



# THÈSE

En vue de l'obtention du

## DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Toulouse III - Paul Sabatier*  
Discipline ou spécialité : *Ecologie, Biodiversité et Evolution*

---

Présentée et soutenue par *Frial ABBAS*  
Le 17 Juin 2011

**Titre :** *Variabilité spatiale de la composition du régime alimentaire des chevreuils et conséquences sur les flux de nutriments dans un paysage agricole hétérogène*

---

### JURY

*Anne Loison, CR, rapporteur*  
*Stéphane Aulagnier, Pr*  
*Alain Butet, CR*  
*Danièle Magda, DR*

---

**Ecole doctorale :** *SEVAB*  
**Unité de recherche :** *INRA-CEFS*  
**Directeur(s) de Thèse :** *Stéphane Aulagnier*  
**Rapporteurs :** *Hervé Fritz, DR*  
*Anne Loison, CR*



## **UNIVERSITE PAUL SABATIER**

Ecole Doctorale

Sciences Ecologique Vétérinaires Agronomique Bioingenieries

## **INRA Toulouse**

Comportement Ecologie de la Faune Sauvage

## **THESE**

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Toulouse

présentée par **Frial Abbas**

**Variabilité spatiale de la composition du régime alimentaire  
des chevreuils et conséquences sur les flux de nutriments  
dans un paysage agricole hétérogène.**

**Directeur de thèse :** Stéphane Aulagnier

**Co-encadrants :** Hélène Verheyden  
Tanguy Daufresne



2008-2011



# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>5</b>
<b>I - Du paysage au transfert de nutriments</b>	<b>5</b>
<i>I.1 - Paysage et populations</i>	5
<i>I.2 - Paysage et biodiversité</i>	6
<i>I.3 - Habitats et herbivores</i>	8
<i>I.4 - Modification d'un écosystème terrestre par les herbivores</i>	9
<i>I.5 - Concept de méta-écosystème</i>	10
<i>I.6 - Le recyclage des nutriments</i>	10
<i>I.6.1 - Exemple des ongulés des savanes africaines</i>	12
<i>I.6.2 - Exemple des ongulés de la forêt boréale</i>	12
<i>I.7 - Le transfert des nutriments</i>	13
<b>II - Modèle d'étude : le chevreuil</b>	<b>14</b>
<i>II.1 - Importance des cervidés et du chevreuil dans les écosystèmes tempérés</i>	14
<i>II.2 - Le chevreuil européen</i>	15
<i>II.2.1 - Systématique – Description</i>	15
<i>II.2.2 - Répartition</i>	16
<i>II.2.3 - Organisation socio-spatiale des populations</i>	18
<i>II.2.4 - Sélection de l'habitat</i>	19
<i>II.2.5 - Comportement spatial</i>	21
<i>II.2.6 - Activité</i>	22
<b>III - Régime alimentaire du Chevreuil</b>	<b>23</b>
<i>III.1 - Méthodes d'étude</i>	23
<i>III.2 - Composition floristique</i>	23
<i>III.2.1 - Les sources de nourriture majeures</i>	24
<i>III.2.2 - Les sources de nourriture mineures</i>	25
<i>III.3 - La sélection alimentaire</i>	25
<i>III.4 - Capacité digestive</i>	28
<i>III.5 - L'analyse de contenu du rumen</i>	29
<i>III.6 - Variations régionales de l'alimentation</i>	30
<i>III.7 - Variations saisonnières de l'alimentation</i>	31
<i>III.7.1 - L'alimentation hivernale</i>	32

III.7.2 - <i>L'alimentation au printemps</i>	33
III.7.3 - <i>L'alimentation estivale</i>	33
III.7.4 - <i>L'alimentation en automne</i>	33
<b>III.8 - Variabilité nutritive</b>	<b>34</b>
III.8.1 - <i>Digestibilité</i>	34
III.8.2 - <i>Composition chimique</i>	35
<b>IV - Azote et phosphore</b>	<b>36</b>
IV.1 - <i>Deux composants essentiels</i>	36
IV.2 - <i>Méthodes pour mesurer l'azote et le phosphore</i>	38
IV.3 - <i>Transfert par les herbivores</i>	38
<b>V - Les questions étudiées dans cette thèse</b>	<b>38</b>
<b>CHAPITRE I - MATERIEL ET METHODES</b>	
<b>I -Le site d'étude</b>	<b>41</b>
<b>II - La population de chevreuils</b>	<b>41</b>
<b>III Méthode d'analyse du régime alimentaire</b>	<b>42</b>
III-1 - <i>L'échantillonnage des rumens</i>	44
III.2 - <i>L'analyse de la composition floristique du contenu du rumen</i>	45
III.3 - <i>L'analyse chimique de la qualité nutritive de l'alimentation</i>	46
III.4 - <i>L'analyse microscopique des fèces</i>	47
<b>IV - Modélisation du transfert de nutriments</b>	<b>51</b>
IV.1 - <i>Modèle de transfert</i>	51
IV.2 - <i>Estimation des paramètres</i>	52
<b>CHAPITRE II - ARTICLES</b>	
<b>Résumé de l'article 1</b>	<b>58</b>
<b>Article 1 : Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore.</b>	<b>61</b>
<b>Résumé de l'article 2</b>	<b>87</b>
<b>Article 2 : Landscape and season influence grasses consumption by roe deer.</b>	<b>87</b>
<b>Résumé de l'article 3</b>	<b>99</b>
<b>Article 3 : A multiple-use landscape as a meta-ecosystem: roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorous budgets.</b>	<b>101</b>

<b>DISCUSSION GENERALE</b>	
<b>I - Analyse du régime alimentaire</b>	<b>119</b>
<i>I.1 - Diversité du régime</i>	<i>119</i>
<i>I.2 - Rôle des glands</i>	<i>120</i>
<i>I.3 - Composition chimique</i>	<i>120</i>
<i>I.4 - Assimilation des nutriments</i>	<i>121</i>
<i>I.5 - Variations saisonnières</i>	<i>121</i>
<i>I.6 - Variations dans le paysage</i>	<i>122</i>
<i>I.7 - Régime, traits d'histoire de vie et dynamique des populations</i>	<i>123</i>
<i>I.8 - Plasticité comportementale et impact environnemental</i>	<i>124</i>
<b>II - Transfert de nutriments</b>	<b>124</b>
<b>CONCLUSION</b>	<b>126</b>
<b>PERSPECTIVES</b>	<b>129</b>
<b>REFERENCES</b>	<b>130</b>



## INTRODUCTION GENERALE

L'histoire de vie d'un animal est un résumé de l'évolution d'une espèce au cours du temps, mais aussi le reflet de son développement dans un environnement. En effet, les stratégies comportementales des animaux sont influencées par des éléments comme la qualité d'habitat (Coulson *et al.* 1997) et les conditions climatiques. Pour bien comprendre la relation entre la population et l'environnement, il est donc nécessaire de comprendre de quelle manière les individus exploitent leur milieu. Afin de trouver les règles de conservation ou d'exploitation des populations, les travaux écologiques essaient de produire des modèles prédictifs comme ceux de dynamique des populations, qui font intervenir la densité, l'âge et le sexe. Les individus sont distribués dans l'espace en fonction de la structure de l'habitat et la complexité du paysage (McCullough 1996). L'utilisation de l'espace, l'organisation sociale des individus, la dispersion sont des réponses à la qualité de l'habitat (topographie, richesse végétale, distribution et abondance des ressources...) qui est variable au cours du temps. Globalement toutes ces variables sont résumées par le succès reproducteur.

Au cours des dernières décennies, l'écologie a pris une nouvelle dimension avec la prise en compte des échelles spatiales et temporelles imbriquées du niveau local au niveau régional (Ricklefs & Schluter 1993, Turner *et al.* 2001). L'écologie spatiale repose sur deux niveaux de perception. Le premier est la population, caractérisée par une dynamique et une distribution, qui sont à la base de la coexistence des espèces. Le second est le processus écologique qui lie les composantes locales ; ce qui provoque une relation structurelle entre les habitats (Turner 1989, Turner *et al.* 2001).

### **I - Du paysage au transfert de nutriments**

La prévision de la dynamique des populations, comme celle des communautés faunistiques et floristiques, passe par une analyse à l'échelle du paysage. L'habitat est structuré en surfaces dans lesquelles un organisme obtient les ressources nécessaires à sa survie et sa reproduction, paramètres qui dépendent alors des capacités de dispersion des espèces ou des individus et de la distribution spatiale de ces fragments d'habitat favorable dans le paysage.

#### ***I.1 - Paysage et populations***

La transformation des environnements naturels par les activités humaines et son impact sur les organismes qui dépendent de ces habitats est une des thématiques centrales de l'écologie

moderne (Andrade 2010). L'une des conséquences de ces transformations est la perte d'habitats et la fragmentation des paysages. La perte d'habitats est une réduction de la quantité d'habitats disponibles pour une espèce. La fragmentation est un ensemble de changements de la configuration de ces habitats, comprenant l'augmentation des bordures ou la réduction des surfaces des habitats et leur isolement. Elle est définie comme un processus où une grande aire d'habitat est transformée en un ensemble de plusieurs fragments avec une surface totale inférieure et isolés par une matrice paysagère, contrairement à l'habitat original. La fragmentation des habitats peut diminuer la connectivité, causer des effets de bord ou être à l'origine d'un ensemble de fragments d'habitat dont la taille réduite représente une contrainte pour la survie des individus et des populations. Les espèces trouvées dans des paysages fragmentés (Andrade 2010) forment souvent des métapopulations, soit un ensemble de sous-populations habitant des fragments d'habitat isolés spatialement mais connectés par la dispersion des individus (Hanski & Gilpin 1997, Tilman & Kareiva 1997). De la même manière, un ensemble de communautés locales connectées par des déplacements de populations (ou d'espèces) représente une méta-communauté (Andrade 2010).

La structure spatiale des paysages, caractérisée, entre autres aspects, par la connectivité est un facteur fondamental pour la persistance des populations sur ces aires. Les flux et les mouvements individuels entre les sous-populations, possibles grâce à cette connectivité, permettent le maintien de la diversité génétique, et au-delà la préservation des populations et/ou leur rétablissement. Le terme "connectivité", introduit par Merriam en 1984 (Andrade 2010), désigne le degré avec lequel un paysage facilite ou empêche le mouvement entre différents sites de ressources, ou l'intégration de sous-populations dans une unité fonctionnelle. La fragmentation des habitats est considérée comme l'une des plus sérieuses menaces sur la biodiversité et l'une des causes majeures des extinctions.

## ***1.2 - Paysage et biodiversité***

La biodiversité peut être définie selon des critères compositionnel, structurel, ainsi que fonctionnel. Ceux-ci peuvent être classés en fonction de quatre niveaux hiérarchiques (tableau 1). La gestion et/ou la conservation d'un écosystème nécessitent de conserver la biodiversité du niveau génétique jusqu'au niveau du paysage. Deux types de changements peuvent modifier le paysage, les changements naturels ou artificiels, comme l'utilisation du paysage par l'homme. La biodiversité est touchée par ces modifications sous forme d'une accélération de la disparition des espèces ou d'une expansion d'autres espèces, les deux phénomènes intervenant en même temps (Spellerberg 1996, Szaro & Johnston 1996). L'écologie du paysage doit participer à la prédiction



de l'extinction des espèces (UNEP 1995, Washitani 1999) dont le constat est qu'environ 15-20% des espèces ont disparues entre 1980 et 2000 et 50% des espèces terrestres pourraient disparaître dans les 50 ans à venir.

Tableau 1 : niveaux hiérarchiques de la biodiversité (d'après Ro *et al.* 2008).

<b><i>Hierarchie</i></b>	<b><i>Composition</i></b>	<b><i>Structure</i></b>	<b><i>Fonction</i></b>
<b><i>Méta-écosystème</i></b>	Méta-population	Structure du paysage	Processus de distribution et d'utilisation du paysage
<b><i>Ecosystèmes</i></b>	Communauté	Structure des habitats	Interactions entre espèces
<b><i>Espèces</i></b>	Population	Populationnelle	Histoires de vie de population
<b><i>Gènes</i></b>	Composition génétique	Génétique	Processus génétiques

En effet, la raison principale de l'extinction des espèces est la destruction des habitats par la déforestation, le feu, l'assèchement et le drainage. La déforestation est un phénomène qui affecte de nombreuses régions du monde, en particulier les forêts boréales et tropicales. La déforestation modifie la structure et les fonctions du paysage, elle augmente le nombre d'habitats, car elle augmente la diversité d'âge des peuplements, et elle crée des frontières linéaires qui facilitent l'immigration des espèces des zones ouvertes dans l'intérieur des forêts. Parallèlement elle produit des perturbations dans les ressources alimentaires disponibles (Franklin & Forman 1987). Les habitats naturels deviennent de plus en plus limités, transformés en agro-systèmes quand ils ne sont pas simplement urbanisés. Les milieux relictuels composent un paysage mosaïque. Chacun d'entre eux a un caractère spécial comme la prairie, la forêt, les haies, et les champs cultivés. La migration des espèces d'un habitat à l'autre reste possible en raison de la juxtaposition des éléments du paysage. Cette hétérogénéité du paysage influence le degré de biodiversité (Turner & Gardner 1991).

L'écologie du paysage étudie les interactions entre les éléments de paysage et les organismes ainsi que l'environnement en particulier dans l'espace (Forman & Collinge 1996, Zonneveld 1989) afin de développer des politiques de gestion et/ou de conservation sous une seule hypothèse : la nature et l'homme doivent cohabiter. L'écologie du paysage implique de comprendre et prédire les conflits tels que la production de forêt et la conservation des espèces dans leur habitat originel (conservation *in situ*) (Naveh 1994). Pour cela, l'écologie du paysage commence à avoir des relations avec d'autres domaines de l'écologie afin de développer des techniques de récolte, de traitement et de classements des données (Cox 1993, Forman & Colling 1996, Farina & Hong 2004). Ainsi, l'écologie du paysage considère que l'étude de la vie sauvage

est une importante discipline permettant de comprendre les mécanismes d'existence, de conservation et de protection des populations et de leurs habitats (Washitani 1999).

### ***1.3 - Habitats et herbivores***

L'habitat peut être défini comme l'ensemble distinctif de facteurs environnementaux qu'une espèce utilise pour sa survie et sa reproduction. Chaque habitat abrite de nombreuses espèces végétales qui représentent des ressources alimentaires pour des espèces herbivores. L'animal change de régime alimentaire en fonction des variations saisonnières afin de satisfaire les besoins énergétiques nécessaires pour réaliser son cycle biologique. La sélection alimentaire résulte d'une interaction entre la disponibilité végétale et la qualité nutritive des ressources (Tixier *et al.* 1997, Tixier *et al.* 1998, Gordon *et al.* 2008, Hofmann 2000).

Densité animale et densité végétale sont liées, l'abrutissement des animaux dépend de la productivité du milieu qui peut être modifiée par les effets des herbivores, un "feed-back" qui peut changer l'interaction entre les plantes et les propriétés du sol, en particulier la disponibilité des nutriments (Bardgett & Wardle 2003). Les effets des herbivores varient en fonction de la nature du milieu (forêt boréale, tempérée ou tropicale, prairie ou steppe semi-aride). Certaines études montrent que les effets des herbivores sur les propriétés biologiques du sol sont positifs (Molvar *et al.* 1993), négatifs (Ritchie *et al.* 1998, Harrison & Bardgett 2004) ou sans effet (Mikola *et al.* 2001).

En milieu hétérogène, les ressources alimentaires sont variables en réponse aux fluctuations temporelles et spatiales. Par conséquent la recherche alimentaire se traduit par certains comportements destinés à maximiser le succès alimentaire résumés dans des approches théoriques telles que les "foraging strategies" (Ritchie 1998), dont surtout l'"optimal foraging theory" (Stephens & Krebs 1986). Cette théorie prédit la stratégie comportementale d'alimentation, définie comme un ensemble de règles de décision qui permettent à un individu de maximiser sa qualité phénotypique. Elle repose sur une approche fonctionnelle classique (coûts et bénéfices) où la sélection naturelle est considérée comme le principal facteur de l'évolution des individus. Mais pour que les animaux puissent prendre une série de décisions comportementales optimales ils doivent posséder une connaissance minimum de leur environnement (Pierce & Ollason, 1987).

MacArthur & Pianka (1966) ajoutent aux termes écologiques la théorie de la valeur marginale qui établit comment l'animal cherche à maximiser son taux net d'acquisition d'énergie, en changeant de patch alimentaire lorsque sa valeur alimentaire devient plus basse que la valeur moyenne des patches alentours.

#### ***1.4 - Modification d'un écosystème terrestre par les herbivores***

Les ongulés représentent d'une part des consommateurs de plantes, d'autre part des proies pour les prédateurs (Sinclair 1974, McNaughton 1979, Botkin & Mellilo *et al.* 1981). Récemment, des travaux écologiques se focalisent sur l'impact des ongulés sur l'environnement et sur les régulations des processus biologiques à différentes échelles temporelles et spatiales (Senft 1987, McNaughton 1989, Coughenour 1991, Seagle *et al.* 1992).

La coexistence entre herbivores peut avoir un impact sur la production d'un écosystème. Par exemple, dans l'ouest des USA l'interaction entre le Wapiti *Cervus canadensis* et le bétail *Bos taurus* peut être positive lorsque le cervidé consomme en hiver les arbustes qui sont en compétition avec les herbacées pour l'eau et les nutriments du sol, ce qui produit une augmentation des herbacées disponibles en printemps. Cette interaction peut être négative quand le cervidé consomme le fourrage disponible avant le printemps, privant par conséquent le bétail d'une partie de fourrage. Ces résultats sont relevés par plusieurs études comme celle de Hogan (1990), Cool (1992), Hobbs *et al.* (1996) ou encore Werner & Urness (1988).

La sélection alimentaire des herbivores peut changer la structure végétale de la communauté car ils consomment intensivement les plantes appétentes et délaissent les plantes moins appétentes (Madany & West 1983, Zimmerman & Neuenschwander 1984, Belsky & Blumenthal 1997). Des recherches récentes étudient les effets des herbivores sur les communautés végétales au moyen de deux index : la sélection alimentaire et la tolérance des plantes à l'abrutissement (Augustin & McNaughton 1998).

Les herbivores peuvent affecter de manière indirecte la productivité d'un écosystème par la modification des retours qui existent entre les plantes et le sol, en particulier les nutriments disponibles dans le sol (Bardgett & Wardle 2003). Ces effets peuvent être positifs quand les plantes dominantes peuvent compenser les pertes que les herbivores leur imposent (Augustine & McNaughton 1998) ou quand les herbivores consomment sans sélection les plantes disponibles. Ils peuvent être négatifs quand les herbivores sont sélectifs et qu'ils consomment les parties végétales les plus riches en nutriments. Dans ce cas les plantes réagissent en produisant des composés chimiques secondaires contre l'abrutissement par les herbivores, alors les litières végétales deviennent de plus en plus difficiles à décomposer (Ritchie *et al.* 1998) et les activités microbiennes du sol ralentissent, malgré le dépôt des excréments des herbivores qui aident à fertiliser le sol (Pastor *et al.* 1993).

### ***1.5 - Concept de méta-écosystème***

Il est défini comme une notion récente en écologie qui permet d'étudier les transferts des nutriments et les flux d'énergie entre les compartiments d'un écosystème, en particulier à l'échelle régionale, comme l'ensemble des communautés qui sont liées par des interactions spécifiques comme la prédation, la concurrence,... (Wilson 1992, Mouquet & Loreau 2002).

Les flux de matière et d'énergie jouent un rôle dans la stabilité des écosystèmes (Likens & Bormann 1974, Huxel & McCann 1998, Loreau & Holt 2004), la productivité primaire (Odum *et al.* 1979, Polis) et les processus de biodiversité (Moore *et al.* 2004, Croll *et al.* 2005). Les flux des nutriments entre deux habitats dépendent d'une part de leurs caractéristiques physiques et chimiques et d'autre part des vecteurs biologiques (Ben-David *et al.* 2005). Les écologues s'intéressent de plus en plus à quantifier ou modéliser ces flux au sein des réseaux trophiques. De manière simplifiée ces réseaux commencent avec les producteurs, ce sont les plantes qui peuvent capturer l'énergie solaire et la stocker sous forme d'énergie chimique dans les composés organiques. Puis interviennent les consommateurs de plusieurs ordres, les consommateurs primaires (par exemple les herbivores), les consommateurs secondaires (par exemple les carnivores ou les parasites) et enfin les décomposeurs, qui sont capables de décomposer la matière organique et de libérer les éléments minéraux que les plantes peuvent absorber. Les micro-organismes permettent de recycler les nutriments et la circulation du flux d'énergie dans les écosystèmes terrestres. De plus, ils peuvent être comme un réservoir des nutriments dans lequel les nutriments minéraux sont bien conservés (Paul 1984, Schimel 1986, Wardle 1992). Ils représentent une source et un puits de nutriments. Ceux-ci peuvent être absorbés par les plantes, la balance entre les deux processus dépend du climat, des plantes, des herbivores (Hobbie 1997, Ruess 1994, Wilsey 1996).

Le concept récent de méta-écosystème renforce l'importance de connaître les flux de nutriments limitants qui peuvent influencer plus ou moins sur la communauté (Marleau 2010).

Dans les systèmes hétérogènes, les flux des nutriments entre deux écosystèmes (diffusion) peuvent produire de l'instabilité de la relation entre les producteurs (plantes) et les consommateurs (herbivores). La stabilité diminue lorsque les transferts de nutriments entre les compartiments des écosystèmes augmentent (Marleau 2010).

### ***1.6 - Le recyclage des nutriments***

Les excréments des ongulés sont riches en ammonium et en urée (Floate 1970), l'hydrolyse des  $\text{NH}_3$  puis la nitrification produisent des  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NO}_3^-$  qui sont prêts à être absorbés par les plantes. De plus, les excréments contiennent plus de N/C que les litières végétales et constituent une

source d'azote que les microbes du sol peuvent transformer (Ruess & McNaughton 1987, Seagle *et al.* 1992, Pastor *et al.* 1993). En revanche la perte d'azote reste très probable, surtout avec les phénomènes de volatilisation et de lessivage. Une partie des nutriments est donc recyclée sur place au travers de la transformation microbienne et de l'assimilation par les plantes, alors qu'une autre partie sort du système. Ces processus dépendent fortement du climat, des propriétés du sol et de la couverture végétale (Ruess & McNaughton 1998, Holland *et al.* 1991, Merrill *et al.* 1994).

La minéralisation de l'azote organique devient plutôt plus rapide avec l'accroissement des ressources en azote (Seagle *et al.* 1992), mais l'excrétion d'azote par l'animal dépend des espèces végétales consommées et de la taille de l'animal, qui détermine le niveau de la digestibilité (Robbins 1987). Les contenus azotés de la plante ingérée et des fèces sont généralement corrélés ; quand la qualité nutritive du régime augmente, l'activité digestive augmente et l'excrétion d'azote aussi. Par contre si l'azote est ingéré en excès, il n'est pas totalement digéré et donc il y a alors une excrétion supplémentaire.

La concentration d'azote des plantes joue donc un grand rôle dans la quantité d'azote excrétée. Par exemple, si l'azote de la plante augmente de 1 à 3 fois, l'azote relargué par l'urine devient 4 fois plus important (multiplié par 2 fois dans les fèces). Mais quand la concentration en azote des plantes est inférieure à 0.07g/g de matière sèche, commence l'excrétion d'azote d'origine animale (Hobbs, 1996)

Souvent la déposition d'azote par les excréments des herbivores est moins importante que la déposition atmosphérique (Aber & Melillo 1991). Lorsque les herbivores défèquent de manière non uniforme dans le paysage, cela produit un système de fertilisation hétérogène (Hilder & Mottershead 1963, McNaughton 1983, Word & Saltz 1994). Par exemple certains ongulés d'Afrique se reposent sous les arbres où ils défèquent, donc sous les arbres le sol est supposé plus fertilisé qu'aux endroits ouverts, avec accumulation des dépôts d'azote sous les arbres plutôt qu'en milieu ouvert (McNaughton 1992). Certains herbivores domestiques comme le Cheval *Equus ferus caballus* ou le Mouton *Ovis aries* se nourrissent dans un large domaine, mais ils défèquent dans un espace très petit (Edwards & Hollis 1982, Willot *et al.* 2000). Au contraire les biches de *Cervus elaphus* (Putman 1986b, Charles *et al.* 1977, Clutton-Brock *et al.* 1987, Gordon 1989, Schoenecker *et al.* 2002) défèquent de manière plutôt aléatoire dans tout le paysage. Les herbivores ont deux stratégies différentes d'alimentation et de défécation, c'est pourquoi le recyclage n'est pas aléatoire.

### *I.6.1 - Exemple des ongulés des savanes africaines*

Pendant la saison humide, les herbes courtes sont disponibles aux herbivores, la réponse des plantes à l'abroustissement est positive parce que toutes les conditions sont favorables à une vitesse de croissance très élevée. Par conséquent le retour des nutriments au sol est rapide par les excréments des herbivores, le ratio (N/C) des fèces très grand induit une accélération de la minéralisation de la matière organique par les activités microbiennes (Detling *et al.* 1979 et 1980, Caldwell *et al.* 1981, Russe 1987, Osterheld & McNaughton 1988, Seagle *et al.* 1992, Holland *et al.* 1992). Pendant la saison sèche, les ressources alimentaires sont pauvres, cela pousse les herbivores à migrer où subsistent les herbes longues qui sont pauvres en nutriments, donc la consommation de biomasse est réduite, alors la concentration en azote dans les excréments diminue, cela produit des litières végétales qui contiennent plus de C que de N, alors que la vitesse de décomposition est réduite, l'azote limitant les activités microbiennes. La compétition entre organismes microbiens et plantes pour l'azote s'accroît, et la vitesse de minéralisation est ralentie (Seagle *et al.* 1992).

### *I.6.2 - Exemple des ongulés de la forêt boréale*

Dans la forêt boréale, il y a deux communautés végétales différentes : des espèces décidues comme *Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*, et des conifères sempervirents tels que *Picea glauca* et *Abies balsamea*. L'Elan *Alces alces* consomme plus de 10% de la production annuelle dans le paysage, sélectionnant les espèces décidues qui ont un taux de croissance élevé et sont riches en azote, ce qui induit un retour au sol et donc un recyclage rapide (Pastor & Naiman 1992). Par contre les conifères ont un taux de croissance très lent et sont moins riches en azote, ce qui induit une digestion plus difficile et une décomposition dans le sol plus lente (Horner *et al.* 1988).

En préférant les feuilles décidues, la sélectivité alimentaire de l'Elan produit une litière végétale très riche en conifères. La dégradation des aiguilles de conifères par les micro-organismes du sol est lente et difficile. Alors que la décomposition d'une litière à base de feuilles décidues est plus facile car elle contient plus de nutriments. De plus une partie des feuilles décidues ne tombe pas au sol car elle est consommée par l'élan qui recycle les nutriments via la digestion. Les conifères et les feuillus sont en compétition pour l'azote. Les conifères ont un taux de croissance très lent, qui leur permet de se développer dans les zones du sol qui sont moins riches en azote. A l'opposé les espèces décidues, qui ont un taux de croissance très élevé et des besoins en azote importants, elles occupent les sols très riches en azote. Ainsi par leur sélectivité alimentaire, les herbivores

peuvent finalement modifier l'équilibre entre conifères et feuillus, via leur action sur le recyclage des nutriments (Seagle *et al.* 1992).

### ***1.7 - Le transfert des nutriments***

Le choix alimentaire des animaux en faveur des plantes qui ont une bonne qualité nutritive, un taux de croissance élevée et un taux de décomposition rapide, produit un déséquilibre entre espèces appétentes et moins appétentes, avec une dominance des espèces peu consommées. Dans un paysage composé de communautés végétales qui ont différents caractères physiques et chimiques, la sélection alimentaire varie dans le paysage et a des impacts potentiellement importants. De plus ces impacts varient selon l'espèce d'herbivore. De nombreuses études tentent de modéliser les effets des herbivores dans le paysage, mais il n'existe pas de modèle général. La théorie suggère que les interactions entre les herbivores et les composantes du paysage sont non linéaires (Jefferies 1988, Jefferies & Bryant 1995, Jefferies *et al.* 1994, Turner *et al.* 1994) en raison de l'hétérogénéité de la distribution des constituants environnementaux, de l'hétérogénéité de la composition végétale en nutriments ou métabolites secondaires, et de l'hétérogénéité des mouvements des animaux (Pastor & Cohen 1997).

Dans un paysage hétérogène, trois transferts de nutriments peuvent être distingués en fonction du déplacement des animaux :

- déplacement en raison des variations saisonnières entre deux zones éloignées (Frank *et al.* 1994),
- déplacement sur la journée en raison de la succession jour/nuit entre deux zones proches (Bokdam 2001),
- déplacement lié aux activités journalières entre deux secteurs d'un même milieu (McNaughton 1985).

Plusieurs auteurs soulignent l'importance des ongulés dans le transfert des nutriments dans un paysage hétérogène (McNaughton 1988, Seagle 2003). La préférence de certains habitats pour se reposer ou ruminer et de certains autres habitats pour se nourrir induit un transfert des nutriments. Dans ce contexte, Seagle (2003) a tenté de quantifier le transfert d'azote entre habitat cultivé et forestier ; pour une couverture de 90% le transfert est de 1,27 kg/ha/an, pour une couverture de 10% il est de 11,46 kg/ha/an, ce qui correspond à 50% du dépôt

## II - Modèle d'étude : le Chevreuil

### II.1 - Importance des cervidés et du chevreuil dans les écosystèmes tempérés

Dans les dernières décennies, certains cervidés ont connu une grande expansion géographique à travers le monde, en particulier aux USA (Fuller & Gill 2001) et en Europe, où ils causent des pertes économiques dans le secteur forestier, l'agriculture et les transports. De plus ils contribuent à la transmission de plusieurs maladies soit à l'homme ou aux animaux domestiques. Par exemple, en Virginie, le chevreuil de Virginie *Odocoileus virginianus* est passé de quelques 25000 animaux en 1931 à 900000 animaux au début des années 1990 (Knox 1997). En Amérique du Nord, des cervidés ont été réintroduits dans de nombreux états et introduits dans les îles sans prédateurs comme Anticosti (Québec), introductions qui ont contribué à la récupération et la surabondance subséquente des populations de cervidés (Knox 1997).

Mais la principale raison de la croissance rapide des populations de cervidés est l'augmentation des ressources disponibles, par les activités agricoles et sylvicoles (Fuller & Gill 2001). Ainsi, la plantation d'arbres après la coupe et les débuts de succession forestière fournissent une nourriture abondante de haute qualité et augmentent la capacité de l'habitat à accueillir les cervidés (Sinclair 1997, Waller & Alverson 1997). De plus, l'Europe a connu une expansion de la forêt pendant le 20<sup>e</sup> siècle, principalement suite à la déprise agricole et au changement de mode de gestion des terres (Gill 1990).

La réduction de la chasse et la régression des prédateurs naturels à travers l'Europe et l'Amérique du Nord ont favorisé les augmentations de populations de cervidés, en particulier sur certains terrains privés et dans les parcs où la chasse a été interdite (Brown *et al.* 2000). Dans la première moitié du 20<sup>e</sup> siècle, le loup *Canis lupus* a partiellement disparu d'Europe continentale et de la plupart des régions du sud de la forêt boréale nord-américaine (Boitani 1995) alors que le Puma *Puma concolor* a disparu dans l'est de l'Amérique du Nord (McCullough 1997) alors que sans prédateurs, les populations d'ongulés augmentent rapidement (McCullough 1997). Parallèlement, la mise en place de plans de gestion des populations d'ongulés depuis les années 1970 en Europe a permis une expansion des différentes espèces de grands mammifères (Sanglier, Cervidés et ongulés de montagne).

L'abondance des cervidés a des avantages et des inconvénients (Conover 1997). L'abrutissement des plantations forestières par le cerf élaphe a un impact négatif économique et écologique, comme la réduction de la croissance des arbres et de la diversité végétale, l'élimination de la protection du sol vis à vis de l'érosion et des inondations (Reimoser 2003). Mais en général, les dommages à la forêt sont difficiles à estimer ; considérés comme négligeables en Grande Bretagne, ils seraient grands aux USA et en Australie, où la perte



annuelle est de 750 (Conover 1997) et 222 (Reimoser 2003) millions de dollars respectivement. Dans la forêt tempérée, les jeunes arbres entre 30 et 60 cm sont plus vulnérables à l'abrutissement (Gill 1992) qui augmente les infections fongiques (Putman & Moore 1998). Reimoser (2003) suggère que la différence de dommage dépend plus du type de forêt et de l'attractivité de la forêt que de l'abondance des cervidés, tandis que la forêt devient plus susceptible aux dommages quand les ressources alternatives sont moins disponibles (Gill 1992), que la densité des jeunes arbres est faible (Reimoser & Gossow 1996), que l'azote est peu abondant soit dans le feuillage ou soit dans le sol (Gill 1992). La présence de lisières (Reimoser & Gossow 1996), la fragmentation du paysage (Reimoser 2003) ou la faible productivité de l'habitat (Danell *et al.* 1991) sont des facteurs aggravants. La sélectivité alimentaire du cerf élaphe affecte la croissance et la survie d'arbustes et d'arbres, avec une modification de la dynamique de la végétation, ainsi que des impacts indirects sur les autres espèces animales, insectes, oiseaux, mammifères. Le surpâturage dans la forêt réduit la couverture végétale et modifie le cycles des nutriments (Dzieciolowski 1980).

L'abondance des cervidés crée un problème par les accidents routiers qu'ils provoquent. Par exemple en Europe Groot Bruinderink & Hazebroek (1996) estiment à 507 000 le nombre de collisions. Chaque année en Europe, ils sont à l'origine de 300 morts et 30000 blessés et plus d'un milliard de dollars de dommages. Même dans certains aéroports au Canada et aux USA des accidents sont recensés en raison des cervidés (Fagerstone & Clay 1997).

Enfin, les cervidés peuvent transmettre des agents infectieux comme les zoonoses transmises par les tiques (Ostfeld *et al.* 1996), la maladie de Lyme et l'Ehrlichiose (plus de 13000 cas en 1994 aux USA, Conover 1997), sans compter les infections transmises aux autres herbivores (Schmitt *et al.* 1997).

## **II.2 - Le chevreuil européen**

### **II.2.1 - Systématique - Description**

Le Chevreuil européen *Capreolus capreolus* est un Cervidé Capréoliné, c'est donc un Artiodactyla Ruminantia.

C'est un animal agile et rapide, à la robe brunâtre et à la face plutôt grise, qui peut atteindre 63 à 68 cm (femelles) et 66 à 73cm (mâles) de hauteur au garrot, 95 à 135cm de long, 13 à 22kg pour les femelles contre 17 à 30kg pour les mâles (35 dans un habitat très riche). À âge égal, le mâle pèse 2 à 3 kg de plus que la femelle. Il porte des bois caducs (qui tombent chaque année) et plutôt courts. Le chevreuil est dit anoure (c'est-à-dire sans queue) et il marche sur deux doigts porteurs, à chaque membre.

Le pelage du faon est tacheté durant deux mois. Ensuite le chevreuil subit deux mues par an, au printemps le pelage devient roux vif et en automne il vire au gris-brun, avec une mue plus précoce chez les jeunes. En hiver, certains chevreuils ont la base du cou ornée d'une ou deux tâches claires, dites serviette. La tache claire et érectile qui orne le fessier est dite miroir ou rose ; d'un blanc pur en hiver, elle devient jaunâtre en été.

Le brocard a un corps plus trapézoïdal, au centre de gravité porté vers l'avant. Hormis en novembre-décembre, ses refaits et ses bois le distinguent de la femelle. En hiver, son miroir en forme de rein ou de haricot (alors que celui de la femelle a une forme de cœur) le distingue, de même que son pinceau pénien (de profil). La chevrette a un centre de gravité porté vers l'arrière et ne porte pas de bois.

Le rythme circadien est marqué par des pics d'activité à l'aube et au crépuscule. Le cycle saisonnier du chevreuil mâle est caractérisé par l'adoption d'un comportement territorial au printemps qui se concrétise par l'évincement des subadultes et conduit à l'appariement avec les femelles. A cette époque, les mâles portent des coups sur les jeunes arbustes, les frottent, émettent des cris agressifs et grattent le sol, les frottis et les régalis sont imprégnés de sécrétions odorantes sous dépendance de la testostérone (Sempéré 1982). Le rut a lieu en été (20 juillet - 10 août). Après la fécondation des femelles, le développement embryonnaire reste bloqué pendant quatre mois (implantation différée de l'œuf), les naissances intervenant principalement en mai.

