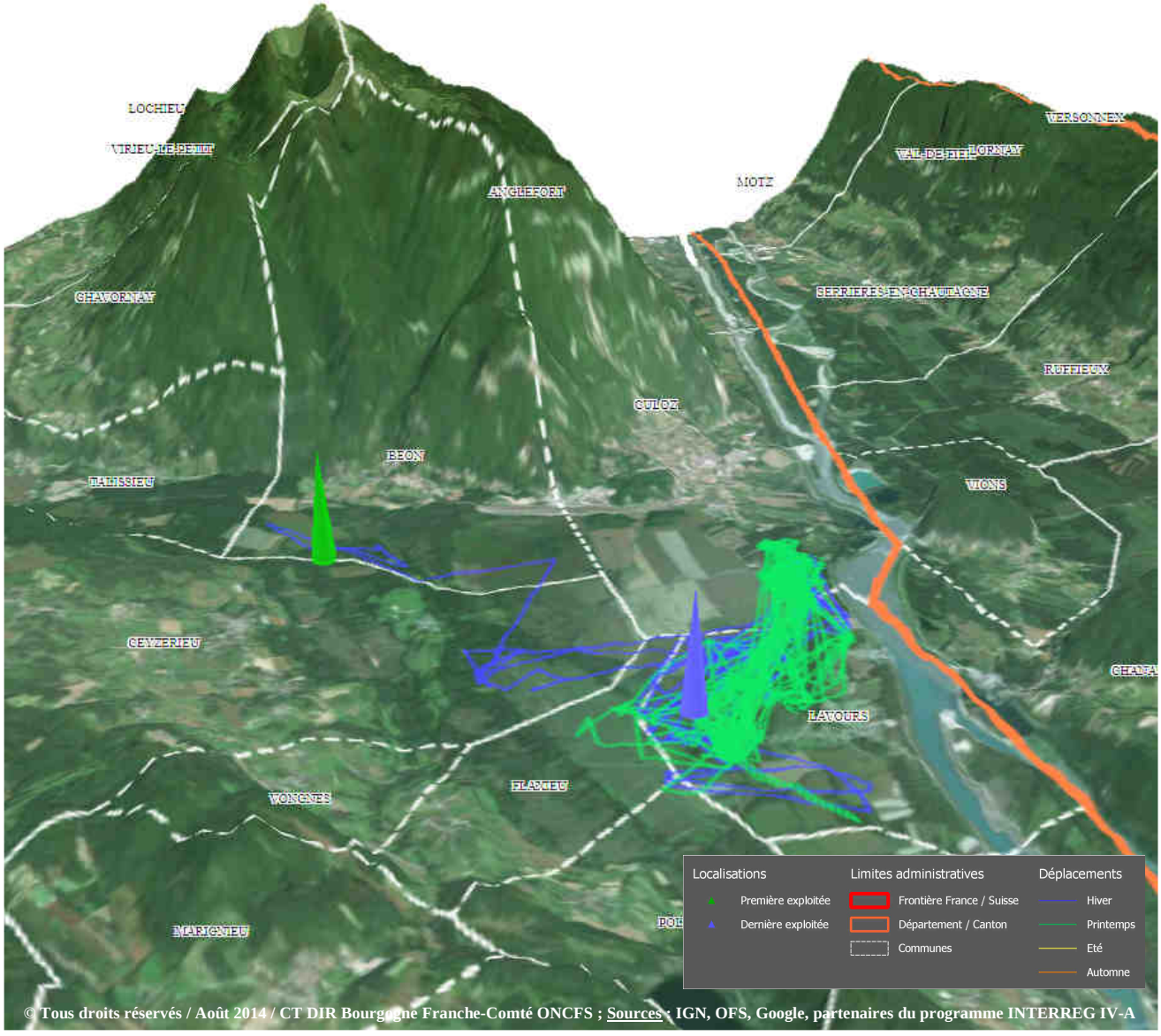
Interreg FRANCE-SUISSE

Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Valentine**	14.02.2014 à Beon (01)	Collier non tombé (dernière donnée collectée : 19.06.2014)	1506

Déplacements :

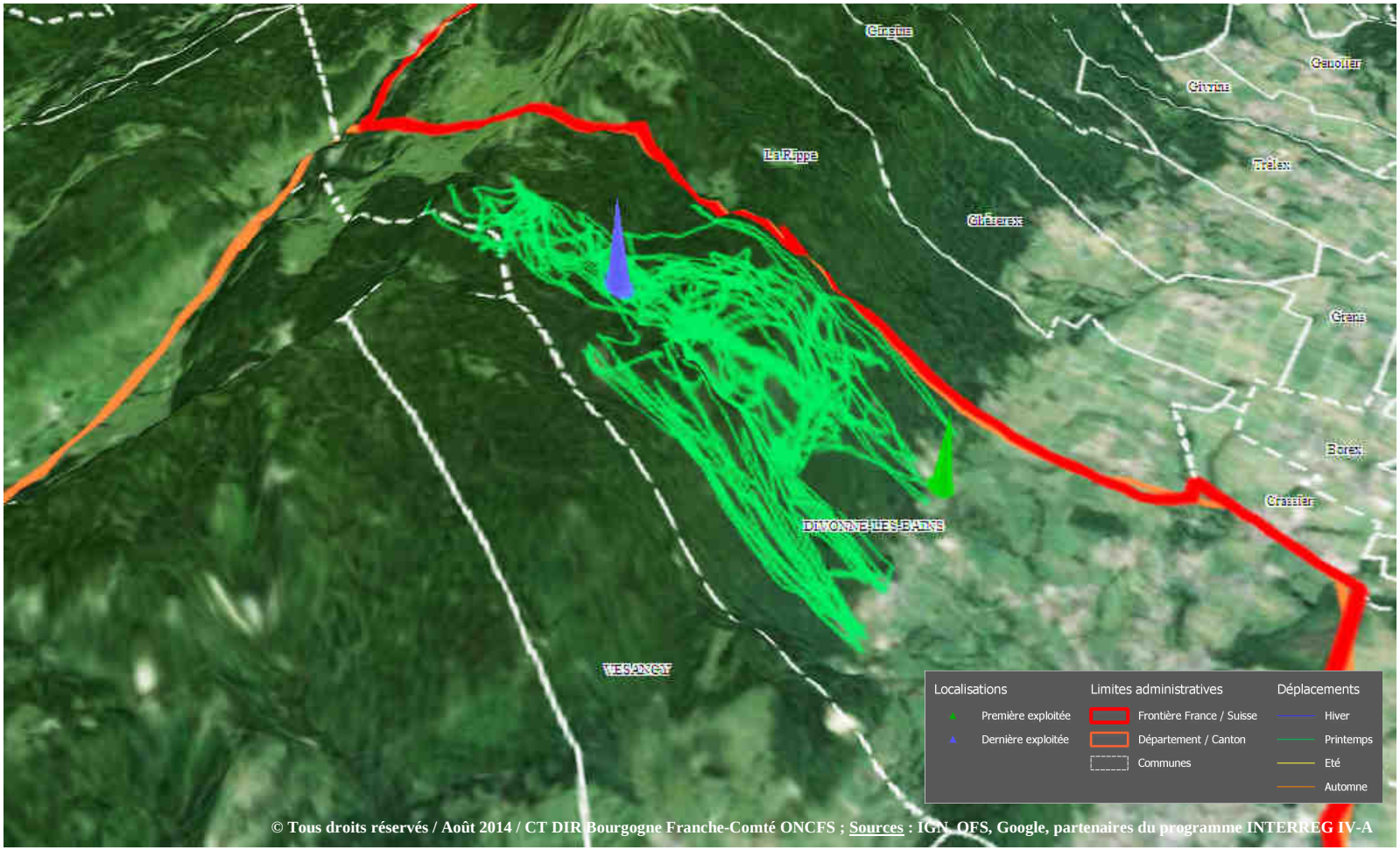


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Réussite**	28.03.2014 à Divonne-les-Bains (01)	Collier non tombé (dernière donnée collectée : 15.06.2014)	914

