



Les structures linéaires du paysage : influences sur le comportement et la génétique du mouflon méditerranéen

PASCAL MARCHAND^{1,2}, ELODIE PORTANIER^{1,3,4},
CHRISTIAN ITTY², GILLES BOURGOIN^{3,4},
SÉBASTIEN DEVILLARD³, ANTOINE DUPARC⁵,
DOMINIQUE DUBRAY¹, DANIEL MAILLARD¹,
ANNE LOISON⁵, MATHIEU GAREL¹

¹ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Faune de montagne – Juvignac.

² ONCFS, Délégation régionale Occitanie – Castanet-le-Haut.

³ Laboratoire de biométrie et biologie évolutive, CNRS UMR 5558 – Lyon.

⁴ VetAgro Sup Lyon, Campus vétérinaire de Lyon – Marcy-L'étoile.

⁵ Laboratoire d'écologie alpine, CNRS UMR 5553 – Le Bourget-du-Lac.

Contact : pascal.marchand@oncfs.gouv.fr

Quels sont les facteurs qui déterminent les déplacements des animaux, le choix de leur lieu de vie et, in fine, les flux génétiques au sein des populations ? Quel peut être l'impact pour la faune sauvage d'une action de gestion sur une espèce ou son habitat ? Autant de questions que se posent les gestionnaires et/ou les décideurs politiques au moment de programmer une modification du milieu, de décider de l'implantation d'une nouvelle infrastructure, de choisir ou non d'intervenir dans une crise sanitaire impliquant la faune sauvage, ou de sélectionner le site adéquat pour une réintroduction... Dans le massif du Caroux-Espinouse, les mouvements des mouflons méditerranéens et leur variabilité génétique ont été passés au crible pour livrer quelques éléments de réponses.

Une fragmentation accrue des habitats

Chaque année dans le monde, 13 à 15 millions d'hectares de forêt disparaissent et près de 700 000 kilomètres de routes sont construits¹ ! À eux seuls, ces deux chiffres impressionnants suffisent à illustrer la situation délicate à laquelle la faune sauvage fait désormais face : une fragmentation accrue des habitats, cause majeure d'extinction pour certaines espèces terrestres (Fahrig, 2003). Comprendre les conséquences biologiques et écologiques de la fragmentation des habitats nécessite d'identifier les facteurs, environnementaux ou comportementaux, qui favorisent ou au contraire contraignent les déplacements des animaux, expliquent leur utilisation des habitats et le choix de leurs lieux de vie (domaine vital ou territoire). En effet, c'est un ensemble d'éléments, dont certains sont propres à chaque espèce, qui va, outre la fragmentation des habitats, influencer à terme les flux de gènes et la structuration génétique, la diffusion de maladies ou la dynamique des populations, et ainsi jouer un rôle clé à l'échelle des populations.

¹ Sources : <https://www.consoglobe.com/deforestation-dans-le-monde-cg> et <https://www.planetoscope.com/Mobilite/1838-construction-de-routes-dans-le-monde.html>



Quelles conséquences sur les populations animales ?

Si les déplacements des animaux entre leurs ressources alimentaires et les habitats de protection ont bien été étudiés, on sait encore peu de chose sur les mécanismes grâce auxquels ils s'orientent dans l'espace (e.g. repères externes visuels/chimiques, perception interne de sa propre position dans son environnement, champ magnétique terrestre...). Les scientifiques s'accordent toutefois sur les capacités de bon nombre d'espèces à mémoriser des informations spatiales dans une « carte cognitive » pour se déplacer (Fagan *et al.*, 2013), et la « familiarité » qu'un animal a avec un endroit donné devrait donc influencer ses mouvements. Par ailleurs, la configuration du paysage, et notamment les structures linéaires anthropiques ou naturelles qui le découpent, sont aussi des éléments connus pour influencer les mouvements des animaux. De nombreux grands carnivores, comme les loups (Zimmermann *et al.*, 2014), les utilisent préférentiellement pour se déplacer ; tandis que d'autres espèces, comme les tortues terrestres (Shepard *et al.*, 2008), évitent au contraire de s'en approcher et de les franchir, même quand cela leur est physiquement possible (barrières comportementales – Beyer *et al.*, 2016). Chez certaines espèces territoriales, ces éléments du paysage sont même déterminants dans la division de l'espace entre individus/groupes voisins (Heap *et al.*, 2012). De nombreuses études révèlent enfin que ces structures peuvent jouer un rôle prépondérant