Le chevreuil peut vivre jusqu'à 15 ans, la plupart ne dépassant toutefois pas 6 ou 7 ans.

### *II.2.2 - Répartition*

Le chevreuil est le cervidé le plus abondant dans la plupart des pays d'Europe (il est absent d'Irlande, Chypre, Corse, Sardaigne, Sicile et de la majorité des petites îles). Il est également présent au Proche-Orient (figure 1, UICN 2007). Historiquement, entre la fin du 19<sup>e</sup> siècle et le début du 20<sup>e</sup>, la distribution du chevreuil s'est réduite et fragmentée comme une conséquence de la chasse sans contrôle et des activités humaines. Dès le début du 20<sup>e</sup> siècle la population européenne a recommencé à augmenter (Andersen *et al.* 1998). Au cours de la deuxième moitié du siècle, le chevreuil s'est répandu et il est encore en expansion dans de nouveaux habitats.

La surface totale occupée par le chevreuil est de 7,2 millions km<sup>2</sup>. Avec environ 15 millions individus les populations maximum sont observées au centre de l'Europe, le minimum s'établissant au nord et au sud de l'Europe (tableau 2, IUCN 2007).

Les chevreuils sont une ressource d'une valeur économique considérable par la production de viande et la chasse sportive. Ils possèdent aussi une valeur écologique dans le cadre de la biodiversité européenne (Andersen *et al.* 1998).



Figure 1 : Répartition du chevreuil européen (Burbaité & Csányi 2009).

Toutefois, la surabondance locale de chevreuils peut causer de graves dommages aux plantations forestières et aux cultures, ils peuvent également être impliqués dans des accidents de la circulation routière et dans la propagation des maladies (Speyside Deer Management Group 2007).

Tableau 2 : Estimation de la population et des prélèvements de chevreuil en Europe (NA : données non disponibles) (EFSA 2004, Burbaité & Csányi 2009).

<i>Pays</i>	<i>Population</i>	<i>Année</i>	<i>Prélèvement</i>	<i>Année</i>
Albanie	450	2001	NA	
Allemagne	3 000 000	2002	1 077 441	2005
Autriche	750 000	2002	258 264	2006
Belgique	39 260	2002	16 989	2002
Biélorussie	51 190	2003	3 145	2003
Bulgarie	71 000	2006	992	2000
Croatie	45 320	2005	8 127	2005
Danemark	400 000	2002	101 000	2005
Estonie	55 000	2005	10 215	2005
Finlande	15 000	2003	2 932	2003
France	1 200 000	2002	461 689	2005
Grande Bretagne	501 000	2005	103 025	2003
Hongrie	310 852	2006	80 614	2006
Italie	310 500	2004	48 810	2004
Lettonie	129 573	2005	21 042	2005
Lituanie	86 362	2006	16 590	2006

Luxembourg	23 972	2003	6 898	2002
Macédoine	5 000	2002	NA	
Moldavie	2 300	2002	NA	
Monténégro	1 627	2005	3	2005
Norvège	105 000	2003	25 100	2006
Pays Bas	50 000	2002	NA	
Pologne	692 000	2005	147 000	2005
Roumanie	150 000	2006	NA	
Russie	98 000	2007	2 500	2006
Serbie	120 000	2006	10 000	2006
Slovaquie	85 124	2005	20 659	2005
Slovénie	82 500	2005	34 656	2005
Suède	600 000	2002	129 700	2005
Suisse	122 213	2006	38 582	2006
Tchéquie	295 092	2004	120 995	2004
Turquie	17 500	2006	3	2006
Ukraine	120 900	1999	NA	
Total Europe	9 536 735		2 746 971	

### II.2.3 - Organisation socio-spatiale des populations

L'organisation sociale des chevreuils dépend principalement de la saison en lien avec les phases du cycle biologique des animaux, de la structure de l'habitat (couverture forestière), de la densité de population et du climat (Maublanc *et al.* 1987, Hewison *et al.* 1998).

De mai-juin, période de la mise bas, jusqu'au début de l'été les femelles s'isolent avec leurs nouveau-nés dans un espace réduit. Au même moment et pendant tout l'été, les mâles sont agressifs et défendent un territoire de petite taille, en préalable aux accouplements avec les femelles. Cette période s'accompagne de grands besoins en énergie, l'habitat et notamment la disponibilité alimentaire peuvent contraindre beaucoup la condition physique des animaux (Danilkin & Hewison 1996). En automne, les relations sociales entre individus évoluent avec la formation de petits groupes dont la cellule de base est une femelle et ses jeunes, groupes qui peuvent fusionner pendant l'hiver (Danilkin 1996).

La taille des groupes est plus importante en milieu ouvert (plaine agricole) qu'en forêt, surtout en hiver lorsque les petits groupes s'agrègent en grands groupes avec plusieurs mâles et femelles d'âges différents. Dans un habitat hétérogène, la distribution des fragments forestiers peut jouer un rôle dans l'organisation des chevreuils. Quand le pourcentage des bois diminue, les chevreuils réagissent en se regroupant plus, ce qui leur permettrait une meilleure défense contre la prédation (Bresinski 1982, Maublanc *et al.* 1987, Cibien *et al.* 1989, San José *et al.* 1997). En milieu ouvert les animaux passent plus de temps à se nourrir, produisant des animaux de bonne condition physique, d'autant qu'ils y trouvent des plantes qui ont une bonne qualité nutritive.

Dans ce paysage hétérogène composé de cultures, prairies et boisements, le chevreuil montre un attachement aux éléments boisés, en particulier quand l'ouverture de l'habitat augmente, soit pour leur sécurité, des activités sociales ou le repos (Morellet *et al.* in press, Lamberti *et al.* 2006). Cette préférence des milieux ouverts pour certaines activités (alimentation notamment), des haies et bosquets pour d'autres (repos) peut avoir des impacts sur les flux de matière et d'énergie entre compartiments juxtaposés (Seagle 2003).

Même s'il est considéré comme un animal forestier, le chevreuil a récemment colonisé les plaines agricoles, milieu pourtant très ouvert de la fin de l'été au début du printemps. Cette colonisation s'est traduite d'emblée, en période hivernale, par une nette modification de l'organisation socio-spatiale du chevreuil, avec notamment la formation de grands groupes et l'augmentation de la surface des domaines individuels (Marchal 1998).

Les modèles de dynamique de formation des groupes récemment proposés dans la littérature et les observations effectuées montrent que la plasticité de l'organisation socio-spatiale du chevreuil en période hivernale n'est pas due pour l'essentiel à une flexibilité comportementale des individus, mais qu'elle est la conséquence de l'inter-attractivité des animaux et de l'instabilité des groupes, qui sont liées à la distance à laquelle les animaux peuvent se percevoir en fonction de la hauteur de la végétation (Marchal 1998, Pays *et al.* 2007).

La densité des chevreuils a également une influence sur la taille des groupes et l'occupation de l'espace. En forte densité, les groupes sont généralement plus grands tandis que les mâles réduisent leur territoire (Maublanc 1986).

#### *II.2.4 - Sélection de l'habitat*

La plasticité comportementale d'une espèce en fonction des conditions du milieu affecte son succès dans les paysages fragmentés. Le chevreuil est l'exemple le plus remarquable de cette plasticité chez les ongulés. Cette espèce a rapidement étendu sa répartition à partir de son habitat d'origine, la forêt tempérée, jusqu'aux plaines agricoles ouvertes et au biome méditerranéen. Le chevreuil européen vit dans presque tous les types de forêts (conifères ou de feuillus), mais préfère une mosaïque de forêts mixtes dans un paysage relativement ouvert (Southern 1964, Prior 1968, Stangl & Margl 1977, Mayer 1977, Pdroli *et al.* 1981, Reimoser 1982). L'environnement le plus typique est une forêt constituée d'arbres d'âges différents associés à un sous-étage riche en arbustes, entouré de prairies et de champs. Dans le nord-ouest de son aire de répartition, il préfère les petites forêts mixtes, mais fréquente également les bosquets, les prairies et les champs (Cederlund 1982), en évitant les grands habitats ouverts, et les tourbières, qui ne fournissent pas de couverture (Cederlund 1983). Plusieurs études montrent que le chevreuil en zone forestière

préfère les forêts de jeunes arbres ou les mélanges et d'arbres de tous les âges qui offrent une bonne couverture et de la nourriture (Batcheler 1960, Henry 1981, Mayle 1996, Latham *et al.* 1996 et 1997, Hemami *et al.* 2004). D'ailleurs quand la forêt est une jeune plantation, la fécondité et la masse corporelle sont élevées (Loudon 1987). De fait, il aime les zones de transition, comme les lisières de forêt, par exemple des jeunes peuplements (entre 5 et 15 ans) au sein des vastes plantations de conifères de Grande-Bretagne, où il présente des fortes densités locales (Henry 1981, Staines & Welch 1984, Welch *et al.* 1990). Les zones de faible étendue à l'interface entre les habitats sont aussi importantes

Dans le nord de la Russie, le chevreuil montre une préférence pendant l'hiver pour les plantations mixtes, les clairières et les forêts de pins. L'importance des habitats forestiers diminue au cours du printemps et en été, la plupart des animaux vivant alors dans des zones relativement ouvertes de prairies arbustives, avec un retour dans les bois à l'automne avec la raréfaction des herbacées (Vereshchagin & Rusakov 1979). Dans les zones boisées, il montre une forte préférence pour les espaces relativement ouverts (Baleishis & Prusaite 1980) dans l'épinette et la forêt de feuillus, évitant les forêts de pins couverts de lichen (Padaiga 1984). Il fréquente aussi les forêts de pins, de chênes et d'épicéas, ainsi que les prairies humides avec des arbustes ; les tourbières ne sont utilisées qu'occasionnellement (Sablina 1955, Gatikh 1975).

Dans le sud de la Russie, le chevreuil occupe pratiquement toutes les zones boisées, il est aussi fréquemment observé dans les champs, les steppes et les jardins (Grechushkin *et al.* 1975, Gurski 1975). Dans les régions montagneuses, il a tendance à rester dans les forêts de chênes ouvertes, jusqu'à 350m d'altitude pendant l'été (Dinnik 1910, Shakhmardanov & Ramazanov 1980).

En Europe orientale, le chevreuil vit principalement dans les forêts de chênes, y compris les taillis denses, forêts de pins, forêts des plaines inondables, ravines arbustives et prairies humides, mais sa répartition dépend d'un certain nombre de facteurs tels que la disponibilité alimentaire et l'accessibilité des aires d'alimentation (Novikov & Timofeyeva 1965, Vatolin 1975, Prostakov & Obtemperanski 1986).

Aulak & Babinska-Werka (1990a) ont également noté l'importance de la couverture pour le chevreuil. En Pologne, ils ont observé l'utilisation préférentielle des peuplements âgés de tous les types de forêts qui ont plusieurs âges et strates, en raison de la plus grande quantité de la végétation au sol. Le chevreuil exploite aussi les grandes étendues ouvertes agricoles, largement dépourvue de couverture boisée (Kaluzinski 1974), où il peut être associé à de petits lambeaux de forêt ou de broussailles et utilise les cultures pour son alimentation en fonction de la disponibilité saisonnière et annuelle (Zejda & Homolka 1980, Aulak & Babinska-Werka 1990b). Mais il peut

aussi habiter des paysages véritablement ouverts où des hardes de plus de 100 animaux ont été observées en hiver (Zejda 1978, Bresinski 1982).

La variation de la qualité d'habitat influence la masse corporelle des faons et la densité des chevreuils. Par exemple, la forêt de Chizé (France) comprend deux habitats différents, l'un au nord est dominé par le chêne, l'autre au sud par le hêtre (Pettorelli *et al.* 2001). La variation de la qualité des deux habitats est significative, les espèces riches en nutriments sont plus fréquentes au nord, comme le cornouiller, l'érable et l'aubépine pendant le printemps et l'été, mais aussi la ronce, le lierre et la garance riches en azote. La survie des faons lors de la mauvaise année est influencée par la qualité de l'habitat (Pettorelli *et al.* 2001).

La plasticité écologique du chevreuil est très nette avec les deux écotypes. Certains auteurs ont considéré que cette plasticité est à l'origine du nouvel écotype par sélection des individus extrêmes dans une population (Pielowski 1977). L'analyse génétique n'a pas révélé de différence entre les écotypes (Markowski & Markowska 1988) qui seraient plutôt une réponse à la variabilité des conditions de l'environnement, comme la disponibilité et la qualité des ressources en fonction de la saison ou l'habitat (Turner 1979). En revanche il convient de noter la stabilité des comportements sociaux pendant le printemps et l'été sous une large gamme de conditions écologiques (Maublanc *et al.* 1987), comme la territorialité des mâles ou les relations des femelles avec leurs jeunes.

#### *II.2.5 - Comportement spatial*

La littérature montre que le chevreuil présente deux principaux modes d'occupation de l'espace, qui ne diffère pas en fonction du sexe (Hewison *et al.* 1998). Le premier mode correspond à l'habitat forestier où le chevreuil, généralement solitaire, utilise un petit domaine vital qui est stable spatialement au long des saisons (Bramley 1970, Standgaard 1972, Pielowski & Bresinski 1982, Vincent *et al.* 1983, Bideau *et al.* 1983, 1993, Johansson 1996, Liberg *et al.* 1998). Le second mode correspond à l'habitat ouvert où le chevreuil forme de grands groupes et utilise un large domaine vital qui varie en fonction des saisons, par exemple en hiver il est plus large que l'été (Zejda & Bauerova 1985, Maublanc 1986, Maublanc *et al.* 1987, Cibien *et al.* 1989, Gerard *et al.* 1995), sans doute en réponse à la disponibilité des ressources (aliments, congénères) (Zejda & Bauerova 1985, Cibien & Sempéré 1989, Tufto *et al.* 1996, Maillard *et al.* 1999). Dans un paysage fragmenté, le chevreuil présente un autre mode d'utilisation de l'espace qui est apparemment intermédiaire entre les deux précédents. Malgré les avantages de l'ouverture du milieu, il reste très attaché aux fragments forestiers ou aux bosquets qui sont dispersés (Hewison *et al.* 2001). Les chevreuils ajustent leurs domaines vitaux en fonction de la longueur de lisières

(Saïd *et al.* 2002), confirmant que celles-ci jouent un rôle important parce qu'elles sont riches et contiennent de nombreuses ressources complémentaires (nourriture et couverture). En milieu rural fragmenté, la surface des domaines vitaux augmente lorsque la superficie de bois diminue. Alors que la surface moyenne du domaine vital est de 45ha lorsqu'il contient plus de 80% de bois, elle atteint plus de 130ha pour moins de 15% de bois (Cargnelutti 2007, Cargnelutti *et al.* 2002, Hewison *et al.* 2009).

L'utilisation des plaines agricoles, selon Hanssen (1979), serait liée à l'hétérogénéité du milieu, avec une diversité des ressources qui peut combler en partie le manque de nourriture hivernale. Pour Kaluzinski (1974), l'apparition des chevreuils de plaine en Pologne serait due à l'augmentation de la densité des populations, au manque périodique de nourriture dans la forêt, à l'existence de cultures de céréales en hiver, à l'accès aux ressources complémentaires données par les postes de nourrissage. De décembre à mars, les chevreuils se reposent volontiers dans les labours et ils se nourrissent surtout de céréales d'hiver. Cette préférence remarquable pour les labours peut avoir plusieurs causes, d'une part les animaux passent plus facilement inaperçus, leur pelage étant d'un brun terne en cette saison, d'autre part la terre labourée offre peut-être une meilleure protection contre le froid et la pluie (Zejda 1978, Maublanc 1982). Pendant le printemps en particulier en mai, le chevreuil montre une préférence pour les bosquets où les jeunes pousses sont disponibles pour l'alimentation et le couvert végétal pour le repos (Zejda 1978).

#### *II.2.6 - Activité*

En milieu ouvert l'activité du chevreuil peut être évaluée en considérant le temps passé en position debout par rapport au temps passé couché (Turner 1979, Maublanc 1981). Par exemple, durant la période hivernale, les chevreuils ont passé respectivement 55% et 54% de leur temps couché pour ces deux auteurs.

Dans un paysage hétérogène du sud de la France, en utilisant le capteur d'activité de colliers GPS pour déterminer le temps actif qui concerne l'alimentation, les déplacements et les activités sociales, relativement au temps inactif qui consiste à être debout immobile (vigilance) ou couché au repos ou à ruminer), Gottardi (2010) trouve que le temps d'activité est variable en fonction de la saison, de la période du jour ou de la nuit, mais d'abord en fonction de la structure d'habitat. L'activité est plus forte la nuit que le jour en particulier en milieu ouvert. L'activité augmente avec la fermeture du milieu et à la fin de l'hiver, en particulier chez les mâles, probablement en raison de la baisse de disponibilité des ressources alimentaires en forêt à cette saison. Chez les femelles l'activité diminue pendant le rut et la saison d'élevage des faons.



### **III - Régime alimentaire du Chevreuil**

L'utilisation de l'espace par le chevreuil semble être influencée par la disponibilité alimentaire et par la couverture végétale (Mysterud *et al.* 1999). La sélection d'habitat s'expliquerait en partie par la composition très variée de son régime alimentaire et par la disponibilité des différentes ressources alimentaires potentielles qui semblent le déterminant majeur de son régime (Tixier & Duncan 1996).

#### *III.1 - Méthodes d'étude*

Pour connaître les habitudes alimentaires d'un herbivore, la méthode d'évaluation doit être aussi précise que possible. Avec la technique microscopique, les espèces végétales sont identifiées par la reconnaissance des caractéristiques des épidermes dans les contenus stomacaux ou fécaux. Dans certaines circonstances l'analyse des matières fécales a des avantages par rapport à l'analyse du contenu stomacal, en particulier quand il n'est pas possible d'abattre des animaux, mais aussi certains inconvénients associés à la quantification des résultats, avec parfois perte de cuticule ou difficulté d'identification (Wydeven & Dahlgren 1982). Avec une alimentation mixte de dicotylédones et monocotylédones, l'analyse microscopique des fèces surestime la présence des poacées en raison de la disparition de certaines herbacées quand elles passent dans le tube digestif (McInnis *et al.* 1983).

#### *III.2 - Composition floristique*

Dans l'habitat forestier, feuillus et conifères, le régime alimentaire du chevreuil inclut en majorité des plantes ligneuses des familles Aceraceae, Fagaceae, Rosaceae et Pinaceae (Henry 1978, Tixier 1996). Les poacées sont consommées dans l'habitat forestier mixte (Degrez & Libois 1991, Hosey 1981, Kauzinski 1982). Dans les plaines agricoles, le régime se compose principalement des plantes cultivées comme le maïs, le blé, la luzerne, le colza, et le soja (Putman 1986a, Kaluzinski 1982, Cibien *et al.* 1995). Sur toute la zone de la répartition, le chevreuil consomme environ 915 espèces végétales (Holisova *et al.* 1992). La plupart sont des plantes herbacées (55%), tandis que les arbres et arbustes forment le deuxième choix le plus important (24%) ; les poacées sont moins consommées par le chevreuil (16%) tandis que les autres groupes de plantes sont des sources alimentaires mineures (tableau 3, Danilkin 1996).

Tableau 3 : Principales catégories des plantes consommées par le chevreuil (d'après Danilkin 1996).

Types de plantes	Nombre d'espèces	% dans le régime alimentaire
Arbres et buissons	226	24,7
Autres dicotylédones	497	54,3
Monocotylédones	146	16,0
Fougères	17	1,9
Mousses	12	1,3
Lichens	6	0,7
Champignons	11	1,2

Dans les landes de Gascogne, massif forestier du sud de la France, l'analyse du contenu de panses a mis en évidence un régime alimentaire dominé par les feuilles de ligneux et semi-ligneux (chêne, ronce, lierre, chèvrefeuille), ainsi que par les graines (glands, maïs) et les champignons (Maizeret 1984). Certaines espèces végétales très abondantes ne sont que peu ou pas consommées, comme les poacées, *Carex* sp., *Ligustrum vulgare* et *Rubia peregrina*, alors que d'autres telles que *Crataegus* sp., *Rubus* spp., *Carpinus betulus*, *Cornus* spp. et surtout *Hedera helix* sont prélevées en proportion supérieure à leur représentation dans le milieu en hiver (Maizeret *et al.* 1991).

En Pologne, dans une plaine agricole le régime alimentaire du chevreuil d'après l'analyse du contenu de rumens est composé de 85 espèces (71 au printemps, 9 en été, 26 en automne et en hiver). Les plantes cultivées (seigle, colza, maïs, pomme de terre, luzerne, betterave, blé) représentent des items importants dans le régime (66% au long de l'année). Les poacées comme *Poa pratensis*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Festuca* sp., *Holcus lanatus* composent 8,8% du régime au cours de l'année (Kaluzinski 1982).

### III.2.1 - Les sources de nourriture majeures

Ce sont des herbacées dicotylédones, des arbres et arbustes et, dans une moindre mesure, les monocotylédones. Les parties de plante consommées comprennent les feuilles de petites herbacées dicotylédones, les feuilles des jeunes pousses des arbres et arbustes, qui peuvent représenter entre 51 et 58% de ration totale, passant à environ 90% au cours de la saison de croissance végétale. Toutefois, la proportion de ces éléments dans le régime alimentaire varie considérablement entre les habitats. Le chevreuil de plaine agricole consomme une forte

proportion de poacées (Holisova *et al.* 1982, 1984, 1986a, b), essentiellement les graines de céréales alors que les parties aériennes des céréales et autres monocotylédones sont généralement des composantes moins importantes de l'alimentation à la fois qualitativement et quantitativement.

Les fruits des arbres et arbustes sont favorables au chevreuil, en particulier les pommes, les faines, les noix, les glands et les châtaignes, qu'il peut prendre à terre après la chute des fruits ou sous la neige pendant l'hiver. Les fruits et les graines de l'automne fournissent au chevreuil des aliments riches en énergie qui peut être stockée dans les réserves de graisse (Necas 1963, Stubbe & Passarge 1979).

Il n'est pas rare que le régime comprenne aussi des fleurs et des bourgeons (Kossak 1983). Les racines ne constituent une importante source de nourriture que si elles sont disponibles en quantité importante, en particulier les racines de betteraves et de pommes de terre, qui peuvent rester après la récolte. Il faut noter que le chevreuil peut aussi manger les aiguilles de conifères. Alors que les autres aliments riches en nutriments sont disponibles, on peut supposer que le chevreuil a besoin de source d'eau ou de vitamines (Jackson 1974).

### *III.2.2 - Les sources de nourriture mineures*

Ce sont les plantes rarement observées dans le régime alimentaire de certains membres d'une population, ou bien elles sont consommées en quantité très faible comme une grande variété de champignon, de mousses, de lichens et de fougères. En général la sélection alimentaire est mesurée par les préférences et évitements des espèces disponibles dans l'habitat (tableau 4) en fonction de la saison.

### *III.3 - La sélection alimentaire*

La majorité des plantes terrestres ne sont pas consommées par les herbivores car elles ne permettent pas de satisfaire leurs besoins tels que l'entretien, la maintenance, la reproduction. (Demment & Van Soest 1985) parce qu'elles ont une qualité nutritive très faible ou contiennent des substances toxiques, peu ou pas digestibles (comme les lignines) ou inhibitrices de la digestion (Crawley 1983). Donc l'alimentation n'est pas au hasard, d'où le terme de "sélection alimentaire". Entre la préférence et l'évitement des items alimentaires, il y a un gradient avec des items qui ont un degré de consommation variable selon leur structure chimique et leur appétence pour les herbivores. Un item préféré est consommé en proportion supérieure à sa disponibilité dans le milieu (Lechowicz 1982).

Tableau 4 : Espèces végétales classées en fonction de leur appétence pour le chevreuil dans la forêt de Chizé selon la saison (Duncan 2004, d'après Tixier 1996).

Saison	Préférées	Principales	Indifférentes	Évitées
<b>Printemps</b>	<i>Carpinus betulus</i> <i>Cornus mas</i> <i>Cornus sanguinea</i> <i>Crataegus laevigata</i> <i>Crataegus mongyna</i> <i>Hyacinthoides non-scripta</i> <i>Ornithogale pyrenaicum</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Betula sp.</i> <i>Epilobium sp.</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Hedera helix</i> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Lonicera periclymenum</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Petroselinum crispum</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Pinus sp.</i> <i>Quercus sp.</i> <i>Rosa sp.</i> <i>Rubus sp.</i> <i>Rumex sp.</i> <i>Silene sp.</i>	<i>Acer campestre</i> <i>Acer monspessulanum</i> <i>Ajuga reptans</i> <i>Clematis vitalba</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ligustrum vulgare</i> <i>Rubia peregrina</i> <i>Ruscus aculeatus</i> <i>Trifolium sp.</i> <i>Vicia sp.</i>	<i>Alliaria sp.</i> <i>Arum sp.</i> <i>Euphorbia sp.</i> <i>Evonymus europaeus</i> <i>Glechoma hederacea</i> Poacées <i>Inula sp.</i> <i>Malus sp.</i> Mousses <i>Primula veris</i> <i>Prunus spinosa</i> <i>Viburnum lantana</i>
<b>Été</b>	<i>Cornus mas</i> <i>Cornus sanguinea</i> <i>Hyacinthoides non-scripta</i> <i>Ornithogale pyrenaicum</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Betula sp.</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Epilobium sp.</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Lonicera periclymenum</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Petroselinum crispum</i> <i>Pinus sp.</i> <i>Quercus sp.</i> <i>Rosa sp.</i> <i>Silene sp.</i>	<i>Acer campestre</i> <i>Acer monspessulanum</i> <i>Clematis vitalba</i> <i>Evonymus europaeus</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ligustrum vulgare</i> <i>Primula veris</i> <i>Prunus sp.</i> <i>Rubia peregrina</i> <i>Sorbus sp.</i> <i>Trifolium sp.</i> <i>Vicia sp.</i>	<i>Arum sp.</i> <i>Astragalus sp.</i> <i>Crataegus monogyna</i> <i>Euphorbia sp.</i> Poacées <i>Hedera helix</i> <i>Inula sp.</i> <i>Mentha sp.</i> Mousses <i>Rubus sp.</i> <i>Ruscus aculeatus</i> <i>Viburnum lantana</i>
<b>Automne</b>	<i>Hedera helix</i> <i>Rubus sp.</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Betula sp.</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Cornus mas</i> <i>Cornus sanguinea</i> <i>Epilobium sp.</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Lonicera periclymenum</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Petroselinum crispum</i> <i>Pinus sp.</i> <i>Quercus sp.</i> <i>Rumex sp.</i> <i>Silene sp.</i>	<i>Acer campestre</i> <i>Acer monspessulanum</i> <i>Ajuga reptans</i> <i>Clematis vitalba</i> <i>Evonymus europaeus</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ligustrum vulgare</i> <i>Primula veris</i> <i>Prunus sp.</i> <i>Rubia peregrina</i> <i>Trifolium sp.</i> <i>Vicia sp.</i>	<i>Arum sp.</i> <i>Crataegus laevigata</i> <i>Crataegus monogyna</i> <i>Euphorbia sp.</i> <i>Glechoma hederacea</i> <i>Inula sp.</i> <i>Mentha sp.</i> <i>Ruscus aculeatus</i> <i>Viburnum lantana</i>
<b>Hiver</b>	<i>Hedera helix</i> <i>Rubus sp.</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Betula sp.</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Cornus mas</i> <i>Cornus sanguinea</i> <i>Epilobium sp.</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Lonicera periclymenum</i> <i>Medicago sp.</i> <i>Petroselinum crispum</i> <i>Pinus sp.</i> <i>Quercus sp.</i> <i>Rosa sp.</i> <i>Rumex sp.</i> <i>Silene sp.</i>	<i>Acer campestre</i> <i>Acer monspessulanum</i> <i>Clematis vitalba</i> <i>Evonymus europaeus</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ligustrum vulgare</i> <i>Prunus sp.</i> <i>Rubia peregrina</i> <i>Trifolium sp.</i> <i>Vicia sp.</i>	<i>Ajuga reptans</i> <i>Arum sp.</i> <i>Crataegus laevigata</i> <i>Crataegus monogyna</i> <i>Dipsacus sp.</i> <i>Euphorbia sp.</i> Poacées <i>Inula sp.</i> <i>Mentha sp.</i> Mousses <i>Primula veris</i> <i>Ruscus aculeatus</i> <i>Viburnum lantana</i>

L'inclusion ou le rejet d'une plante dans le régime alimentaire dépend de deux types de facteurs. Les premiers, propres à la plante, reflètent les caractéristiques physiques et la qualité chimique du végétal (Duncan *et al.* 1994, Cooper & Owen-Smith 1986, Grubb 1992). Les seconds, propres à l'animal, concernent ses besoins nutritionnels à un moment donné, ses caractéristiques morpho-physiologiques et ses adaptations comportementales, qui lui permettent de composer son régime (Owen-Smith 1982).

La qualité nutritive des plantes dépend de leur structure chimique. Les constituants d'une plante peuvent être séparés en deux composantes : les **parois**, qui sont digérées lentement car elles sont en général très fibreuses et le **contenu cellulaire**, qui est assimilable directement et beaucoup plus rapidement (les nutriments contenus dans la vacuole sont des sucres solubles et des protéines). Chez les ruminants, les nutriments sont assimilés dans l'estomac. Ceux présents dans le contenu cellulaire sont libérés rapidement au cours de la mastication. Par contre, ceux présent dans les parois sont libérés grâce à une fermentation plus longue sous l'action des bactéries cellulolytiques du rumen. Un régime alimentaire de bonne qualité nutritive serait donc peu fibreux et riche en contenu cellulaire, et par conséquent avec une digestibilité forte et un temps de rétention court.

Les métabolites secondaires ont un effet négatif sur la digestion chez les herbivores. Ils sont nombreux : glucosides, cyanogéniques, glucosinolates, alcaloïdes, phénols, terpènes, (Langenheim 1994). Généralement ils ont une action toxique ou inhibitrice, ils peuvent diminuer l'action cellulolytique des micro-organismes du rumen ou du tube digestif (McAllister *et al.* 1994).

La valeur nutritive d'une plante varie aussi en fonction de la partie (racine, tige, feuille, fleur, graine), de la saison (phénologie) et de l'environnement (richesse en azote du sol) (Happe *et al.* 1990, Arzani *et al.* 2004). La biodiversité végétale d'un paysage comporte donc une gamme de valeurs nutritives des plantes. De plus, la sélection alimentaire des herbivores est basée sur les adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales propres à chaque espèce, avec une variabilité interindividuelle au sein de chaque espèce.

En général, les herbivores sont classés en deux groupes : les paiseurs (*grazers*) et les brouteurs (*browsers*) (Van Soest 1982, Janis 1990, Hofmann 1989, Clauss *et al.* 2006, Gordon & Hester 2004). Les paiseurs n'ont pas de processus de détoxification des métabolites secondaires, ils consomment principalement des poacées et peuvent ingérer les fourrages riches des fibres. Au contraire, les brouteurs sélectionnent les plantes de bonne qualité nutritive qu'ils digèrent rapidement ; ils ont un mécanisme de détoxification. Par exemple, le chevreuil a de grandes glandes salivaires dont les sécrétions complexent les tannins et évitent l'inhibition de la digestion

des protéines (Robbins *et al.* 1991). Enfin, certains ruminants (*intermediate selector*) présentent une stratégie mixte, paiseurs pendant la saison de croissance de la végétation et brouteurs pendant l'hiver ou la saison sèche.

Les types "brouteur" et "passeur" diffèrent par la vitesse du transit digestif (Clauss & Lechner 2001). Le temps de rétention total dans le tube digestif et notamment dans le rumen dépend de la qualité de l'alimentation. Le chevreuil a un long temps de rétention quand il consomme des aliments de moindre qualité nutritive, comme les tiges de myrtille, cette plante contenant beaucoup de fibres qui ont une digestibilité très faible (Holand 1994).

Le comportement alimentaire du chevreuil est caractérisé par une aptitude à discriminer les espèces "bonnes" et "mauvaises". Ce comportement est une conséquence de l'expression de l'héritage génétique de chaque individu à la naissance et de l'expérience acquise au cours de leur vie (Bryant *et al.* 1991), notamment l'apprentissage par les conséquences post-ingestion positives ou négatives (Tixier *et al.* 1998).

#### ***III.4 - Capacité digestive***

Chez les ruminants, la quantité de nourriture consommée et le rythme d'activité d'alimentation dépendent largement de la capacité du rumen. Chez les adultes de chevreuil, la capacité totale du rumen et du réticulum varie entre 4 et 5,8 litres (Necas 1963) et le rapport de sa masse à la masse corporelle est d'environ 6-8,5% (Stubbe & Passarge 1979), pour un poids de carcasse de 13-19kg (Szaniawski 1973). Cette capacité relativement faible de la panse implique que le chevreuil a un taux de renouvellement élevé des aliments dans le tube digestif (Hofmann 1978a), qui dépend du taux d'assimilation (Drozd 1979). Lorsqu'il est soumis à une alimentation de faible qualité nutritive, le temps de rétention total moyen et le temps de rétention dans le rumen sont significativement plus longs (Holand 1994). La faible capacité de l'estomac et la digestion relativement rapide impliquent une alimentation fréquente. Ainsi, le chevreuil a normalement entre 5 et 11 périodes d'alimentation séparées pendant une journée (Sokolov & Danilkin 1981).

Lorsque la disponibilité de la nourriture est optimale (au cours de la saison de croissance végétale), le chevreuil peut se nourrir à des intervalles d'une heure environ (Hofmann 1978b), avec des temps d'alimentation plus longs le matin et le soir. Immédiatement ou peu de temps après le repas, commence la rumination. Dans les zones soumises à des perturbations d'origine humaine fréquentes, ce rythme d'alimentation peut être perturbé, il devient très irrégulier, le chevreuil se nourrissant surtout au crépuscule ou la nuit, et ne mange pas à toutes les heures de la journée.

Le rythme d'alimentation est également influencé par la saison et les facteurs climatiques, par la quantité et la disponibilité des aliments. Par exemple, dans les chaudes journées de l'été, les périodes d'alimentation sont moins nombreuses que pendant les jours plus frais. La durée d'un repas tend à être plus longue en hiver qu'en été (Sokolov & Danilkin 1981).

Le chevreuil peut consommer des plantes à partir du sol jusqu'à environ 120cm, mais il préfère se nourrir à un niveau intermédiaire d'environ 75cm (Duncan *et al.* 1998). Il consomme des tiges d'un diamètre aussi grand que 10 mm, mais se concentre généralement sur celles de 2-4 mm (Danilkin *et al.* 1996). Pendant la recherche de nourriture en hiver, les chevreuils utilisent leurs membres antérieurs pour creuser parfois jusqu'à une profondeur de 30 -50 cm (Danilkin *et al.* 1996).

Dans la dynamique des populations d'herbivores tempérés, surtout chez les espèces polytoques comme le chevreuil, la survie des juvéniles joue un grand rôle parce qu'elle est très sensible à la variation de l'environnement, au contraire de la survie des adultes qui est plus stable (Gaillard *et al.* 2000). Quand les ressources disponibles sont très riches en nutriments, le chevreuil peut avoir une bonne condition physique. En particulier, si les faons de chevreuil trouvent des aliments de bonne qualité au printemps, ils peuvent avoir une meilleure condition physique pendant l'hiver. Ainsi, le paysage a un impact sur la masse corporelle des faons via la disponibilité des ressources. Par exemple, les faons sont 1,0 à 1,1 kg plus lourds en forêt de chênes qu'en forêt de pins (Kjellander *et al.* 2006). Ainsi, la variabilité spatiale a un effet significatif sur la dynamique des populations autant que la variabilité temporelle (Pettorelli *et al.* 2003).