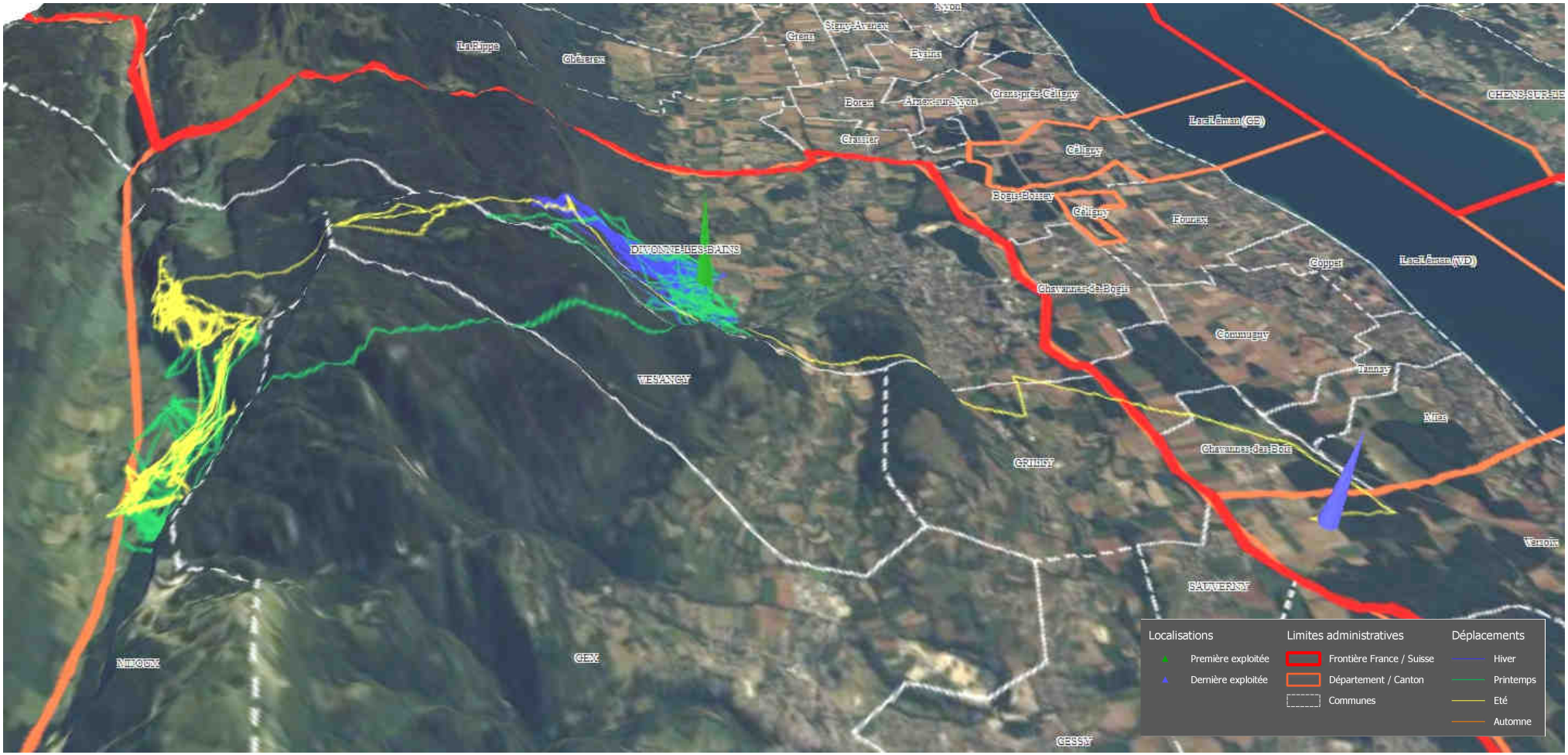
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Mâle	**Baron**	15.11.2010 à Versoix (canton de Genève)	01.01.2012	08.09.2012	1471

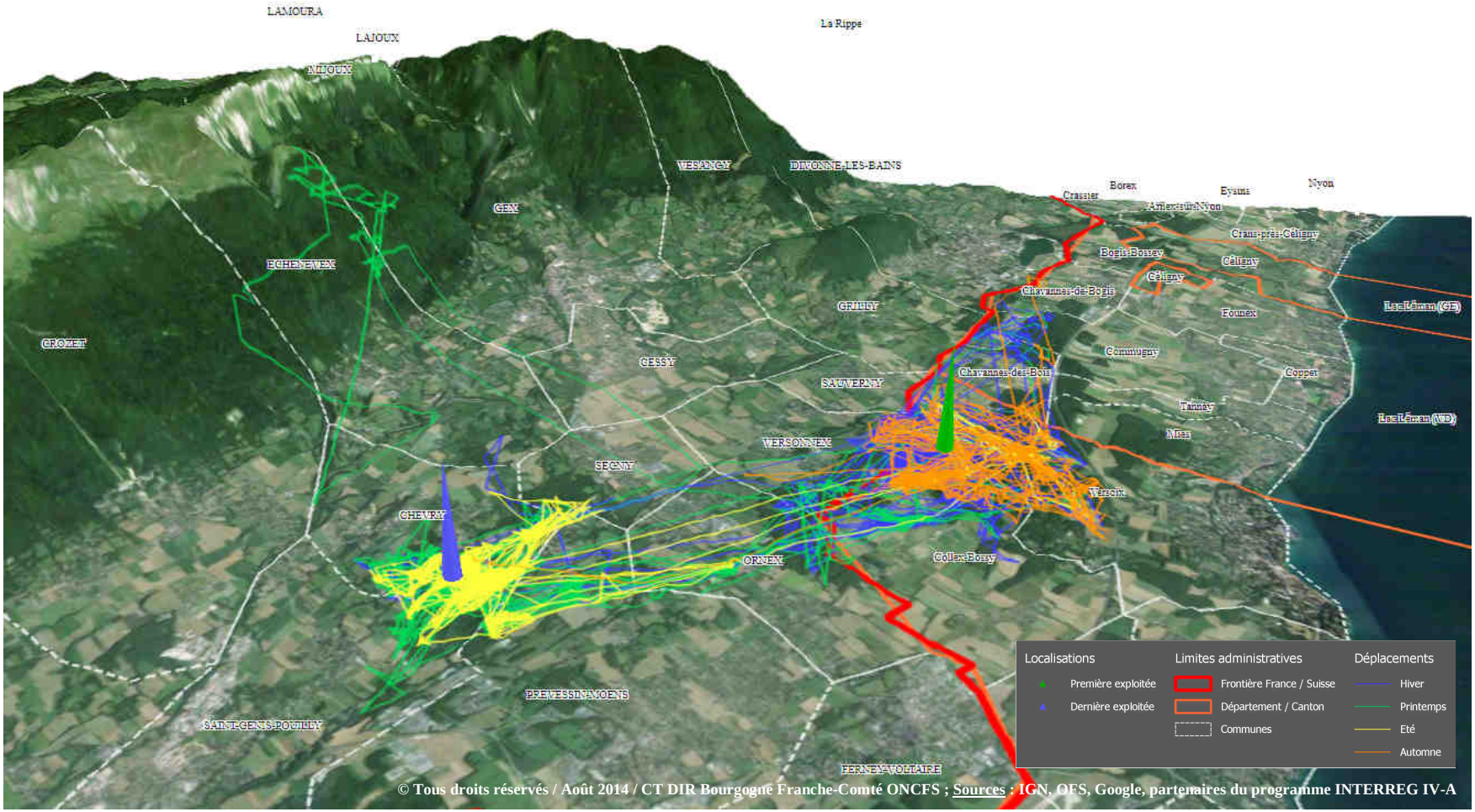
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Bibiche (=Dallia)**	12.12.2010 à Versoix (canton de Genève)	01.01.2012	Collier non tombé (dernière donnée collectée : 01.07.2014)	6512