dans la structuration génétique au sein et entre populations (Coulon *et al.*, 2006 ; Cassar, 2007) : c'est le cas dès lors qu'elles impactent les mouvements des individus durant la période d'accouplements, et donc les flux de gènes. Afin de qualifier l'impact des structures du paysage sur les mouvements, on parle de « perméabilité et/ou résistance » du paysage. Une structure sera donc considérée comme « résistante » aux flux de gènes si elle entrave, physiquement ou à travers le comportement (barrière comportementale), les mouvements des individus durant la période de reproduction.

Dans un contexte de fragmentation accrue des habitats, mieux comprendre le rôle des structures linéaires sur l'utilisation de l'espace de chaque individu, et évaluer leurs conséquences comportementales et génétiques à l'échelle des populations, est donc primordial. Pour tenter d'apporter des réponses à ces questions, nous nous sommes appuyés sur le suivi exceptionnel des mouflons méditerranéens de la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) du massif du Caroux-Espinouse (Hérault ; environ 1 700 hectares).

60 mouflons suivis par GPS et plus de 230 individus génotypés

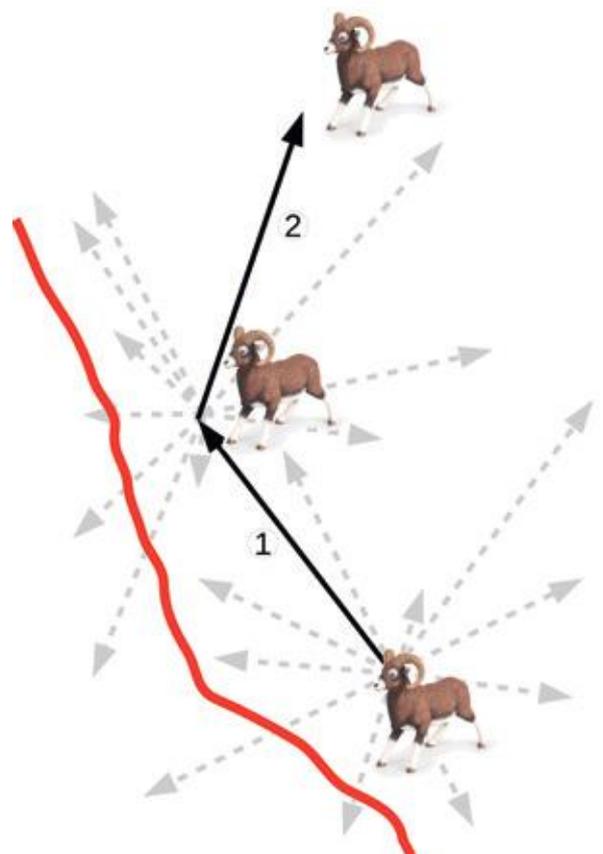
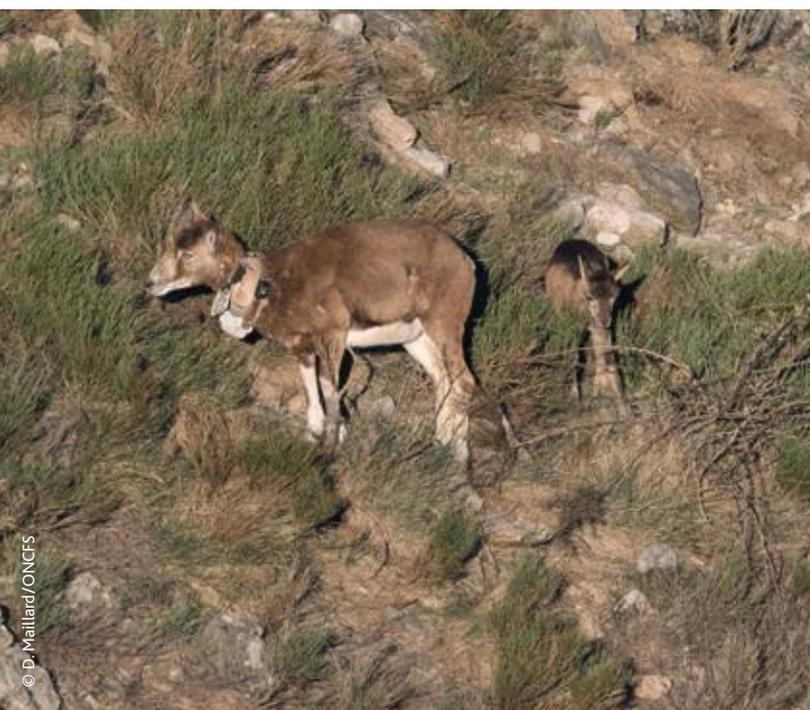
Entre 2010 et 2013, 34 mouflons femelles et 26 mâles ont été équipés de colliers GPS permettant de les localiser toutes les deux heures pendant environ une année (voir Klein *et al.* (2006) pour plus de détails sur le fonctionnement des colliers GPS). Leur comportement spatial, en particulier vis-à-vis des structures linéaires anthropiques (routes, pistes carrossables, chemins de randonnée) ou naturelles (crêtes, fonds de vallon, lisières de forêt), a ensuite été finement étudié à deux échelles spatio-temporelles.