### ***III.5 - L'analyse du contenu du rumen***

Considérant les différentes méthodes d'analyse du régime alimentaire, il apparaît clairement que chacune présente des avantages et des inconvénients. Ainsi l'observation directe connaît des limites quant à la possibilité d'observation des animaux de manière continue, dans le temps et dans l'espace. Ici on recueille plutôt des données très précises sur les choix successifs des espèces végétales et sur leur importance volumétrique pendant les heures du jour. Soulignons toutefois, la difficulté de multiplier ce type d'observation sur les échantillons représentatifs à la fois d'une population de cervidés et d'un site déterminé. L'observation a posteriori de la végétation restante en parcourant méthodiquement un site se révèle satisfaisante pour ce qui est de la détermination d'une échelle préférentielle d'appétence des espèces disponibles. Parfois, en effet, les indications font défaut quant à la période de l'année au cours de laquelle ces plantes ont été prélevées et quant à l'espèce animale qui les a consommées. Aussi l'observation répétée tout

au long de l'année, de l'abroustissement de la végétation par échantillonnage de placettes disséminées dans un territoire (Picard 1975) présente-t-elle des avantages évidents.

Sont également nombreux les auteurs qui ont fait appel à la méthode de l'analyse des contenus stomacaux, dont Maizeret *et al.* (1991). Ce procédé consiste à prélever une partie du contenu du rumen, sur des animaux morts, pour le soumettre ensuite à un examen qualitatif et quantitatif. L'analyse des contenus stomacaux présente quelques difficultés majeures. La récolte d'échantillons représentatifs implique la disponibilité en rumens, donc en animaux abattus en nombre et aux différentes époques de l'année. Il est notamment difficile d'obtenir des échantillons en dehors de la saison de chasse. La vitesse de dégradation des aliments ingérés dans le rumen varie entre espèces végétales et change d'un bol alimentaire à l'autre. Cela risque de fausser sérieusement les conclusions sur l'importance relative de telle espèce végétale dans l'alimentation des animaux. Même après détermination de la vitesse de dégradation des différents végétaux par la méthode de la fermentation *in vitro*, les analyses qualitatives et volumétriques des espèces végétales, en particulier des composants non ligneux des aliments contenus dans le tractus digestif, ne sont pas simples à interpréter. En conséquence à moins d'obtenir des dérogations de tir importantes ou de procéder à des prélèvements sous anesthésie au moyen d'un trocart et de doigts mécaniques, il est difficile d'avoir suffisamment d'échantillons (Goffin & Crombrughe 1976). L'analyse des contenus stomacaux est aussi critiquée en raison de la difficulté pour reconnaître certains petits fragments (Clauss *et al.* 2002; Sparks & Malechek 1968), de la digestibilité différente entre les espèces (Oleff *et al.* 1993, Blanchard *et al.* 1993), du degré du remplissage variable du rumen (Holisova *et al.* 1982) en fonction de la saison. Enfin, le tamisage (1-5) mm fait perdre les fractions très petites, ce qui produit une sous-représentation des parties végétales moins fibreuses comme les fruits.

### ***III.6 - Variations régionales de l'alimentation***

Le régime alimentaire du chevreuil ne varie seulement avec la région mais aussi avec l'habitat (Jackson 1974). Par exemple en Lituanie, les principaux aliments d'hiver pour le chevreuil qui habite la forêt de feuillus, avec quelques épicéas, sont le frêne et le chêne, tandis que dans les forêts de mélèzes, d'épinettes et de pins mêlés de feuillus, les espèces les plus importantes sont le peuplier, le chêne et l'aubépine (Padaiga 1965). Deux populations d'une même région géographique ont montré un régime alimentaire variable significativement en fonction de la proportion de bois disponibles (7 et 25% respectivement, Prusaite *et al.* 1983). Dans la première, 53% du contenu des panses était composé de plantes cultivées, 30% de plantes herbacées sauvages et seulement 16% de plantes forestières. Dans la seconde, les panses contenaient moins



de 10% de plantes cultivées, tandis que les herbacées sauvages (50%) et les plantes forestières prédominaient. Les rumens de chevreuils provenant d'une forêt entourée de champs contenaient en grande partie des espèces herbacées (57% dont 16% d'espèces cultivées, Baleishis & Prusaite 1980). En Pologne, dans deux forêts mixtes de feuillus et résineux, en utilisant la même méthode d'analyse du contenu du rumen, un premier régime (Siuda *et al.* 1969) était composé de feuilles et rameaux d'arbres, d'arbustes et herbacées, alors que les herbacées étaient la base du second régime (Gebczynska 1980), bien que la consommation de rameaux d'arbres et arbustes augmente en automne et en hiver. Ces résultats montrent que le chevreuil est très flexible dans son régime alimentaire et qu'il est capable de s'adapter à l'environnement.

L'analyse de 262 rumens de chevreuil de Lettonie a révélé un pourcentage d'arbustes nains (principalement *Calluna vulgaris* et *Vaccinium* spp.) qui varie entre 2 et 57% dans la forêt de pins, contre 0,3 à 9 % dans la forêt d'épicéa et 0,01 à 0,9 % dans la forêt de feuillus. Le pourcentage d'espèces à feuilles caduques (arbres et arbustes) varie de 9 à 21% dans la forêt de pins, de 3 à 15% dans la forêt d'épicéa et 1 à 8 % dans la forêt de feuillus. Ces différences résultent de la variation entre habitats dans la fréquence des principales sources d'alimentation.

En plaine alluviale tchèque où chêne, frêne et aulne sont les espèces dominantes, le régime alimentaire du chevreuil se compose des feuilles des arbres et arbustes forestiers qui forment entre 27 à 76% des items. En deuxième place arrivent les feuilles de *Rubus* avec 16 à 51%, puis les Poaceae qui sont plus consommées en novembre et un peu moins en décembre (elles ne dépassent pas 5.5%). Les herbacées sont consommées tout au long de l'année (3,5%). Les fruits de ronce, d'aubépine, de prunellier, de châtaignier et de pommier, ne sont pas plus de 1% (Barancekova 2004).

En Picardie (France), dans une plaine agricole, le régime alimentaire du chevreuil prend un caractère très spécial, les plantes cultivées représentant la majorité des items consommés (90%, 77%, 55% en été, hiver et automne respectivement) avec une variation remarquable avec les saisons. Le régime estival est composé plutôt des feuilles de betteraves, des fruits et feuilles de céréales et de colza. Dans les régimes hivernal et automnal dominent les racines de betteraves, les feuilles de céréales, un peu des graines de céréales en automne, alors que les plantes forestières comme la ronce et le lierre sont des ressources mineures (Cibien *et al.* 1995).

### **III.7 - Variations saisonnières de l'alimentation**

La proportion des espèces végétales dans l'alimentation du chevreuil varie beaucoup avec la saison, principalement en raison du cycle de production végétale (Jackson 1974 1980, Maizeret *et al.* 1984), mais aussi en raison de l'évolution des besoins nutritionnels en fonction de l'état

physiologique du chevreuil (Holisova, *et al.* 1986a, b). La couverture de neige pendant l'hiver réduit considérablement la variété des aliments disponibles et contribue à l'épuisement progressif de la nourriture, ainsi les chevreuils sont contraints d'accroître leur niche afin de satisfaire leurs demandes métaboliques (Pettrak 1993), mais cela coïncide également avec une réduction sensible de leur métabolisme (Weiner 1977) et donc de leurs besoins alimentaires. Dès que le printemps commence, le taux métabolique augmente, la repousse de la végétation fournit une source de nourriture abondante et très digestibles. En automne, la saison de croissance végétale est terminée mais les graines et les fruits deviennent disponibles et ils sont fortement exploités par le chevreuil.

Ces variations saisonnières du régime ont été observées dans presque toutes les études sur l'alimentation du chevreuil et la plupart ont noté que le régime d'hiver est généralement moins diversifié.

### *III.7.1 - L'alimentation hivernale*

Pendant l'hiver, les chevreuils qui vivent dans des forêts de conifères subsistent en consommant les pousses d'épinette et de sapin, les aiguilles de pins, les rameaux de *Vaccinium* spp., de *Rubus* spp, de *Calluna* spp., tandis que ceux qui vivent dans des forêts de feuillus se nourrissent principalement de jeunes pousses, de bourgeons et d'herbacées. Des observations directes de chevreuils adultes suggèrent qu'ils consomment entre 1700 et 2100 bourgeons d'arbres et arbustes par jour, chacun pesant environ 1g. (Helle 1980, Henry 1978a). Les glands de chêne et les faines de hêtre sont localement abondants et persistent en hiver, le chevreuil peut consommer de grandes quantités de ces aliments concentrés et riches. Dans la partie nord de sa répartition en Europe, le chevreuil peut consommer des quantités considérables de lichens arboricoles (Helle 1980).

Dans les plaines agricoles, les plantes cultivées et les restes de récolte représentent la principale source d'alimentation (Holisova *et al.* 1986a, b), en particulière les épis et les feuilles de maïs, la luzerne, les graines de soja et de blé, les racines de betteraves. La ronce et le *Ligustrum*, qui sont disponibles, et d'autres espèces sauvages complètent le régime (Holisova *et al.* 1986a, b). Dans cet habitat, il n'y a pas de différence dans la composition du régime alimentaire entre les sexes (Turner 1979). Au contraire, dans l'habitat forestier, les mâles consomment 0,12% d'épinettes et aiguilles de pins contre 22,2% pour les femelles (Janson & Padaiga 1975).

L'épaisseur de neige est un facteur important dans le choix des plantes exploitées dans les habitats forestiers, l'accessibilité à des plantes hautes peut augmenter alors que les espèces à croissance rampante peuvent être inaccessibles (Helle 1980). Lorsque la neige est profonde, la limitation des ressources force le chevreuil à subsister sur les aiguilles des conifères mais en

général elles ne dépassent pas 50% de l'alimentation. Quand leur consommation dépasse ce niveau le chevreuil peut perdre 7-8 % de masse corporelle par mois. Dans une situation critique le chevreuil peut tirer une subsistance supplémentaire des écorces d'arbre.

### *III.7.2 - L'alimentation au printemps*

Au printemps, les principaux aliments du chevreuil forestier sont les jeunes feuilles, les bourgeons et les nouvelles pousses de plantes forestières comme *Quercus* spp., *Betula* spp., *Carpinus betula*, ainsi que des plantes herbacées ; il préfère les pousses florifères au début de leur croissance. Au tout début de printemps, lorsque le débourrement des espèces feuillues n'a pas encore eu lieu, le chevreuil consomme des bourgeons en quantité significative. En forêt de feuillus, dès l'apparition des feuilles de hêtre et de chêne, ces deux espèces constituent la base du régime alimentaire ; elles sont fréquemment associées avec des feuilles de ronce et de lierre. Ces aliments à forte valeur nutritive assurent probablement le déroulement des derniers mois de gestation des femelles dans de bonnes conditions (Maizeret & Sung 1984).

Le chevreuil de plaine agricole consomme souvent des céréales, d'autres monocotylédones, des plantes cultivées comme la luzerne et le trèfle, et complètent leur alimentation avec les plantes forestières disponibles (Holisova *et al.* 1986).

### *III.7.3 - L'alimentation estivale*

Le régime alimentaire change considérablement pendant l'été, lorsque le chevreuil forestier montre une forte préférence pour les herbacées dicotylédones (Sokolov & Danilkin 1981) et apparaît moins disposé à se nourrir de feuilles d'arbres et encore moins des monocotylédones. A ce moment, le chevreuil de plaine agricole préfère les jeunes feuilles de maïs, les fleurs, les feuilles de luzerne, de betterave ainsi que le blé, et peut consommer les épis verts de maïs (Holisova *et al.* 1986).

La flexibilité alimentaire du chevreuil apparaît également dans des circonstances particulières, par exemple, au Proche-Orient, lorsque la saison sèche arrive, le chevreuil perd du poids qu'il regagne lorsque la saison des pluies revient, en liaison directe avec la disponibilité des ressources (Wallach *et al.* 2010).

### *III.7.4 - L'alimentation en automne*

En automne, les graines et fruits deviennent disponibles et, avec les herbacées, préférés par le chevreuil. La sélection de cette nourriture de haute énergie permet au chevreuil de constituer quelques réserves de graisse (Hewison *et al.* 1998) qui peuvent l'aider à survivre à la période

potentiellement critique de la seconde moitié de l'hiver et au début du printemps (Hofmann 1978a). Le chevreuil forestier préfère les jeunes pousses, tandis que le chevreuil de plaine agricole exploite les cultures non récoltées, betteraves sucrières, pommes de terre, maïs et céréales sauvages (Holisova *et al.* 1986 a, b).

Les glands représentent un aliment très important pour le chevreuil, surtout en hiver et en automne, même si la production de glands est faible, il les cherche partout. (William & Schwede 1993).

### **III.8 - Variabilité nutritive**

#### **III.8.1 - Digestibilité**

Les mammifères herbivores doivent subvenir à leurs besoins en utilisant des sources de nourriture à faible valeur énergétique et dont la teneur en nutriments indispensables varie beaucoup selon les espèces. Les ruminants ont développé un appareil digestif complexe qui leur permet de stocker une grande quantité d'aliments végétaux et d'en assurer une dégradation poussée. Chez les plus petites espèces, le système polygastrique approche cependant de sa limite d'efficacité car la taille du rumen est fortement limitée par les contraintes anatomiques globales, ainsi le contenu du rumen correspond à 7% de poids corporel chez le chevreuil. Le chevreuil, qui possède un métabolisme élevé du fait de sa petite taille (Van Soest 1982), présente des exigences nutritionnelles fortes et subvient à ses besoins en pratiquant un choix rigoureux des espèces consommées, qui exclut d'emblée celles qui ne possèdent pas une valeur énergétique suffisante. En été la digestibilité des feuilles d'arbres et arbustes est supérieure à 50% pour toutes les espèces, elle est même parfois très forte, comme dans le cas de *Cornus* spp. (77%). Les herbacées monocotylédones (poacées, carex) ont par contre une digestibilité voisine de celle de la paille de blé (40%) (Maizeret 1991). *Ruscus aculeatus* et *Rubia peregrina* ont également des digestibilités inférieures à 45%. En hiver, la digestibilité des carex et de la ronce atteignent aussi un niveau très bas (31%). Il est donc logique que les aliments comme les poacées et les carex soient peu consommés puisque leur digestibilité est inférieure à 45% et qu'elle ne permettrait pas de couvrir les besoins de maintenance des adultes (Maizeret *et al.* 1991).

Le chevreuil peut toutefois changer son régime en fonction de la disponibilité et de la qualité des ressources mais aussi de sa capacité digestive. Ainsi, il peut consommer plus de poacées quand les autres aliments sont moins disponibles comme pendant l'hiver ou parce qu'il y a compétition avec un autre herbivore dans le même habitat (Hulbert & Andersen 2001).

La qualité nutritive des plantes varie en fonction de l'espèce, de la richesse de sol et du climat, alors que chaque espèce a plusieurs valeurs nutritives, le ratio feuilles/tiges changeant selon le

stade phénologique. Quand les feuilles d'une espèce représentent une biomasse plus grande que les tiges alors la qualité nutritive de la plante devient plus forte parce que les feuilles contiennent moins de fibres que les tiges. Il y a trois stades phénologiques différents selon l'indice feuilles/tiges, ce sont la phase végétative, la floraison et la maturité, En général, la plante possède plus de protéines et de sucres et moins de fibres durant la phase végétative que pendant la floraison et la maturité (Arzani *et al.* 2004).

La digestibilité est significativement corrélée négativement avec la teneur en fibres, chaque augmentation des fibres réduit la digestibilité alors que la teneur en protéines peut augmenter la digestibilité, la flore du rumen devenant plus active à dégrader les aliments ingérés (Church 1974).

En général, la qualité nutritive des aliments est mesurée par l'énergie et les protéines procurées qui sont les composantes les plus importantes pour les herbivores. La digestion libère l'énergie contenue dans les items sous forme de carbohydrates des parois cellulaires (pectine, hémicellulose, cellulose) et de contenus cellulaires (sucres solubles, amidon et protéines). La lignine réduit la digestibilité car elle n'est pas digestible.

### *III.8.2 - Composition chimique*

L'utilisation des plantes par le chevreuil est corrélée négativement avec le contenu en fibres. Consommateur sélectif, le ratio consommé/disponible dépend de la concentration en sucres solubles, mais pas du contenu en protéines, mais il peut utiliser des espèces qui sont riches en protéines et composés phénoliques (Tixier *et al.* 1997).

La composition chimique des items consommés durant un cycle annuel par le chevreuil en milieu forestier a été estimée pour la teneur en eau, en protéines brutes, en fibres, en substances minérales, en azote libre et pour leur valeur calorique (Drozd 1979). La teneur en eau varie avec les saisons, diminuant quand la saison de croissance végétale avance. Ainsi, les jeunes branches contiennent en moyenne 76% d'eau pendant le mois de mai, teneur qui devient moins de 65% en été et presque 50% en automne ; elle diminue encore plus brutalement pendant l'hiver après la chute des feuilles avec entre 35% et 42% d'eau seulement (Drozd 1979). La teneur en protéines est maximale dans les nouvelles pousses pendant le mois de mai (22%), elle diminue en été (18%), puis en automne (10%) et en hiver (6,5%). Les substances minérales atteignent un maximum en mai (8%) et un minimum en décembre (3,5%) contrairement à la teneur en fibres qui passe de 13,9% en mai à 40% en hiver. La valeur calorique moyenne des aliments ligneux est en général de 4,8 kcal/g.

La consommation de biomasse végétale durant 24 heures varie au cours du cycle annuel de 70-80g MS/kg<sup>0.75</sup>) au printemps à 60-70g en été et 40-50g en hiver. (Drozd 1979). La composition chimique des glands permet au chevreuil d'obtenir une grande quantité d'énergie, chaque gramme contenant 50% d'eau et 11-30% de matière grasse procure 17kJ d'énergie, mais aussi 7-11% de composés phénoliques ; l'azote libre représente 80-90% de matière sèche (MS) (Shimada 2001).

La tolérance du chevreuil envers les tannins, présents notamment dans les feuilles de ligneux, dans les fruits et dans certaines herbacées mais quasiment absents dans les poacées, lui permet de consommer des aliments riches en nutriments souvent associés à des métabolites secondaires (Tixier & Duncan 1998).

## **IV - Azote et phosphore**

### ***IV.1 - Deux composants essentiels***

L'azote est un composant essentiel des enzymes qui contrôlent les réactions d'assimilation et de dégradation du carbone et des autres éléments, c'est aussi un constituant essentiel de la matière organique puisqu'il entre dans la composition des acides aminés, de l'ADN et autres substances, indispensables à la croissance et au développement des plantes et des animaux. Du fait de son rôle crucial dans les processus biochimiques du monde vivant, l'azote limite la production dans les écosystèmes tant terrestres que marins. Il existe notamment une relation directe entre la croissance végétale, le rendement et la disponibilité en azote de sol (Bottomley 1992). L'azote, qui se rencontre principalement sous forme gazeuse (N<sub>2</sub>) dans l'atmosphère, n'est pas directement utilisable par les plantes. Au contraire, le CO<sub>2</sub> est puisé directement dans l'atmosphère par les végétaux assurant la photosynthèse (Broughton 1983). L'azote gazeux est rendu disponible par sa transformation biologique en composés assimilables tels que les nitrates NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et l'ammoniaque NH<sub>3</sub>, l'azote sous ces formes est appelé l'azote fixé. Alors que l'azote atmosphérique constitue environ 78% de l'air, la quantité d'azote contenue dans les végétaux terrestres et les sols est relativement faible (Quispel 1974). Pour les plantes, la principale source d'azote est la litière en cours de décomposition sous l'action microbienne. La minéralisation de l'azote dépend des espèces microbiennes, de la qualité de la litière végétale, de l'humidité, d'autres propriétés du sol (Paul & Clark 1996) et de la déposition atmosphérique qui varie selon la topographie locale.

L'efficacité de l'utilisation de l'azote alimentaire absorbé par l'animal est appelée valeur biologique (Mitchell 1924) ; elle est variable en fonction de la source des protéines, de leur composition en acides aminés, de leur digestibilité, et de l'animal (âge, statut reproducteur, Robbins 1982). Chez le chevreuil de Virginie, le chevreuil européen et le renne *Rangifer*

*tarandus*, à la même saison et dans le même habitat, le contenu d'azote dans la panse montre le même mode de variation. Les caractéristiques communes sont :

- la capacité des ruminants à maintenir assez constantes les conditions dans le rumen afin de lui assurer une fonction efficace,
- la capacité de ces espèces à compenser les faibles niveaux d'azote issu de l'alimentation par le recyclage de l'azote dans le rumen (recyclage à travers les générations successives de populations microbiennes),
- l'apparente capacité à compenser lorsque la qualité globale de l'alimentation est moindre, en particulier en automne et hiver.

Les organismes vivants ont également besoin du phosphore, un constituant majeur des acides nucléiques, des membranes cellulaires et des systèmes de transfert d'énergie ; le manque de phosphore limite la productivité des plantes (Richey 1983, Maybeck 1982). Le phosphore n'est pas présent en quantité appréciable dans l'atmosphère, le cycle du phosphore n'implique que les sols et les compartiments aquatiques. La source principale du phosphore est la roche mère (apatite), il est libéré par une action chimique sous l'effet de l'érosion. Dans la litière végétale le phosphore est transformé par des champignons, bactéries, mycorhizes, voire les racines de plantes, sous forme organique et il est absorbé par les plantes sous l'action d'enzymes (phosphatases) (Booth 2005). Ainsi, le phosphore prend différentes formes dans l'environnement, le phosphore organique (il est dans la matière organique vivante ou morte) et le phosphore inorganique (ortho-phosphate  $PO_4^{3-}$ , phosphore colloïdal). Sous certaines conditions de pH du sol, le phosphore entre en réaction avec certains minéraux du sol, comme le fer et l'aluminium, pour former des composés insolubles qui ne sont pas disponibles pour les organismes vivants (Graham & Duce 1979).

L'intérêt pour l'étude des variations de N et P dans les plantes est récent (Schmidt 1997, Aerts & Chapin 2000, Güsewell & Koerseman 2002, Augustine *et al.* 2003, Güsewell 2004). Le ratio N/P devient un paramètre important pour identifier les éléments limitant la production des plantes (Tessier & Raynal 2003).

Les herbivores augmentent la disponibilité d'azote dans les prairies (Hobbs 1996, Knapp 1998, Hamilton & Frank 2001). Par contre, en milieu forestier, les herbivores induisent une diminution de la matière organique, des nitrates et de l'ammonium dans le sol. Par conséquence, la vitesse de minéralisation de l'azote est réduite (Kathryn *et al.* 2004) et le ratio (N/P) foliaire diminue (Carline *et al.* 2005).

#### ***IV.2 - Méthodes pour mesurer l'azote et le phosphore***

Les concentrations d'azote (N) et de phosphore (P) dans le régime des ongulés, sont souvent évaluées par leurs teneurs dans les fèces. Cependant certains auteurs ont émis des doutes sur la validité de l'azote fécal pour mesurer l'azote alimentaire (Massey *et al.* 1994). En effet, la teneur en azote fécal est augmentée en cas d'ingestion de tanins (Hobbs 1987, Robbins *et al.* 1987, Massey *et al.* 1994). L'azote fécal des ruminants dépend aussi de l'état physiologique de l'animal (Van Soest 1982), il augmente lorsque l'animal puise dans ses réserves (catabolisme musculaire). Par contre le phosphore fécal est un bon index du phosphore alimentaire, indépendamment de l'état physiologique.

#### ***IV.3 - Transfert par les herbivores***

La balance du phosphore varie en fonction de l'apport dans l'alimentation et de la saison. Dans les régions tempérées, les herbivores sauvages sont exposés aux changements saisonniers des flux nutritifs, résultat de la variabilité de l'alimentation, mais aussi de la reproduction et du métabolisme (Moen 1978). Par exemple, la rétention est plus grande (0,19% du phosphore ingéré) pour le chevreuil de Virginie durant l'automne en raison de la croissance des bois (Massey *et al.* 1994). Récemment, il a été montré que ces minéraux indispensables influent sur la distribution spatiale des herbivores (McNaughton 1988, Freeland & Choquenot 1990), les mouvements saisonniers d'un habitat à l'autre étant corrélés aux changements des concentrations en minéraux de l'alimentation (McNaughton 1990). Le défaut de phosphore est le plus remarquablement limitant chez les herbivores ruminants dans le monde (McDowell 1985). L'hétérogénéité du paysage associée à la diversité des communautés végétales est reflétée dans l'excrétion en azote et phosphore par les animaux (Ueno *et al.* 2007).

### **V - Les questions étudiées dans cette thèse**

La plasticité comportementale d'une espèce en fonction du milieu conditionne son succès dans les paysages fragmentés. Le chevreuil européen est un exemple remarquable de cette plasticité chez les ongulés, cette espèce a récemment étendu sa répartition à partir de son habitat forestier d'origine jusque dans les plaines agricoles ouvertes.

Cette importance plasticité du comportement en réaction à la structure du paysage est une caractéristique majeure que devraient prendre en compte les modèles qui prévoient les effets des changements du paysage sur la répartition et la dynamique des populations de l'espèce. L'inclusion d'une stratégie comportementale dans laquelle un accroissement de la taille du groupe peut compenser le manque de couverture forestière permet de mieux modéliser la taille



d'une population de chevreuil, sa persistance et de sa capacité à s'accommoder de la fragmentation (Jepsen & Topping 2004).

Au cours du dernier siècle, la fragmentation du paysage a induit une hétérogénéité spatiale importante dans la qualité des habitats, en particulier dans les agrosystèmes, avec des conséquences probables sur les populations de cervidés. Ainsi une étude dans le sud de la France (canton d'Aurignac) a montré que dans un gradient de fragmentation de la forêt jusqu'à une plaine agricole les faons qui vivent dans le secteur plus ouvert sont plus lourds de 20% que ceux qui résident dans un milieu strictement forestier (Hewison *et al.* 2009), sans doute en liaison avec une alimentation plus riche en nutriments.

Dans ce contexte, il est apparu nécessaire d'étudier comment l'hétérogénéité du paysage, par conséquent la variabilité spatiale et temporelle des ressources végétales, peut influencer la composition du régime alimentaire du chevreuil. Plus précisément, quelles sont les plantes-clés dans chaque habitat en fonction des saisons ? Si plusieurs régimes alimentaires sont mis en évidence, ont-ils les mêmes valeurs nutritives, ou bien la variabilité de la composition floristique du régime induit-elle une variabilité nutritive spatiale et temporelle ? Toutes ces questions seront abordées dans le deuxième chapitre.

Comme la fragmentation du paysage offre plusieurs choix alimentaires au chevreuil, il est supposé qu'en milieu ouvert, composé de plusieurs habitats dont les champs cultivés, le régime alimentaire contiendra plus de plantes cultivées qu'en milieu strictement forestier, où les glands devraient représenter un item important. Le cycle annuel induit des changements saisonniers des communautés végétales et par conséquent de la composition floristique des ressources disponibles. Ces variations spatio-temporelles doivent se traduire par des qualités nutritives différentes ; lorsque le régime contient des plantes cultivées il doit être de meilleure qualité qu'un régime constitué de plantes forestières. Ces hypothèses relatives à la composition floristique et à la qualité nutritive en fonction de la structure de paysage et de la saison seront évaluées dans le premier article.

Dans un agrosystème, les milieux ouverts offrent au chevreuil des poacées en quantité importantes (blé, maïs, orge, ray-grass et autres poacées de prairies. Bien que le chevreuil soit surtout brouteur, est-il capable de consommer ces ressources ? Une analyse microscopique des fèces illustrera la variation de consommation des poacées, tout en complétant l'étude du régime alimentaire par des collectes au printemps, saison non échantillonnée dans le premier article, basé sur l'analyse du contenu de panses. Comme précédemment cette analyse, qui compose le deuxième article, évaluera les variations saisonnières de cette composante particulière du régime en fonction de la structure du paysage.

Alors que les propriétés biologiques du sol et les concentrations de nutriments dans les plantes sont largement étudiées, le rôle des herbivores dans le transfert des nutriments est rarement abordé et seulement dans un habitat homogène ou simpliste (Seagle 2003). C'est pourquoi nous avons tenté d'évaluer l'existence d'un transfert des nutriments dans un paysage hétérogène, en utilisant encore comme modèle le chevreuil dans l'agrosystème du canton d'Aurignac qui présente une variabilité de la quantité d'azote et de phosphore dans les fèces collectées dans différents habitats (Abbas *et al.* sous presse).

Alors que de nombreuses recherches s'attachent à quantifier les impacts négatifs des ongulés, en particulier du cerf élaphe; il n'existe aucun modèle pour évaluer la dynamique du transfert de nutriments. Modéliser les quantités d'azote et de phosphore transférées par les excréments des animaux entre habitat ouvert (prairies et cultures) et forestier a été l'objectif développé dans le troisième article. Outre l'évaluation de la fertilisation du sol par l'apport de nutriments, le modèle construit sur des données associant les temps d'activité, l'occupation de l'espace et la quantité de biomasse fécale produite par les chevreuils, délivre des informations sur les cycles de l'azote et du phosphore en forêt tempérée.

# CHAPITRE I : MATERIEL ET METHODES

## I - Le site d'étude

Le site d'étude, dans le canton d'Aurignac, est un territoire localisé dans le sud-ouest de la France, au sud de Toulouse. Le climat est de type océanique. La moyenne annuelle des températures est de 11-12 °C. La moyenne annuelle des précipitations est de 800 mm. La topographie est vallonnée, avec une altitude qui varie entre 250 et 400 m. Le paysage est composé d'un mélange de prairies (34% de la surface totale), champs cultivés (33%), de haies (7%), de bosquets, bois et forêts (21%). Autour de la forêt de Fabas (800 ha), plusieurs milieux intègrent des éléments forestiers, produisant un gradient de couverture forestière depuis un milieu fermé jusqu'à une zone très ouverte. Les champs cultivés sont occupés à 51% par du blé (*Triticum* spp.), à 15% par du tournesol (*Helianthus annuus*), 10% par du maïs (*Zea mays*), 5% par du soja (*Soja hispida*), 8% par du sorgho (*Sorghum vulgare*), 4% par du colza (*Brassica rapus*). Les prairies sont de quatre types en fonction des poacées dominantes : 1 - prairie à *Holcus lantatus* et *Lolium perenne*, 2 - prairie à ray-grass et *L. perenne*, 3 - prairie à *Dactylis glomerata* et *Festuca arundinacea*, 4 - prairie à *Festuca rubra* et *Agrostis capilaris*, l'espèce dominante étant *Brachypodium sativa*. La forêt, semée d'espèces exotiques (*Pseudotsuga menziesi*, *Pinus* spp., etc.), est composée essentiellement de *Quercus* spp. et *Carpinus* spp., accompagnés de *Lonicera periclymenum*, *Cornus* spp., *Acer* spp., *Hedera helix*, *Fagus sylvatica*, *Populus* spp., *Ulmus campestris*, *Rubus* spp. et *Ligustrum vulgare* (Bohn *et al.* 2004). La strate herbacée est composée d'espèces de plusieurs familles : rosacées, solanacées, polygonacées, astéracées et poacées.

La structure du paysage est décrite sur la base de pixels de 20 x 20 m issus d'une photo-interprétation et de relevés annuels de la couverture végétale des champs cultivés (Cargnelutti 2003, 2007, Figure 2).

## II - La population de chevreuils

La population de chevreuils étudiée depuis une dizaine d'années est chassée en battue avec des chiens de septembre à janvier et à l'approche de juin à août (mâles seulement). Les équipes de chasse sont organisées au niveau communal. La densité de chevreuils dans la forêt centrale a été estimée à environ 20 chevreuils /100 ha (Reby *et al.* 1998), pour atteindre récemment 34,3 chevreuils /100 ha (Hewison *et al.* 2007). Hors de la forêt, la densité n'est que de 4,0 à 7,9 chevreuils /100ha. La variabilité de l'estimation des densités est assez faible et similaire dans le paysage ouvert (CV de 25,9%) et dans la forêt (CV de 25,3%) (Hewison *et al.* 2007).

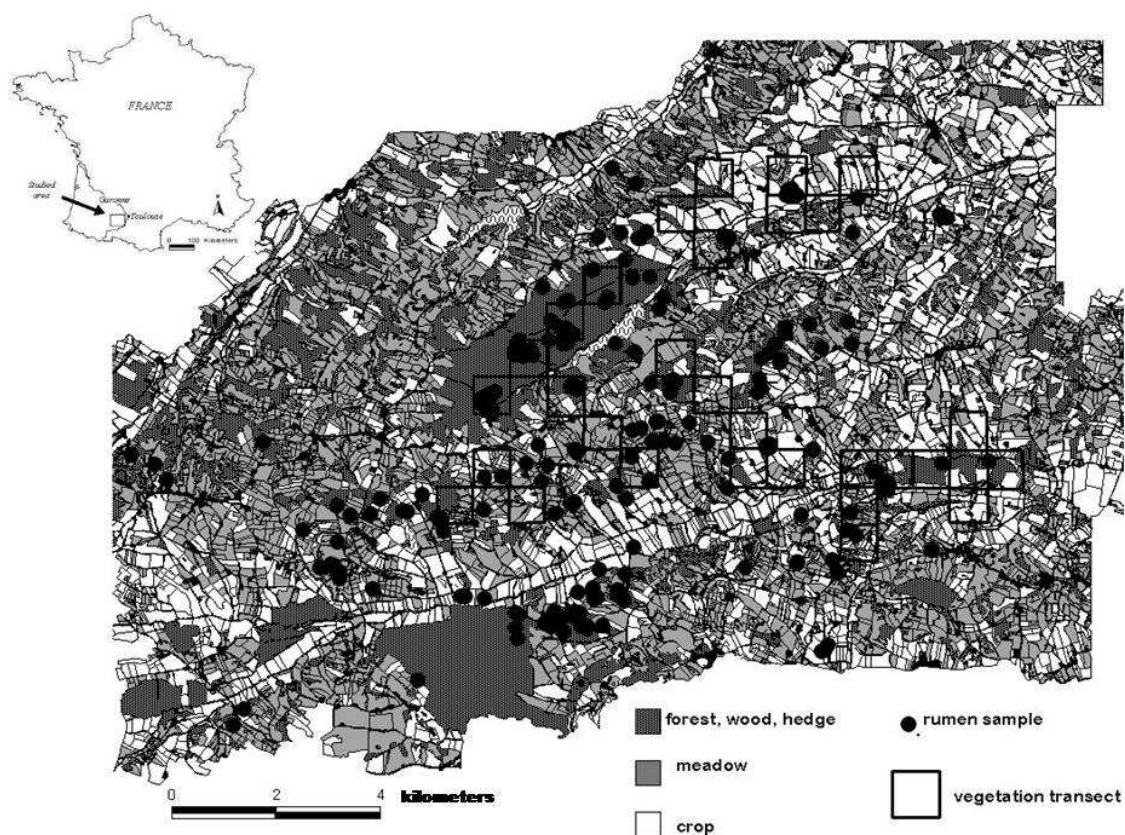


Figure 2 : Site de l'étude, principaux habitats illustrant le gradient d'ouverture du paysage.

### III - Méthode d'analyse de régime alimentaire

En raison des différences dans la disponibilité des aliments, la qualité et la quantité de la nourriture disponible peuvent subir des changements majeurs au cours des saisons, mais la variation dans l'alimentation annuelle est encore plus grande selon la méthode d'analyse et la localisation des prélèvements au cours des saisons. Afin de comparer la composition du régime alimentaire entre saisons, il faudra utiliser la même méthode d'analyse et les mêmes habitats de collecte.

Chaque méthode présente des avantages et des inconvénients. L'observation directe du prélèvement de végétation par les animaux connaît des limites quant à la possibilité d'observation des animaux de manière continue, dans le temps et dans l'espace. Elle permet de recueillir des données très précises sur les choix successifs des espèces végétales et sur leur importance volumétrique pendant les heures du jour. Soulignons toutefois la difficulté de multiplier ce type

d'observation pour obtenir des échantillons représentatifs à la fois d'une population et d'un site déterminé.

L'observation a posteriori en parcourant méthodiquement une forêt se révèle satisfaisante pour ce qui est de la détermination d'une échelle préférentielle d'appétence des espèces disponibles. Parfois, en effet, les indications font défaut quant à la période de l'année au cours de laquelle ces plantes ont été prélevées et quant à l'espèce animale qui les a consommées. Aussi l'observation répétée, tout au long de l'année, de l'abrouissement de la végétation par échantillonnage de placettes disséminées dans un territoire d'étude (Picard 1975) présente-t-elle des avantages évidents.