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

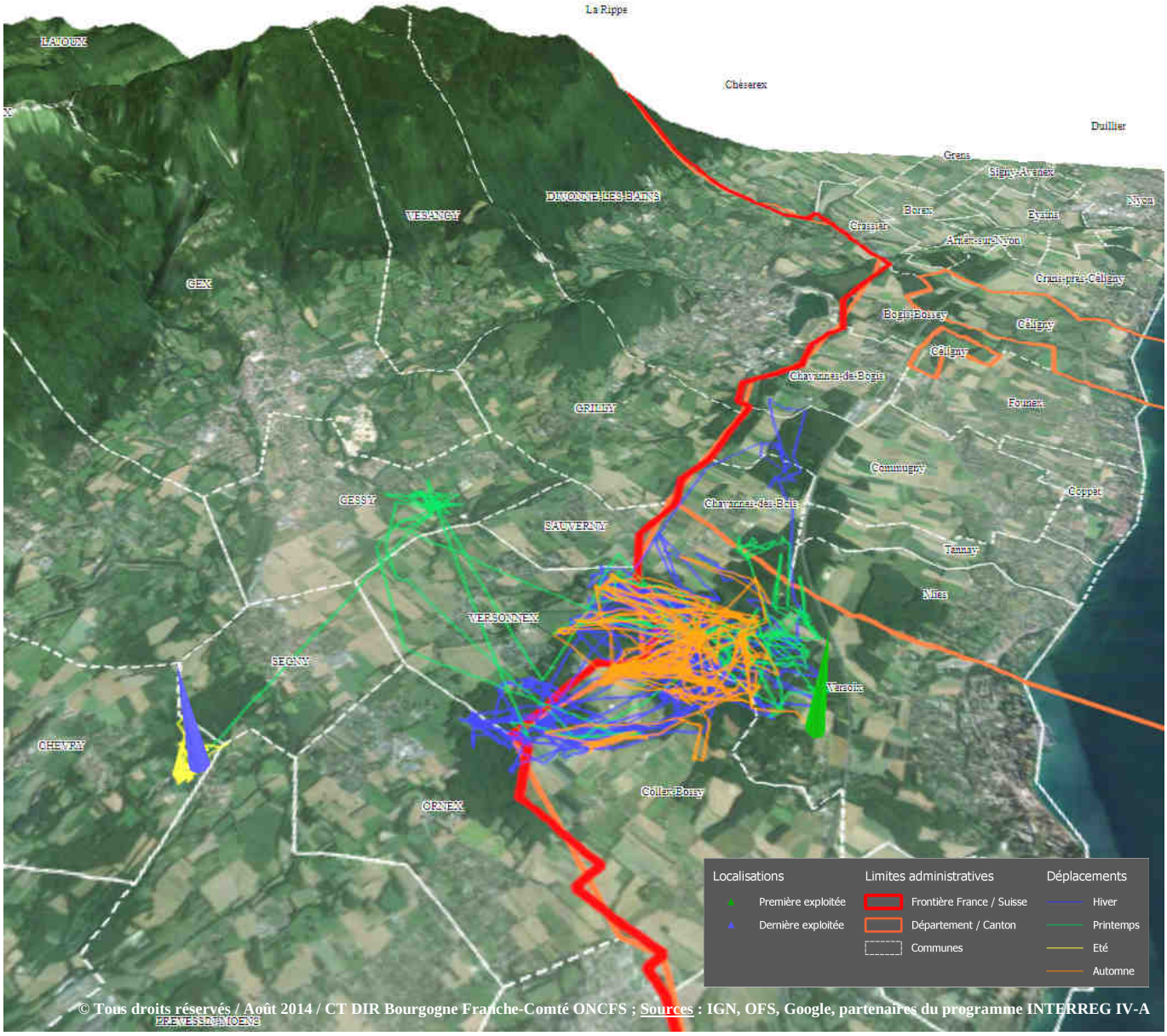
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Biche	**Biolina**	19.10.2013 à Versoix (canton de Genève)	19.10.2013	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)

Nombre de localisation retenue
1786

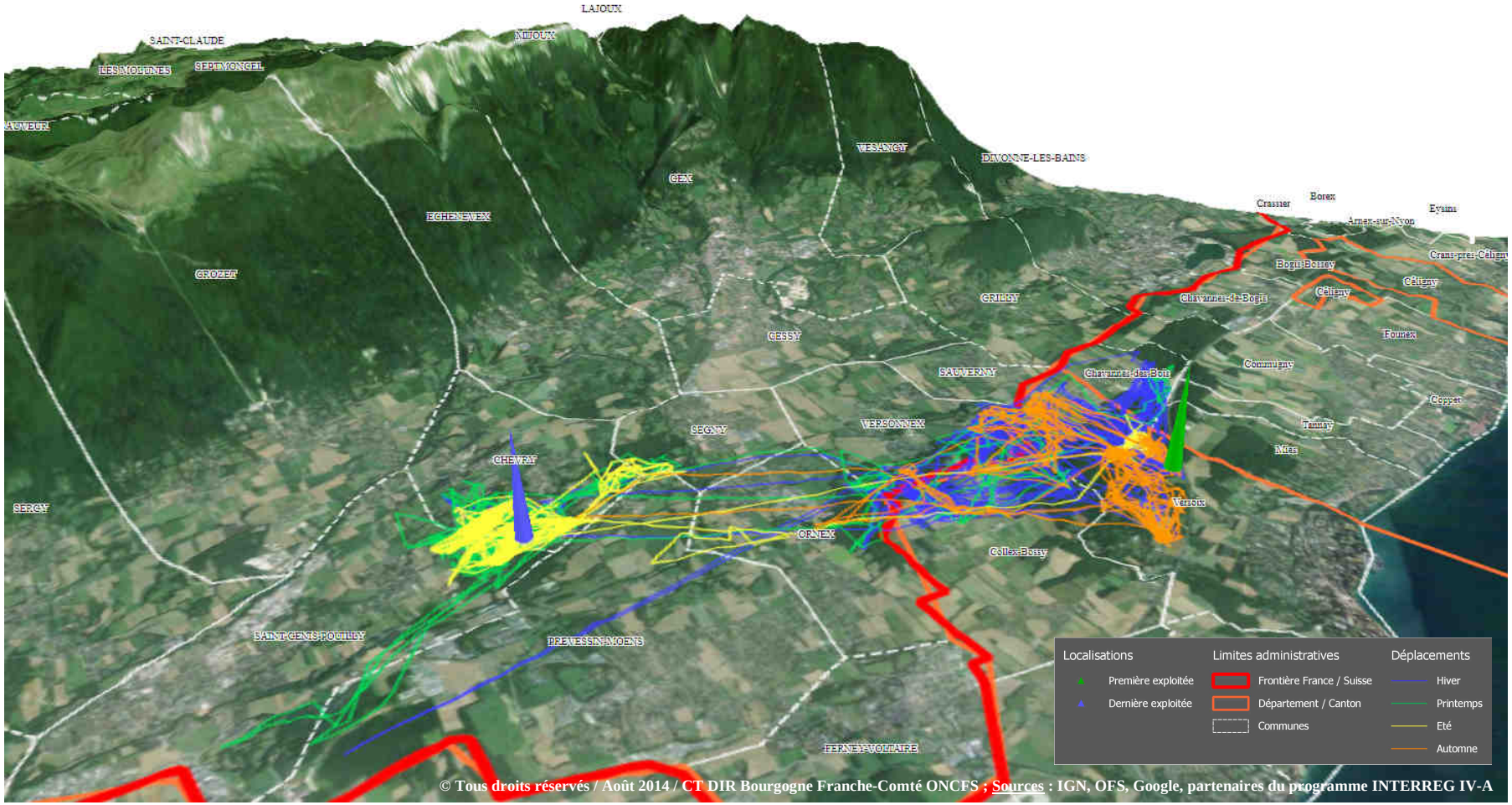
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Cocotte**	22.12.2012 à Versoix (canton de Genève)	22.12.2012	Collier non tombé (dernière donné collectée : 01.07.2014)	4565

Déplacements :