D'une part, chaque déplacement réalisé par un individu en deux heures a été mis en regard de dix déplacements fictifs potentiels (figure 1). Dès lors, les caractéristiques de l'habitat (distance à huit types d'habitats offrant des ressources alimentaires et/ou des niveaux de protection contrastés), le niveau de familiarité (déterminé grâce à l'utilisation annuelle globale du domaine vital) et le comportement spécifique par rapport à chacune des structures linéaires

Figure 1 Méthode utilisée pour évaluer l'influence des structures linéaires du paysage sur les déplacements des mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

Chaque mouvement réel de l'individu (flèches noires, i.e. la ligne droite entre 2 localisations réelles enregistrées par le collier GPS) est mis en regard de 10 déplacements potentiels fictifs (flèches grises, i.e. la ligne droite entre une localisation réelle et un point d'arrivée fictif). Les caractéristiques de l'habitat, les niveaux de familiarité et le comportement spécifique vis-à-vis de chaque structure linéaire (ici représentée par la ligne rouge) sont ensuite comparés entre mouvements réels et mouvements fictifs. On remarquera ici qu'au cours des deux déplacements réels consécutifs, le mouflon n'a pas traversé la structure linéaire, alors que les déplacements fictifs indiquent qu'il aurait pu la franchir dans 2 cas sur 10 pour le déplacement n° 1, et 3 cas sur 10 pour le déplacement n° 2, s'il s'était déplacé indépendamment de la présence de celle-ci. D'autre part, on notera qu'il s'est éloigné de la structure linéaire au cours du déplacement n° 2, alors que les déplacements fictifs correspondants indiquent qu'il aurait pu s'en approcher dans 7 cas sur 10.

▼ Pour cette étude, une soixantaine d'individus des deux sexes ont été équipés d'un collier GPS afin de suivre leurs déplacements.



(franchissement ou non, et, si non, est-ce que le mouflon s'en rapproche ou s'en éloigne ?) ont été comparés entre déplacements réels ou simulés.

D'autre part, le domaine vital annuel de chaque mouflon suivi a été découpé en 19 sections concentriques plus ou moins utilisées (**figure 2**). Une fois ces sections définies, nous avons étudié dans quelle mesure les mouflons incluait des structures linéaires dans leur domaine vital, et si elles étaient retrouvées de manière équivalente dans les zones cœurs et périphériques du domaine vital.

Enfin, l'influence de ces barrières comportementales sur les flux de gènes au sein de la population a aussi été évaluée, grâce au génotypage de 16 marqueurs moléculaires microsatellites sur 70 mâles et 166 femelles répartis sur l'ensemble de la RNCFS. Nous avons alors comparé les corrélations entre la distance génétique (*i.e.* mesurant la proximité génétique entre chaque paire d'individus) et, d'une part, la distance géographique (*i.e.* distance kilométrique en ligne droite entre les lieux de prélèvement [captures] de deux individus), ainsi que, d'autre part, la « distance de résistance » (*i.e.* coût cumulé mais prenant en considération la résistance imposée par les différentes structures linéaires – **figure 3**). Lorsque la corrélation obtenue avec la distance de résistance est meilleure que celle obtenue avec la distance géographique, cela signifie que le paysage influence la structuration génétique de la population. Il est alors possible d'identifier les structures du paysage, linéaires ou non, résistantes ou perméables aux flux de gènes.