L'analyse des contenus stomacaux présente des difficultés majeures :

- la récolte d'échantillons représentatifs, ce qui implique la disponibilité en rumens, donc en animaux abattus en nombre et aux différentes époques de l'année, avec la difficulté d'obtenir des échantillons en dehors de la saison de la chasse. En conséquence il faudrait obtenir des dérogations de tir ou procéder à des prélèvements sous anesthésie au moyen d'un trocart et de doigts mécaniques (Goffin *et al.* 1976),

- la connaissance de la vitesse de dégradation dans le rumen des aliments ingérés. Variable d'un végétal à l'autre et d'un bol alimentaire à un autre (Oleff *et al.* 1993, Blanchard *et al.* 1993), elle risque de fausser sérieusement les conclusions sur l'importance relative de chaque espèce végétale dans l'alimentation des animaux. La détermination de la vitesse de dégradation des différents végétaux par la méthode de la fermentation *in vitro* montre que les analyses qualitatives et volumétriques des espèces végétales, en particulier les composantes non ligneuses des aliments, ne sont pas d'une interprétation simple. Il est ensuite difficile de reconnaître certains petits fragments (Clauss *et al.* 2002, Sparks *et al.* 1968). Le remplissage de rumen (Holisova *et al.* 1982) est variable en fonction des saisons, le tamisage (2-5 mm) fait perdre les fractions très petites. Tout ceci contribue à une sous-représentation des parties végétales moins fibreuses comme les fruits.

L'analyse microscopique des fèces est utilisée aussi bien pour les animaux sauvages que domestiques (Alipayo *et al.* 1992). Elle est également particulièrement utilisée dans le cas d'études comparatives (Butet 1985). De plus, c'est une méthode non invasive qui permet d'étudier le régime alimentaire en dehors de la période de chasse. Une collecte de fèces réalisée tous les mois de l'année permet de couvrir la période printanière et estivale durant laquelle les besoins alimentaires sont souvent les plus importants pour de nombreuses espèces animales (période faisant suite aux restrictions hivernales, période de mise bas...). Cependant cette méthode n'est pas suffisamment fiable pour une estimation quantitative précise du régime

alimentaire (Maizeret *et al.* 1986), car elle ne prend pas en compte les espèces dont les caractéristiques de l'épiderme ne résistent pas à l'action digestive des animaux (cas du chèvrefeuille *Lonicera periclymenum*, Guilhem *et al.* 1995). De même, les ratios entre fragments identifiés dans les fèces ne reflètent pas exactement la consommation des items (Cornelis *et al.* 1999) en raison de la digestibilité différentielle des espèces ingérées (Gill *et al.* 1983). En revanche, l'analyse microscopique des fèces se révèle très informative pour étudier l'évolution de la consommation d'espèces aux épidermes résistants (cas du lierre (*Hedera helix*) ou des poacées en général).

### III.1 - L'échantillonnage des rumens

Des panses de chevreuil ont été prélevées peu après l'abattage des animaux pendant la saison de chasse, en automne-hiver pour les deux sexes et en été pour les seuls mâles. Chacune des 136 panses collectées de 2003 à 2007 a été localisée puis congelée jusqu'au moment de l'analyse. Un buffer est cerclé autour du point où l'animal a été tué, de rayon variable en fonction de la surface du domaine vital qui dépend de la proportion de bois dans le paysage ; le domaine vital augmente quand l'habitat devient plus ouvert. Trois tailles de buffers ont été choisies : 130 ha quand l'animal se trouve en milieu ouvert et que le pourcentage de bois ne dépasse pas 15%, 45 ha quand l'animal se trouve en milieu forestier et que le pourcentage de bois fait plus de 80%, 78 ha en situation intermédiaire entre les deux précédentes (figure 3).

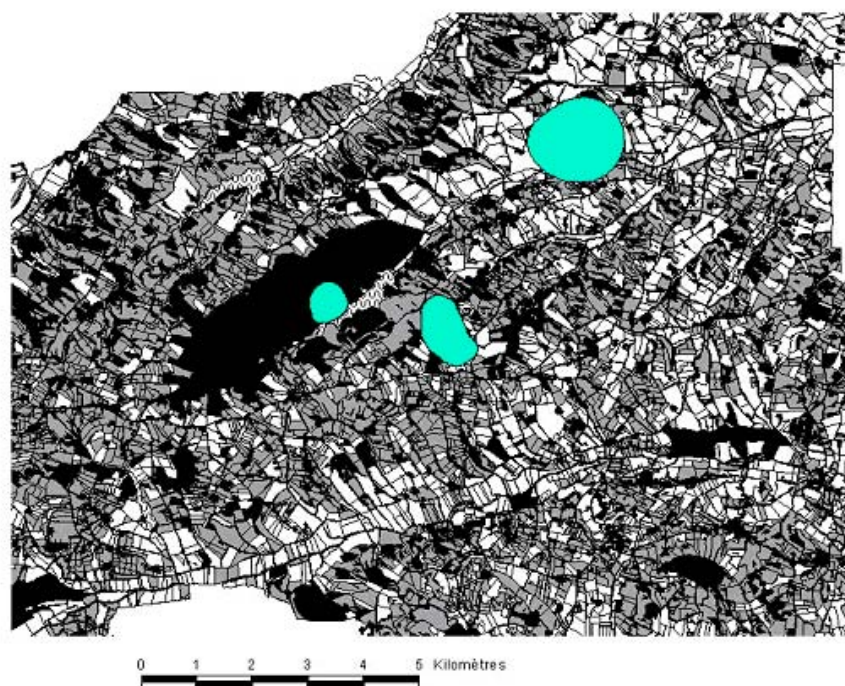


Figure 3 : Taille des buffers en fonction de la proportion de bois dans le paysage.

A l'automne 2004, la production de glands a été faible contrairement aux autres années, aussi les panses ont été classées en 5 périodes différentes : l'automne sans glands (21 septembre au 30 novembre 2004), l'automne avec glands (21 septembre au 30 novembre les autres années), l'hiver sans glands (1er décembre 2004 au 28 février 2005), l'hiver avec glands (1 décembre au 28 février les autres années) et l'été (1er juillet au 20 septembre). Cette classification en fonction de la production de glands repose sur les mesures régionales effectuées par l'Office National des Forêts.

### ***III.2 - L'analyse de la composition floristique du contenu du rumen***

Ce procédé consiste à prélever sur des animaux morts, une partie du contenu du rumen pour la soumettre ensuite à un examen qualitatif et quantitatif (Maizeret *et al.* 1991). Le contenu du rumen est homogénéisé, puis un échantillon d'environ 100g est déposé dans un cristalliseur. Trois tamis (5, 2 et 0,5 mm) sont superposés sous un robinet d'eau, puis le contenu du cristalliseur, versé dans le tamis supérieur, est rincé abondamment de manière à évacuer tous les fragments inférieurs à 2 mm. La partie analysée est contenue dans les tamis de 5 et 2 mm. La fraction contenue dans le tamis de 0,5 mm sera seulement séchée et pesée. Les tamis de 5 et 2mm sont successivement renversés au-dessus d'un grand entonnoir placé au-dessus d'une petite passoire, les tamis sont douchés délicatement de manière à décrocher les fragments végétaux. Ensuite tous les fragments végétaux sont triés sous une loupe binoculaire (feuille, tiges, fruits, graines...) en fonction des critères suivants : la nervation, la pilosité, le bord du limbe (lisse, denté...), la texture du fragment et la couleur. Un premier tri grossier est effectué en séparant dans différentes coupelles les fragments qui semblent identiques. Un second tri plus minutieux dans chacune des coupelles complète l'échantillonnage. Pour l'essentiel, les fragments sont comparés à une banque d'échantillons de végétaux (réhydratés) susceptibles d'être consommés par l'animal. Ces échantillons ont été au préalable identifiés, séchés et stockés. Cette technique est certainement la plus rapide et peut être suffisante pour les espèces très courantes (*Rubus* spp., *Hedera helix*) dont les caractéristiques morphologiques laissent peu de doute. Par contre la grande difficulté réside dans l'ensemble des fragments qui n'auront pas pu être identifiés par cette méthode.

Pour remédier à cela, nous avons utilisé une méthode complémentaire mise au point par J. Rech (Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse) basée sur l'observation des éléments anatomiques des végétaux. En effet, les espèces ont souvent des combinaisons de caractères anatomiques qui leurs sont propres (forme des cellules, forme et type de poils, forme et disposition des stomates,...). Cette méthode nécessite un matériel plus spécifique (microscope équipé d'un système de saisie

d'image). Elle est possible lorsque les fragments sont de taille supérieure à 4mm) et peu décomposés. Pour cela nous avons réalisé un référentiel photographique numérique d'épidermes de végétaux susceptibles d'être consommés par les chevreuils auquel nous avons pu comparer les épidermes des groupes de fragments indéterminés avec la première méthode. Les éléments sénescents et filandreux sont restés indéterminés dans la plupart des cas.

### ***III.3 - L'analyse chimique de la qualité nutritive de l'alimentation***

En général, la qualité nutritive des aliments est mesurée par l'énergie et les protéines qui sont les composantes les plus importantes pour les herbivores. La digestion libère l'énergie contenue principalement dans les carbohydrates des parois cellulaires (pectine, hémicellulose, cellulose) et le contenu cellulaire (sucres solubles, amidon et protéines). La lignine réduit la digestibilité car elle n'est pas digestible.

Pour connaître la disponibilité alimentaire dans la zone d'étude (biomasse disponible par saison, par groupe floristique et par type d'habitat) et évaluer la qualité nutritive de chaque végétal, quatre campagnes de prélèvements ont été réalisées sur la zone d'étude au cours de l'année 2005, une pour chaque saison (février, mai, août, novembre). Toute la végétation a été prélevée sur 417 à 565 placettes de 25 x 25 cm sur une hauteur de 120 cm distribuées dans les cinq principaux habitats (prairies, champs cultivés, haies, bosquets, forêt). Ces placettes ont été disposées de manière systématique tous les 150m en milieu ouvert et tous les 100m en forêt en raison d'une disponibilité végétale moindre. Les différentes espèces ou groupes d'espèces de chaque placette ont été déterminés, puis séparés par items regroupés par habitat et saison, par exemple tous les éléments de ronce collectés dans toutes les placettes de haies au mois du mai. Ces échantillons ont alors été étuvés à 60°C pendant 3 jours, pesés avec une précision de 0,01g et conservés jusqu'à l'analyse chimique réalisée en 2009.

Cette analyse a été réalisée suivant la méthode Van Soest (Van Soest 1963, Van Soest & Wine 1967) qui consiste à isoler les différentes fractions pariétales (fibres) contenues dans la végétation et de déterminer la proportion de chacune de ces fractions (hémicellulose, cellulose, lignine). Des traitements successifs aux détergents neutre et acide puis à l'acide sulfurique à 72% conduisent à l'obtention de trois résidus appelés : fibres au détergent neutre (NDF), fibres au détergent acide (ADF) et lignine sulfurique (ADL). L'ADL (Acid Detergent Lignin) est obtenue par action de l'acide sulfurique 72%, la lignine ayant la propriété d'être insoluble dans l'H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentré. Cette technique présente des difficultés de réalisation lorsqu'elle est appliquée à des échantillons ayant une teneur élevée en amidon (maïs) ou en protéines. C'est pourquoi des modifications ont été proposées (Robertson & Van Soest 1977, Giger *et al.* 1979, Giger 1989) portant essentiellement



sur des prétraitements enzymatiques. Ainsi pour les échantillons à teneur élevée en amidon, nous avons ajouté 500µl de Termamyl.

Le résidu ADL ne contient pas en réalité la totalité de la lignine, en effet, une partie, la plus fragile, a pu être solubilisée lors des précédentes étapes (Riquet 1979), de plus, le résidu peut être contaminé par des tanins (Barry & Manley 1986). La différence NDF - ADF est une approximation des hémicelluloses, alors que la différence ADF - ADL est une approximation de la cellulose.

Pour chaque plante la concentration en azote total est déterminée en utilisant le méthode de CN gaz (Leco Corporation, St Joseph, USA) (Robbins 1993, Brown *et al.* 1995). Enfin, le contenu cellulaire (avec la pectine), la fraction la plus facile à digérer, est calculée par :  $100 - \text{NDF} = \text{CC}$ .

La qualité nutritive de chaque panse est calculée par :

$$C_j = \sum C_{ij} * D_i \quad \text{où}$$

$C_j$  = teneur des nutriments j dans le rumen, j = Hem, Cell, CC, N, ADL

$D_i$  = proportion des items végétaux dans le rumen (% DM)

$C_{ij}$  = concentration des nutriments j dans l'item i (% DM)

La qualité nutritive a été calculée pour 113 rumens en raison du manque de données d'analyse chimique pour certaines espèces et certains items non identifiés (tableau 5).

#### ***III.4 - L'analyse microscopique des fèces***

Des fèces ont été récoltées lors de parcours de prospection sur l'ensemble du site d'étude en février, mars, octobre, novembre et décembre 2008, janvier, juillet et août 2010, avril, mai, juin et septembre de 2008 à 2010 (tableau 6). Elles ont été prélevées au stade "fraîches" c'est-à-dire encore recouvertes d'une couche de mucus, puis conservées dans une solution de formaldéhyde à 10 % ou à sec dans un sachet plastique. Plus tard elles sont délitées manuellement, mélangées et placées 15 minutes dans un bain agité de NaOCl, ensuite la préparation est passée sur un tamis à maille de 2 mm. Une fraction de la matière végétale restante (environ 0,0015 g) est ensuite déposée sur lame et placée sous un gel à base de glycérine. La détermination des fragments d'épidermes se fait sous un microscope Leitz Dialux 20 à grossissement 100 équipé d'une caméra. Pour la majorité des espèces végétales examinées, la face ventrale des feuilles offre un plus grand nombre de critères d'identification que la face dorsale (forme des cellules, densité des stomates, présence de poils) (Putman 1984, Maizeret *et al.* 1986, Holisova *et al.* 1986, Degrez & Libois 1991).

Tableau 5 : Valeurs nutritives des plantes qui sont disponibles dans le paysage en fonction des saisons : moyenne [écart-type] (quand il y a deux valeurs dans un même carré, la valeur haute correspond au milieu ouvert, la valeur basse à la forêt) (Aut. = automne).

Plante	ADL %			Hemicellulose %			Cellulose %			N %			Contenu cellulaire %		
	Eté	Aut.	Hiver	Eté	Aut.	Hiver	Eté	Aut.	Hiver	Eté	Aut.	Hiver	Eté	Aut.	Hiver
<i>Crataegus</i>	16,47 [0,67]	14,62 [2,51]	-	10,21 [0,47]	4,72 [0,93]	-	5,26 [0,25]	4,89 [2,30]	-	1,44 [0,00]	1,48	-	68,04 [0,04]	75,74 [0,72]	-
Céréale paille	3,12 [0,27]	5,52 [0,67]	2,10 [0,69]	18,15 [1,52]	22,10 [0,23]	18,55 [0,30]	9,87 [0,14]	18,29 [1,09]	11,42 [1,39]	1,48	2,89	3,43	68,85 [1,66]	54,07 [0,65]	67,92 [0,39]
<i>Quercus</i>	14,56	7,65 [1,42]	-	3,51	13,10 [1,65]	-	11,82	5,40 [0,11]	-	2,31	1,91	-	70,10	73,83 [3,18]	-
<i>Lonicera</i>	12,45	15,27	-	5,01	2,29	-	7,03	10,13	-	1,86	2,23	-	75,52	72,31	-
Asteraceae	29,90 [1,16]	17,83 [1,28]	-	12,55 [2,09]	7,50 [0,46]	-	2,45 [0,44]	3,88 [1,63]	-	2,81	2,36 [0,15]	-	55,08 [1,37]	70,74 [1,76]	-
<i>Cornus</i>	15,71	10,13 [0,14]	-	7,46	5,44 [0,38]	-	0,66	0,80 [0,06]	-	1,67	1,94	-	76,17	83,61 [0,18]	-
<i>Acer</i>	-	20,43	-	-	10,47	-	-	14,28	--	-	2,31	-	-	54,82	-
Ceraniaceae	-	9,58 [4,16]	10,73 [2,27]	-	8,79 [2,73]	7,18 [1,96]	-	9,70 [5,98]	5,89 [1,72]	-	2,46 [0,23]	2,205 [0,37]	-	71,91 [0,91]	76,18 [1,95]
<i>Quercus</i> (glands)	-	11,85 [3,52]	11,35 [2,08]	-	11,50 [2,12]	7,77 [0,32]	-	4,67 [2,38]	5,67 [2,41]	-	1,04	1,04	-	75,20 [0,01]	75,20 [0,01]
		9,10 [1,79]			6,58 [1,76]			4,89 [0,71]			0,96 [0,06]			71,95 [7,31]	
	8,50 [3,28]	7,24 [3,52]	13,33 [7,72]	30,15 [3,00]	26,58 [3,66]	23,17 [2,29]	28,47 [1,97]	31,10 [6,72]	17,00 [7,66]	1,62 [0,28]	1,60 [0,17]	2,17 [0,61]	32,80 [2,47]	35,69 [4,01]	46,48 [4,90]

	7,50 [1,63]	10,03 [0,48]	9,39	30,78 [1,61]	32,00 [1,44]	28,04	26,03 [2,98]	25,81 [1,53]	25,07	1,62	1,37	1,40	35,67 [0,26]	32,13 [0,39]	37,50
<i>Fabaceae</i>	25,66 [1,43]	17,57 [2,98]	-	10,28 [0,69]	8,55 [2,30]	-	1,31 [1,03]	5,63 [2,50]	-	3,18	3,27	3,18	62,73 [1,10]	68,23 [1,99]	-
<i>Hedera helix</i>	15,39 [4,17]	24,08 [4,28]	22,83 [3,01]	8,16 [2,41]	5,72 [1,63]	6,37 [3,10]	9,33 [3,16]	2,71 [3,40]	2,34 [1,31]	1,56 [0,28]	1,71 [0,18]	1,69 [0,11]	67,10 [3,38]	67,47 [0,53]	68,44 [1,30]
	15,77 [0,67]	18,31 [1,54]	22,03 [0,17]	7,12 [0,09]	6,00 [0,21]	8,99 [1,04]	12,13 [0,76]	10,17 [1,45]	4,14 0,55]	1,70	1,79	1,57	64,97	65,50 [0,12]	64,80 [1,43]
<i>Medicago</i>	20,73 [1,08]	5,08 [0,34]	7,37	10,39 [0,33]	29,51 [0,18]	9,28	4,65 [0,99]	29,83 [0,79]	9,73	4,50	3,23	5,46	64,22 [0,43]	35,56 [1,30]	73,62
<i>Zea mais</i>	2,14 [0,03]	2,24 [0,44]	-	14,5 [0,09]	5,57 [0,28]	-	2,18 [0,08]	0,32 [0,24]	-	1,96	1,32	-	81,09 [0,14]	91,86 [0,09]	-
<i>Potentilla</i>	10,45 [4,04]	16,84 [1,51]	11,98 [0,56]	4,40 [0,51]	10,27 [0,47]	7,02 [1,33]	4,02 [3,25]	2,15 [1,59]	1,27 [0,17]	2,40	1,99	2,68 [0,65]	81,11 [0,28]	70,72 [0,39]	79,71 [1,71]
Ray-grass	-	-	11,21 [0,57]	-	-	15,50 [0,41]	-	-	5,50 [0,51]	-	-	2,75	-	-	67,77 [0,66]
<i>Rubus</i>	14,83 [6,85]	11,04 [1,79]	13,69 [4,63]	15,97 [0,25]	15,57 [2,13]	14,93 [4,16]	2,51 [0,02]	10,90 [2,84]	7,91 [3,64]	1,97	2,1 [0,12]	2,08 [0,17]	60,5 [0,01]	62,47 [4,08]	64,93 [1,18]
	21,00 [0,29]	10,22 [1,68]	12,54 [0,60]	13,67 [4,67]	18,53 [1,01]	16,98 [2,41]	11,57 [3,31]	11,32 [2,08]	8,38 [0,79]	1,929 [0,16]	2,40	1,78	59,90 [2,18]	59,9 [0,62]	63,46 [0,45]
<i>Rosa</i>	-	13,08 [0,53]	-	-	9,27 [0,55]	-	-	3,30 [0,79]	-	-	2,03	-	-	74,27 [0,81]	-
<i>Glycine</i>	3,90 [0,85]	-	-	11,57 [0,15]	-	-	9,15 [0,37]	-	-	5,03	-	-	75,36 [0,64]	-	-
<i>Sorghum</i>	3,70 [0,23]	3,15 [0,38]	-	13,68 [1,19]	13,99 [0,34]	-	4,02	7,97 [0,32]	-	1,79	1,37	-	78,58 [1,41]	74,87 [0,29]	-
<i>Ligustrum</i>	17,38 [0,11]	18,43	20,38 [0,46]	6,48 [0,09]	5,42	7,03 [1,22]	5,16 [0,12]	2,51	1,24 [0,41]	1,61	1,79	1,59	70,97 [0,31]	73,64	71,33 [1,28]



Tableau 6 : Echantillons de fèces collectées en milieu ouvert et en forêt durant les années 2008 et 2010 (décompte mensuel). L'emplacement de chaque fèce est localisé à l'aide d'une balise GPS (Global Positioning System) puis cartographié.

Mois	Janvier		Février		Mars		Avril		Mai		Juin	
Année	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010
Ouvert	0	12	10	0	10	0	10	0	10	0	0	12
Forêt	0	10	10	0	10	0	3	7	2	8	6	4
Mois	Juillet		Août		Septembre		Octobre		Novembre		Décembre	
Année	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010	2008	2010
Ouvert	0	10	0	10	2	8	10	0	10	0	10	0
Forêt	0	5	0	10	0	10	12	0	6	0	10	0

L'identification des fragments végétaux repose sur la comparaison des épidermes avec un atlas de référence des espèces végétales présentes sur le site. Elle porte sur certaines caractéristiques microscopiques de l'épiderme telles que la forme et la taille des cellules, la forme, la taille et la densité des stomates, l'agencement des cellules autour des stomates, la présence de poils tecteurs et/ou sécréteurs, la forme de ces poils, la présence et la localisation de cristaux d'oxalate de calcium... et tout autre critère microscopique permettant de discriminer une espèce (Rech 1985). De fait notre étude s'est limitée à distinguer les espèces appartenant au groupe des monocotylédones (majoritairement des poacées) des espèces du groupe des dicotylédones. Cette analyse en est facilitée car la forme et l'agencement des cellules et des stomates sont très différents entre ces deux groupes.

Les monocotylédones (blé et ray-grass) sont caractérisées par des cellules allongées et rectilignes ainsi que des rangées de cellules et de stomates parallèles. Chez les dicotylédones les cellules sont souvent de formes quelconques aux bords ondulés ou festonnés, les stomates plus arrondis sont orientés dans toutes les directions. Chaque fragment rencontré sur la lame fait l'objet d'une description, est comparé avec l'atlas de référence puis classé dans le groupe des monocotylédones, des dicotylédones ou des indéterminés. Cette dernière catégorie rassemble les fragments d'épidermes végétaux qui ne laissent pas apparaître suffisamment d'éléments

discriminants (notamment les épidermes repliés sur eux-mêmes ou trop digérés d'où l'impossibilité de distinguer les parois cellulaires ou l'agencement des stomates).

#### IV - Modélisation du transfert de nutriments

##### IV.1 - Modèle de transfert

Le modèle de transfert a pour objectif de quantifier le flux  $I_x$  de nutriment ( $N$  ou  $P$ ) par unité de surface, transféré par les chevreuils du milieu agricole vers les forêts. On considère une population de chevreuils dans un paysage agricole constitué de taches forestières disséminées dans une "matrice agricole" constituées de zones cultivées regroupées sous la dénomination générique de "champs". Le paysage se compose donc de deux unités, l'unité "champs" et l'unité "forêts". On considère un paysage où les unités "forêts" sont moins étendues que le domaine vital moyen d'un chevreuil, de sorte que tout domaine vital contient à la fois des champs et des forêts. Dans ce paysage, les chevreuils consomment et excrètent des nutriments. La quantité totale annuelle d'excrétion (urine + fèces)  $Q$  produite par la population de chevreuils par unité de surface contient une quantité  $Q_x$  de nutriment ( $x = N, P$ ). Les nutriments excrétés en forêt peuvent provenir de la consommation de nourriture dans la forêt ou dans les champs. S'il proviennent de la forêt, on parlera de recyclage forestier  $R_f$ . S'ils proviennent des champs, on parlera d'exportation  $E_c$  de nutriments des champs vers la forêt. De même, les nutriments excrétés en champs se déclinent en recyclage  $R_c$  et exportation du milieu forestier  $E_f$ . En raisonnant en terme de probabilité pour une unité d'excrétion d'être recyclée ou exportée, on a l'égalité suivante :

$$R_f + E_f + R_c + E_c = I \quad (1)$$

Ainsi, le flux annuel d'excrétions transféré des champs vers la forêt est :

$$T = Q (E_c - E_f) \quad (2)$$

Les probabilités d'exportation  $E_c$  et  $E_f$  jouent un rôle majeur dans la définition du flux de transfert. Ces probabilités peuvent être estimées à partir des probabilités d'utilisation du paysage par le chevreuil. En postulant qu'il y a indépendance stochastique entre la localisation de la nutrition et celle de l'excrétion, ce qui est raisonnable car l'excrétion intervient suffisamment longtemps après l'ingestion du bol alimentaire pour qu'à l'échelle de son domaine vital, le chevreuil puisse se déplacer du milieu forestier vers le milieu cultivé et inversement. Dans ce cas, les probabilités  $E_c$  et  $E_f$  pour une unité d'excrétion d'exporter des nutriments des champs vers la forêt ou inversement sont :

$$E_c = P(n \cap c) P(e \cap f) \quad \text{et} \quad E_f = P(n \cap f) P(e \cap c) \quad (3)$$

où  $P(n \cap c)$  et  $(n \cap f)$  sont les probabilités respectives de provenir du milieu cultivé et de la forêt, et  $P(e \cap c)$  et  $P(e \cap f)$  sont les probabilités respectives d'être excrété en champ et en forêt.

- Si l'on postule qu'il y a indépendance ou dépendance stochastique entre la nutrition ou l'excrétion et la localisation du chevreuil dans le paysage, en d'autre terme, si le chevreuil se nourrit et excrète de manière aléatoire dans le paysage, ces probabilités s'expriment comme suit :

$$P(a \cap b) = P(b) \quad a=n,e \text{ et } b=c,f \quad (4)$$

Où  $P(b)$  est la probabilité pour un chevreuil de se trouver en champ ( $b=c$ ) ou en forêt ( $b=f$ ).

Au contraire, si l'on postule qu'il a dépendance stochastique, c'est-à-dire, que le chevreuil n'utilise pas les compartiments forêts et champs de manière aléatoire pour se nourrir et excréter, on a :

$$P(a \cap b) = P(b) P(a/b) \quad (5)$$

Où  $P(a/b)$  est la probabilité pour un chevreuil de se nourrir ( $a=n$ ) ou d'excréter ( $a=e$ ) sachant qu'il se trouve en champ ( $b=c$ ) ou en forêt ( $b=f$ ).

Du fait que le paysage n'est constitué que de champs et de forêts, on a l'égalité suivante:

$$P(a \cap c) + P(a \cap f) = 1 \quad (6)$$

En posant  $P(a/f) = k_a P(a/c)$  :

$$P(a \cap f) = \frac{P(f)}{1/k_a + (1 - 1/k_a)P(f)} \quad (7)$$

Et si l'on considère les contenus moyens  $X_{xc}$  et  $X_{xf}$  en nutriment  $x$  des excréments provenant respectivement de la consommation de nourriture en champs et en forêt, le flux de nutriment  $T_x$  exporté vers la forêt est :

$$T_x = Q (E_c X_{xc} - E_f X_{xf}) \quad (8)$$

Le flux associé  $I_x$  par unité de surface forestière est :

$$I_x = T_x/F \quad (9)$$

où  $F$  désigne la proportion du paysage couvert par la forêt.

#### **IV.2 - Estimation des paramètres**

-  $Q$ , quantité annuelle excrétée par ha.  $Q$  est estimée en postulant, d'après la littérature (Bubenik 1960, Tsaparis *et al.* 2008) qu'un chevreuil produit 15 fèces par 24 h. On considère une densité de 0.1 chevreuil par ha sur le site d'Aurignac (Hewison *et al.* 2007) et une biomasse moyenne de 10g de matière sèche par fèces (mesurée dans les échantillons collectés).

-  $X_{xc}$  et  $X_{xf}$ , les contenus en nutriment des excréments (fèces et urine). Les contenus en N et P des fèces ont été mesurés sur un échantillon de 136 fèces prélevées en milieu "ouvert" (moins de 15% de couverture forestière) et 100 fèces en milieu "forestier" (plus de 80 % de couverture forestière)

sur notre site d'étude d'Aurignac. Les fèces étaient séchées à l'étuve (90°C) et le N total était mesuré par un analyseur CN (LECO Corporation, St Joseph, Michigan, USA). Le P était mesuré par la ceruleomolydic blue method (Murphy & Riley 1962) après digestion par H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

Pour l'urine, nous avons considéré que la quantité de P contenue était négligeable (Whitehead 2000). Pour l'azote, nous avons estimé le ration azote urinaire/azote fécal d'après l'équation de Hobbs (équation (10) sur équation (9) dans l'appendice A de l'article de Hobbs (1996)) :

$$r = \frac{11.56 \times N_p + \frac{0.004}{N_p \times w^{0.75}} + 0.078}{0.05 + \frac{0.00421}{N_p}} \quad (5)$$

Où  $N_p$  représente le contenu en azote du bol alimentaire (g N/ g matière sèche), et  $w$  est le poids moyen d'un chevreuil sur le site d'Aurignac (22,5 kg d'après Hewison *et al.* 2009). Pour estimer  $N_p$  nous avons utilisé les estimations de contenu en N pour les régimes alimentaires en milieu ouvert et forestier (Abbas *et al.* sous presse).

-  $P(n \cap f)$ , la probabilité pour un bol alimentaire de provenir de la forêt.  $P(n \cap f)$  a été calculé d'après l'équation (7). Pour estimer  $k_n$ , on a postulé que le temps d'activité du chevreuil est essentiellement consacré à la recherche de nourriture (Bubenik 1960). On a ainsi estimé les probabilités  $P(n/c)$  et  $P(n/f)$  comme la proportion du temps actif pour des chevreuils se trouvant dans les champs et en forêt (figure 4). Cette proportion a été estimée grâce à des capteurs d'activité couplés à des colliers GPS, posés sur des chevreuils adultes sur le site d'Aurignac (voir Gottardi 2011). Grâce à cet équipement, on a enregistré pour chaque animal un nombre quotidien de localisations (en champs et en forêt), chaque localisation étant associée à l'information actif/non actif. La proportion de temps actif a été calculée en divisant le nombre de localisations avec l'information « actif » sur le nombre total de localisations, en champs et en forêt. On a obtenu ensuite  $k_n$  en divisant  $P(n/f)$  par  $P(n/c)$ . En injectant  $k_n$  dans l'équation (7), on obtient ensuite la valeur de  $P(n \cap f)$ .

-  $P(e \cap f)$ , la probabilité pour une excrétion de provenir de la forêt.  $P(e \cap f)$  a été calculé d'après l'équation (7). Ne disposant pas de capteurs d'excrétions, nous avons été contraints d'estimer  $k_e$  d'après la littérature, qui est très pauvre sur ce sujet. La seule estimation provient des travaux de Sawyer (1996) sur la miction chez le chevreuil de Virginie. Sawyer a en effet montré que les événements de miction avaient 3,5 fois plus de chance de se produire en forêt qu'en champs, d'où une valeur de  $k_e$  de 3,5. En injectant cette valeur dans l'équation (7), nous avons obtenu la valeur de  $P(e \cap f)$ . Cette valeur calculée, bien que nous paraissant réaliste pour le chevreuil, doit être



considérée avec la plus grande prudence, car elle repose sur des données estimées pour une autre espèce, et pour un type d'excrétion particulier, l'urine n'ayant pas seulement une vocation de régulation métabolique, mais également une vocation de marquage (Sawyer 1996). C'est pourquoi nous avons tenu à encadrer cette valeur « réaliste » par deux valeurs extrêmes basées sur des hypothèses simples d'utilisation de l'espace par le chevreuil. La valeur « optimiste » a été obtenue en considérant que le chevreuil excrétaient exclusivement en forêt ( $P(e \cap f)=1$ ), et la valeur « pessimiste » a été obtenue par l'équation (5), c'est-à-dire, en considérant que le chevreuil excrétaient de manière aléatoire dans le paysage.

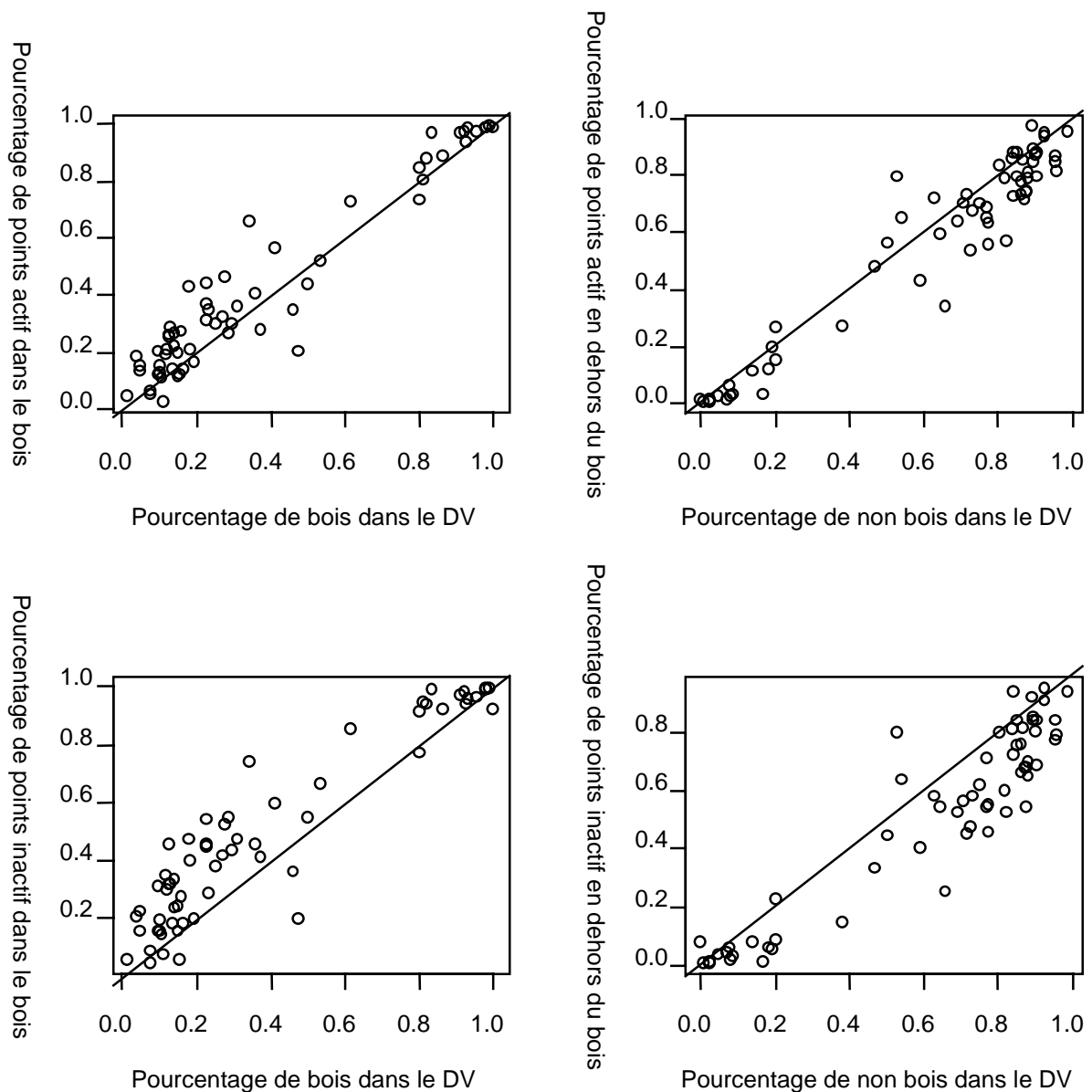


Figure 4 : Utilisation des bois en fonction de la surface de bois dans le domaine vital (DV) : nombre de localisations (en activité ou inactivité) dans le bois en fonction du pourcentage de bois disponible.