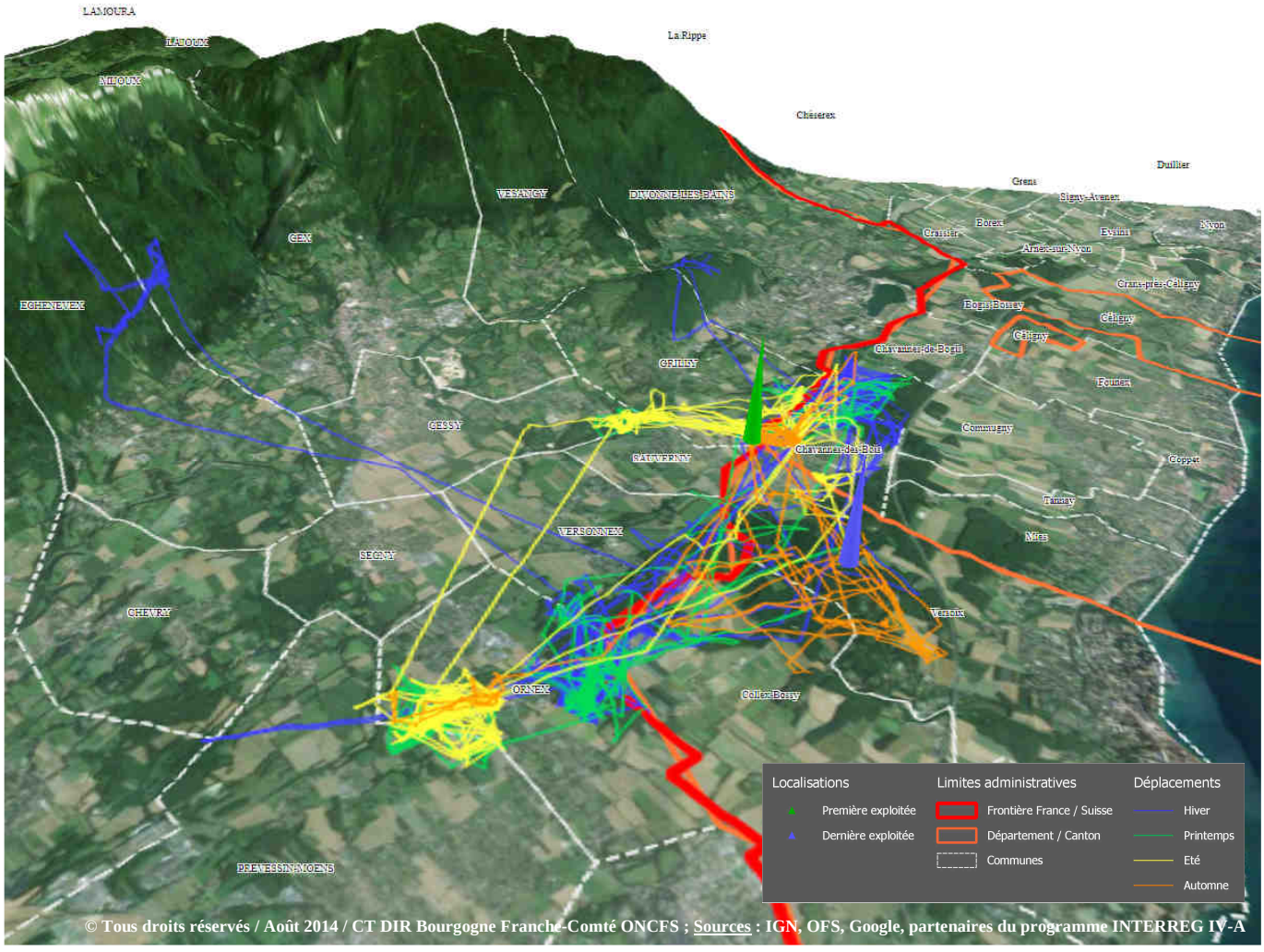
© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Mâle	**Collioud**	03/11/2010 à Versoix (canton de Genève)	01.01.2012	01.10.2013

Nombre de localisation retenue
4311

Déplacements :

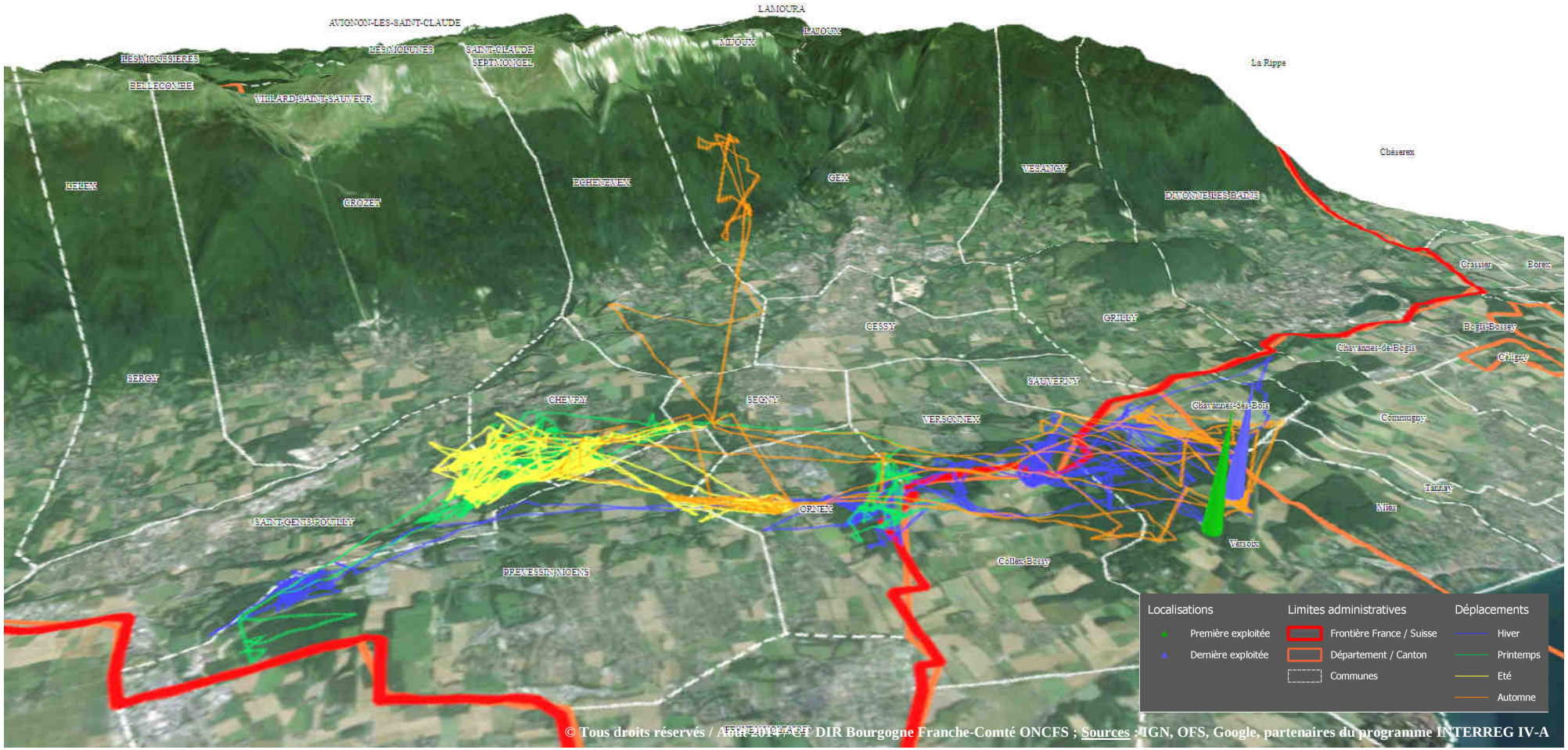


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Daguet	**Courtois**	21.12.2011 à Versoix (canton de Genève)	01.02.2012	07.12.2012	2744

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

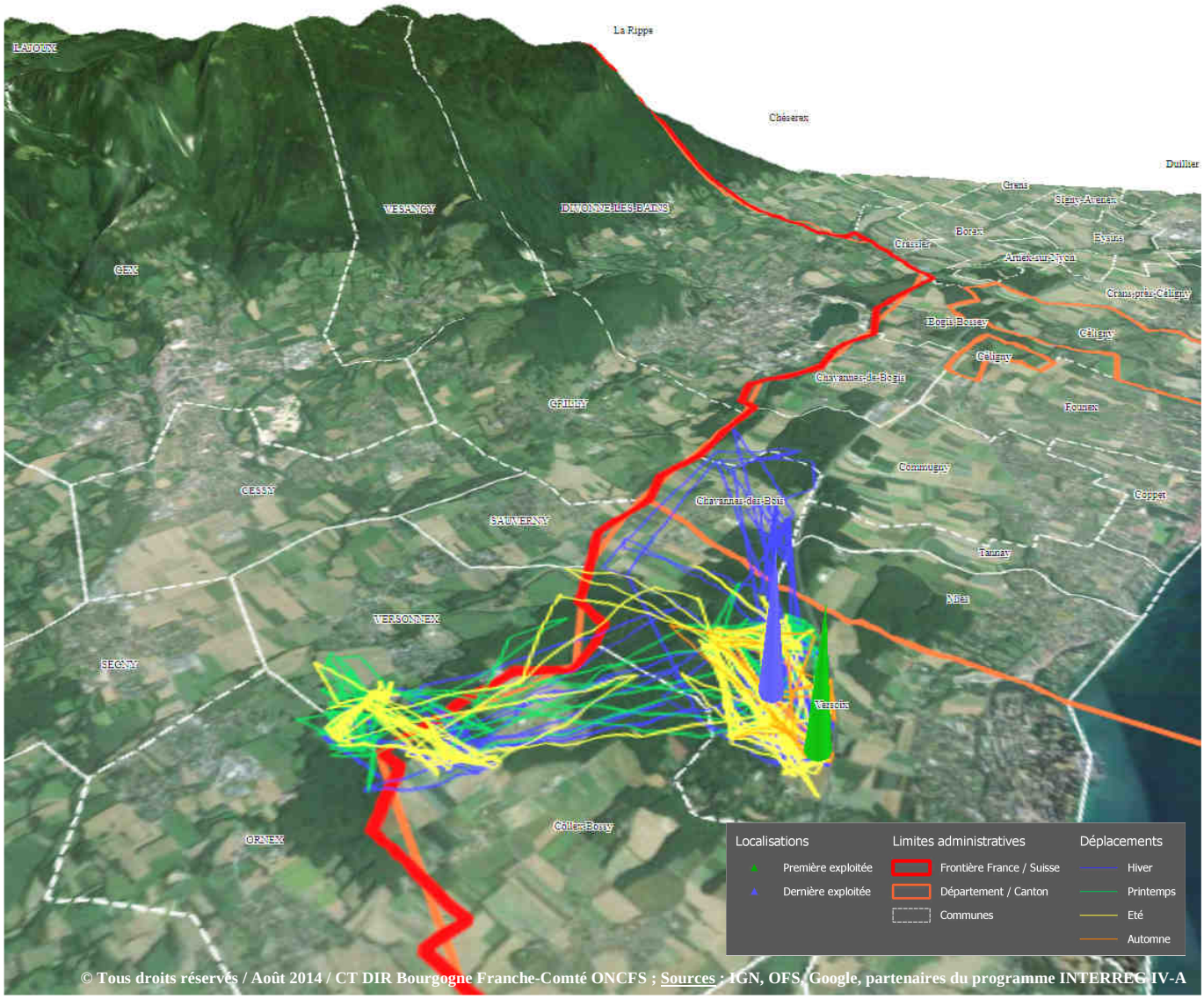
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Biche	**Fabiola**	31.03.2009 à Versoix (canton de Genève)	01.01.2012	10.11.2012