Les structures linéaires constituent des barrières comportementales...

En plus de rechercher saisonnièrement les habitats offrant le meilleur compromis entre ressources alimentaires et habitats de protection (Marchand *et al.*, 2015), nos analyses montrent que les déplacements des mouflons sont généralement orientés vers les endroits les plus familiers disponibles aux alentours, et ceci d'autant plus que les animaux sont situés dans une zone avec laquelle ils sont peu familiers. Toutefois, les mâles font exception à ce mode de déplacement général durant le rut, la familiarité n'orientant plus les mouvements à cette période (données non représentées).

Figure 2 Méthode utilisée pour évaluer l'influence des structures linéaires du paysage sur la conformation des domaines vitaux des mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

- a Pour chaque individu, la probabilité d'utilisation de chaque unité de l'espace (pixels d'une carte de résolution 25 m) est calculée grâce à un kernel de mouvements.
- b La densité relative de chaque structure linéaire est ensuite comparée dans 19 sections concentriques du domaine vital plus ou moins utilisées (5 = cœur du domaine vital ; 95 = périphérie). Visuellement, on peut constater ici que les structures linéaires (lignes rouges) sont exclues des sections très utilisées dans le cœur du domaine vital, et beaucoup plus représentées dans les sections périphériques moins utilisées.

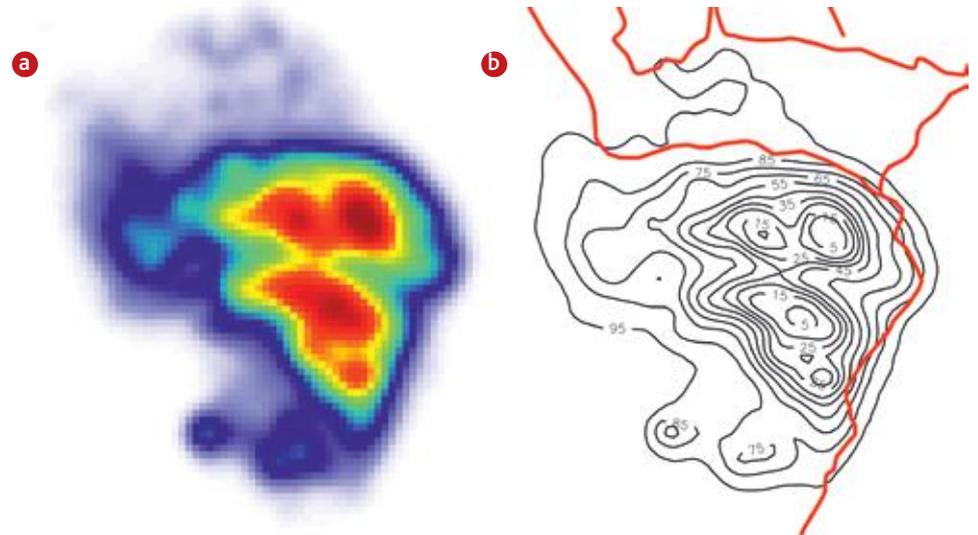
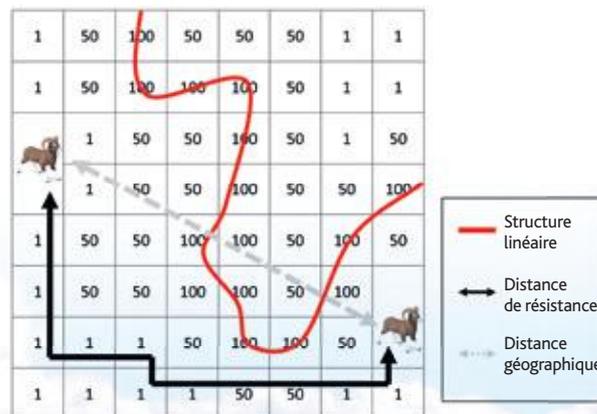


Figure 3 Distances de résistance et géographique entre deux individus sur l'aire d'étude.