Les informations relatives à ce modèle sont résumées dans les tableaux 7 et 8.

Tableau 7 : Paramètres du modèle de transfert des nutriments.

Symbole	Définition	Unité
$Q$	Biomasse annuelle de fèces	g biomasse sèche / ha paysage / an
$X_{xf}$	Teneur en nutriments des fèces de zone forestière	g nutriments / g biomasse sèche
$X_{xc}$	Teneur en nutriments des fèces des champs	g nutriments / g biomasse sèche
$R_f$	Probabilité pour une fèce d'être recyclée en forêt	sans dimension
$R_c$	Probabilité pour une fèce d'être recyclée dans les champs	sans dimension
$E_f$	Probabilité pour une fèce d'être exportée de la forêt	sans dimension
$E_c$	Probabilité pour une fèce d'être exportée des champs	sans dimension
$T$	Transfert net de fèces des champs vers la forêt	kg biomasse sèche / ha paysage / an
$T_x$	Transfert net de nutriments des champs vers la forêt	g nutriments / ha paysage / an
$F$	Density of forest patches in the landscape	ha bois / ha paysage
$I_x$	Déposition de nutriments par surface de forêt	g biomasse sèche / ha bois / an
$r$	Ratio d'azote fécal / urinaire	sans dimension

Tableau 8 : Valeurs des paramètres du modèle.

$Q$	5475 g biomasse sèche / ha paysage / an
$X_{Nf}$	0,0294 g N / g biomasse sèche de fèces
$X_{Nc}$	0,0341 g N / g biomasse sèche de fèces
$X_{Pf}$	0,00402 g P / g biomasse sèche de fèces
$X_{Pc}$	0,0084 g P / g biomasse sèche de fèces
$N_P$	0,0134 g N / g biomasse sèche de plante
$r_{cropland}$	1,377 sans dimension
$r_{forest}$	1,377 sans dimension

## CHAPITRE II : ARTICLES

Ce chapitre constitue le corps de la thèse, il présente les hypothèses et les résultats qui concourent à montrer la plasticité alimentaire du chevreuil et le rôle de cet herbivore généraliste dans le processus écologique du transfert de nutriments.

Dans un paysage hétérogène composé de plusieurs habitats, les choix alimentaires sont différents d'un habitat à l'autre. Les communautés végétales sont différentes en forêt où les plantes ligneuses sont dominantes, dans les prairies où les herbacées et les poacées sont les espèces principales et dans les champs qui apportent les plantes cultivées. Cette variabilité végétale est amplifiée par une variabilité saisonnière et la phénologie des plantes. Ces caractéristiques induisent différents choix alimentaires pour les animaux qui sont confrontés à une variabilité de la qualité de leur alimentation. Comme chaque individu utilise un domaine vital restreint à l'échelle du paysage, les chevreuils qui vivent dans la forêt ont peu de chance de consommer des plantes cultivées ou prairiales par défaut d'accessibilité. Cette variabilité de la composition botanique et de la qualité de régime alimentaire est présentée dans l'article 1 : "**Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore**".

Parmi les choix alimentaires dans ce paysage hétérogène, la disponibilité des poacées, forte dans les prairies et les haies, est faible en forêt en raison de la compétition avec les arbres et les arbustes. Si leur quantité dépend de la fertilisation du sol, leur contenu en fibres augmente quand la saison végétale avance. Leur exploitation par le chevreuil, variabilité spatiale et saisonnière, est développée plus en détail dans l'article 2 : "**Landscape and season influence grasses consumption by roe deer**".

Les articles 1 et 2 présentent la plasticité alimentaire du chevreuil comme une conséquence de la disponibilité et la qualité des ressources au fil des saisons. Cet herbivore a également un impact sur son environnement, soit sur la densité végétale, soit sur la fertilisation des sols par le flux de nutriments qui peuvent être recyclés sur place ou exportés quand le chevreuil se déplace d'un habitat à l'autre. Le chevreuil effectue une sélection alimentaire, préférant se nourrir de plantes riches en carbohydrates et protéines, abondantes dans les espaces cultivés, tout en restant attachés aux éléments boisés qui lui offrent plus de sécurité et des sites de repos. L'interaction entre la variabilité du régime alimentaire, l'alternance des activités entre habitats juxtaposés et le transport de nutriments (N et P) excrétés qui peut modifier la teneur en éléments dans le sol et la

productivité des plantes, est développée dans l'article 3 : "**A multiple-use landscape as a meta-ecosystem: roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorous budget**".

## **Résumé de l'article 1 : Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore.**

La modification du paysage par les activités humaines a produit de nouveaux habitats où les herbivores généralistes, capables de s'adapter à ce changement, peuvent trouver de nouvelles ressources alimentaires. Par exemple, l'intensification de l'agriculture induit une fragmentation du paysage forestier, mais augmente la surface des champs qui offrent des plantes cultivées de meilleure qualité nutritive que les plantes forestières, qui se traduit chez les animaux par une bonne qualité phénologique et une meilleure performance démographique. Ces modifications dans le paysage ont un impact direct sur le comportement alimentaire des herbivores généralistes. Identifier comment les herbivores exploitent le paysage permet de comprendre comment les herbivores répondent aux modifications de leurs habitats. Cet article est une étude de la relation entre un paysage modifié en agrosystème et le comportement alimentaire chez le chevreuil, espèce forestière capable de coloniser de nouveaux habitats comme les plaines agricoles. Devant une grande variété de ressources alimentaires qui dépendent de la saison et du paysage, la composition du régime alimentaire illustre la plasticité du chevreuil.

Le chevreuil est un sélecteur concentré, ses besoins en énergie très élevés par rapport à sa taille l'incitent à ingérer plus de contenu cellulaire que de paroi cellulaire, même s'il peut exploiter tous les organes végétatifs (feuilles, tiges, racines, fleurs, fruits, graines), parfois il se montre granivore, consommant beaucoup de graines cultivées (maïs, blé, sorgho, soja) et forestières (glands, faines, lierre). Ces items sont très importants pour le chevreuil en raison de leur bonne qualité nutritive (plus de carbohydrates, d'azote et d'acides gras), mais la disponibilité des graines est saisonnière.

Pour décrire la réponse du chevreuil au changement de paysage, l'impact du paysage sur le régime alimentaire a été évalué à partir des hypothèses suivantes :

- la proportion de nourriture sauvage augmente avec la proportion de bois dans le paysage et, inversement, la proportion de plantes cultivées augmente avec son ouverture,
- la qualité du régime augmente avec la proportion de champs cultivés dans le paysage,
- ces relations sont plus marquées durant les hivers sans glandée, lorsque la nourriture sauvage est limitée et en été lorsque la disponibilité des plantes cultivées est maximale.

Le site d'étude localisé au sud de Toulouse ainsi que les méthodes ont été présentés dans le chapitre précédent. Pendant les saisons de chasse 2003-2007, 136 panses ont été récoltées et conservées au froid avant l'analyse macroscopique. En raison de l'importance des glands pour le

chevreuil, les panses ont été classées en cinq périodes selon la saison et la présence ou absence de glandée. La relation entre les panses et le paysage a été établie en décrivant l'habitat autour du lieu de collecte selon trois surfaces tampon en fonction la proportion de bois : 131 ha en milieu ouvert avec moins de 15% de bois, 45 ha en milieu forestier avec plus de 80% de bois, et 78 ha en situation intermédiaire.

L'analyse botanique d'une fraction de 100g des panses indique que 57 items consommés par le chevreuil représentent plus de 10 % de matière sèche au moins dans une panse. La ronce est présente dans toutes les panses, le chêne, le lierre et les rosacées sont fréquents. Le premier axe de l'analyse en composantes principales est expliqué par la présence / absence des glands, le deuxième axe est lié à la présence de maïs et de ronce. L'effet saison sur la composition botanique est significative ( $p = 0,001$ ), elle représente 45 % de l'inertie totale. Le régime d'automne sans glandée est dominé par le maïs et le sorgho, les régimes d'hiver et d'automne avec glandée par les glands, les régimes d'hiver sans glandée et d'été par la ronce. L'effet du paysage sur la composition botanique de panses est testé par la co-inertie entre les deux ACP (paysage et botanique) pour chaque période. En hiver sans glandée et en été (46 panses) la co-inertie est de 8% ( $p = 0,002$ ), les panses dominées par la ronce proviennent de l'habitat forestier, les panses contenant rosacées et maïs de l'habitat ouvert. En automne sans glandée (20 panses) la co-inertie est de 22% ( $p = 0,062$ ), le sorgho se trouvait dans les panses de l'habitat forestier et les autres items dans les panses de l'habitat ouvert. En hiver et automne avec glandée les panses sont dominées par les glands associés avec les items forestiers dans l'habitat forestier, avec les items cultivés dans l'habitat ouvert.

L'analyse de la qualité nutritive de 112 panses a montré une teneur élevée de lignine (17 % DM) et un minimum de contenu cellulaire (54 %) dans les items forestiers, la moindre teneur en lignine (3 %) et un maximum de contenu cellulaire (87 %) dans certains items cultivés comme le maïs, par contre la luzerne contient la plus grande teneur en azote (4,1 % DM).

L'effet de la saison sur la qualité nutritive de panses explique 44 % de l'inertie totale ( $P = 0,001$ ), les panses d'hiver sans glandée et d'été sont riches en azote et en fibres, les panses d'automne sans glandée sont riches en contenu cellulaire, enfin, les panses d'hiver et d'automne avec glandée ont une qualité nutritive moyenne.

L'effet du paysage sur la qualité nutritive des panses montre que l'hiver sans glandée et l'été les panses sont riches en lignine et hémicellulose dans l'habitat forestier, en contenu cellulaire dans l'habitat ouvert ; l'effet du paysage est significatif ( $p = 0,024$ ). Par contre en hiver et automne avec ou sans glandée, l'effet du paysage n'est pas significatif.

Ainsi, le régime alimentaire du chevreuil varie tant en composition qu'en qualité nutritive en fonction de la structure de paysage et de la saison, avec une préférence à consommer des glands jusqu'en milieu ouvert où les plantes cultivées sont consommées de manière significative. En bref, le chevreuil s'adapte aux modifications de paysage en consommant de nouvelles ressources alimentaires, notamment les plantes cultivées dans lesquelles ils puisent des ressources énergétiques. Parallèlement Hewison *et al.* (2009) ont montré que les chevreuils avaient une plus forte masse corporelle en habitat ouvert qu'en habitat forestier, avec un probable impact sur la dynamique de la population.

## **Article 1 : Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore.**

Abbas F. ([frial.abbas@toulouse.inra.fr](mailto:frial.abbas@toulouse.inra.fr)), Morellet N. ([Nicolas.Morellet@toulouse.inra.fr](mailto:Nicolas.Morellet@toulouse.inra.fr)), Hewison A. J. M. ([Mark.Hewison@toulouse.inra.fr](mailto:Mark.Hewison@toulouse.inra.fr)), Merlet J. ([Joel.Merlet@toulouse.inra.fr](mailto:Joel.Merlet@toulouse.inra.fr)), Cargnelutti B. ([Bruno.Cargnelutti@toulouse.inra.fr](mailto:Bruno.Cargnelutti@toulouse.inra.fr)), Lourtet B. ([bruno.lourtet@toulouse.inra.fr](mailto:bruno.lourtet@toulouse.inra.fr)), Angibault JM. ([jmangib@toulouse.inra.fr](mailto:jmangib@toulouse.inra.fr)), Daufresne T. ([Tanguy.Daufresne@toulouse.inra.fr](mailto:Tanguy.Daufresne@toulouse.inra.fr)), Aulagnier S. ([aulagnie@toulouse.inra.fr](mailto:aulagnie@toulouse.inra.fr)), Verheyden H. ([Helene.Verheyden@toulouse.inra.fr](mailto:Helene.Verheyden@toulouse.inra.fr)).  
INRA- CEFS, Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Inst. National de la Recherche Agronomique, BP 52627, Castanet-Tolosan Cedex, FR-31326 France.  
Corresponding author : Verheyden H el ene, INRA- CEFS, BP 52627, Castanet-Tolosan Cedex, FR-31326 France, tel (33) 561 285 477, fax (33) 561 285 500.

**Abstract** - Forest fragmentation may benefit generalist herbivores by increasing access to various substitutable food resources, with potential consequences for their population dynamics. We studied a roe deer population living in an agricultural mosaic of forest, woodlots, meadows and cultivated crops. We tested whether diet composition and quality varied spatially across the landscape using botanical analyses of rumen contents and chemical analyses of the plants consumed in relation to landscape metrics. In summer and non-mast winters, roe deer ate more cultivated seeds and less native forest browse with increasing availability of crops in the local landscape. This spatial variation resulted in contrasting diet quality, with more cell content and lower lignin and hemicellulose content (high quality) for individuals living in more open habitats. The pattern was less marked in the other seasons when diet composition, but not diet quality, was only weakly related to landscape structure. In mast autumns and winters, the consumption of acorns across the entire landscape resulted in a low level of differentiation in diet composition and quality. Our results reflect the ability of generalist species, such as roe deer, to adapt to the fragmentation of their forest habitat by exhibiting a plastic feeding behavior, enabling them to use supplementary resources available in the agricultural matrix. This flexibility confers nutritional advantages to individuals with access to cultivated fields when their native food resources are depleted or decline in quality (e.g. during non-mast years) and may explain local heterogeneities in individual phenotypic quality.

Key words : roe deer ; agricultural intensification ; foraging ; habitat ; nutriment



## Introduction

Agricultural intensification leads to the fragmentation of native habitat such as forest and the increase of cultivated areas (e.g. Robinson and Sutherland 2002). By increasing the availability of both matrix and edge habitats, fragmentation increases the availability of resources for generalist species (Andren 1994; Devictor et al. 2008). In addition, cultivated crops may offer highly nutritious food compared to forest vegetation for some species of wildlife, at least in some seasons. Thus, generalist species which are able to exhibit a plastic response in terms of resource use may increase in abundance and distribution as a consequence of fragmentation of native habitats (e.g. Gascon et al. 1999; Silva et al. 2005; Kupfer et al. 2006).

At the population level, landscape fragmentation may lead to higher average phenotypic quality and demographic performance (e.g. McLoughlin et al. 2007; Hewison et al. 2009) in response to better access to valuable food resources, but, equally, fragmentation may induce marked local variations in individual performance, with potentially important consequences for the spatio-temporal dynamics of the population. For example, in the Boso peninsula (Japan), where the native forest has been fragmented by agricultural intensification, the reproductive rate of sika deer (*Cervus nippon*) increased in relation to the length of forest edge available to a given individual (Miyashita et al. 2008). In red deer (*Cervus elaphus*), within population spatial structure in diet quality has been demonstrated, with higher quality for the sector of the population living in more cultivated landscapes relative to those living in native habitats (Walter et al. 2010). However, the effects of agricultural intensification and landscape fragmentation on feeding behaviour of generalist species is poorly studied (but see Walter et al. 2010). In this paper, we study the effect of landscape structure on diet composition and nutritional quality in a generalist species, the European roe deer (*Capreolus capreolus*), inhabiting a rural environment fragmented by agricultural intensification.

The European landscape has undergone rapid transformation in recent decades due to the intensification of agricultural practices, with notably an increasing level of forest fragmentation (Sotherton 1998). Concomitantly, deer populations have been increasing markedly in both range and density (Gill 1990; Andersen et al. 1998), leading to substantial conflict with human activities (Putman 1997; Putman and Moore 1998). The roe deer is the most widespread cervid species in Europe (Danilkin and Hewison 1996), inhabiting a variety of landscapes (Andersen et al. 1998). Over their range, diet varies among populations in relation to the predominant habitat type and, to a lesser extent, the season (Tixier and Duncan 1996; Cornelis et al. 1999). Within populations, individuals may show plastic behaviors in response to landscape heterogeneity in

terms of space use (Tufto et al. 1996; Lovari and San José 1997; Lamberti et al. 2006; Said et al. 2009), group size (San José et al. 1997; Jepsen and Topping 2004), activity rhythms and diet composition (Barancekova 2004). Furthermore, in agricultural landscapes, both roe deer body mass and faecal indicators of diet quality have been shown to increase along a gradient of forest fragmentation, suggesting that individuals with access to cultivated food resources obtain diets of better nutritional quality than those living in remnant forest (Hewison et al. 2009).

We studied the spatial variability of diet composition and quality of a roe deer population living in an agricultural landscape which includes a gradient of landscape openness, from large forest fragments to the open cultivated plain. Our general hypothesis was that a generalist species such as roe deer will exhibit a highly plastic feeding behavior in relation to landscape structure, and will gain nutritional benefit from the use of cultivated foods. We looked for relationships between individual variation in diet quality and composition with local habitat composition using botanical analyses of rumen contents combined with chemical analyses of the plants consumed in relation to landscape metrics. First, we expected that the proportion of native foods (browse and acorns in mast periods) in the diet of individual roe deer should increase with the proportion of wooded fragments in the local landscape, and that the proportion of cultivated plants should increase with the proportion of cultivated habitats (crops and meadows). Second, we expected that the quality of the diet (fibre, cell content and nitrogen) should increase with the proportion of cultivated habitats in the local landscape. Finally, we expected that both relationships should be more marked in non-mast winters, when the availability of native foods is low, and in summer, when the availability of cultivated plants is at its highest.

## **Materials and methods**

### **Study area**

The study was carried out in an 8000 ha agricultural area of South-western France, about 60 km south-west of Toulouse (Fig. 1). This area is a designated LTSER (Long term socio-economic and ecological research) site. It is a hilly region (maximum of 380 m a.s.l.) with a mild oceanic climate (average annual temperature of 11-12°C, and an average precipitation of 800 mm, mainly in the form of rain). The landscape includes a gradient of woodland cover, with two forest blocks (5% of the area) and a more open sector with varying proportions of woodland (14% on average), hedges (6%), meadows (38%) and crops (32%). Crops are dominated by wheat *Triticum* sp. (51%), sunflower *Helianthus annuus* (15%), maize *Zea mays* (10%), soya *Glycine max* (5%), sorghum *Sorghum bicolor* (8%), and rapeseed *Brassica napus* (4%). The woodlots are

representative of the Southwest European lowland–colline downy oak forest (Bohn et al. 2004), dominated by oak trees *Quercus sp.*, often associated with hornbeam *Carpinus betulus*. The understory is dominated by brambles *Rubus sp.*, common honeysuckle *Lonicera peryclimenum*, ivy *Hedera helix* and butcher’s broom *Ruscus aculeatus*. In addition, some plantation stands contain exotic species, mainly Douglas fir *Pseudotsuga menziesii* and pines *Pinus sp.* Four types of meadow occur equally frequently in the landscape, one dominated by *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea*, one dominated by *Festuca rubra* and *Agrostis capilaris*, one dominated by *Holcus lanatus* and *Lolium perenne*, and one dominated by ryegrass *L. perenne*, lucerne *Medicago sativa* or *Trifolium sp.* With the exception of the latter type, the meadows also contain forbs such as legumes, *Potentilla sp.*, *Sanguisorba sp.*, *Geranium sp.*, and *Taraxacum sp.* which are palatable for roe deer. Using radio-tracking and direct observation in a Petersen-Lincoln framework, deer density was estimated at around 34 deer per 100 ha (CI: 27.2-46.1) in the central forest and 4 to 8 deer/100 ha in the open sector (minimum 4.0 (CI: 3.5-6.3), maximum 7.9 (CI: 6.6-11.1)) in March 2005 (Hewison et al. 2007).

### **Roe deer sampling**

During the legal hunting season, in autumn and winter for both sexes and in summer for males only, roe deer were culled by drive hunts with dogs or by stalking. Note that, because these samples were obtained from hunters, we did not have access to the age or body mass of the animal, however, its sex was recorded as this is required by law. Rumens were collected within a few hours of death and frozen until analysis. The GPS coordinates of the cull locations were recorded. A total of 142 rumens were collected between 2003 and 2007 (Fig. 1). In autumn 2004, the oaks produced very few acorns, whereas the other years were considered mast years (Cargnelutti pers. obs.). Thus, we assigned each rumen to one of the five following periods: non-mast autumn (21-Sep- to 30-Nov-2004) and mast autumn (21-Sep to 30-Nov of the other years), non-mast winter (01-Dec-2004 to 28-Feb-2005) and mast winter (01-Dec to 28-Feb for the other years), and summer (01-Jul to 20-Sep of all years).

### **Diet composition**

After mixing each rumen, we collected a 100 g sub-sample, and then washed it in a 5 mm- and 2mm- mesh sieve. The fraction contained in the 5 and 2 mm- mesh sieves was sorted under a macroscope into plant family and food type (seeds, leaves, twigs), then dried and weighed to the nearest 0.01 g (Maizeret and Tran Manh Sung 1984). Six rumens with more than 20 % of unidentified plant fragments were discarded from the statistical analysis. Results were expressed

as percent weight of dry matter (DM) for 34 items or plant groups that represented more than 10% of DM of at least one of the 136 rumen samples (the remaining items were grouped together in a separate “other” category to simplify the presentation of the results).

### **Diet quality**

Plant availability was measured in each season (in Nov, Feb and Aug 2005) on square transects covering the study area (Fig. 1). On each transect, we monitored regularly spaced sampling plots (25x25x120 cm) in order to sample all the habitats encountered along the transect (forest, woodlot, hedge, meadow, crop). We sampled 417 to 565 plots per season. Plants available on the plots were collected, then separated by species or family, oven-dried (60°C for 3 days), weighed to the nearest 0.01 g and stored until we used them for chemical analysis in 2009. We pooled plant materials by plant item and by sector (forest *versus* open), dried them again, ground them to a powder and performed chemical analysis as explained below.

Usually, diet quality is expressed as contents of energy and protein which are the most limiting elements for wild herbivores (e.g. Brown et al. 1995). Metabolisable energy originates in the digestible carbohydrates of the plant cell walls (pectin, hemicelluloses and cellulose) and of the plant cell content (soluble sugar and starch), while proteins are located mainly within the cell content (Robbins 1993). But, the overall cell wall digestibility is reduced by lignin, the indigestible fraction of the cell wall (Robbins 1993). Thus, to measure diet quality, we measured the fibre fractions (Van Soest et al. 1991): NDF (neutral detergent fibre), ADF (acid detergent fibre) and ADL (acid detergent lignin), with corrections for ash fraction, using the sequential method of Van Soest (ISO16472:2006 and ISO 13906:2008). Prior to determining fibre content, we added Termamyl® to remove starch-based stains for maize (a plant rich in starch, Giger and Pochet 1987). NDF corresponds to the total content of fibres (Hem=hemicelluloses + Cel=cellulose + Lig=lignin), ADF to cellulose plus lignin and ADL to lignin only. For each plant, we calculated the content of digestible fibres: hemicelluloses (Hem = NDF – ADF), cellulose (Cel = ADF - ADL) and the non-fibrous fraction (CC = 100 – NDF). The latter fraction reflects the cell content and the pectin, a fast-fermenting fibre not included in NDF. Finally we measured total nitrogen content with a CN gas analyzer (LECO Corporation, St Joseph, MI, USA).

Diet quality was calculated for each rumen sample following the formula

$$C_j = \sum_{i=n} C_{ij} \times D_i$$

where  $C_j$  is the content of nutrient  $j$  in the rumen sample ( $j$ =Hem, Cel, Lig, CC and N),  $D_i$  is the proportion of plant item  $i$  in the rumen sample (% DM) and  $C_{ij}$  is the concentration of nutrient  $j$  in the plant item  $i$  (% DM).

We could not calculate diet quality for all the 136 rumens because we did not measure the nutritional quality for scarce food items in each season (plum and pear in summer, oak leaves, sorghum and maize seeds in winter), nor for unidentified groups such as other forbs and other ligneous plants. Thus, we discarded 24 rumens containing too many plants (more than 10% DM) for which we did not have an estimate of nutrient concentration. Diet quality was calculated for 112 rumens based on 22 food items analyzed for N, Cel, Hem, Lig, and CC (Table 1 and Electronic Supplemental Material).

### **Landscape metrics**

Landscape structure was described using a GIS, with a 20x20 m pixel basis, constructed using photo-interpretation and annual surveys of the cultivated fields. We used five main habitat types: wood (woodlot and forest), meadow, hedgerow, crop and other. We calculated the proportion of surface area covered by each of these habitats within circular buffers centered on the cull location of each roe deer. The buffer size was set to represent the mean home range size of a roe deer on our study site. We have previously shown that home range size increases with landscape openness as a function of woodland prevalence (Cargnelutti et al. 2002). We chose three different buffer sizes that represent the mean home range size in our study area with respect to the level of landscape openness (Cargnelutti 2007): 131 ha for roe deer culled in open landscapes with less than 15% of woodland, 45 ha for roe deer culled entirely in forested habitat, and 78 ha for the remaining intermediate cases. Clearly, this approach provides only a rough approximation of the landscape really used by a given individual. However, this appears reasonable given that, in temperate environments, adult roe deer of both sexes are highly sedentary (Pettorelli et al. 2003b) and exhibit strong spatial fidelity (Hewison et al. 1998).

### **Statistics**

We expected variation of diet composition (proportion of foods in the diet) in response to variations of landscape structure (proportion of habitats in the landscape), particularly for some periods of the year. First, we tested for period effects on diet composition using between-period PCA (Dolédec and Chessel 1991, package *ade4* in R) followed by Monte Carlo tests that compare the observed partition between periods with 1000 simulated partitions obtained by permutation between periods. As we worked with variables which had similar ranges and units (proportion DM of main food items in the diet) we used centered rather than normed PCA. Second, we looked for sex differences in diet composition using between-sex PCA and Monte Carlo tests for each period, except in summer when only male roe deer were hunted. Third, as the composition

of diets differs greatly between periods, we analyzed the effect of landscape structure on diet composition separately for each period. We used co-inertia analysis (Dray et al. 2003, package *ade4* in R) between the PCA of diet composition (proportion DM of each food item) and the PCA of landscape structure (proportional area of each habitat). In the co-inertia analysis, the diet and landscape tables are represented in a common space in order to maximize their covariance. Then, we tested the significance of the co-inertia using a Monte Carlo test.

We also expected variation in nutritional quality of the diet (concentration of Hem, Cel, Lig, CC and total N) in response to variations of landscape structure, at least in some periods of the year (summer and non-mast winter). The nutritional variables have similar units (g per 100g DM), but not similar ranges (e.g. CC : between 56 to 87, N : between 0.9 to 4.1). Thus, we performed normed PCA analyses. First, we tested for period effects on diet quality using between-period PCA followed by Monte Carlo tests. Second, we analyzed the effect of landscape structure on diet quality separately for each period using co-inertia analysis, with a Monte Carlo test for significance. All statistical analyses were performed in R for windows version 2.10.0 (R Development Core Team 2009).

## **Results**

### **Diet composition**

We analyzed 136 rumen samples and found 57 plant species or families (Electronic Supplemental Material). Of these, ligneous plants were highly represented, especially bramble which occurred in almost all the rumens in varying quantities, then ivy and, to a lesser extent, oak, privet (*Ligustrum vulgare*) and dog rose (*Rosa canina*). Wild forbs also occurred frequently, mostly *Rosaceae*, then legumes and *Asteraceae*. In some seasons, fruits and seeds dominated the diet, both in terms of quantity and frequency, especially acorns in autumn and winter of mast years and cultivated seeds (sorghum, maize and wheat) in some rumens in summer and autumn. Leaves of cultivated plants, lucerne and ryegrass, were also consumed. While grasses, both wild and cultivated, were frequently eaten, they were generally consumed in small quantities (maximum 25% of DM in some rumens in winter).

The first axis of the PCA analysis on the proportion (DM) of the main food items explained 52% of total inertia and represented the presence of acorns, while the second (16% of total inertia) opposed bramble with maize. The between-period PCA was highly significant ( $P = 0.001$ ) and explained 45% of the total inertia, the remaining 55% being within periods inertia. Non-mast winters and summer co-occurred with the consumption of bramble, non-mast autumns

co-occurred with maize and sorghum seeds, while winter and autumn in mast years grouped together and appeared with acorns on the factorial map (Fig. 2). The other food items were centered on the factorial map without any clear separation between periods. There was no significant difference in diet composition between the sexes, either in autumn (between sex-PCA during mast years: inertia=4% and  $P = 0.19$ ; non-mast years: inertia = 1.4% and  $P = 0.92$ ), or in winter (between sex-PCA during mast years: inertia = 8% and  $P = 0.09$ ; non-mast years: inertia = 6% and  $P = 0.26$ ).

As the above demonstrated that there was substantial variation in diet composition among periods, we then investigated the influence of landscape structure on diet composition separately for each of the three groups of periods. In summer and non-mast winters (46 rumens), the co-inertia between landscape structure and diet composition was moderate (18%) and significant ( $P = 0.002$ ). The main axis (96% of the inertia) opposed bramble in more wooded habitats with *Rosacea* and maize in more open habitats (Fig. 3a). In non-mast autumns (20 rumens), the co-inertia analysis tended to identify a pattern of diet variation ( $P = 0.062$ ), with 22% common inertia between landscape structure and rumen composition. The first axis of the co-inertia analysis (96% of inertia) opposed sorghum, which co-occurred with more wooded habitat, with other food items found in more open habitats (Fig. 3b). In mast autumns and winters (70 rumens), the co-inertia analysis between landscape structure and diet composition was low (7%), but significant ( $P = 0.032$ ). On the main axis (axis 1, 99% of the inertia), the rumens collected in more open habitats (dominated by meadow or crops) were associated with acorns, contrasting with rumens collected in more wooded habitats which were associated with bramble and ivy (Fig. 3c).

### **Diet quality**

Diet quality was highly variable (Table 1). Maize based diets had the lowest lignin contents (2.5 to 3% DM) and browse-dominated diets the highest (17% DM). The highest cell content was found in maize dominated diets (87% DM), while the lowest occurred for diets of mixed browse (56% DM). The highest nitrogen content occurred in lucerne dominated diets (4.1% DM).

The first axis (51% of the inertia) of the PCA analysis on nutrient content of the diets (Hem, Cel, Lig, CC, N) opposed cell contents with nitrogen and fibers, and the second axis (20% inertia) opposed digestible fibers (Hem and Cel) with lignin. The partition of the inertia between periods was highly significant (between inertia = 44.5%,  $P = 0.001$ ). Non-mast winters and summer were grouped together, with higher nitrogen and fiber content, while non-mast autumn

diets contained more cell contents (Fig. 4). Winter in mast years and autumn in mast years grouped together near the center of the factorial map.

As there was substantial variation in diet quality among periods, we then investigated the influence of landscape structure on diet quality separately for each of the three groups of periods. In non-mast winters and in summer (27 rumens), diet quality was structured in relation to landscape structure (co-inertia=23%,  $P = 0.024$ ). Rumens sampled in more forested areas were characterized by high contents of Lig and Hem, whereas rumens collected in more open cultivated habitats contained more cell content (Fig. 5a). In non-mast autumns (15 rumens) (Fig. 5b), a certain proportion of variation in diet quality tended to be structured in relation to landscape composition (co-inertia =18%), but this covariation was not statistically significant ( $P = 0.194$ ). In mast autumns and winters (70 rumens), the co-inertia between diet quality and landscape composition was very weak (5%, Fig. 5c) and not significant ( $P = 0.240$ ).

## **Discussion**

We found substantial support for each of our 3 predictions that i) diet composition and ii) diet quality vary in relation to landscape structure, with iii) more marked relationships in non-mast winters and in summer. In summer and non-mast winters, we found that roe deer ate more cultivated seeds and less native forest browse with increasing availability of crops in the local landscape. This spatial variation resulted in contrasting diet quality, with more cell content and lower lignin and hemicellulose contents for individuals living in more open cultivated habitats. The pattern was less evident in the other seasons when diet composition, but not diet quality, was only weakly related to landscape structure. In non-mast autumns, diet composition tended to be structured along a gradient of landscape openness, but in a way that was opposite to our expectations, as animals living in the more forested landscape consumed more cultivated sorghum. In non-mast years, autumn diets differed markedly from winter diets, likely because the cultivated seeds eaten in autumn (sorghum and maize) were unavailable in winter. As a consequence, in non-mast years, the winter diet contained mainly browse and was generally similar to the summer diet. In mast years (autumn and winter), only a small part of the variation in diet composition was structured across the landscape, but this did not concern cultivated foods. Indeed, the roe deer consumed more acorns as the proportion of open habitats in the local landscape increased, and more bramble and ivy as the proportion of forest habitats in the local landscape increased.



In our study site, acorns were available not only in the forest, but also in the more open landscape, where oaks often occurred as isolated trees in fields, hedgerows and woodlots. Acorns, when available, are a major food resource for cervids (red deer: Picard et al. 1991, sika deer: Weerasinghe and Takatsuki 1999, white-tailed deer: Feldhamer 2001). Their availability has a marked impact on habitat use (e.g. on white-tailed deer: McShea and Schwede 1993), on juvenile body mass (Kjellander et al. 2006) and so on population dynamics (Feldhamer 2001). In our study, almost all the rumen contents were dominated by acorns in mast years, irrespective of the local landscape structure. The exploitation of this resource by roe deer across the entire landscape resulted in a low level of differentiation in diet composition and quality, although forest deer consumed fewer acorns than those inhabiting the more open sectors of the landscape. This suggests that individual deer may have a slightly lower access to acorns in the forest, possibly due to a higher density of competitors (i.e. roe deer (Hewison et al. 2007), wild boar and other small mammals), and/or a lower production of acorns in comparison with the more open sector where individual oaks have more access to light (Abrahamson and Layne 2003). Acorn is a highly energetic food, rich in soluble carbohydrate and fat, although poor in protein (this study, Peter 1986; Feldhamer 2001). Our results show that the availability and consumption of acorns in mast years over the entire landscape gradient buffered the influence of landscape structure on diet composition and quality, with probable consequences for population dynamics in terms of reduced spatial variation in cohort quality during mast years (Kjellander et al. 2006).

In contrast, in non-mast years, when acorns were scarce, we found that diet composition was markedly linked to local landscape structure. In non-mast winters and in summer, the proportion of native browse in the diet decreased and the proportion of cultivated plants increased as the proportion of wooded fragments available locally decreased. By using cultivated plants, roe deer gain nutritional benefits through increasing the energetic value of their diets. Note that in summer, we sampled male roe deer only, thus, if males forage differently to females, this result may be biased. However, differences in foraging behavior between the sexes are not expected for this species with low sexual size dimorphism (Andersen et al. 1998). Indeed, there is no between-sex difference in the pattern of habitat selection during summer in the roe deer of this study area, both at the landscape and home range scales (Morellet et al. in press). In non-mast autumns, we found, surprisingly, that the proportion of sorghum in the diet increased with the proportion of forest fragments in the local landscape. This is related to the availability of a sorghum field at the edge of the main forest, whereas this crop was relatively scarce in the open landscape during this autumn. This result reflects the ability of deer to supplement their browse-based diet

opportunistically with cultivated seeds (maize, wheat, sorghum), legumes and forbs when available in their home range.

Our results reflect the ability of generalist species, such as roe deer, to adapt to the fragmentation of their forest habitat by exhibiting a plastic feeding behavior, enabling them to use supplementary resources available in the agricultural matrix. This flexibility may confer nutritional advantages to individuals living in fragmented landscapes when their native food resources become scarce or decrease in quality, such as in non-mast winters and in summer drought. This may constitute a mechanistic explanation for the recent observation that roe deer body mass increases along a gradient of habitat fragmentation in our study site, with the heaviest deer occurring in the most open sectors and the lightest in the strict forest environment (Hewison et al. 2009). However, the nutritional benefits of foraging in open habitats may be counterbalanced by higher predation risk when cover is scarce (Benhaiem et al. 2008). As a consequence, the trade-off between food and cover may vary among individuals in relation to the local landscape composition (Godvik et al. 2009). Because landscape fragmentation creates local spatial heterogeneity in the availability of both native and matrix food resources, and because adult roe deer have stable home ranges (Hewison et al. 1998), we can predict that, in the absence of substantial landscape modification, local heterogeneity in their diet should persist throughout their lifetime. These observations are coherent with previous reports of marked individual variations in phenotypic quality and reproductive success in relation to small scale variation in habitat composition (Pettorelli et al. 2003a; Pettoelli et al. 2005; Nilsen et al. 2004) and structure (Miyashita 2008). Our results suggest that roe deer demographic performance is likely higher in landscapes fragmented by an agricultural matrix than in the strict forest environment, supporting the hypothesis that deer populations may be currently over-shooting woodland carrying capacity because they are able to supplement their diet in modern agricultural landscapes (Seagle and Frostburg 2003). However, the benefit of improved diet quality may be counterbalanced by additional costs of living in an open landscape, such as mortality due to predators (Panzacchi et al. 2009), mowing (Jarnemo 2002), and road collisions or hunting (e.g. Brinkman et al. 2004), the associated non-lethal disturbance (e.g. Benhaiem et al. 2008), and the unpredictability of food availability due to crop rotation. Further research will be required to establish the impact of these patterns on the spatio-temporal dynamics and metapopulation functioning of deer populations living in modern agricultural landscapes (Walter et al. 2010).