Nombre de localisation retenue
801

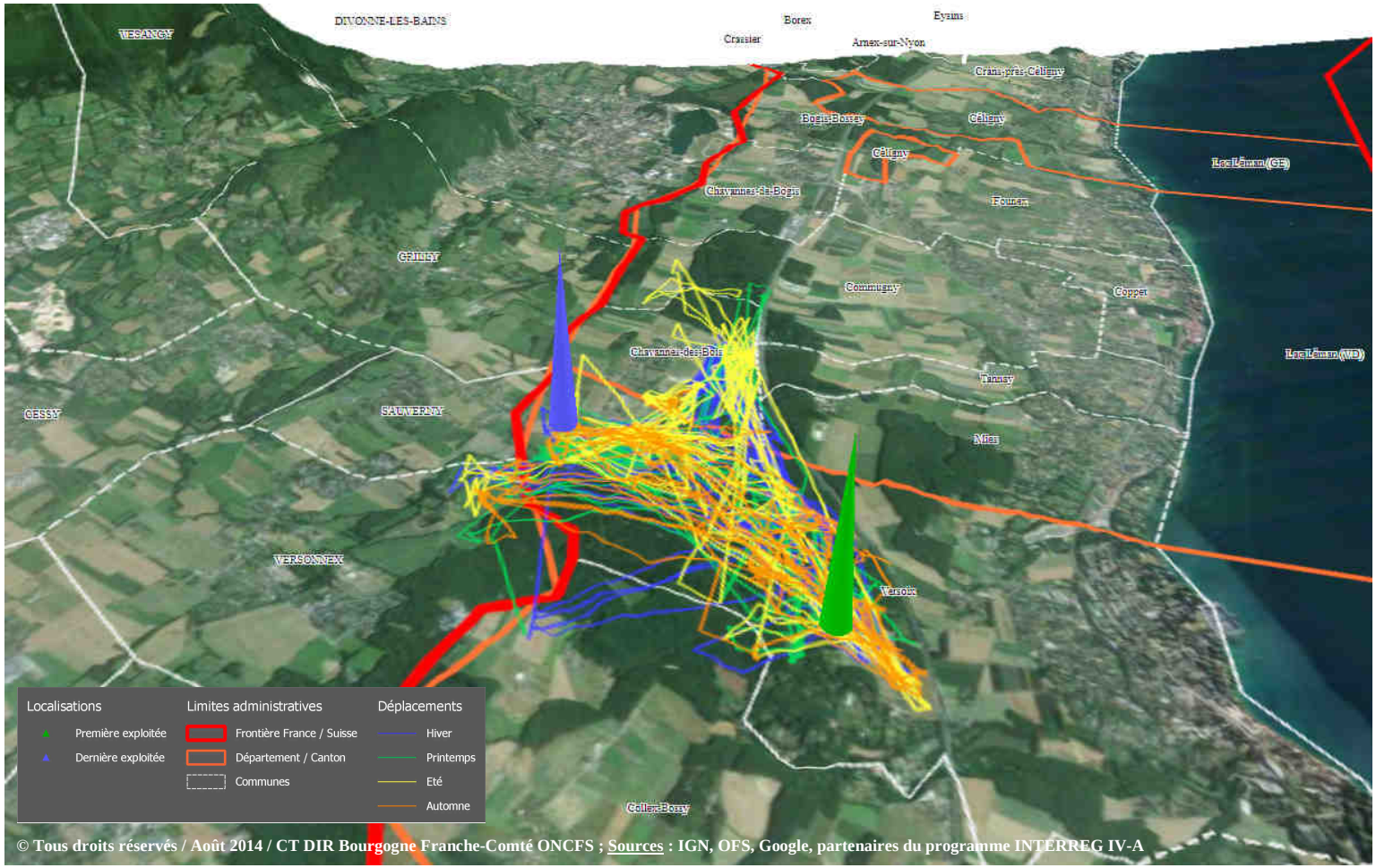
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Biche	**Fabiolle**	13.12.2012 à Versoix (canton de Genève)	13.12.2012	29.11.2013	2329

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

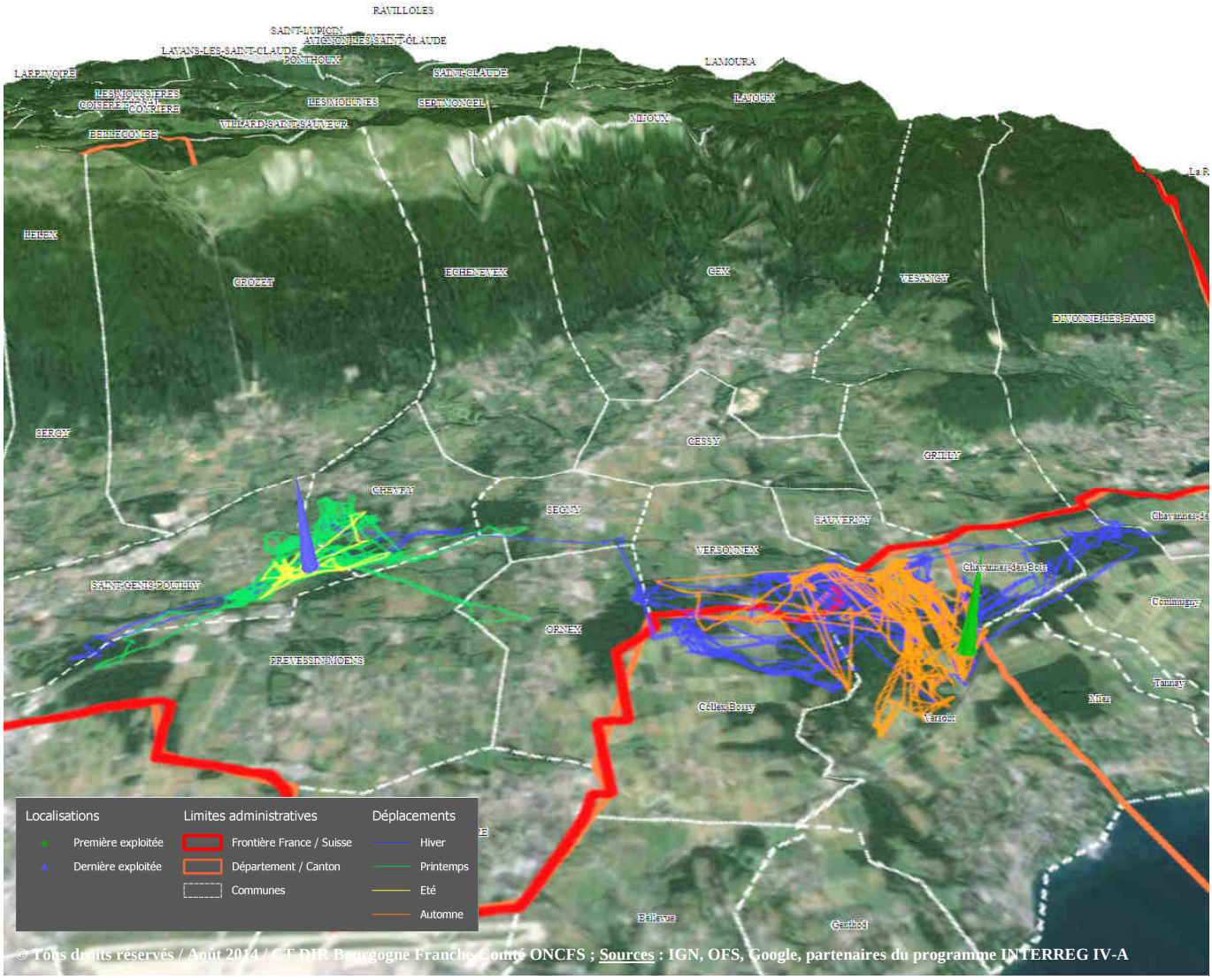
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Mâle	**Junior**	13.10.2013 à Versoix (canton de Genève)	13.10.2013	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)