Chaque unité de la grille représente un carré de 25 x 25 m dans la Réserve du Caroux-Espinouse. La valeur inscrite dans chaque carré correspond aux coûts associés à la structure paysagère présente dans le carré (1 : perméable aux flux de gènes ; 100 : imperméable car présence de la structure linéaire). La distance de résistance, au contraire de la distance géographique, n'est pas une ligne droite mais passe par les carrés permettant de minimiser la somme des coûts le long du chemin emprunté par l'animal.



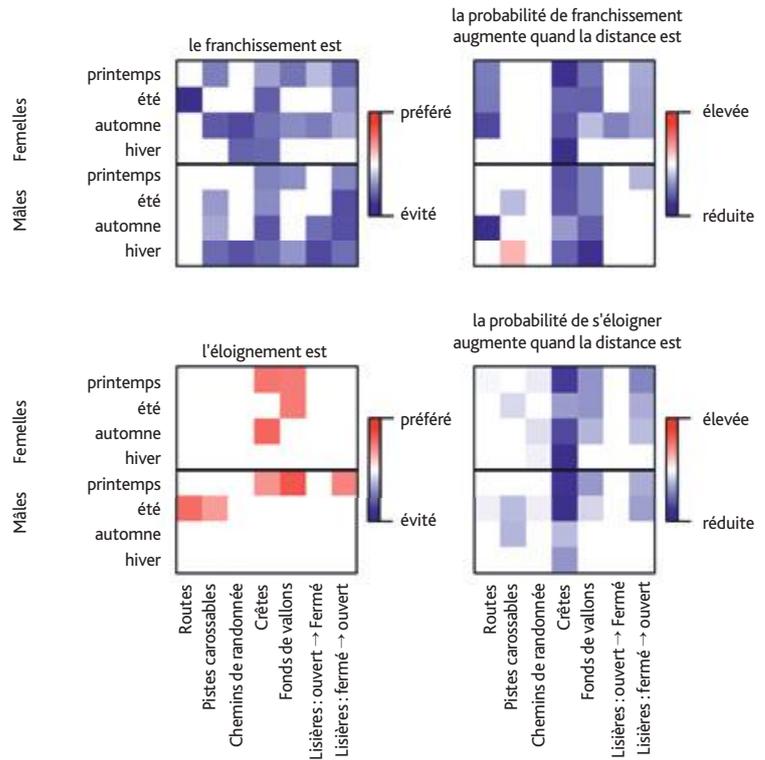
Les lignes de crêtes et les chemins de randonnée, comme les autres structures linéaires du massif du Caroux-Espinouse, constituent des barrières comportementales pour les mouflons.

Concernant les structures linéaires testées, les mouflons évitent généralement de s'en approcher ; et lorsqu'ils sont amenés à proximité de l'une d'elles, ils évitent clairement de la traverser, alors que toutes sont physiquement franchissables pour cette espèce (figure 4). C'est par exemple le cas des lignes de crêtes, que les mouflons des deux sexes évitent de traverser en toutes saisons, préférant s'en éloigner d'autant plus qu'ils en sont proches. Qu'elles soient anthropiques ou naturelles, les structures linéaires du paysage constituent donc pour les mouflons des barrières comportementales, dont l'influence peut toutefois varier au gré des saisons.

... qui structurent en cascade les domaines vitaux...

L'influence de ces barrières comportementales ne s'arrête pas aux mouvements des mouflons. En effet, nous avons mis en évidence que leurs domaines vitaux sont clairement structurés par des éléments linéaires du paysage (figure 5). En général, ces derniers sont exclus du cœur des domaines vitaux et majoritairement présents dans leur périphérie, qui est plus rarement fréquentée par les mouflons. Ceci est particulièrement vrai pour les routes, les chemins de randonnée, les fonds de vallons (chez les deux sexes) et les pistes carrossables (femelles seulement). En revanche, même s'ils évitent de s'approcher des crêtes et de les traverser (figure 4), les mouflons ne les excluent pas de leurs domaines vitaux ; cela montre que ce qui est vrai à l'échelle des mouvements n'est pas forcément extrapolable à l'échelle du domaine vital.