## **Acknowledgements**

We thank the Syrian Ministry of Higher Education and the French Ministry of Foreign Affairs for the award of a PhD grant to Frial Abbas. We would like to thank J. P. Chanal and the local hunting associations, as well as the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, for permission to collect rumen samples. We thank Emmanuel Serrano for assistance with collecting rumen samples. We are grateful to Carole Bannelier and Patrick Petibon for assistance in chemical analysis. We thank numerous colleagues and students for their help collecting plant samples. We thank two referees and Jean-Michel Gaillard for helpful and constructive comments on a previous version of the manuscript.

## References

- Abrahamson WG, Layne NJ (2003) Long-term patterns of acorn production for five oak species in xeric Florida uplands. *Ecology* 84:2476-2492
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (1998) The European roe deer the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo
- Andren H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos* 71:355-366
- Barancekova M (2004) The roe deer diet: is floodplain forest optimal habitat. *Folia Zool* 53:285-292
- Benhaiem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N (2008) Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim Behav* 76:611-618
- Bohn U, Gullub G, Hettwer C, Neuhäuslova Z, Schlüter H, Weber H (2004) Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2.500.000. Interactive CD-ROM (S. Hennekens). Federal Agency for nature Conservation
- Brinkman TJ, Jenks JA, DePerno CS, Haroldson BS, Osborn RG (2004) Survival of white-tailed deer in an intensively farmed region of Minnesota. *Wildl Soc Bull* 32:726-731
- Brown R, Hellgren EC, Abbott M, Ruthven DC, Bingham RL (1995) Effects of dietary energy and protein restriction on nutritional indices of female white-tailed deer. *J Wildl Manage* 59:595-609
- Cargnelutti B (2007) Influence de l'hétérogénéité du paysage sur l'occupation de l'espace de chevreuils (*Capreolus capreolus*) vivant en milieu fragmenté. Mémoire Ecole Pratique des Hautes Etudes. Université Montpellier 2, Montpellier

- Cargnelutti B, Reby D, Desneux L, Angibault J-M, Joachim J, Hewison AJM (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Rev Ecol (Terre Vie)* 57:29-37
- Cornelis J, Casaer J, Hermy M (1999) Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer *Capreolus capreolus* a review. *J Zool Lond* 248:195-207
- Danilkin A, Hewison AJM (1996) Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. Chapman and Hall, London
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507-514. Doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x
- Dolédec S, Chessel D (1991) Recent developments in linear ordination methods for environmental sciences. *Adv Ecol* 1:133-155
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of the ecological data tables. *Ecology*, 84:3078-3089
- Feldhamer GA (2001) Acorns and white-tailed deer - Interrelationships in forest ecosystems. In: McShea WM, Healy WM (eds) *Oak forest ecosystems : ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore pp 215-223
- Gascon C, Thomas E, Richard O, Bierregaard JR, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol Conserv* 91:223-229
- Giger S, Pochet S (1987) Méthodes d'estimation des constituants pariétaux dans les aliments destinés aux ruminants. *Bull Tech CRZV* 70:49-60
- Gill R (1990) Monitoring the status of European and North American cervids, Global Environment Monitoring System (C E M S) Information series 8, UNEP, Nairobi
- Godvik IMR, Loe LE, Vik JO, Veiberg V, Langvatn R, Mysterud A (2009) Temporal scales, trade-offs and functional responses in habitat selection of red deer. *Ecology*, 90: 699-710
- Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N (2007) Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildl Biol* 13:313-318
- Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault J-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography* 32:1062-1070

- Hewison AJM, Vincent JP, Reby D (1998) Social Organisation of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo pp 189-219
- Jarnemo A (2002) Roe deer *Capreolus capreolus* fawns and mowing - mortality rates and countermeasures. *Wildl Biol* 8:211-218
- Jepsen JU, Topping CJ (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Can J Zool* 82:1528–1541. doi: 10.1139/z04-131
- Kjellander P, Gaillard JM, Hewison AJM (2006) Density dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia* 146:521-530. doi: 10.1007/s00442-005-0188-z
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Glob Ecol Biogeogr* 15:8-20.
- Lamberti P, Mauri L, Merli E, Dusi S, Apollonio M (2006) Use of space and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* in a Mediterranean coastal area : how does woods landscape affect home range? *J Ethol* 24:181-188. doi: 10.1007/s10164-005-0179-x
- Lovari S, San José C (1997) Wood dispersion affects home range size of female roe deer. *Behav Process* 40:239-241
- Maizeret C, Tran Manh Sung D (1984) Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) des Landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage* 3:63-103
- McLoughlin PD, Gaillard J-M, Boyce MS, Bonenfant C, Messier F, Duncan P, Delorme D, Van Moorter B, Said S, Klein F (2007) Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* 88:3192-3201
- McShea WJ, Schwede G (1993) Variable acorn crops: responses of white-tailed deer and other mast consumers. *J Mammal* 74:999-1006
- Miyashita T, Suzuki M, Ando D, Fujita G, Ochiai K, Asada M (2008) Forest edge creates small-scale variation in reproductive rate of sika deer. *Popul Ecol* 50:111-120. doi: 10.1007/s10144-0068-y
- Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM (2011) Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecol* in press.

- Nilsen EB, Linnell JDC, Andersen R (2004) Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *J Anim Ecol* 73:44-50.
- Panzacchi M, Linnell JDC, Odden M, Odden J, Andersen R (2009) Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *J Anim Ecol* 78:1124-1133
- Peter D, Smallwood WM, David P (1986) Grey squirrel food preferences: the effects of tannin and fat concentration. *Ecology* 67:168-174
- Pettorelli N, Dray S, Gaillard J-M, Chessel D, Duncan P, Illius A, Guillon N, Klein F, Van Laere G (2003a) Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia* 137:363–369. doi: 10.1007/s00442-003-1364-7
- Pettorelli, N, Gaillard JM, Duncan P, Maillard D, Van Laere G, Delorme D (2003b) Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology* 84: 3307-3316
- Pettorelli N, Gaillard J-M, Yoccoz NG, Duncan P, Maillard D, Delorme D, Van Laere G, Toigo, C (2005) The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *J Anim Ecol* 74:972–981. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00988.x
- Picard JF, Oleffe P, Boisaubert B (1991) Influence of oak mast on feeding behaviour of red deer (*Cervus elaphus* L). *Ann Sci For* 48:547-559
- Putman RJ (1997) Deer and road traffic accidents: options for management. *J Environ Manage* 51:43-57
- Putman RJ, Moore NP (1998) Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Rev* 28:141-164
- R Development Core Team, 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robbins CT (1993) Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, London
- Robinson RA, Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J Appl Ecol* 39:157–176
- Said S, Gaillard J-M, Widmer O, Debias F, Bourgoïn G, Delorme D, Roux C (2009) What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer, *Oikos* 118:1299-1306. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17346.x
- San José C, Lovari S, Ferrari N (1997) Grouping in roe deer: an effect of habitat openness or cover distribution. *Acta Theriol* 42(2):235-239
- Seagle SW, Frostburg R (2003) Can ungulates foraging in a multiple-use landscape alter forest nitrogen budgets? *Oikos* 103:230-234

- Silva M, Hartling L, Opps SB (2005) Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): Effects of habitat characteristics at three different spatial scales. *Biol Conserv* 126:556-568.
- Sotherton NW (1998) Land use changes and the decline of farmland wildlife an appraisal of the set-aside approach. *Biol Conserv* 83:259-268
- Tixier H, Duncan P (1996) Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Rev Ecol (Terre Vie)* 51:3-17
- Tufto J, Andersen R, Linnell JDC (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid : the roe deer. *J Anim* 65:715-724
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA (1991) Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and non starch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci* 74:3583-3597
- Walter WD, Leslie DM, Hellgren EC, Engle DM (2010) Identification of subpopulations of North American elk (*Cervus elaphus* L.) using multiple lines of evidence: habitat use, dietary choice, and fecal stable isotopes. *Ecol Res* 25:789-800. doi: 10.1007/s 11284-010-0709-z
- Weerasinghe UR, Takatsuki S (1999) A record of acorn eating by sika deer in western Japan, *Ecol Res* 14:205-209.

Table 1 : Nutritional quality (g per 100g dry matter) of the diet of roe deer expressed as total nitrogen (N), hemicellulose (Hem), cellulose (Cel), lignin (Lig) and cell content (CC). Sample size (n), mean and [sd], are presented by season, diet type (main food consumed) and landscape category (forest, open or both).

Season	n	Nutritional value					Diet	Landscape
		N	Cel	Hem	lig	CC		
Autumn	7	1.32 [0.07]	0.9 [0.3]	5.9 [0.4]	3.2 [0.6]	86.9 [4.2]	Maize	open
	5	0.85 [0.19]	5.5 [0.7]	7.3 [1.0]	9.4 [0.2]	77.4 [1.9]	Acorn	forest
	31	1.01 [0.09]	5.3 [0.5]	11.6 [0.6]	12.3 [0.6]	67.9 [2.1]	Acorn	open
	6	1.36 [0.11]	7.5 [0.7]	13.2 [0.9]	5.2 [2.9]	72.2 [2.9]	<i>Sorghum</i>	both
	2	1.51 [0.16]	7.2 [0.9]	9.8 [2.9]	14.1 [2.0]	67.9 [5.4]	Acorn- <i>Rubus</i> - <i>Hedera</i>	both
	2	1.59 [0.00]	4.3 [1.1]	8.5 [0.3]	7.4 [3.4]	73.6 [9.9]	Maize- <i>Rubus</i>	both
	2	2.23 [0.23]	10.5 [0.6]	16.0 [0.6]	11.0 [0.0]	60.4 [3.0]	<i>Rubus</i>	both
Winter	21	1.09 [0.06]	5.5 [0.2]	7.9 [0.3]	11.3 [0.4]	72.5 [2.4]	Acorn	open
	20	1.7 [0.1]	5.7 [1.5]	10.9 [2.0]	15.01 [2.7]	60.9 [4.4]	<i>Rubus</i> , <i>Hedera</i> , acorn, <i>Ligustrum</i> , <i>Asteraceae</i> , grass, <i>Medicago</i> , <i>Geranium</i>	both
	1	4.1	7.5	7.8	6.7	58.5	<i>Medicago</i> , <i>Brassicaceae</i> , <i>Rubus</i>	open
	1	2.0	8.5	15.2	13.6	60.3	<i>Rubus</i> , grass	open
Summer	1	1.9	2.5	14.2	2.5	78.7	Maize	open
	11	1.9 [0.3]	5.5 [2.7]	11.6 [2.3]	17.4 [3.0]	55.8 [4.0]	Mixture of ligneous	both
	1	1.9	7.0	10.9	8.2	72.9	wheat	open
	1	1.4	9.0	14.8	5.0	60.6	Wheat, <i>Rosaceae</i>	open



## Figure legends

Figure 1: Map of the study area showing the landscape structure, the transects used to collect vegetation and the location of the culled roe deer.

Figure 2: Biplots of the first two axes of the between-period PCA on diet composition (% DM of 34 items or plant groups in 136 rumens of roe deer collected during five periods). The positions of food items (a), and of individuals with the centroids for each period (b) are shown on the factorial plan. Food item names are abbreviated following their Latin names (see Electronic Supplemental Material), NI is for unidentified plants. NM-aut = non-mast autumn, M-aut = mast autumn, NM-win = non-mast winter, M-win = mast winter, Sum = summer.

Figure 3: Biplots of the co-inertia analysis between the PCA of diet composition (% DM of 34 food items in 136 rumens of roe deer) and the PCA of landscape structure (% area of five habitats around the culling site of each roe deer) for three groups of periods a) non-mast winter and summer, b) non-mast autumn, and c) mast winter and mast autumn (see methods for more details). Food item names are abbreviated following their Latin names (see Electronic Supplemental Material), NI is for unidentified plants. “d” refers to the scale of the grid.

Figure 4: Biplots of the first two axes of the between-period PCA on diet quality (% DM of five variables: Lig = lignin, Hem = hemicelluloses, Cel = cellulose, CC = cell content, N = nitrogen) in diets of 111 roe deer sampled during five periods. The positions of food items (a), and of individuals with the centroids for each period (b) are shown on the factorial plan. NM-aut = non-mast autumn, M-aut = mast autumn, NM-win = non-mast winter, M-win = mast winter, Sum = summer.

Figure 5: Biplots of the co-inertia analysis between the PCA of diet quality (% DM of 5 nutritional variables) and the PCA of landscape structure (% area of five habitats around the culling site of each roe deer) for three groups of periods a) non-mast winter and summer, b) non-mast autumn, and c) mast winter and mast autumn (see methods for more details). Lig = lignin, Hem = hemicelluloses, Cel = cellulose, CC = cell content, N = nitrogen. “d” refers to the scale of the grid.

Figure 1

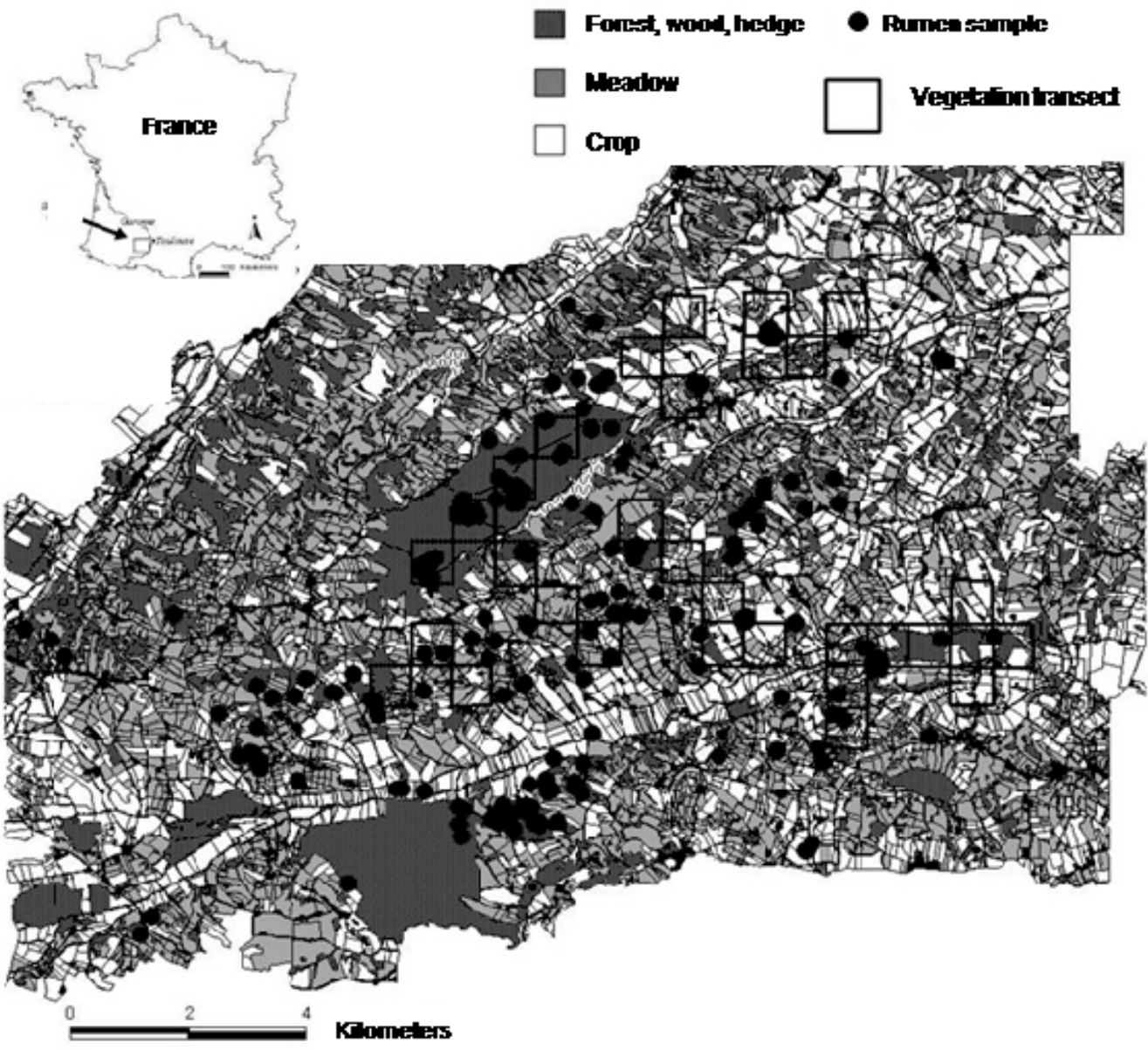


Figure 2

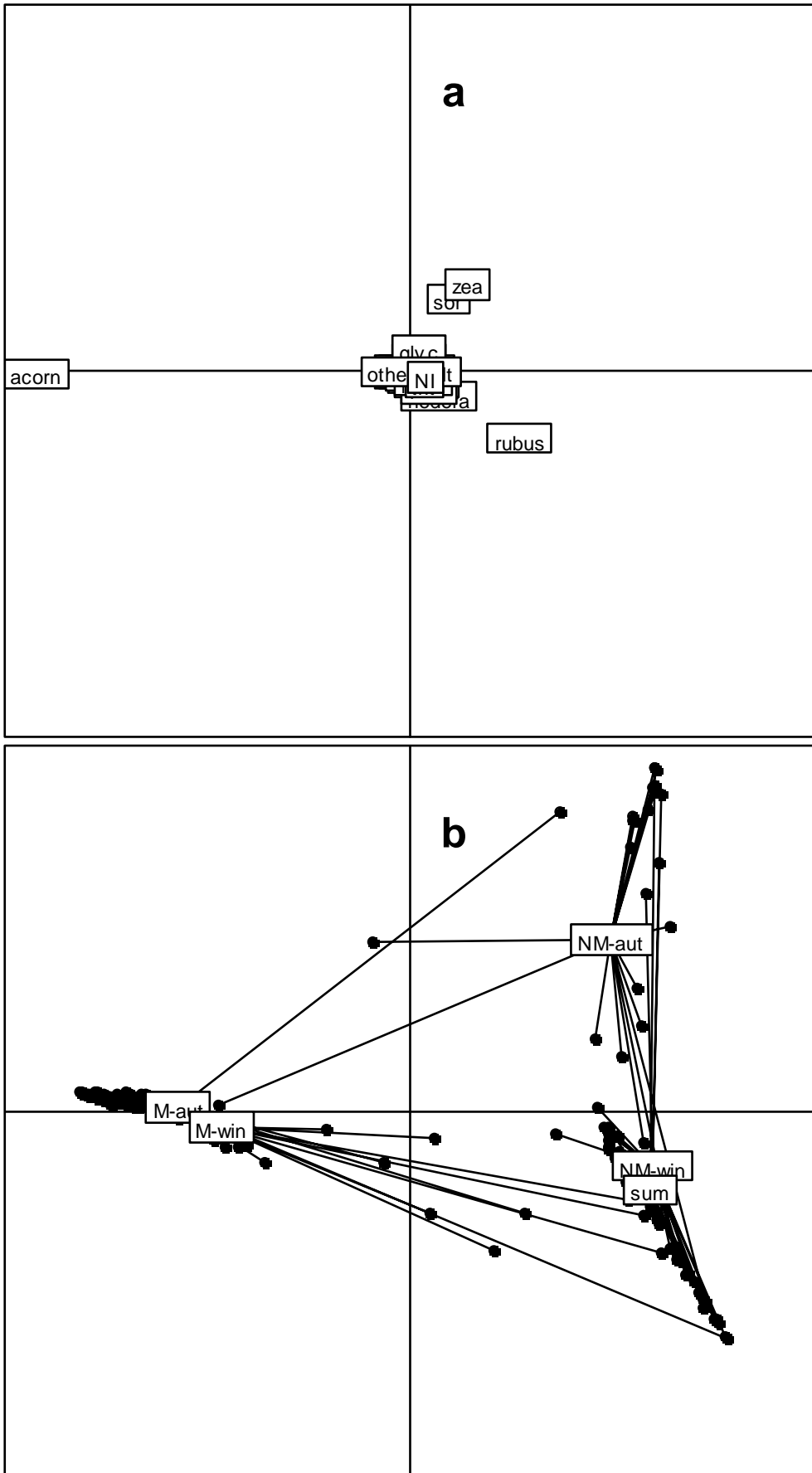


Figure 3

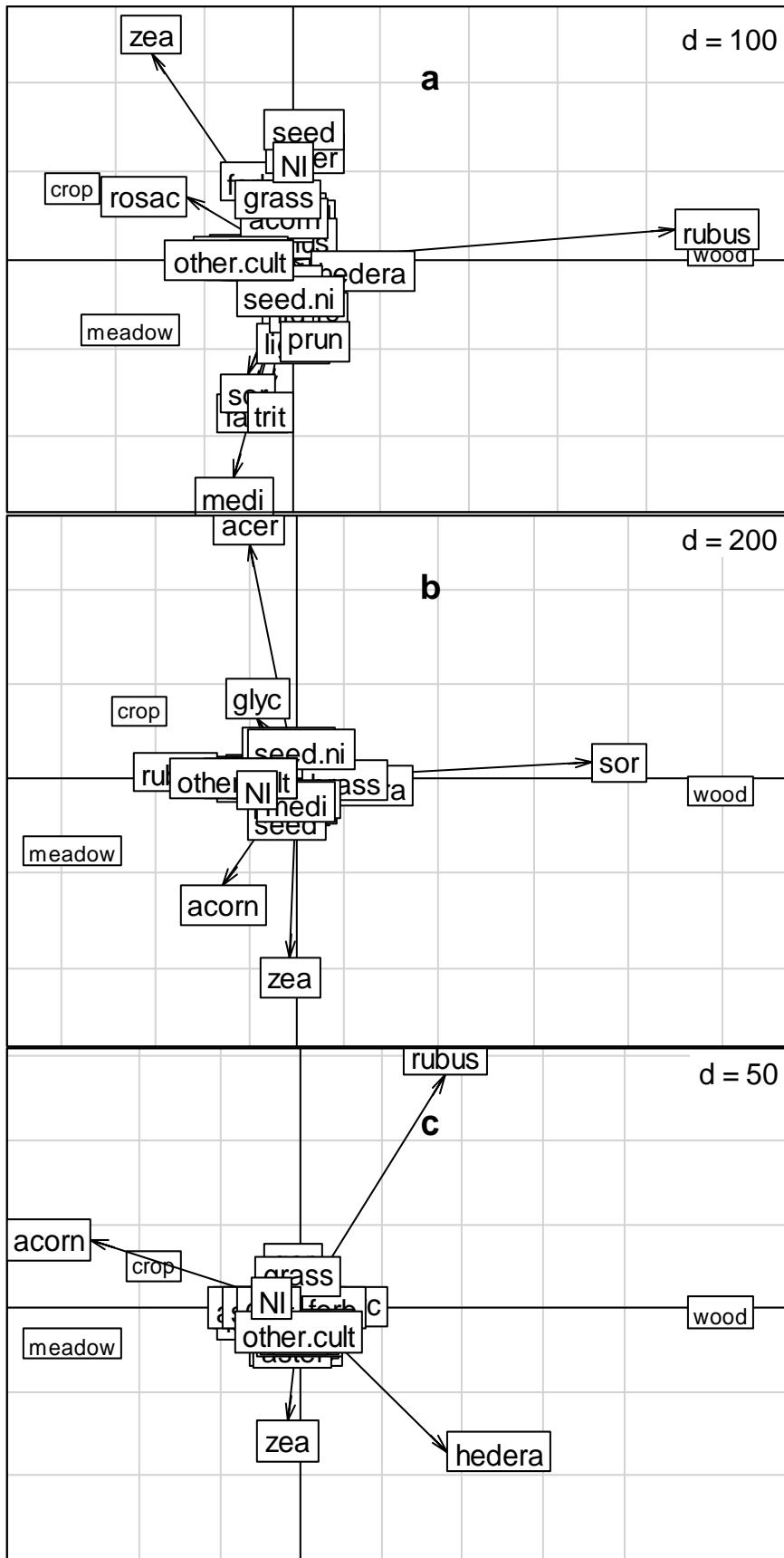


Figure 4

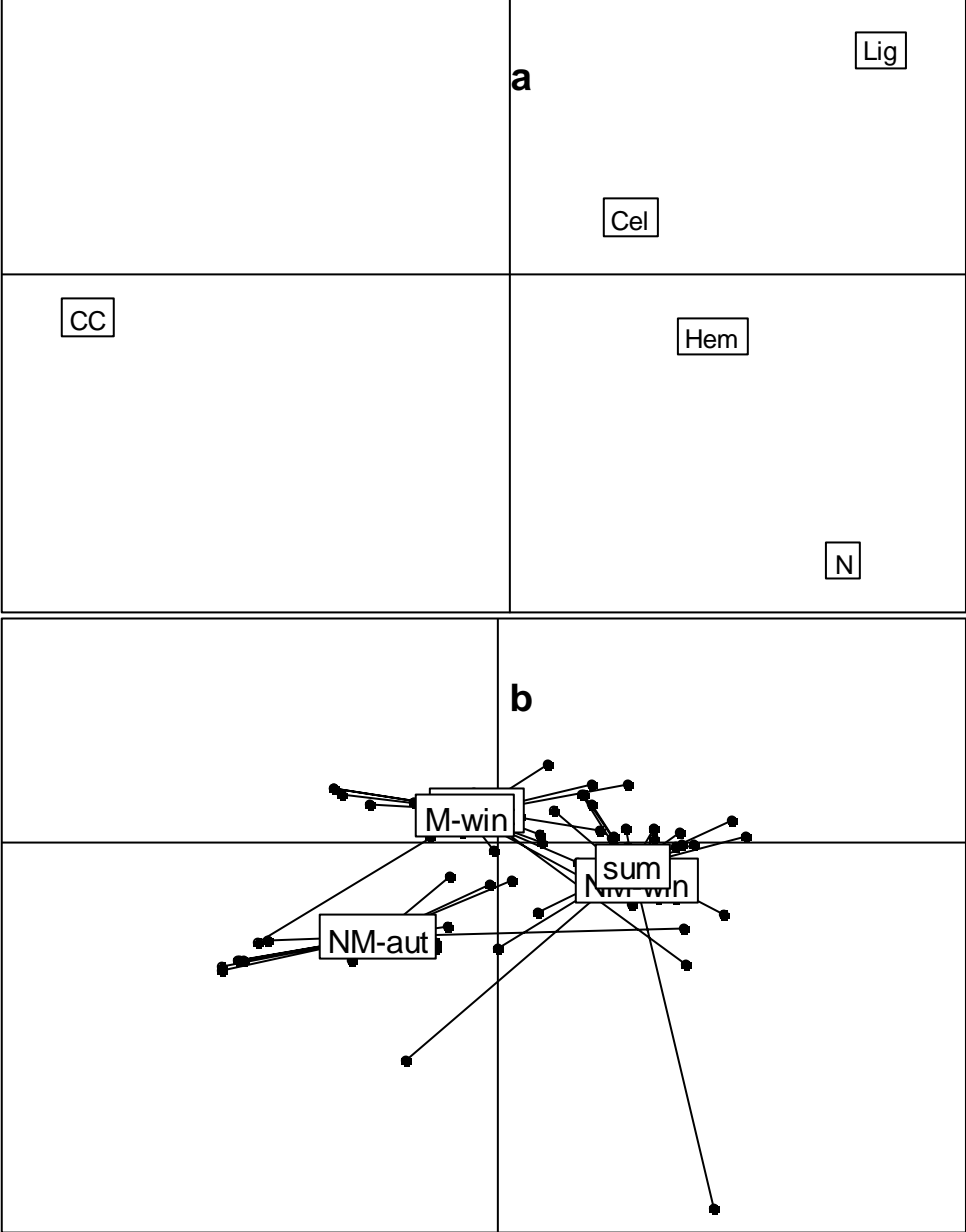
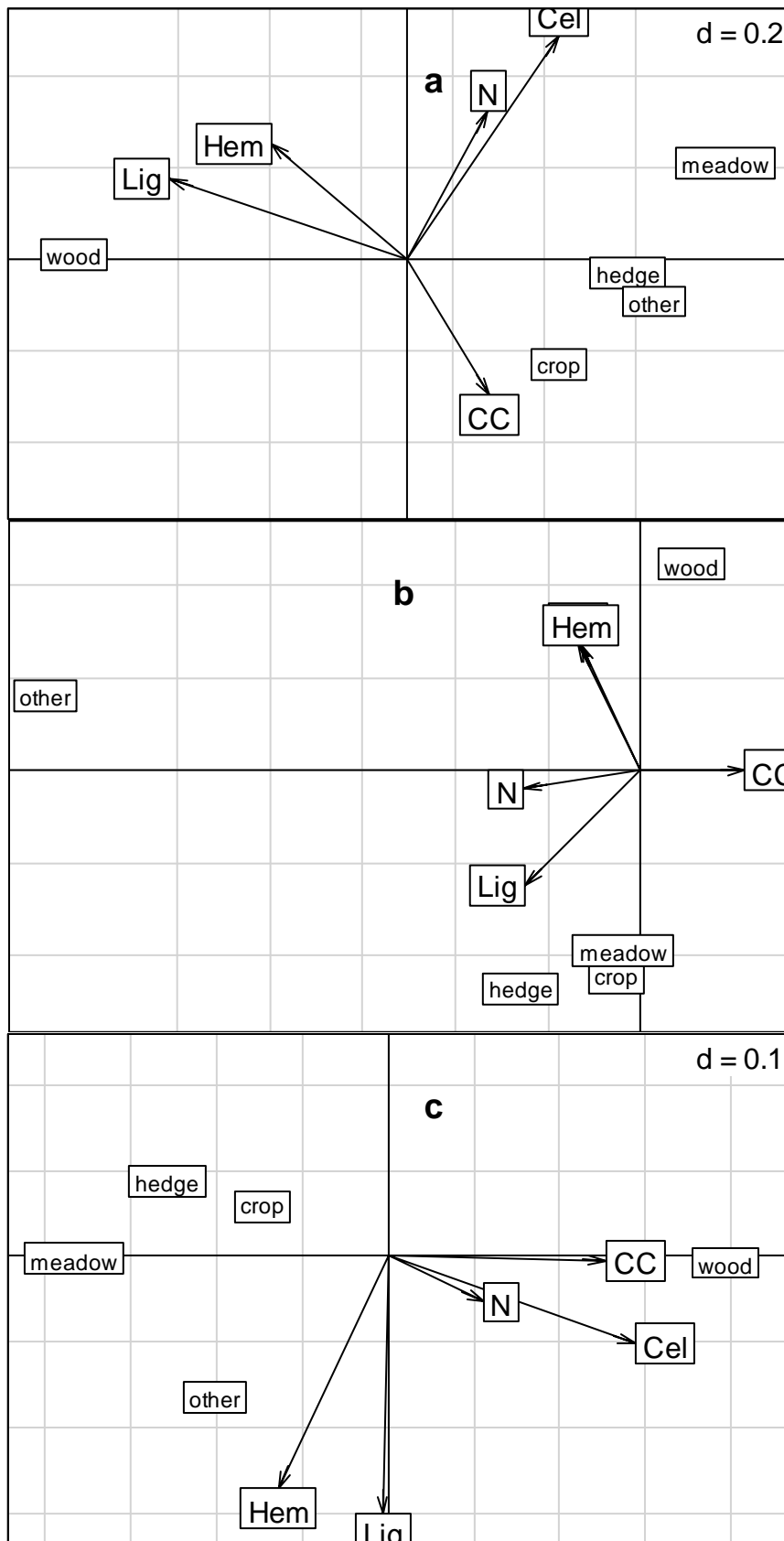


Figure 5



Appendice 1 - The nutritional value of food eaten by roe deer in summer (Sum), autumn (Aut) and winter (Win) in a mosaic landscape in south-west France. Nutritional parameters (g per 100g dry matter) are split between forest (F) and open habitats (O) when available.

		Lignin			Hemicellulose			Cellulose			Nitrogen			Cell content		
		Sum	Aut	Win	Sum	Aut	Win	Sum	Aut	Win	Sum	Aut	Win	Sum	Aut	Win
<b>Browse</b>																
<i>Acer</i> sp.		-	20.4	-	-	10.5	-	-	14.3	--	-	2.31	-	-	54.8	-
<i>Crataegus</i> sp.		16.5	14.6	-	10.2	4.7	-	5.3	4.9	-	1.44	1.48	-	68.0	75.7	-
<i>Cornus</i> sp.		15.7	10.1	-	7.5	5.4	-	0.7	0.8	-	1.67	1.94	-	76.2	83.6	-
<i>Hedera</i>	F	15.4	24.1	22.8	8.2	5.7	6.4	9.3	2.7	2.3	1.56	1.71	1.69	67.1	67.5	68.4
	O	15.8	18.3	22.0	7.1	6.0	9.0	12.1	10.2	4.1	1.70	1.79	1.57	65.0	65.5	64.8
<i>Quercus</i> sp.		14.6	7.6	-	3.5	13.1	-	11.8	5.4	-	2.31	1.91	-	70.1	73.8	-
<i>Ligustrum</i> Fruit & leave		17.4	18.4	20.4	6.5	5.4	7.0	5.2	2.5	1.2	1.61	1.79	1.59	71.0	73.6	71.3
<i>Lonicera</i> sp.		12.4	15.3	-	5.0	2.3	-	7.0	10.1	-	1.86	2.23	-	75.5	72.3	-
<i>Rosa</i> sp.		-	13.1	-	-	9.3	-	-	3.3	-	-	2.03	-	-	74.3	-
<i>Rubus</i> sp.	F	14.8	11.0	13.7	16.0	15.6	14.9	2.5	10.9	7.9	1.97	2.10	2.08	60.5	62.5	64.9
	O	21.0	10.2	12.5	13.7	18.5	17.0	11.6	11.3	8.4	1.93	2.40	1.78	59.9	59.9	63.5
<b>Forbs</b>																
<i>Asteraceae</i>		29.9	17.8	-	12.5	7.5	-	2.4	3.9	-	2.81	2.35	-	55.1	70.7	-
<i>Fabaceae</i>		25.7	17.6	-	10.3	8.5	-	1.3	5.6	-	3.18	3.27	3.18	62.7	68.2	-
<i>Geraniaceae</i>		-	9.6	10.7	-	8.8	7.2	-	9.7	5.9	-	2.46	2.20	-	71.9	76.2
<i>Potentilla</i>		10.	16.8	12.0	4.4	10.3	7.0	4.0	2.1	1.3	2.40	1.99	2.68	81.1	70.7	79.7
Acorn		-	F 11.8 O 9.1	11.3	-	F 11.5 O 6.6	7.8	-	F 4.7 O 4.9	5.7	-	F 1.04 O 0.95	1.04	-	F 75.2 O 71.9	75.2
<b>Grass</b>																
	F	8.5	7.2	13.3	30.1	26.6	23.2	28.5	31.1	17.0	1.62	1.60	2.17	32.8	35.7	46.5
	O	7.5	10.0	9.4	30.8	32.0	28.0	26.0	25.8	25.1	1.62	1.37	1.40	35.7	32.1	37.5
<b>Cultivated</b>																
<i>Glycine</i> seeds		3.9	-	-	11.6	-	-	9.1	-	-	5.03	-	-	75.4	-	-
<i>Medicago sativa</i>		20.7	5.1	7.4	10.6	29.5	9.3	4.6	29.8	9.7	4.50	3.23	5.46	64.2	35.6	73.6
<i>Lolium perenne</i>		-	-	11.2	-	-	15.5	-	-	5.5	-	-	2.75	-	-	67.8
<i>Sorghum</i> seeds		3.7	3.1	-	13.7	14.0	-	4.0	8.0	-	1.79	1.37	-	78.6	74.9	-
Wheat seeds		3.1	5.5	2.1	18.1	22.1	18.5	9.9	18.3	11.4	1.48	2.89	3.43	68.8	54.1	67.9
<i>Zea</i> seeds		2.1	2.2	-	14.5	5.6	-	2.2	0.3	-	1.96	1.32	-	81.1	91.9	-

Appendice 2 - The diet of roe deer in summer, autumn (mast and non-mast) and winter (mast and non-mast) in a mosaic landscape in south-west France. Percent dry weight of main food item in the rumen (and maximum) are split between forest and open habitats.