Nombre de localisation retenue
1913

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

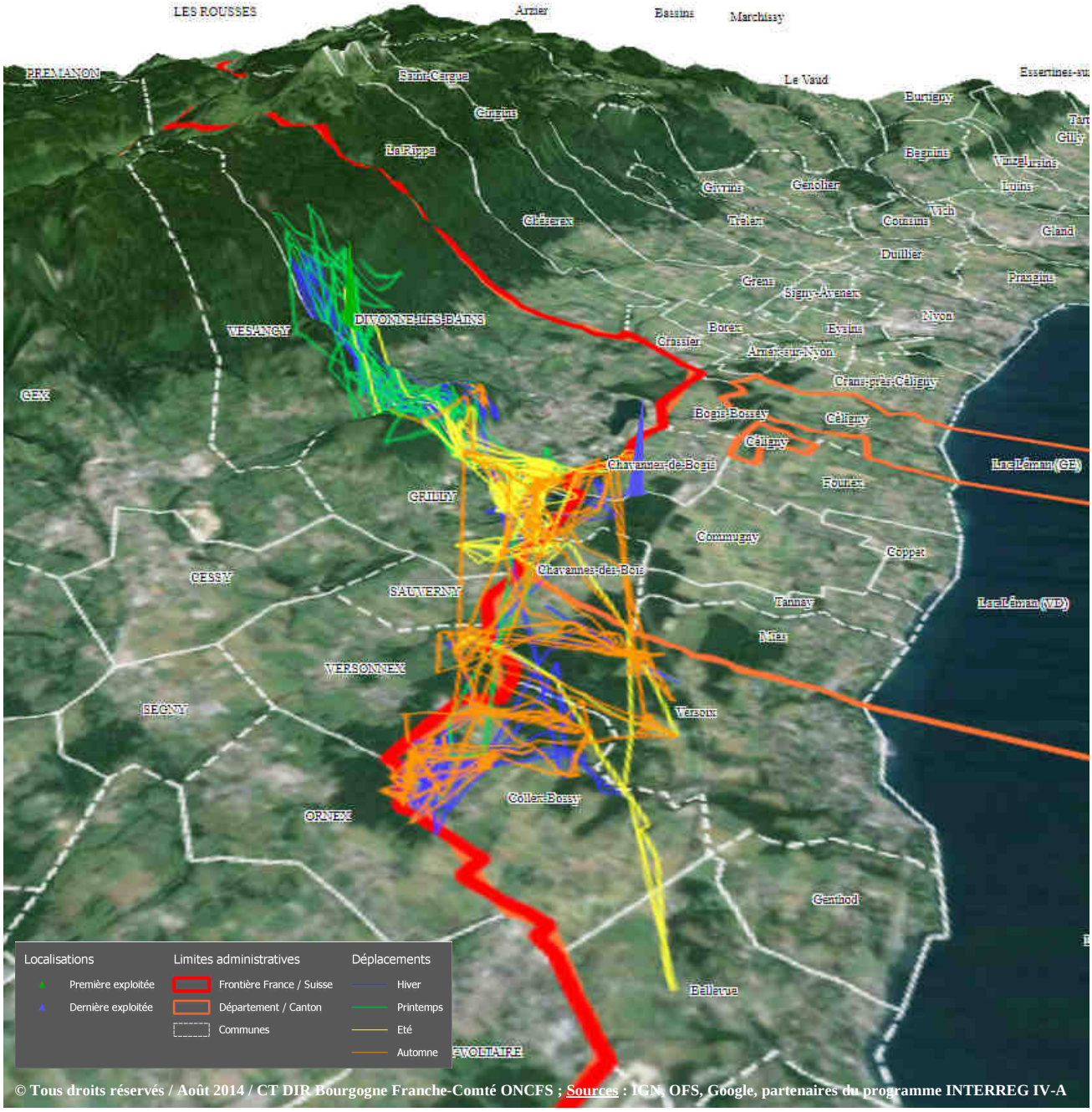
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Mâle	**Miolan**	15.11.2011 à Versoix (canton de Genève)	24.02.2012	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)

Nombre de localisation retenue
2309

Déplacements :



UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

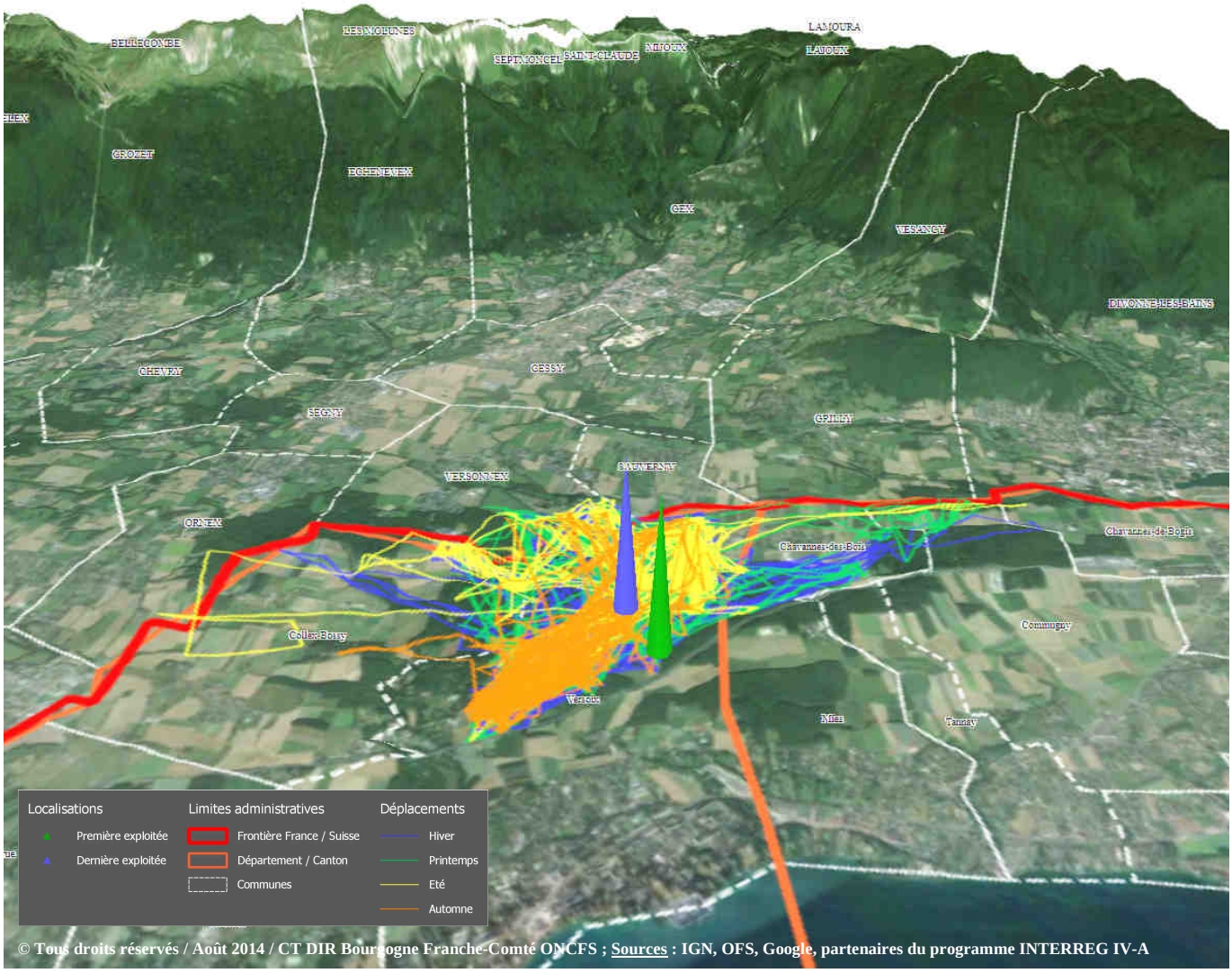
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Biche	**Neige**	13.12.2012 à Versoix (canton de Genève)	13.12.2012	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)