Figure 4 Influence des structures linéaires naturelles et anthropiques sur les mouvements effectués par les mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Plus la couleur est sombre, plus l'effet est marqué ; une case blanche signifie qu'il n'y a pas d'effet.



... et influencent les flux de gènes au sein de la population

Les structures linéaires que les femelles évitent soigneusement de traverser pendant la période de rut (automne) opposent une résistance maximale aux flux de gènes. En revanche, chez les mâles, seules les structures linéaires naturelles limitent les flux de gènes,

tandis que les structures anthropiques les favorisent. De même que la sélection par les mâles des zones les plus familières n'a plus lieu durant la période du rut, une structure constituant en temps normal une barrière n'en est plus vraiment une pour eux lorsqu'il s'agit de se reproduire, confirmant l'effet uniquement comportemental de ces structures.

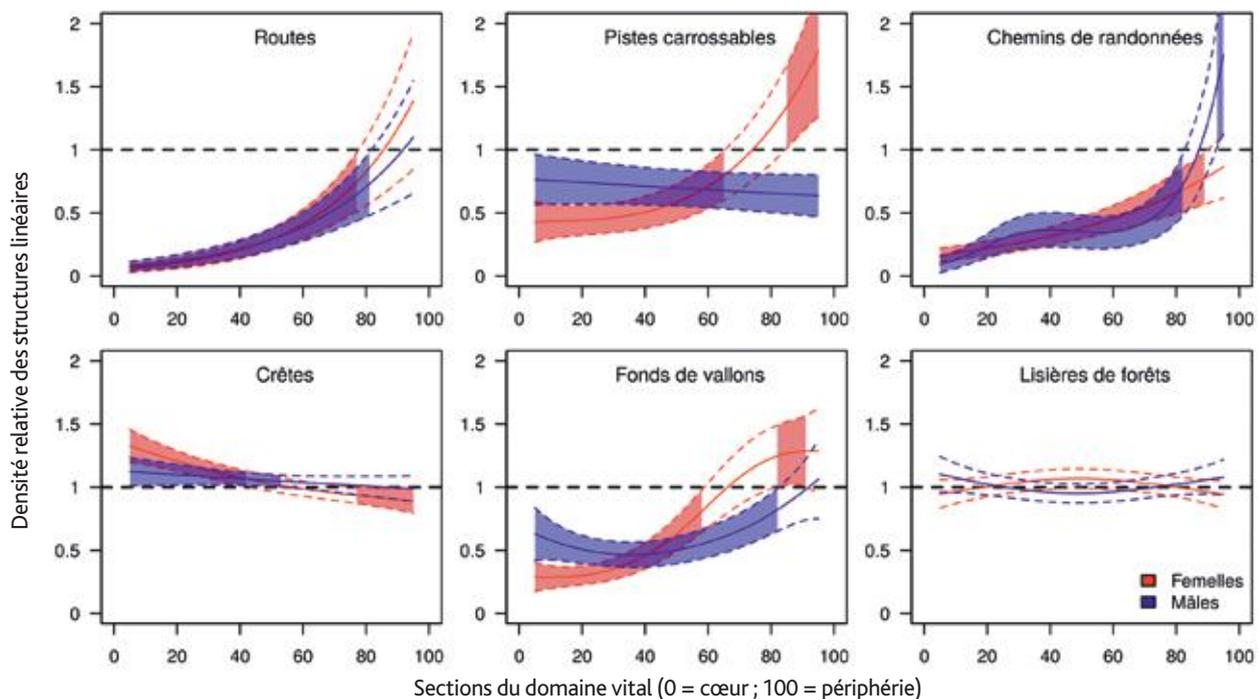
▼ Dès lors qu'il s'agit de se reproduire, les mâles peuvent faire fi des structures qui constituent en temps normal une barrière comportementale pour eux.



© D. Maillard/ONCFS

Figure 5 Densités relatives des structures linéaires naturelles ou anthropiques dans les 19 sections des domaines vitaux des mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

Une structure linéaire est préférentiellement intégrée ou exclue d'une section du domaine vital si la densité relative y est respectivement supérieure ou inférieure à 1.