	Summer		Mast autumn		Non-mast autumn		Mast winter		Non-mast winter
	Forest N=8	Open N=16	Forest N=7	Open N=33	Forest n=6	Open N=14	Forest N=2	Open N=28	Open N=22
<b>Browse</b>									
<i>Acer</i> sp.	0	1,58 (17,51)	0	0	0,23 (1,39)	6,17 (71,89)	0	0	0,15 (3,25)
<i>Crataegus</i> sp.	0	1,40 (15,60)	0	0,09 (1,43)	0	0,05 (0,70)	0	0	0,09 (1,91)
<i>Cornus</i> sp.	0,50 (2,60)	0,73 (2,78)	0 (0,02)	0,07 (1,55)	0,01 (0,08)	0,25 (3,20)	0	0 (0,03)	0,08 (1,78)
<i>Hedera helix</i>	12,68 (36,4)5	12,48 (59,91)	6,00 (33,02)	1,74 (35,49)	2,15 (4,82)	4,58 (30,39)	38,93 (76,46)	4,40 (78,89)	11,32 (63,08)
<i>Quercus</i> sp.	3,53 (13,20)	1,13 (9,27)	0,18 (1,25)	0,30 (3,61)	0,44 (2,52)	0,83 (8,77)	0	0	1,82 (22,40)
<i>Ligustrum vulgare</i>	0	0,03 (0,38)	0	0,43 (4,51)	0,02 (0,09)	0,43 (2,81)	0	1,42 (22,81)	4,83 (35,69)
<i>Lonicera</i> sp.	1,50 (12,40)	0,29 (3,54)	0,44 (3,03)	0,19 (1,61)	0	0,06 (0,80)	0 (0,01)	0,18 (1,26)	0
<i>Rosa</i> sp.	0,24 (1,89)	0,29 (4,17)	0	0,09 (2,54)	0	0,04 (0,27)	0	0,25 (2,28)	0,03 (0,69)
<i>Rubus</i> sp.	63,98 (88,41)	23,24 (94,03)	22,58 (99,98)	4,94 (37,09)	6,06 (25,29)	18,03 (83,11)	22,54 (23,53)	10,78 (64,69)	39,68 (99,29)
<i>Ulmus</i> sp.	0,32 (2,53)	0,72 (5,58)	0	0	0	0,18 (2,53)	0	0	0
Other ligneous	1,38 (6,72)	2,89 (15,7)	0,04 (0,24)	0,37 (3,34)	0,12 (0,71)0	0,78 (5,66)	0	0,43 (3,77)	1,08 (13,33)
<b>Forb</b>									
Asteraceae	4,89 (38,96)	3,19 (42,34)	0,03 (0,19)	0,14 (1,40)	0	0,06 (0,79)	0	0,78 (12,37)	0,34 (5,84)
Brassicaceae	0	0,01 (0,14)	0	0,25 (4,21)	1,35 (8,11)	0,03 (0,45)	0	0	0
Fabaceae	0	0,48 (5,99)	0,02 (0,12)	1,07 (11,10)	0,04 (0,24)	1,04 (6,79)	0	0,63 (6,10)	3,65 (77,25)
Geraniaceae	0	0	0	0,01 (0,25)	0	0	0	0,87 (14,02)	0,52 (11,14)
Ranunculaceae	0,13 (1,01)	0	0	0,06 (1,36)	0	0,00 (0,03)	0	0,01 (0,14)	0,67 (13,82)
Rosaceae	0	5,20 (45,03)	0,11 (0,61)	0,23 (3,72)	0,00 (0,02)	0,36 (2,62)	0	0,53 (3,69)	5,67 (52,84)
Other forbs	0,25 (1,16)	2,70 (21,24)	0,16 (1,05)	0,38 (2,64)	0	0,81 (9,43)	0	0,38 (5,87)	1,03 (15,27)
<b>Wild seed &amp; fruit</b>									
<i>Prunus</i> fruit	0	14,48 (90,59)	0	0	0	0	0	0	0
Acorn seed	0	0	70,39 (97,42)	85,27 (99,19)	0	8,67 (73,66)	38,52 (77,04)	77,91 (99,16)	0,69 (10,56)
Asteraceae flower	0,21 (1,68)	1,07 (16,67)	0	0	0	0	0	0	0
Other wild seeds	2,79 (21,43)	0,37 (4,18)	0	0,04 (0,78)	0	2,21 (11,15)	0	0	5,42 (78,64)
<b>Grass</b>	0,51 (3,68)	0,31 (2,12)	0,04 (0,24)	0,34 (2,87)	0,18 (0,45)	0,11 (0,55)	0	0,36 (2,37)	3,84 (24,54)
<b>Crops</b>									
Glycine seeds	0	0	0	0	0	9,73 (70,21)	0	0	0



<i>Medicago sativa</i>	0,01 (0,12)	5,74 (57,58)	0	0,03 (1,05)	0	0,11 (1,55)	0	0,06 (1,71)	3,21 (70,65)
<i>Sorghum</i> seeds	0	0	0	0	62,52 (97,15)	7,63 (54,59)	0	0,10 (2,94)	3,78 (81,88)
<i>Triticum</i> seed	0		0	0	0	0	0	0	0
<i>Zea</i> seeds	0	5,92 (94,73)	0	2,45 (80,91)	26,44 (90,83)	34,79 (94,49)	0	0	7,57 (90,29)
Other crop	0		0	0	0	0	0	0,20 (3,09)	0

---

## **Résumé de l'article 2 : Landscape and season influence grasses consumption by roe deer.**

Dans les agrosystèmes, le régime alimentaire du chevreuil intègre des items cultivés qui ont une bonne qualité nutritive comme les graines et certaines herbacées. Herbivore sélectif, il peut consommer plus ou moins de feuilles de poacées dans certaines circonstances, notamment aux périodes de moindre disponibilité des autres items alimentaires. Aussi nous supposons que la consommation de feuilles de poacées est plus élevée en habitat ouvert qu'en forêt, surtout pendant l'hiver lorsque les ressources végétales se raréfient. Ces hypothèses ont été testées au moyen d'une analyse microscopique de fèces échantillonnées chaque mois de l'année en 2008 et 2010 dans deux habitats (ouvert et forestier). Chaque fèce a été localisée précisément par GPS avant de subir une analyse du contenu floristique et une analyse chimique effectuée au laboratoire. Pour chaque fèce l'identification a porté sur 100 fragments identifiés sous microscope (grossissement x 100), en utilisant un atlas de référence des plantes présentes sur le site d'étude.

Les résultats montrent que la proportion de fragments de poacées est plus grande en milieu ouvert (31 %) qu'en forêt (5 %), surtout en hiver, alors que leur disponibilité est maximale en mai et minimale en février. Parallèlement, la qualité nutritive des poacées est plus grande en milieu ouvert qu'en forêt. Les implications de l'utilisation de ces ressources sont discutées en termes de digestibilité.

## **Article 2 : Landscape and season influence grasses consumption by roe deer.**

Abbas Frial, Picot Denis, Merlet Joël, Cargnelutti Bruno, Lourtet Bruno, Angibault Jean-Marc, Daufresne Tanguy, Aulagnier Stéphane, Verheyden Hélène

### **Abstract**

In agroecosystems, roe deer include in their diets highly nutritious cultivated seeds and forbs when available. Although being classified as obligate browser, roe deer may be able to use grass leaves in some circumstances. We hypothesized that 1 - grass leaves consumption is higher in open landscape than in forest as grasses are more available and more nutritious in open landscape; and 2 - grass consumption increases in winter when the availability of other food declines. Grass consumption was assessed by microscopic analysis of roe deer faecal pellets collected monthly in a forest block and in surrounding open landscape. We found that the proportion of grasses in the faeces was higher in open landscape (predicted mean 0.31) than in forest (predicted mean 0.05) and that grass consumption was highest in winter and lowest in spring in both landscapes. We suggest that roe deer are able to use grasses of meadow exhibiting a high quality in winter in this mild climate area. We discuss the implication for digestive processes.

### **Introduction**

Grasses are often more largely available than browse (Arzani et al. 2004) particularly in open landscape. Grasses leaves are more extensively digestible than browse because they contain more digestible fibre and less anti-nutritional factors (Gordon 2003). However an extensive digestion of grasses requires longer fermentation time compared to browse (Hummel et al. 2006). In ruminant, long fermentation time is achieved when rumen content stratified in order that the large plant fragments (the more fibrous) fell in the bottom until they were broken enough to float on the liquid phase and passed through the ostium. Grass leaves break in long fibrous fragments whereas browses break in small polygonal fragments that didn't stratified in the rumen (Havstad & Donart 1978, Clauss et al. 2003). The different allometry in digestive tract and metabolism (Gordon & Illius, 1994, Van Soest 1982) leads to a trade-off between nutrient requirement and fermentation time (Robbins et al. 1995, Gordon 2003). Both this trade-off and differences in the anatomy and physiology of the digestive tract (Clauss et al. 2007, 2009), are used to explain that herbivore species are unequal in their efficiency to use grasses. As a consequence, distinct diet types exist: browser, mixed and grazer (Robbins et al. 1995, Gordon 2003). Although mixed

feeder and, in a lesser extend grazer, are though to be able to use browse, browser are supposed to be obligate non grazer (Claus et al. 2010 ).

In North America and Europe, open landscape devoted to agricultural practices have been colonized by deer species that expanded in range and abundance during the previous half-century (Gill 1990). In agro-system, grasses are largely available in the pastures and meadows (mixture of grasses, ray grass...), in the cropfields (wheat, barley, maize, sorghum...) and in the boundaries with wood, hedgerow, road and river. Although evidence are scarce, the deer species able to fed on grasses may benefits from their large availability and high nutritional quality in open agro-system (see Walter et al. 2010 for red deer *Cervus elaphus* in USA). In Europe, the roe deer (*Capreolus capreolus*) is the most widespread cervid species (Andersen et al. 1998). Roe deer is a typical browser (Tixier & Duncan 1996, Cornelis et al. 1999) selecting concentrate food (Lechner-Doll et al. 2001) such as cultivated seeds and acorn when available and (Duncan et al. 1998). In agro-system, individual roe deer having access to open habitats fed on cultivated seeds and obtained higher diet quality than those restricted to more wooded habitat (Abbas et al. in press). Although grasses are generally poorly eaten by roe deer (Tixier et al. 1996, Cornelis et al. 1999), the proportion of leaves of (cultivated?) grasses can reach 10% of the rumen content in forest (Maizeret et al. 1984) and be a dominant constituent of the rumen in agrosystems in some season (Kaluzinski 1982, Cibien et al. 1995) In addition observations of roe deer feeding in ryegrass (B. Cagnelutti pers. obs.) suggest that this browser may feed on grass leaves in some circumstances. We hypothesize that roe deer diet should contained more grass leaves when grass nutritional quality is high (low fibre, high protein) and when the availability of browse is low. Using analysis of faeces of roe deer collected both in forest and open landscape, we studied the variations of grass consumption according to the season and the habitat. We predict that 1 - the proportion of grass fragment in the faeces should be higher in open landscape than in forest as grasses are more available and more nutritious in open landscape; and 2 - grass consumption should increase in winter when the availability of browse declines.

## **Material and methods**

### ***Study area***

The study was carried out in a LTSER site (Long term socio-economic and ecological research) located in South-western France in a hilly region with a mild oceanic climate. The landscape is a mosaic with two forest blocks (5% area) and a more open sector with varying proportions of woodland (on average 14%), hedges (6%), meadows (38%) and crops (32%). Deer density was estimated at around 34 deer per 100 ha in the central forest and 4 to 8 deer/100 ha in the open

sector (Hewison et al. 2007). Forest and wood are dominated by oak trees *Quercus* sp. and in the understory, brambles *Rubus* and ivy *Hedera helix* (detailed description in Abbas et al. in press). Crops are dominated by wheat *Triticum* sp., sunflower *Helianthus annuus*, maize *Zea mays* and sorghum *Sorghum bicolor*.. Four types of meadow occur equally frequently in the landscape, one dominated by *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea*, one dominated by *Festuca rubra* and *Agrostis capillaris*, one dominated by *Holcus lanatus* and ryegrass *Lolium perenne*, and one dominated by ryegrass or Lucerne *Medicago sativa* or *Trifolium* sp.

### ***Grass availability and quality***

Plant availability was measured in each season (in February, May, August and November 2005) on square transects covering the study area. On each transect, we monitored regularly spaced sampling plots (25 x 25 x 120 cm) in order to sample all the habitats encountered along the transect (forest, woodlot, hedge, meadow, crop). We sampled 417 to 565 plots per season. Plants available on the plots were collected, then separated by category (grass, browse, forb, fruit and seed), oven-dried (60 °C for 3 days), weighed to the nearest 0.01 g and stored until we used them for chemical analysis in 2009. We pooled plant materials by sector (forest versus open), dried them again, ground them to a powder and performed chemical analysis to measure fibre content and nitrogen. We measured the fibre fractions (Van Soest et al. 1991): NDF (neutral detergent fibre), ADF (acid detergent fibre) and ADL (acid detergent lignin), with corrections for ash fraction, using the sequential method of Van Soest (AFNOR 1997). We calculated the content of digestible fibres: hemicelluloses (Hem = NDF – ADF), cellulose (Cel = ADF - ADL) and the non-fibrous fraction (CC = 100 – NDF). The latter fraction reflects the cell content and the pectin, a fast-fermenting fibre not included in NDF. Finally we measured total nitrogen content with a CN gas analyzer (LECO Corporation, St Joseph, MI, USA).

### ***Grass consumption***

We collected 238 faecal pellets of roe deer between January 2008 and September 2010 in order to obtain 8-10 faeces per month, both in forest and in open landscape. We analysed faeces content by micro-histological identification of vegetal fragments (Chapuis 1980, Putman 1984). First, we constituted a reference atlas with pictures of the lower epiderms of leaves collected in our study area. Thereafter, about eight pellets of each faeces was sieved at 0.2 mm, cleared with bleach (2.6% sodium hypochlorite), and rinsed with warm water. Two slides were prepared for each faeces, and examined under microscope, using 100x magnification. As recommended by Alipayo (1992), the first 100 epiderms per faeces were compared to the reference atlas and identified. In

our study, errors of identification were suspected to be low because grasses have shape and organization of cells and stomates very different from those of other plants.

### **Statistics**

We test the effect of season and sector and their interaction on the biomass of grasses and other food available for roe deer using general linear model with quasi-poisson family as the variance of the biomass increased with the mean. We cannot tested the variations of grass nutritional quality according to season and sector because chemical analysis were done with pooled samples of the whole material collected by sector and season. Thus we considered that pooled samples represented the mean quality by sector and season. We test the effect of sector, month and their interaction on the occurrence of grass in the faeces using general linear model with binomial family. To test the effect of months and sector on the number of grass *versus* dicotyledone fragments in the faeces, we used again general linear model but with the quasi-binomial family to take into account that the variance of the fragment number increase with the mean.

### **Results**

The biomass of grass leaves available for roe deer varied according to the season and the habitat (interaction term Deviance = 1180.4, Df = 18,  $P < 0.001$ ). The biomass of grass leaves appeared higher in the open sector than in forest in each season, particularly in pasture and ryegrass habitats in May (Table 1). The biomass of other food also changed according to the season and the habitat (interaction term Deviance = 2935.5, Df = 18,  $P < 0.001$ ) with the lowest availability in February and the highest in May, particularly in cultivated field (Table 1). It is striking that food biomass, both of grass leaves and other food, can reach very high values but was very variable in the open sector, whereas it remained fairly low and stable in the forest. The nutritional quality of grasses appeared higher in habitats of the open sector than in the forest with generally more cell content, less fibre and more nitrogen especially in pasture and field (Table 2).

The occurrence of grass fragments in the faeces was higher in the open sector than in the forest (Deviance = 40.1, Df = 1,  $P < 0.001$ ) and neither month (Deviance = 0.04, Df = 1,  $P = 0.835$ ) nor the interaction month\*sector were significant (Deviance = 2.2, Df = 1,  $P = 0.138$ ). In the open sector, 96 % of the faecal pellets contained grass, but only 65 % of them in the forest.

The amount of fragments of grass versus dicotyledone in the faeces were also higher in the open sector than in the forest (Deviance = 3034.5, Df = 1,  $P < 0.001$ ) and changed across month (Deviance = 770.3, Df = 1,  $P = 0.016$ ) but the interaction month x sector was not significant (Deviance = 452.2, Df = 1,  $P = 0.1$ ). In average, faecal pellets collected in the open sector

contained 31 grass fragments (on 100 analysed fragments) but only 5 for those collected in the forest (Figure 1). The amount of grass fragment was lowest in May and highest in December in both sector, with a low level from May to July and a high level from August to January (Figure 1).

## **Discussion**

As expected, grass leaves appeared more available and nutritious in the open landscape than in the forest and the availability of other food reached its lowest values in winter. Accordingly, we found that the amount of grass in the faeces was higher in the open landscape than in forest and reached a maximum in December. However in the open landscape, the proportion of grass leaves in the faeces was high not only in winter but also from August to January. Our results suggest that both in autumn and in winter, the availability of grasses in the open sector remains high compared to those of browse, especially in ryegrass and pasture. In the same seasons, the nutritional quality of grass leaves appears quite good in term of cell content both in pasture and ryegrass. Their relatively high availability and quality may explain that roe deer fed on grasses in autumn and winter, as indicated by their high proportions in the faeces. Surprisingly, the proportion of grass in the faeces is high also in August and September in the open landscape despite the fact that other foods are largely available in this period. In summer, the availability of grasses declined in pasture and ryegrass but increased in the hedges. We suggest that the availability and quality of browse foliage decline as summer drought progresses and that roe deer compensate by feeding on some of the grasses growing under the canopy cover of the hedgerow. Our results clearly demonstrate that grass consumption by roe deer is influenced by the landscape structure, so that in open habitat roe deer eat more grass than in the forest. Diet variations according to landscape structure have been found previously in the same study area in winter, summer and autumn but due to other food resources like sorghum and maize seeds (Abbas et al. in press). In this previous paper, using co-inertia analysis between rumen composition and landscape structure, we found no clear evidence for any relation between grass consumption and landscape. However, because grasses were poorly eaten (in overall less than 4 % g DM of the rumen content), they had a low influence in the statistical analyses used (non-normed PCAs), in such a way that significant variations of grass in the rumen cannot be depicted.

It is likely, that despite the high proportion of grass fragments in the faeces (mean 31 % in the open sector), the real consumption of grass is much less. Indeed, the proportion of grass is overestimated in the faeces relatively to other food (browse foliages, seeds, fruits, forbs) that are more entirely digested (see Putman 1984 for a review). This overestimation appear clearly when comparing in the same study area, the proportion of grasses in the open sector in winter using the

rumen content (mean: 1.9 % DM, maximum : 25 %, Abbas et al. in press) and the faeces (mean : 31 %, maximum : 94 %, this study). Few other studies have studied roe deer in open landscape. Cibien et al. (1995) found a very high proportion of grass leaves in the rumen of roe deer shot in winter in an agricultural landscape (>50 % DM). Kaluzinski (1982) also found 27-29 % DM of grasses in rumen of roe deer shot in autumn and winter in agrosystem. Both our results and the literature suggest that in open landscape, roe deer are able to consume leaves of grass in significant proportions when the availability of other food declines. This is in contrast with the browser or granivorous feeding style of roe deer (Tixier & Duncan 1996, Cornelis et al. 1999). The ability of roe deer to use grasses may be related to the especially high nutritional value of grass leaves in open landscape in some season, particularly high easily digested cell content (see also Verheyden-Tixier et al. 2008). At the extreme, if grasses become an important part of the diet (i.e. 25%), some adaptations of the digestive tract are expected to process more fibrous and poorer quality diets (König et al. 1976; Holand 1992) like an increase of the gut size (Holand 1992, Kamler 2001, Jiang et al. 2002).

### **References**

- Ansquer P, Theau PJ, Cruz P, Viegas J, Al Haj Khaled, Duru M, (2004) Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179: 353-368.
- Alipayo D, Valdez R, Holechek JL, Cardenas M (1992) Evaluation of microhistological analysis for determining ruminant diet botanical composition *Journal of Range Management* 45: 148-152.
- Arzani H, Zohdi M, Fish E, Zabedi Amiri GH, Nikkbab A, Wester D (2004) Phenological Effects on forage quality of five grass species, *Journal of Range Management* 57: 624-629.
- Bohn U, Gullub G, Hettwer C, Neuhäuslova Z, Schlüter H, Weber H (2004) Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2.500.000. Interactive CD-ROM (S. Hennekens). Federal Agency for Nature Conservation Brinkman.
- Cargnelutti B (2007) Influence de l'hétérogénéité du paysage sur l'occupation de l'espace de chevreuils (*Capreolus capreolus*) vivant en milieu fragmenté. Mémoire Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Cargnelutti B, Reby D, Desneux L, Angibault J-M, Joachim J, Hewison AJM (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Rev Ecol (Terre Vie)* 57: 29-37.



- Cibien C, Bideau E, Boisaubert B, Biran H, Angibault J-M (1995) Seasonal diet and habitat use in field roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region. *Gibier Faune sauvage* 12: 37-49.
- Clauss M, Doll ML (2002) Faecal particle size distribution in captive wild ruminants : an approach to the browser / grazer dichotomy from the other end. *Oecologia* 131: 343-349.
- Clauss M, Doll ML (2001) Differences in selective reticulo-ruminal particle retention as a key factor in ruminant diversification. *Oecologia* 129: 321-327.
- Cornelis J, Casaer J, Hermy M (1999) Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer *Capreolus capreolus*: a review. *Journal of Zoology, London* 248: 195-207.
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514.
- Dumont B, Renaud PC, Morellet N, Mallet C, Anglard F, Verheyden-Tixier H (2005) Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Animal Research* 54: 369-381.
- Farina A (1998) Principles and methods in landscape ecology. Chapman and Hall, London.
- Gebczynska Z. (1980) Food of the roe deer and red deer in the bialowieza primeval forest. *Acta Theriologica* 25: 487-500.
- Gill RB, Carpenter LH, Bartmann RM, Baker DL, Schoonveld GG (1983) Fecal analysis to estimate mule deer diets *The Journal of Wildlife Management* 47: 902-915.
- Gordon IJ, Illius AW (1994) The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia* 98: 167-175.
- Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault JM, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames JL, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography* 32: 1062-1070.
- Hewison AJM, Angibault JM, Cargnelutti B, Coulon A, Rames JL, Serrano E, Verheyden H, Morellet N (2007) Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology* 13: 313-318.
- Hofmann RR (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 449-457.
- Holand O (1994) Seasonal dynamics of digestion in relation to diet quality and intake in European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Oecologia* 98: 274-279.
- Homolka M. (1991) The diet of *Capreolus capreolus* in a mixed woodland environment in the Drahanska Vrchovina high lands. *Folia Zoologica* 40: 307-315.

- Lewis SW (1994) Fecal and rumen analyses in relation to temporal variation in black-tailed deer diets. *The Journal of Wildlife Management* 58: 53-58.
- Lechner-Doll M., Lason K., Lang D., Behrend A. (2001) Evolutionary aspects of dietary selection and digestion in the European roe deer (*Capreolus capreolus*) with special reference to seasonality. *Mitt. Mus. Nat. Kd. Berl. Zool. Reihe* 77: 223-227.
- Illius AW, Gordon IJ (1992) Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: Evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* 89: 428-434.
- McCinnis ML, Vavra M, Krueger WC (1982) A comparison of four methods used to determine the diets of large herbivores. *Journal of Range Management* 36: 302-306.
- Sparks DR, Malechek JC. (1968) Estimating percentage dry weight in diet using a microscopic technique. *Journal of Range Management* 21: 264-265.
- Stewart DRM (1969) Analysis of plant epidermis in faeces: A technique for studying the food preferences of grazing herbivores. *Journal of applied Ecology* 4: 83-111.
- Storr GM (1961) Microscopic analysis of faeces a technique for ascertaining the diet of herbivorous mammals *Australian Journal of biological Science* 14: 157-164.
- Theau JP, Zerourou A (2008) Herb'age, une méthode de calcul des sommes de températures pour la gestion des prairies. *Cahiers d'Orphée, INRA Toulouse*.
- Theau JP, Duru M, Cruz M (2008) Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* 193: 79-102.
- Tixier H, Duncan P, Scehovic J, Yani A, Gleizes M, Lila M. (1997) Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology, London* 242: 229-245
- Verheyden-Tixier H, Renaud PC, Morellet N, Jamot J, Besle JM, Dumont B (2008) Selection for nutrients by red deer hinds feeding on a mixed forest edge. *Oecologia* 156: 715-726.

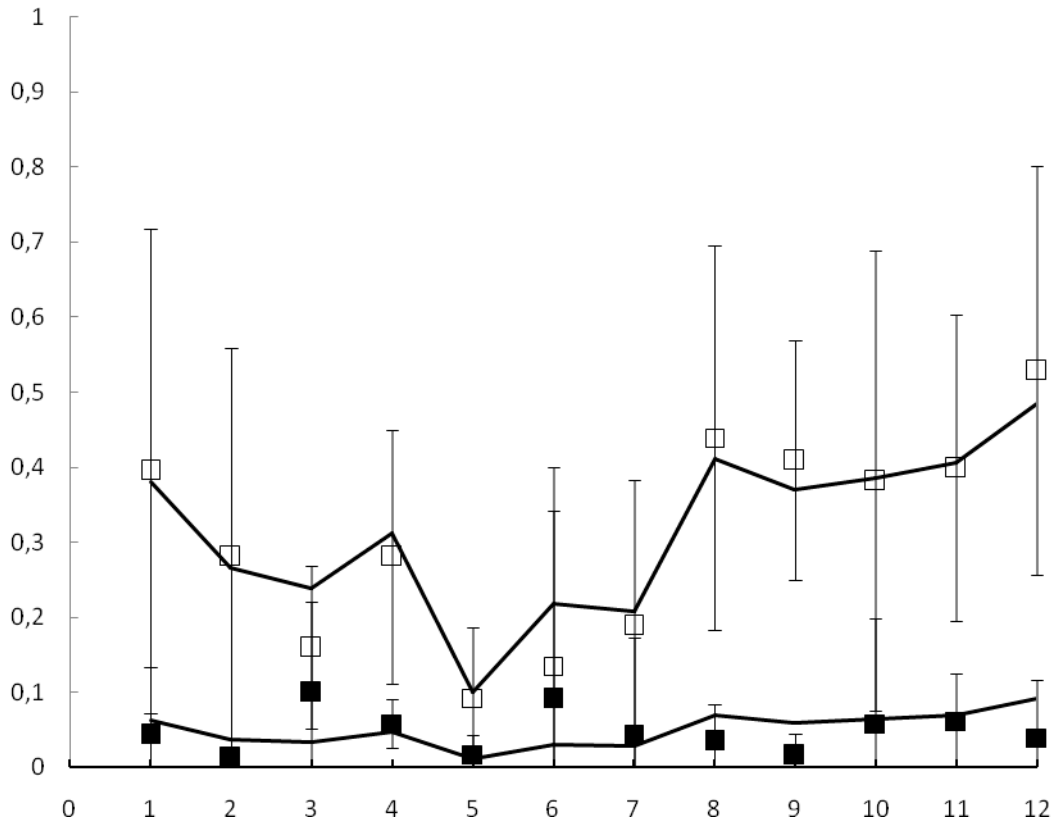
Table 1 - Biomass of grass leaves available and other food (browse, forbs, seeds and fruits, in g DM / 25x25x120 cm<sup>3</sup>) per season (Winter = February, Spring = May, Summer = August, Autumn = November) and habitats. Mean and standard-deviation (between brackets).

<b>Biomass of food available</b>	<b>February</b>	<b>May</b>	<b>August</b>	<b>November</b>
<i>Grass leaves</i>				
Forest	0.1 (0.3)	0.2 (0.7)	0.5 (3.5)	0.3 (1.0)
Open sector				
- woodlot	0.6 (1.7)	0.7 (2.9)	1.1 (4.0)	0.6 (1.4)
- hedge	1.9 (4.1)	4.6 (4.5)	4.8 (7.0)	2.9 (4.6)
- pasture	4.9 (5.0)	22.8 (14.6)	3.1 (3.4)	6.4 (5.9)
- ryegrass	3.9 (3.0)	34.8 (26.4)	0.8 (1.3)	5.4 (5.4)
- grass field	2.0 (1.8)	0.4 (1.5)	0.3 (1.1)	0.2 (0.6)
- non-grass field	0.3 (1.8)	0.0 (0.1)	1.5 (4.9)	0.3 (1.0)
Mean weighted by area	2.6	11.4	1.9	3.0
<i>Other food</i>				
Forest	3.8 (4.6)	3.6 (4.4)	1.9 (1.9)	4.2 (6.2)
Open sector				
- woodlot	2.3 (2.5)	3.8 (2.9)	2.7 (2.9)	2.6 (3.5)
- hedge	4.8 (5.4)	12.3 (9.3)	8.9 (7.7)	3.9 (4.7)
- pasture	1.2 (4.0)	2.2 (3.1)	1.2 (2.1)	1.6 (2.3)
- ryegrass	0.7 (1.3)	0.4 (1.0)	0.1 (0.1)	1.2 (1.9)
- grass field	0.0 (0.3)	42.2 (28.6)	5.9 (13.9)	4.3 (25.1)
- non-grass field	0.4 (1.4)	20.1 (31.8)	6.7 (15.1)	0.8 (1.9)
Mean weighted by area	1.2	13.6	3.6	2.3

Table 2 - Nutritional quality of grass leaves collected in different habitats (forest, woodlot, pasture, ryegrass and field) per season (Winter = February, Spring = May, Summer = August, Autumn = November). Nutritional parameters (in % of g in dry matter of plant material) are digestible fibres (hemicellulose and cellulose), undigestible fibres (lignin), cell contents (100-total fibre) and nitrogen.

Habitat	Parameters	February	May	August	November
Forest	Hemicellulose	28.04	26.25	30.78	32.02
	Cellulose	25.07	23.47	26.03	25.81
	Lignin	9.39	6.17	7.51	10.04
	Cell content	37.50	44.11	35.68	32.13
	Nitrogen	1.40	2.03	1.60	1.37
Woodlot and hedge	Hemicellulose	22.27	25.06	29.59	24.66
	Cellulose	16.11	28.93	28.88	34.61
	Lignin	17.17	9.00	8.78	7.53
	Cell content	44.45	37.01	32.74	33.20
	Nitrogen	2.22	1.72	1.49	1.51
Pasture	Hemicellulose	24.98	27.71	32.92	30.45
	Cellulose	18.81	28.47	26.57	24.09
	Lignin	5.66	7.36	6.09	4.77
	Cell content	50.55	36.46	34.42	40.70
	Nitrogen	2.08	1.51	2.04	1.80
Ryegrass	Hemicellulose	15.50			
	Cellulose	5.50			
	Lignin	11.21			
	Cell content	67.78			
	Nitrogen	2.75			
Wheat	Hemicellulose	18.55			22.11
	Cellulose	11.42			18.29
	Lignin	2.11			5.52
	Cell content	67.92			54.08
	Nitrogen	3.43			2.89
Maize	Hemicellulose		13.76		
	Cellulose		0.90		
	Lignin		16.97		
	Cell content		68.37		
	Nitrogen		2.88		

Figure 1 - Consumption of grass by roe deer, expressed as the proportion of grass fragment in the faeces, by month and habitat (Open habitat = open square, Forest habitat = dark square). Bares are standard errors, lines are predicted values (see method section for the model).



### **Résumé de l'article 3 : A multiple-use landscape as a meta-ecosystem : roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorous budgets.**

Ces dernières années, l'hétérogénéité du paysage a suscité les recherches d'écologues qui essayent de comprendre les processus et mécanismes de fonctionnement d'un écosystème, en particulier la connexion entre différents fragments du paysage par le flux de matières et d'individus. Le concept de méta-écosystème consiste à étudier les liens entre les composantes biotiques et abiotiques dans un système.

Les herbivores représentent un vecteur biologique qui peut modifier l'écosystème par leur consommation de la végétation ou par leurs excréments ; ils ont des impacts directs sur les nutriments et les propriétés biologiques du sol. Leurs déplacements induisent une répartition hétérogène de la défécation, surtout quand ils ont une préférence pour se reposer à certains endroits et pour se nourrir à d'autres.

Récemment Seagle (2001) a modélisé le transfert d'azote par le chevreuil de Virginie (*Odocoileus virginianus*), qui habite dans un agrosystème du centre de l'Amérique du Nord. Ce cervidé se nourrit de préférence dans les champs cultivés et défèque surtout dans les bois. Dans ce contexte, il se comporte comme un vecteur biologique de transfert des nutriments entre deux milieux de structure végétale différente. Ce transfert, équivalent à plus de 50% de la déposition locale, est significatif en termes de fertilisation du sol et d'impact sur les cycles biochimiques.

Le Chevreuil européen (*Capreolus capreolus*), espèce forestière, peut jouer un rôle dans le transfert des nutriments de champs cultivés à la forêt depuis que les activités humaines, surtout l'intensification agricole, ont produit une juxtaposition de plusieurs milieux exploités par les cervidés, raison principale de leur récente expansion géographique en Europe et en Amérique du Nord.

Situé à 60 km de Toulouse, le canton d'Aurignac offre un gradient d'intégration de la forêt avec les prairies et les champs cultivés. Cette forêt tempérée est constituée principalement de *Quercus* sp et *Carpinus betulus*, associés à des espèces de sous-bois comme la ronce, le troène et le lierre ; la strate herbacée est composée de poacées, fabacées et rosacées. Les champs cultivés (32% de la surface) sont dominés par le maïs, le blé, le sorgho et le soja. Des chevreuils y sont équipés de GPS qui fournissent des localisations toutes les 5 heures tout au long de l'année.

Dans un paysage composé de fragments forestier dispersés dans une matrice agricole, chaque chevreuil a un domaine vital plus large que chacun de ces fragments. En raison de la sélection alimentaire et de la variabilité comportementale du chevreuil, il peut transférer des nutriments par ses excréments des champs cultivés vers les habitats boisés et réciproquement. Les probabilités

de ces deux événements peuvent être calculées à partir des temps de nourrissage et périodes de défécation variables en fonction du pourcentage de bois et sous hypothèse que les sites de nourrissage et de défécation ne sont pas aléatoires. Selon la proportion de défécation dans chaque milieu, trois apports différents peuvent être distingués, qui varient avec le pourcentage de bois. Ainsi, le transfert est maximum à 30% de couverture forestière alors que la déposition est maximum à 2% de couverture forestière. La déposition d'azote est plus importante que celle de phosphore ; selon l'apport réaliste la déposition d'azote est de 1515g/ha/an, soit plus de 20% de la déposition atmosphérique locale, alors que la déposition de phosphore n'est que de 0,12% en comparaison avec le stockage d'un patch de chêne. Le transfert est significatif, il peut modifier l'équilibre entre azote et phosphore évalué par le ratio (N/P). La limitation en azote pour la production végétale dépend principalement de la densité de chevreuils, de la variabilité des sources alimentaires entre la forêt et les champs et du taux de défécation dans chaque habitat.

**Article 3 : Agricultural landscape as a meta-ecosystem: roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets.**

F. Abbas, J. Merlet, N. Morellet, H. Verheyden, A.J.M. Hewison, B. Cargneluti, J. M. Angibault, D. Picot, J. L. Rames, B. Lourtet, S. Aulagnier and T. Daufresne.