Nombre de localisation retenue
4692

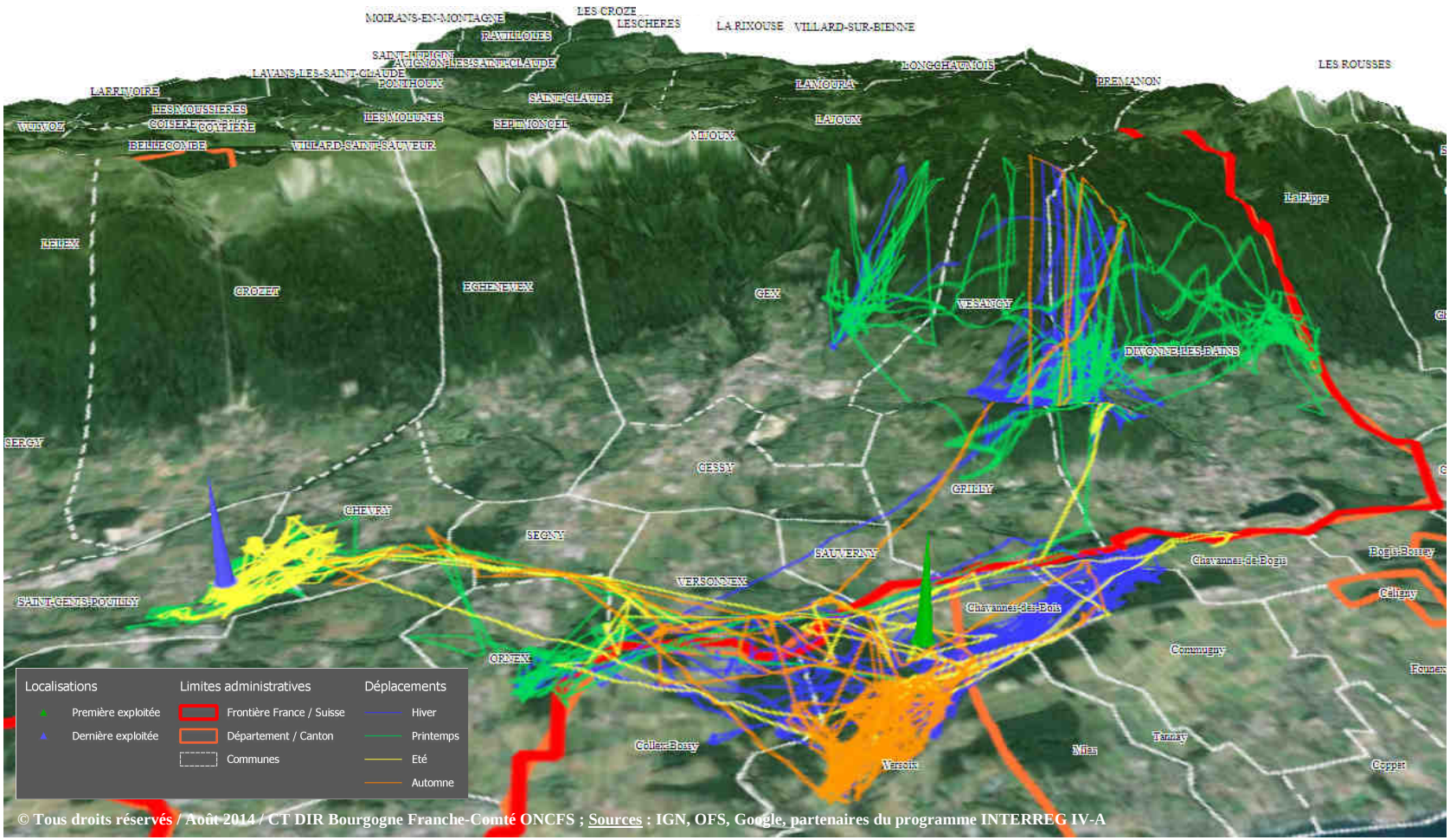
Déplacements :



Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Mâle	**Obélix**	24.12.2012 à Versoix (canton de Genève)	24.12.2012	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)	5829

Déplacements :

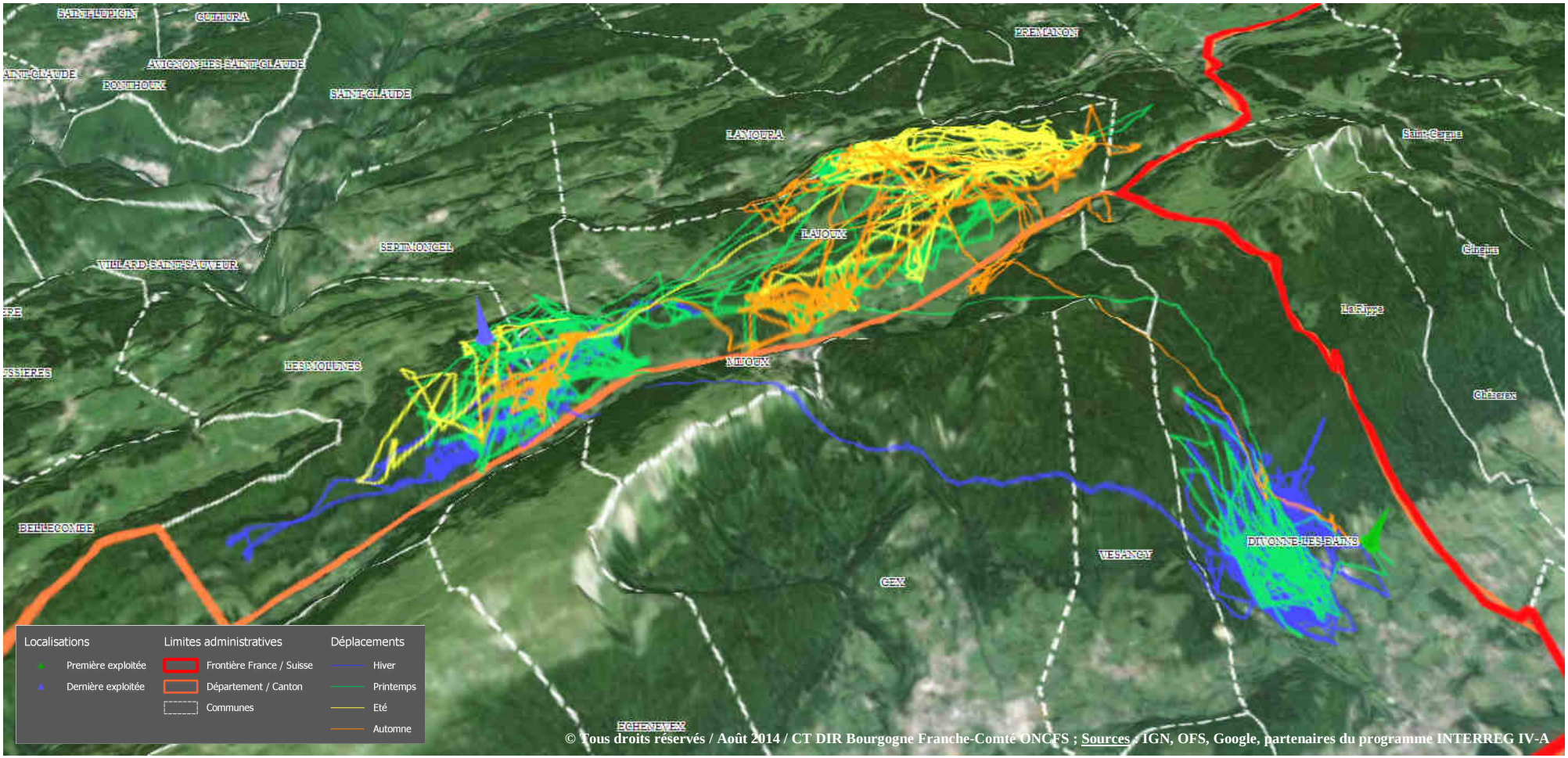


© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Mâle	**Prince**	19.12.2012 à Divonne-les-Bains (01)	24.12.2012	Collier non tombé (dernière donné collectée : 01.07.2014)	4618