Conclusions

En combinant les données GPS et génétiques collectées dans la RNCFS du Caroux-Espinouse, nos analyses ont montré comment les structures linéaires du paysage, tant naturelles qu'anthropiques, influencent profondément les déplacements des mouflons méditerranéens, la forme de leurs domaines vitaux et les flux de gènes au sein de la population.

Nos résultats illustrent clairement les effets « barrières » et « de proximité » induits par ces structures (Beyer *et al.*, 2016). Non seulement les mouflons évitent de les traverser, mais leurs déplacements sont aussi orientés en fonction de celles-ci dès lors que l'une d'elles est située à proximité. Ces analyses montrent que l'effet « lisière », bien connu dans le contexte de la fragmentation des habitats, ne se limite pas aux modifications des conditions écologiques (e.g. température, ensoleillement) du cœur à la périphérie d'un paysage fragmenté, mais peut aussi se traduire par des effets comportementaux plus difficiles à mettre en évidence, bien que tout aussi importants.

Comme chez bon nombre d'espèces territoriales pour lesquelles ces structures jouent un rôle bien connu dans la division de l'espace entre individus/groupes voisins (Heap *et al.*, 2012), ces résultats suggèrent que les éléments linéaires du paysage pourraient constituer des informations spatiales mémorisées par chaque individu pour se déplacer et distinguer ce qui est dans, ou hors, de son domaine vital. Considérés pendant longtemps comme illimités dans



▲ Les structures linéaires du paysage pourraient constituer des informations spatiales mémorisées par les individus pour se déplacer et distinguer les limites de leur domaine vital.

l'espace, remettant parfois en question la définition même d'un domaine vital avec une surface définie, les mouvements des espèces non territoriales pourraient donc eux aussi être bel et bien limités par ces structures (même sans contrainte physique), qui pourraient jouer un rôle clé dans l'émergence des domaines vitaux. C'est d'ailleurs ce que semblent confirmer les représentations cartographiques des localisations de bon nombre d'herbivores sauvages, en plaine comme en montagne, désormais suivis de près grâce à la technologie GPS (**encadré**).

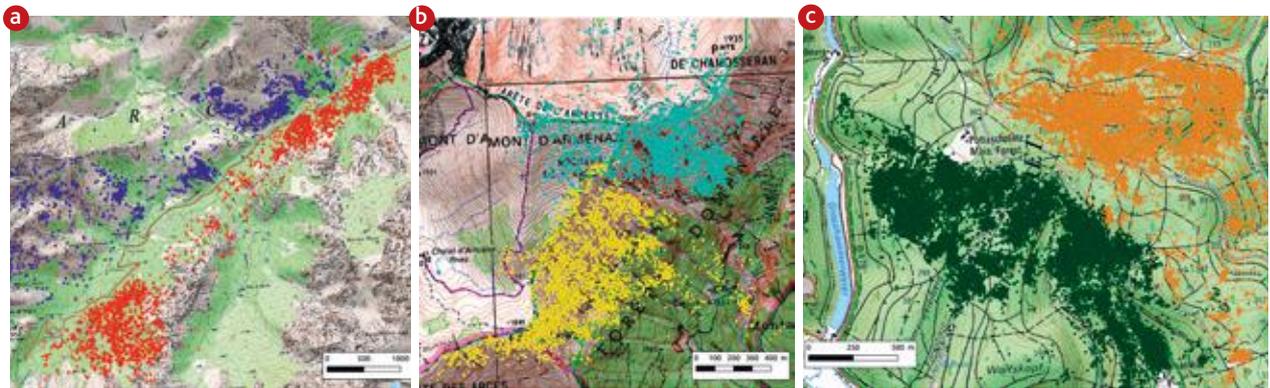
Nos résultats soulignent par ailleurs

l'importance de mener en parallèle des études reposant sur des données complémentaires (e.g. spatiales et génétiques). Ainsi, nous avons pu observer qu'une structure limitant les déplacements en temps normal ne représente plus une barrière quand il s'agit de se reproduire pour les mouflons mâles. Les flux de gènes étant l'un des principaux mécanismes permettant le maintien de la diversité génétique entre les populations et en leur sein – ce qui de manière ultime détermine la capacité des espèces à s'adapter aux changements environnementaux –, on comprend toute

► Encadré • Un comportement spatial plus commun qu'il n'y paraît chez les ongulés sauvages ?