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

UNION EUROPÉENNE
Projet bénéficiaire du Fonds européen de développement régional

Interreg FRANCE-SUISSE

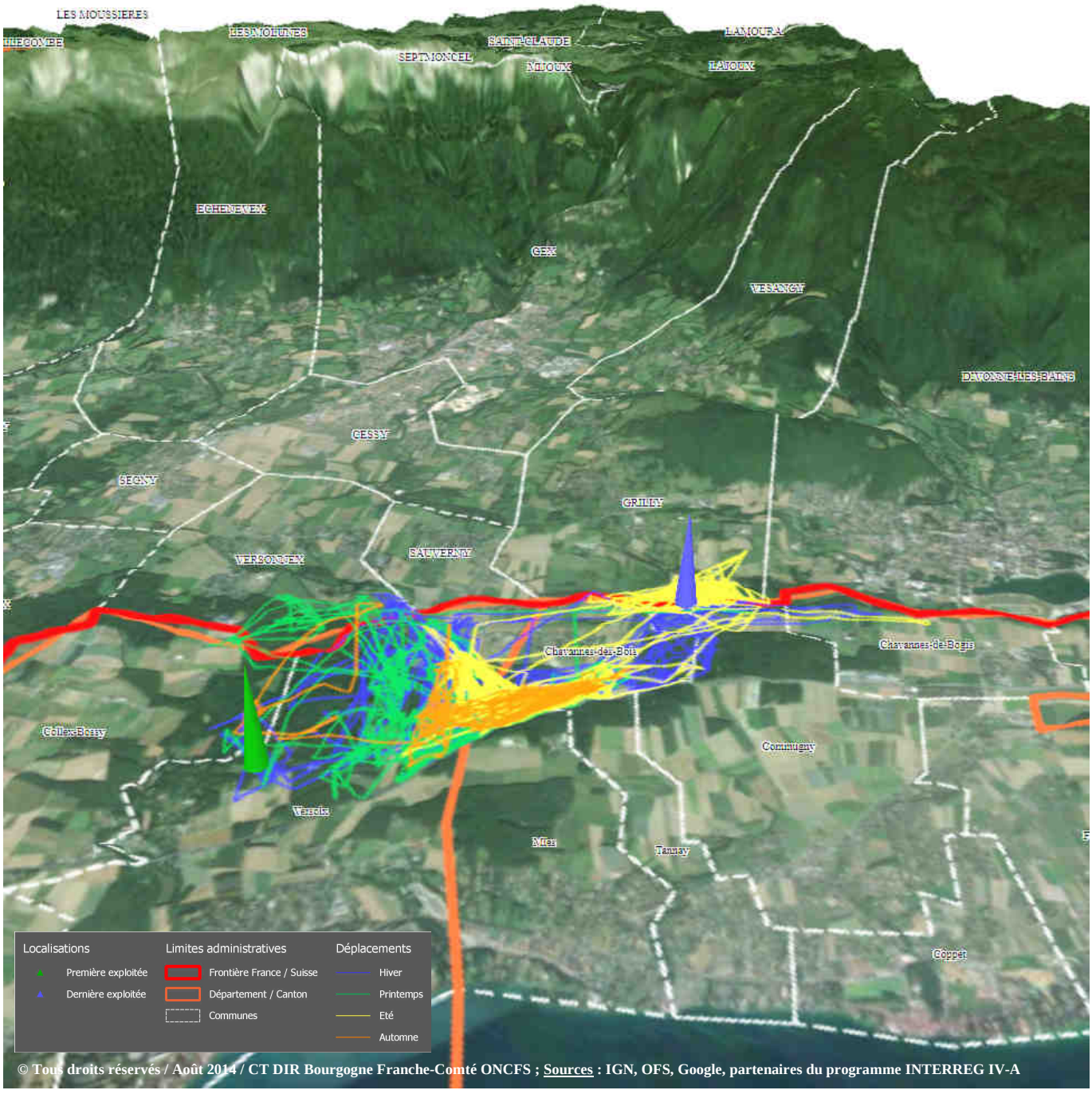
Schweizerische Eidgenossenschaft
Confédération suisse
Confederazione Svizzera
Confederaziun svizra

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ére localisation exploitée	Date de la dernière localisation
Mâle	**Rouphie**	24.11.2010 à Versoix (canton de Genève)	24.11.2010	10.09.2011

Nombre de localisation retenue
2539

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Mâle	**Tictac**	15.03.2013 à Vesancy (01)	15.03.2013	15.09.2013	1412

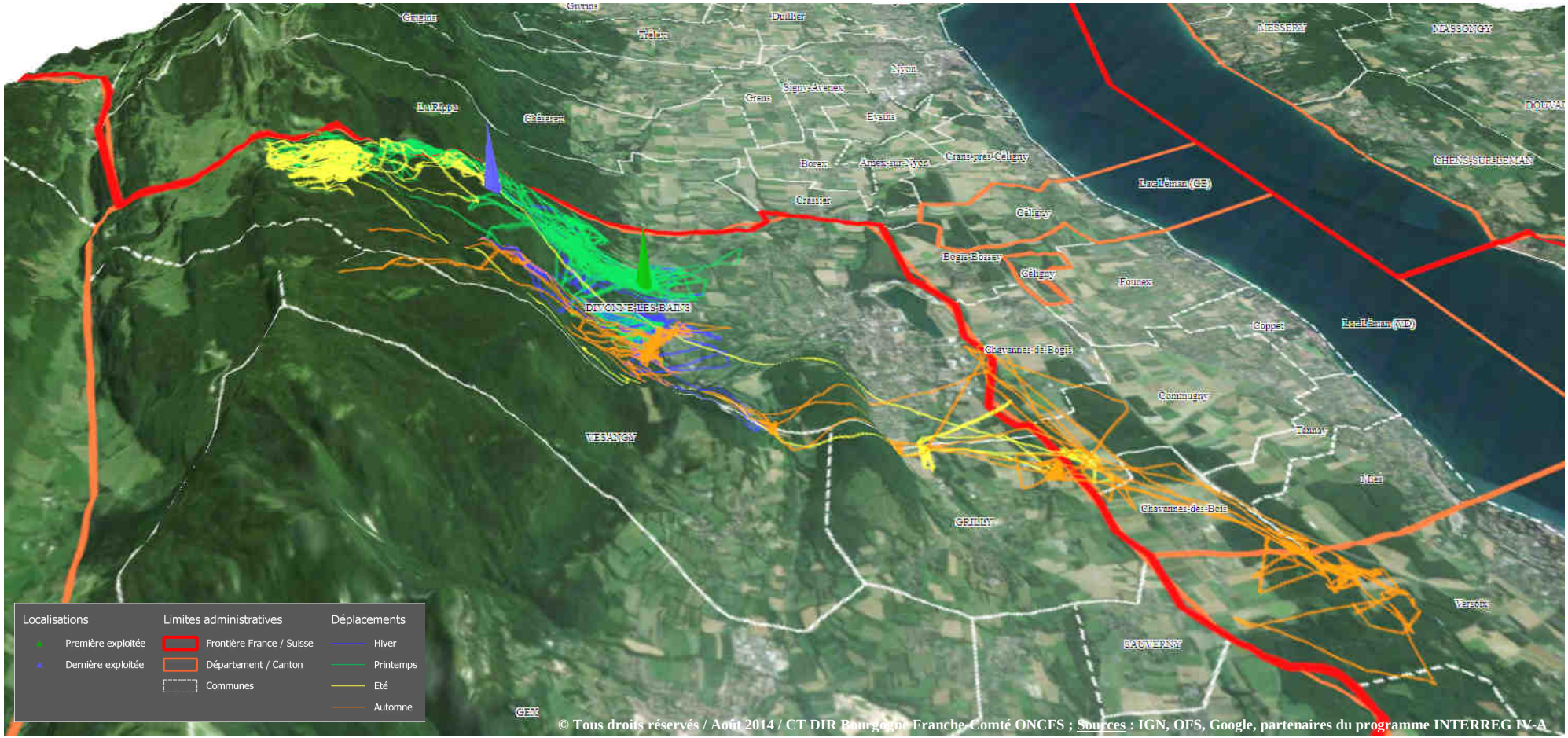
Déplacements :

© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A

Observatoire le Cerf sur le Massif Jurassien

Age	Nom de l'animal	Date et lieu de capture	Date de la 1ère localisation exploitée	Date de la dernière localisation	Nombre de localisation retenue
Mâle	**Titan**	13.03.2013 à Vesancy (01)	13.03.2013	Collier non tombé (dernière donné collectée : 02.07.2014)	3418

Déplacements :



© Tous droits réservés / Août 2014 / CT DIR Bourgogne Franche-Comté ONCFS ; Sources : IGN, OFS, Google, partenaires du programme INTERREG IV-A