D'aucuns seraient en droit de se poser la question : est-ce que les comportements présentés ici ne sont pas propres au mouflon et à la population du Caroux-Espinouse ? Grâce aux données collectées sur d'autres territoires d'études et espèces qui bénéficient du même type de suivi, il est possible d'apporter des premiers éléments de réponse. Une simple représentation visuelle de la localisation des animaux suivis (une couleur par individu

sur les cartes ci-dessous) permet en effet de mettre en évidence que les structures linéaires sont toutes aussi structurantes pour d'autres populations de mouflons (en Corse, **a**) que pour d'autres espèces, de bovidés (chamois, **b**) comme de cervidés (cerf, **c**). Ces données ont donc encore beaucoup à nous apprendre sur l'écologie de ces espèces et sur les outils à mettre en œuvre pour la gestion de leurs habitats (*fonds cartographiques : IGN SCAN 25[®]*).



l'importance pour les gestionnaires (d'espèces et de territoires) de pouvoir appréhender la perméabilité « génétique » de ces structures.

Dans un contexte de fragmentation accrue des habitats et d'emprise grandissante des activités humaines sur les milieux naturels, ces résultats doivent donc encourager non seulement les nombreuses actions visant à conserver les habitats les plus favorables, mais aussi celles permettant de maintenir la connectivité entre ces ressources clés (exemple : mise en place des schémas régionaux de cohérence écologique, trames vertes et bleues...). Toute intervention humaine sur le paysage est susceptible de modifier le comportement spatial des animaux sauvages et, en cascade, d'avoir à plus long terme des répercussions sur leurs populations. Des mesures compensatoires (e.g. passages à faune, « crapauducs », passes à poissons) peuvent aussi permettre de limiter certains impacts.

Remerciements

Ces travaux ont pu être réalisés grâce au concours précieux de toutes les personnes qui se succèdent depuis de nombreuses années pour capturer et suivre les mouflons dans le massif du Caroux-Espinouse (SD 34 de l'ONCFS, Jeanne Duhayer, Groupement d'intérêt environnemental et cynégétique du Caroux-Espinouse et de très nombreux stagiaires). Ils n'auraient pas été possibles sans l'aide de Marina Tronchot, à l'origine de la cartographie des habitats sur laquelle reposent ces analyses. Que tous soient ici sincèrement et très vivement remerciés. ●

Pour en savoir plus

- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. 2017. Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology* 86: 371-383.
- Portanier, E., Larroque, J., Garel, M., Marchand, P., Maillard, D., Bourgoïn, G. & Devillard, S. Evidences of sex-specific impacts of landscape on gene flows in a Mediterranean mouflon population. 33rd International Union of Game Biologist Congress, 22-25 August 2017, Montpellier, France.

Bibliographie

- Beyer, H. L., Gurarie, E., Börger, L., Panzacchi, M., Basille, M., Herfindal, I., Van Moorter, B., Lele, S.R. & Matthiopoulos, J. 2016. 'You shall not pass!': Quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *Journal of Animal Ecology* 85: 43-53.
- Cassar, S. 2007. Organisation spatiale de la variabilité génétique et phénotypique à l'échelle du paysage : le cas du chamois et du chevreuil, en milieu de montagne. *Thèse Doct., Univ. Claude Bernard Lyon 1*.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.-F., Angibault, J.-M., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M. & Hewison, A. J. M. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology* 15: 1669-1679.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.-W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J.D. & Mueller, T. 2013. Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters* 16: 1316-1329.
- Heap, S., Byrne, P. & Stuart-Fox, D. 2012. The adoption of landmarks for territorial boundaries. *Animal Behaviour* 83: 871-878.
- Klein, F., Gendner, J.-P., Storms, D., Hamann, J.-L., Saïd, S., Michallet, J. & Pfaff, E. 2006. Le GPS et l'étude des ongulés sauvages. *Faune Sauvage* n° 272 : 31-38.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. 2015. Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour* 102: 169-187.
- Shepard, D.B., Kuhns, A.R., Dreslik, M.J. & Phillips, C.A. 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation* 11: 288-296.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology* 25: 1353-1364.