**Abstract**

Most forests in Europe are patchy and scattered within an agricultural landscape. Therefore, forest biogeochemistry in Europe cannot be understood without considering the connectivity of nutrient cycles between forest patches and fertilized cropland. In this paper, we quantified the role of roe deer, the most widespread wild ungulate in Europe, as a vector of nitrogen and phosphorus from fertilized fields to forest patches, in a typical agricultural landscape of southwestern Europe. We derived a model of nutrient transfers from a data set on deer density, landscape-use by individual deer, and nutrient content in feces. The model shows that the magnitude of nutrient transfers is highly sensitive to the proportion of forest patches within the landscape, and to the way deer use the landscape to feed and defecate. Locally, deer may significantly fertilize the forest, transferring each year the equivalent of 20 % of the atmospheric deposition of nitrogen from cropland to forest patches, and the equivalent of 0.12 % of the total stock of phosphorus. These transfers may increase the primary productivity in forests. In addition, the elemental N:P ratio transferred is close to 7, which is more than two folds lower than the average optimal ratio of 16 for plants, and may therefore favor nitrogen limitation of forest primary production. These results highlight the significant role of wild ungulates in forest biogeochemistry in Europe.



## Introduction

Landscape ecologists have long pointed out the central role of landscape heterogeneity in ecological processes (Turner 1989). At the ecosystem scale, a heterogeneous landscape can be considered as a network of ecosystems connected by flows of material and individuals (Loreau *et al.* 2003). In this context, the functioning of a given ecosystem can be fully understood only if one considers the connectivity of this ecosystem with its neighbors in a “meta-ecosystem” framework (Loreau *et al.* 2003). Applying this theoretical framework to real-world ecological case studies provides insights, but is challenging, because measuring fluxes of material and individuals between ecosystems is usually not simple (Frank 2008).

Large herbivores can represent significant vectors of nutrients across terrestrial landscapes (McNaughton 1988). More specifically, in the meta-ecosystem framework, large herbivores may use some ecosystems for feeding, and other ecosystems to rest and defecate, leading to net transfer of nutrients between ecosystems. With the aid of a quantitative model, Seagle (2003) recently explored the transfer of nitrogen from cropland to forest patches by white-tailed-deer (*Odocoileus virginianus*) in an agricultural landscape of central-North America. The conclusion was that deer, because of these behavioural patterns, may contribute significantly to the fertilization of the forest, with a maximum transfer of nitrogen amounting to up to 50% of that of the atmospheric deposition. This result suggests that deer may represent an important vector of nutrients, connecting cropland and forest, with potentially important consequences for the biogeochemistry of forest soils, the woody plant community assemblage and overall productivity. Patchy landscapes composed of cropland and forest are widespread in the temperate world, while deer densities have dramatically increased over recent decades in many parts of North America and Europe (Gill & Beardall 2001). Therefore, if Seagle’s (2003) results are generally relevant, current trends in forest biogeochemistry of the northern hemisphere (e. g., Hedin 2004) cannot be understood without considering the effect of nutrient transfer by deer.

Seagle’s (2003) results relied on a set of assumptions regarding deer physiology, landscape use, feeding behavior, and excretion behavior which strongly influenced the model’s output. In this article, building on Seagle’s approach, we present a quantitative model of nutrient (nitrogen and phosphorus) transfer from cropland to forest by deer. In a significant advance over the work of Seagle, we were able to parameterize the model to quantify the potential for transport of nitrogen and phosphorous by roe deer (*Capreolus capreolus*) across the landscape using data on movement, density and fecal nutrients collected over the last 5 years in an intensively monitored population of roe deer at our study site in Aurignac (South-Western France). The roe deer is the

most widespread and abundant deer species in the agricultural landscapes of Western and Central Europe, having undergone a demographic explosion in recent years (Andersen *et al.* 1998). Finally, we assess the magnitude of these fluxes compared to the major known inputs and/or the global stocks of nutrients in forest habitat in order to answer the following question: do roe deer contribute significantly to the fertilization of forest patches in mixed multiple-use European landscapes?

## Material and methods

### *The model of nutrient transfer*

Assume a population of deer in a landscape composed of forest patches within an agricultural matrix (“cropland”). Assume that the forest patch sizes are smaller than the average home range of a deer, such that any deer’s home range contains a mix of forest and cropland habitat. Let  $Q$  be the yearly quantity of excretions produced by a population of deer for one hectare of land, and let  $Q_x$  be the associated quantity of nutrient ( $x = N, P$ ). Food consumption within forest patches leads to the production of excretions (feces and urine) that can either be deposited (“recycled”) within the forest with a probability  $R_f$  or exported from forest to cropland with a probability  $E_f$ . In a similar way, food consumption within cropland leads to excretions that can either be deposited within cropland with a probability  $R_c$  or exported to the forest with a probability  $E_c$ :

By definition:

$$R_f + E_f + R_c + E_c = 1 \quad (1)$$

The net transfer of excretions from cropland to forest is:

$$T = Q (E_c - E_f) \quad (2)$$

We can estimate the probabilities  $E_c$  and  $E_f$  from the patterns of landscape use by deer. Assume that the locations of nutrition and excretion are stochastically independent. This assumption is reasonable because the excretion occurs long enough after food ingestion so that a deer has the time to cross its home range before it excretes :

$$E_c = P(n \cap c) P(e \cap f) \quad \text{and} \quad E_f = P(n \cap f) P(e \cap c) \quad (3)$$

Where  $P(n \cap c)$  and  $(n \cap f)$  are the probabilities for food to originate from cropland and forest, respectively, and  $P(e \cap c)$  and  $P(e \cap f)$  are the probabilities to excrete in cropland and forest, respectively.

If deer feed and excrete randomly throughout the landscape:

$$P(a \cap b) = P(b) \quad a=n, e \text{ et } b=c, f \quad (4)$$

Where  $P(b)$  is the probability for a deer to be in cropland ( $b=c$ ) or forest ( $b=f$ ).

On the opposite, if deer feed and excrete non randomly throughout the landscape, there is stochastic dependency between the location (cropland or forest) and the activity (feeding or excreting):

$$P(a \cap b) = P(b) P(a/b) \quad (5)$$

Where  $P(a/b)$  is the probability that a deer feeds ( $a=n$ ) or excrete ( $a=e$ ) given that it is standing in cropland ( $b=c$ ) or forest ( $b=f$ ). Since the landscape is only made up with cropland and forest,  $P(a \cap c) + P(a \cap f) = 1$ , and given  $P(a/f) = k_a P(a/c)$ , we get:

$$P(a \cap f) = \frac{P(f)}{1/k_a + (1 - 1/k_a)P(f)} \quad (6)$$

Consider  $X_{xf}$  and  $X_{xc}$ , the nutrient content of the excretions produced from food consumption within forest and within cropland, respectively. The flux of nutrient transferred from cropland to forest is:

$$T_x = Q (E_c X_{xc} - E_f X_{xf}) \quad (7)$$

The deposition of nutrient per surface area of forest is:

$$I_x = T_x/F \quad (8)$$

Where  $F$  is the proportion of the landscape covered with forest.

The parameters and variables of the model are listed in table 1.

#### *Application of the model to a southern European landscape*

We applied the model to an 8000 ha agricultural area in South-Western France, about 60 km South-West of Toulouse (Fig. 1). The climate is oceanic, with an average annual temperature of 11-12 °C, and an average annual precipitation of 800 mm, mainly in the form of rain. The topography is hilly, with altitudes varying between 250 and 400 m. The landscape is a mix of cropland and forest patches. It is dominated by open fields (representing 33% of the total surface), meadows (34%), hedges (7%), and forest patches (21%). There is a gradient of forest cover, forest patch size and forest patch density, from a single block of forest in the center of the study area covering over 800 ha, to smaller fragmented patches surrounded by meadows and extended areas of open fields (Fig. 1). The open fields are dominated by wheat (51%), sunflower (15%), maize (10%), soya (5%), sorghum (8 %), and rapeseed (4%). The meadows are dominated by graminoids and legumes. The forest patches are representative of the Southwest European lowland–colline downy oak forest (Bohn *et al.* 2004), dominated by oak trees *Quercus spp*, often associated with Hornbeam *Carpinus betulus*. The understorey is dominated by brambles *Rubus spp.*, common honeysuckle *Lonicera peryclimenum*, ivy *Hedera helix* and butcher's broom *Ruscus aculeatus*. In addition, some artificial stands contain exotic species, mainly Douglas fir *Pseudotsuga menziesii* and pines *Pinus ssp*. The population of roe deer of this area has been intensively monitored for the last 10 years. Individual deer movements are monitored with radio-collars, or Lotek GPS systems, recording on average one location every 5 hours, over one year. Deer density is assessed yearly by capture-mark-recapture methods (Hewison *et al.* 2007).

#### **Parameter estimation**

All the parameter values are listed in table 2.

#### *Biomass excreted by deer:*

To estimate the yearly quantity of excretions  $Q$  per ha, we assumed an average production of 15 feces (one feces = one pellet group) per deer per 24h, which is within the range of what has been previously estimated for roe deer (Bubenik 1960, Tsaparis *et al.* 2008). In our collected data set, the average biomass per feces was 10 gr of dry weight. Deer density was assumed to be 0.1 deer per ha, which is the average estimated density in the studied area (Hewison *et al.* 2007).

### *Nutrient content of the excreted biomass:*

To estimate  $X_{xc}$  and  $X_{xf}$ , we used a collection of geo-referenced feces collected over three years (2004-2006) from the two extremes of the forest cover gradient, namely the open landscape with small scattered forest patches, and the biggest forest patch (Fig. 1). For each feces, a buffer of 100 ha (which corresponds to an average deer home range) around the feces location was generated, and the percentage of forest cover within the buffer was calculated from the forest cover map (Fig. 1). We assumed that the feces mostly came from food consumption in cropland for buffers with less than 15% of forest cover ( $N = 136$ ), while the feces mostly came from food consumption in forest for buffers with more than 80% of forest ( $N = 100$ ). These assumptions are conservative because we know from stomach content analyses that forest roe deer can consume some plants from croplands, and cropland roe deer can consume forest plants (Abbas et al. unpublished data). The feces were dried at 90°C in a forced air oven and the nitrogen and phosphorous contents  $f_{Nfc}$  and  $f_{Pfc}$ , respectively, were determined on duplicate 0.25 g samples using standard methods: Total N content (N%) was determined with a CN gas analyzer (LECO Corporation, St Joseph, Michigan, USA), and total P content (P%) was obtained after wet digestion in  $H_2SO_4-H_2O_2$ , by using the ceruleomolydic blue method (Murphy and Riley, 1962). For phosphorus, we assumed that the quantity of phosphorus in the urine was negligible (Whitehead 2000). Hence,  $X_{Pf}$  and  $X_{Pc}$  were assumed to be the average phosphorus content in the feces from the forest ( $X_{Pf} = f_{Pf}$ ) and from the cropland ( $X_{Pc} = f_{Pc}$ ), respectively. For nitrogen, the additional flux from urine was estimated with a metabolic equation. From Hobbs (1996), we calculated the average ratio  $r$  (equation (10) over equation (9) in Hobbs' appendix A) of urinary over fecal nitrogen:

$$r = \frac{11.56 \times N_p + \frac{0.004}{N_p \times w^{0.75}} + 0.078}{0.05 + \frac{0.00421}{N_p}} \quad (9)$$

where  $N_p$  is the nitrogen content in the ingested plants (gr N/ gr dry matter), and  $w$  is the average body mass of a roe deer (22.5 kg) in the studied area (Hewison *et al.* 2009). To parameterize  $Np$  we used a data set of stomach contents of roe deer killed by hunters in the study site. From the stomach content, we derived typical diets for deer feeding mostly in cropfields and for deer feeding mostly in forest. The N content of the diet was estimated by measuring N contents in the

field for each plant species contained in the diet (Abbas *et al.* in review). From there, we estimated the nitrogen content in the excretions (feces + urine):

$$X_{Nc,f} = (1 + r)f_{c,f} \quad (10)$$

### *Probabilities of exportation*

From equations (3), (5) and (6), the calculation of the probabilities of exportation  $E_c$  and  $E_f$  for a given proportion of forest cover  $F$  requires values for the parameters  $P(f)$  and  $k_a$ .

We estimated the probability  $P(f)$  for a deer to be in forest from our data set on deer locations across the landscape at our study site. According to our data, forest use by deer varies non-linearly with forest availability (Morellet *et al.* in review). More specifically, the number  $x_u$  of deer locations within forest over the total number of locations (obtained from GPS collar data) varies as a function of the extent of forest cover in the landscape as follows:

$$P(f) = x_u = e^{\alpha_u} \frac{(F/(1-F))^{\beta_u}}{1 + e^{\alpha_u} (F/(1-F))^{\beta_u}} \quad (11)$$

where  $F$  is the proportion of forest cover in the landscape, and  $\alpha_u = 0.41$  and  $\beta_u = 0.98$  are the intercept and the slope, respectively, of the linearized  $\text{logit}(x) = f(\text{logit}(F))$  model (Morellet *et al.* in review). Note that according to equation (11), deer tend to select forest over cropland: they spend more time in forest than would be expected if they used the components of the landscape randomly (Fig. 2).

To estimate  $k_n$ , we assumed that time when deer were active was mostly spent feeding (Bubenik 1960). We calculated the average ratios  $a_f$  and  $a_c$  of active time over total time monitored in forest and cropland, respectively, measured by activity sensors on GPS-equipped roe deer at our study site (see Gottardi *et al.* 2011). Assuming that all active time is spent feeding (Verheyden, pers. comm.),  $a_f$  and  $a_c$  represent the probabilities for a deer to be feeding while it is in forest and in cropland, respectively. Therefore,  $k_n = a_f/a_c$ .

Because we did not have data on excretion patterns at our study site, we estimated  $k_e$  from Sawyer (1993). Sawyer reports a probability of urination 3.5 folds higher in forest than in cropland, for white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in North-America. Even though this

value seems reasonable to us for roe deer, based on direct observations, generalizing it to all excretions at our study site was a rather strong assumption. Therefore, we bounded this “realistic” scenario by a upper boundary scenario and a lower boundary scenario. For the upper boundary, we assumed that deer only excrete in forest ( $k_e = \infty$ ). For the lower boundary, we assumed that deer randomly excrete over the landscape (equation (4)).

## Results

### *Nitrogen and phosphorus transfer at Aurignac:*

We ran the model with the parameters values listed in table 2. The model predicts the magnitude of nitrogen ( $T_N$ ) and phosphorus ( $T_P$ ) transfers, and nitrogen ( $I_N$ ) and phosphorus ( $I_P$ ) deposition at our study site, over a gradient of forest cover, from 2% ( $F = 0.02$ ) up to 99 % ( $F = 0.99$ ). The lowest cover (2%) was the minimum forest cover observed in a 100 ha buffer, which is roughly the size of an average home range in our study site (Cargnelutti *et al.* 2002). The highest cover was arbitrarily set to 99%, because, by definition, for 100% forest cover there is obviously no transfer from cropland to forest.

As depicted in fig. 3a, for the realistic scenario the maximum nutrient transfer from cropland to forest is observed for a forest cover close to 30 %, and represents a flux of more than 14 kg of N and almost 2 kg of P per year, for a patch of 100 ha. However, this maximum transfer does not guarantee a maximum deposition per ha of forest, because as indicated by the term  $I/F$  in eq. 8, there is a dilution of the nutrient transfer as forest cover increases. This dilution effect was previously highlighted by Seagle (2003) as the main driver of the magnitude of nutrient deposition over the forest gradient. Because of this dilution effect, the maximum deposition is obtained for the minimum (2%) forest cover, while the minimum is obtained for the maximum (99%) forest cover (fig. 3b). For the realistic scenario, the maximum deposition is 1515 and 206  $\text{gr ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$  for nitrogen and phosphorus, respectively.

As reported in table 3, these values are highly sensitive to the excretion behavior of deer. For example, if deer only excrete in forest (higher boundary scenario), the maximum deposition is more than 10 folds higher, whereas if deer randomly excrete over the landscape (minimum scenario), it is almost 10 folds lower.

## Discussion

The model shows that the magnitude of nutrient deposition by deer in forest habitat is highly sensitive to the proportion of forest patches within the landscape, with a maximum deposition for landscapes with low forest cover.

At our field site in Aurignac, the minimum forest cover is 2 %. To assess the significance of nitrogen deposition in this type of landscape, we can compare it to the annual atmospheric deposition, which is usually assumed to be the major input of nitrogen to temperate forests (Seagle 2003). Atmospheric deposition in the region of Aurignac represents an average nitrogen input of  $7.9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$  (Ulrich *et al.* 1998). For a forest cover of 2 %, our realistic scenario predicts that deer deposition amounts to  $1.515 \text{ kg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$  (Table 3), which represents almost 20 % of the atmospheric deposition.

For phosphorus, to establish the importance of deer in transferring nutrients to forest habitat, a comparison of deer deposition with the global stock of phosphorus in the forest ecosystem is more pertinent, because the phosphorus cycle is much more closed than the nitrogen cycle (REF Phosphorus in action, Dupouey), and the inputs are generally low. Hence, any substantial deposition by deer is likely to increase the global budget of phosphorus within the ecosystem in the long run (Dupouey *et al.* 2002). We evaluated the total (soil + vegetation) budget of phosphorus to be around 160 kg per ha of forest (Appendix 2). For a forest cover of 2 %, our realistic scenario predicts a phosphorus deposition of  $206 \text{ gr ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$  (Table 3) Cumulated over 100 years, this amounts to more than 12 % of the global budget, which is significant. Moreover, the phosphorus excreted in feces is usually readily available to plants (REF Carline), which implies that deposition by deer may particularly benefit the phosphorus budget in plant biomass.

These results suggest that roe deer may significantly contribute to fertilize the forest. However, as summarized in table 3, the magnitude of nutrient deposition is highly sensitive to the behavior of deer, and in particular, to the way deer excrete throughout the landscape. Yet, these results concern the situation in a local landscape with only 2 % forest cover, which is the minimum in our study site. For a 15 % forest cover, the deposition of both nitrogen and phosphorus still amounts to more than half of the deposition obtained for a 2 % cover (Figure 3b), that is, roughly 10 % of the atmospheric deposition for nitrogen, and 6 % of the global phosphorus budget over 100 years of accumulation. Such a fertilization is still significant, and landscapes with between 2



and 15 % forest cover are widespread at our study site, and more generally in Europe (Estreuil & Mouton 2009).

In conclusion, our results indicate that the transfer of nitrogen and phosphorus by roe deer from cropland to forest may be significant over a large part of the landscape on our study site. More generally, our model shows that a significant transfer of both nitrogen and phosphorus by deer is plausible across many parts of France and continental Europe in landscapes that include forest patches and cropland, where cropland dominates. However, these results must be considered with caution, because the model outputs are highly sensitive to the excretion behavior of deer across the landscape and, more specifically, on the probability of defecating in forest *versus* cropland. Our model shows that this parameter is a key driver of the magnitude of the nutrient deposition in forest habitat. Unfortunately, it is also the least documented parameter, and may vary from place to place and is likely to be influenced by the presence of predators, by the climate, by agricultural practices, and by the local method and intensity of hunting. Typically, a significant transfer is expected if:

- The forest cover is low and the forest habitat is fragmented in small patches such that any home range contains a mix of forest and cropland.
- The density of roe deer is high.
- Roe deer preferentially urinate and defecate in forest.

The global increase in forest fertility observed in the northern hemisphere, and the increasing imbalance between nitrogen and phosphorus budgets are currently interpreted as the result of the increased atmospheric deposition of nitrogen in forests, while phosphorus budgets remain steady (Hedin 2004, Rapport Rénécofor). Our results suggest that, on a local scale, deer may contribute to these changes, and that with the global increase in deer densities in the northern hemisphere, deer may become another key player in these biogeochemical trends.

Moreover, according to our model, the ratio of nitrogen to phosphorus transferred by deer to forest is close to 7 (Table 3). Since an elemental N to P ratio of 16 is on average (Sturner et Elser 2001) what is required for plants to be co-limited, fertilization by deer may locally contribute to enhance nitrogen limitation. This result is particularly interesting in a global environment where increased atmospheric deposition of nitrogen by human activities (Hedin 2004) may tend to enhance phosphorus limitation in temperate forests.

Overall, our study also highlights the lack of information regarding key parameters that would allow us to better quantify nutrient transfer by deer, in particular, the excretion behavior of deer across heterogeneous landscapes. We conclude that more effort should be allocated to documenting deer behavior across a variety of agricultural landscapes in order to establish when and where the presence of deer must be taken into account in the biogeochemical functioning of meta-ecosystems.

### References:

- Andersen, R, Duncan P, Linnell JDC , eds. (1998) *The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University press, Oslo, Norway.*
- Bubenik, AB (1960) Le rythme nyctéméral et le régime journalier des ongulés sauvages. *Problèmes théoriques, rythme d'activité du chevreuil. Mammalia, 24: 1-66.*
- Cargnelutti B, Reby D, *et al.* (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Rev Ecol (Terre Vie), 57(1): 29-37.*
- Carline, KA, Jones HE, *et al.* (2005) Large herbivores affect the stoichiometry of nutrients in a regenerating woodland ecosystem. *Oikos, 110: 453-460.*
- Dupouey, JL, Dambrine E, *et al.* (2002) Irreversible impact of past land use on forest soil and biodiversity. *Ecology, 83(11): 2978-2984.*
- Estreguil, Ch, Mouton, C, (2009) *Measuring and reporting on forest landscape pattern, fragmentation and connectivity in Europe: methods and indicators. – JRC Scientific and Technical Reports. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, 68 pp.*
- Frank, DA (2008) Ungulate and topographic control of nitrogen:phosphorus stoichiometry in temperate grassland; soils, plants and mineralization rates. *Oikos, 117: 591-601.*
- Gill, RMA, Beardall, V (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry, 74:209–218*
- Gottardi , E, Tual, F, Cargnelutti, B, Maublanc, ML, Angibault , JM, Said , S, Verheyden, H, (2011) Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia, 74 :355–362.*
- Hedin, LO (2004) Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *PNAS, 101(30): 10849-10850.*

- Hewison, AJM, Angibault, J-M, *et al.* (2007) Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildl Biol.*, 13:(3)313-318.
- Hewison, AJM, Morellet, N, *et al.* (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, 32 (6) 1062-1070.
- Hobbs, NT (1996). Modifications of ecosystems by ungulates. *J. Range Manage.*, 60: 695-713.
- Loreau, M, Mouquet, N, *et al.* (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6: 673–679
- McNaughton, SJ (1988) Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature*, 334: 343-345.
- Morellet, N, Van Moorter, B, *et al.* (in review) Landscape fragmentation influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales.
- Murphy, J. and J.P Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta.*, 27: 31-36.
- Sawyer, TG, Miller, KV, *et al.* (1993) Patterns of urination and rub-urination in female white-tailed-deer. *Journal of mammalogy*, 74 (2): 477-479.
- Seagle, SW (2003) Can ungulates foraging in a multiple-use landscape alter forest nitrogen budgets? *Oikos* 103(1): 230-234.
- Sterner, RW, Elser, JJ (2002) *Ecological Stoichiometry*. Princeton, Princeton University Press.
- Tsaparis, D, Katsanevakis, S, *et al.* (2008) Estimation of roe deer *Capreolus capreolus* and mouflon *Ovis aries* densities, abundance and habitat use in a mountainous Mediterranean area. *Acta Theriologica*, 53(1): 87-94.
- Turner, MG (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on processes. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 171–197.
- Whitehead (2000) *Nutrient elements in grassland. Soil-plant-animal relationships*. CABI publishing, New York.
- Ulrich, H, Lanier, M, *et al.* (1998). Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et dans les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT). Rapport Scientifique sur les années 1993-1996. Office National des Forêts.

## Figure legends

Figure 1 : Map of the studied area. The forest is represented in gray and the cropland in white. The black circles represent the locations of collected feces in the cropland-dominated landscape (forest cover  $F < 0.15$ ). The black triangles represent the locations of collected feces in the forest-dominated landscape ( $F > 0.8$ ). The empty circle represents a 100 ha buffer around a feces location which was used to calculate  $F$ .

Figure 2: The probability  $P(f)$  for a deer to be in forest, as a function of the level of forest cover  $F$  (from 0 to 0.99). This probability is represented by the light gray curve, obtained from eq. 8 in the main text, originally fitted to land-use data by deer at our study site (Morellet *et al.* in review). The dark-gray line represents the case for which deer use the landscape randomly  $P(f) = F$ .

Figure 3: Nitrogen and phosphorus transfer for a landscape patch of 100 ha (a) and deposition per ha of forest (b), as predicted by the model over a gradient of forest cover (from  $F = 0.02$  to  $F = 0.99$ ), for the realistic scenario. Parameters are listed in Tables 2 and 3.

## Tables

Table 1 : Parameters and variables used in the model

Symbol	definition	unit
$Q$	Yearly biomass of feces per ha	gr dry biomass. ha <sup>-1</sup> landscape.year <sup>-1</sup>
$N_P$	nitrogen content of an average food item	gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of plant
$X_{yf}$	nutrient content of excretions from forest	gr nutrient. gr <sup>-1</sup> dry biomass
$X_{xc}$	nutrient content of excretions from cropland	gr nutrient. gr <sup>-1</sup> dry biomass
$R_f$	probability for a feces to be recycled in forest	dimensionless
$R_c$	probability for a feces to be recycled in cropland	dimensionless
$E_f$	probability for a feces to be exported from forest	dimensionless
$E_c$	probability for a feces to be exported from cropland	dimensionless
$T$	net transfert of feces from cropland to forest	gr dry biomass. ha <sup>-1</sup> landscape.year <sup>-1</sup>
$T_x$	net transfert of nutrient from cropland to forest	gr nutrient. ha <sup>-1</sup> landscape.year <sup>-1</sup>
$F$	proportion of forest patches in the landscape	ha woods. ha <sup>-1</sup> landscape
$I_x$	<b><i>deposition of nutrient per surface of forest</i></b>	gr dry biomass. ha <sup>-1</sup> woods.year <sup>-1</sup>
$f_f$	<b><i>nutrient content of feces from forest</i></b>	gr nutrient. gr <sup>-1</sup> dry biomass
$f_c$	<b><i>nutrient content of feces from cropland</i></b>	gr nutrient. gr <sup>-1</sup> dry biomass
$P(f)$	<b><i>probability of a deer being in forest</i></b>	dimensionless
$P(n \cap c)$	<b><i>probability of food originating from cropland</i></b>	dimensionless
$P(n \cap f)$	<b><i>probability of food originating from forest</i></b>	dimensionless
$P(e \cap c)$	<b><i>probability of excretion being deposited in cropland</i></b>	dimensionless
$P(e \cap f)$	<b><i>probability of excretion being deposited in forest</i></b>	dimensionless
$k_n$	<b><i>ratio of probability of feeding while in forest over probability of feeding while in cropland</i></b>	dimensionless
$k_e$	<b><i>ratio of probability of excreting while in forest over probability of excreting while in cropland</i></b>	dimensionless
$r$	<b><i>ratio of fecal over urinary nitrogen</i></b>	dimensionless

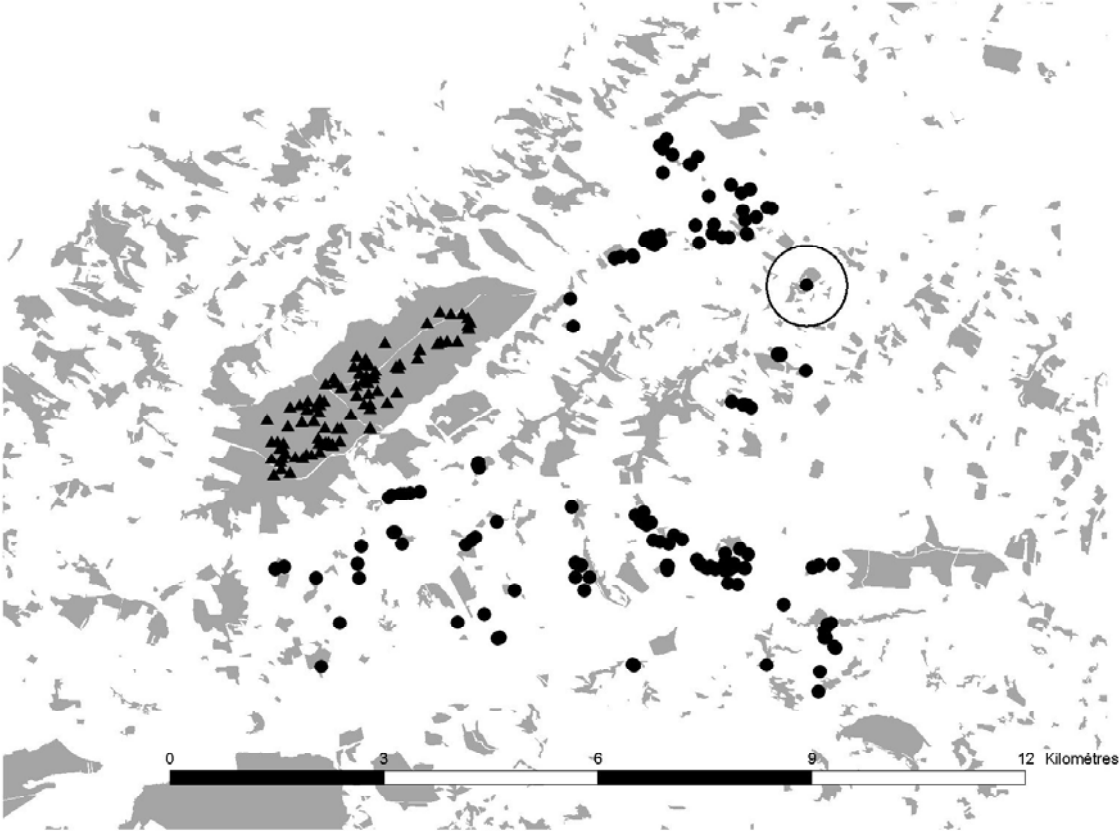
Table 2 : Parameter values

Symbol	value
$Q$	5475 gr dry biomass. ha <sup>-1</sup> landscape.year <sup>-1</sup>
$N_P$	0.017 gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of plant
$X_{Nf}$	0.058 gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$X_{Nc}$	0.066 gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$X_{Pf}$	0.0040 gr P. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$X_{Pc}$	0.0082 gr P. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$f_{Nf}$	0.029 gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$f_{Nc}$	0.033 gr N. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$f_{Pf}$	0.0040 gr P. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$f_{Pc}$	0.0082 gr P. gr <sup>-1</sup> dry biomass of feces
$k_n$	0.7 dimensionless
$k_e$	0.35 “realistic”, infinite “upper boundary” dimensionless
$\alpha$	0.41 dimensionless
$\beta$	0.98 dimensionless
$r$	0.99 dimensionless

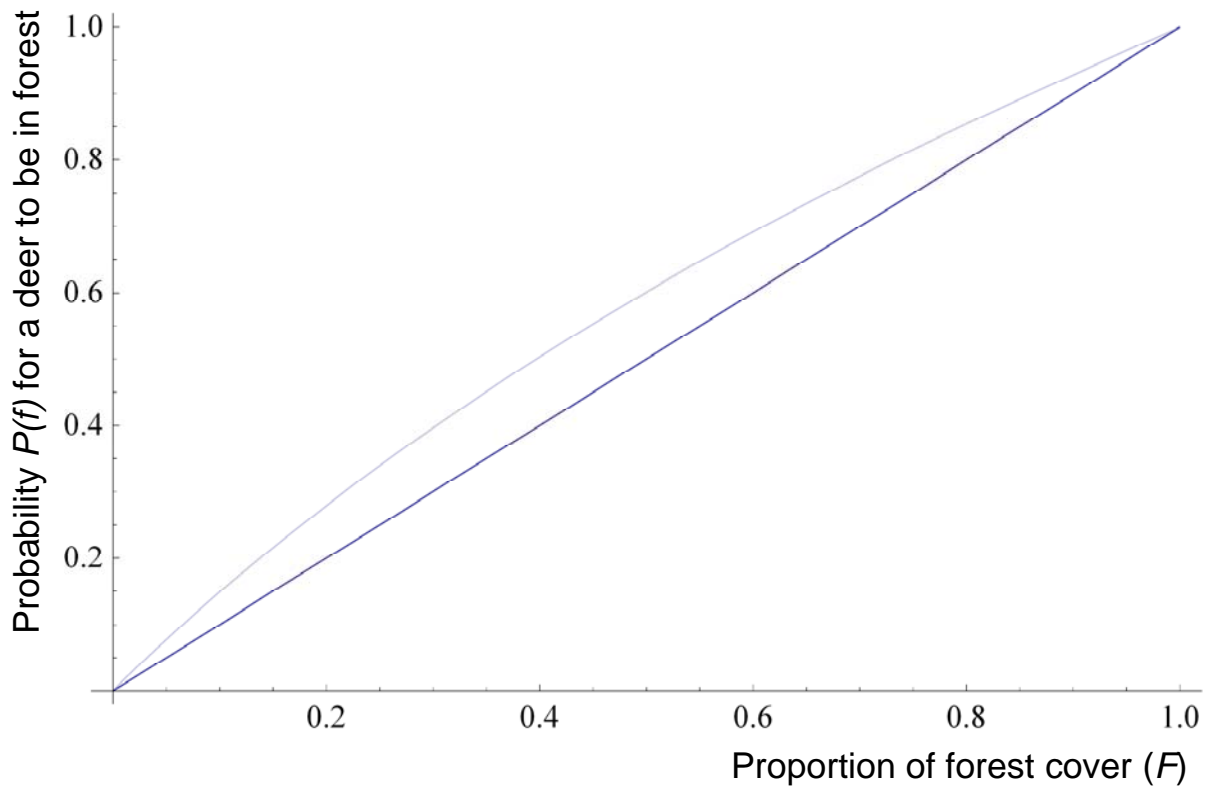
Table 3 : Model outputs for a landscape with 2 % forest cover (F=0.02).

	Lower boundary	realistic scenario	higher boundary
N deposition to forest gr.ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup>	216	1515	17654
P deposition to forest gr.ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup>	46	206	2193

Figure 1

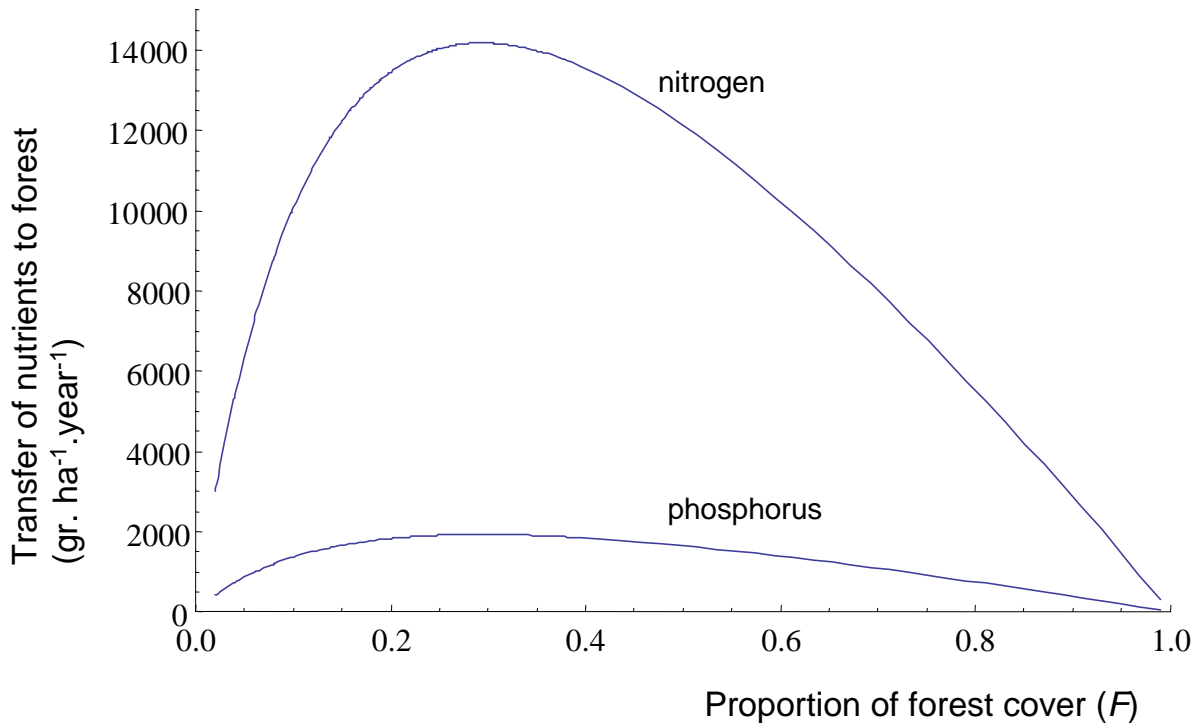


**Figure 2**

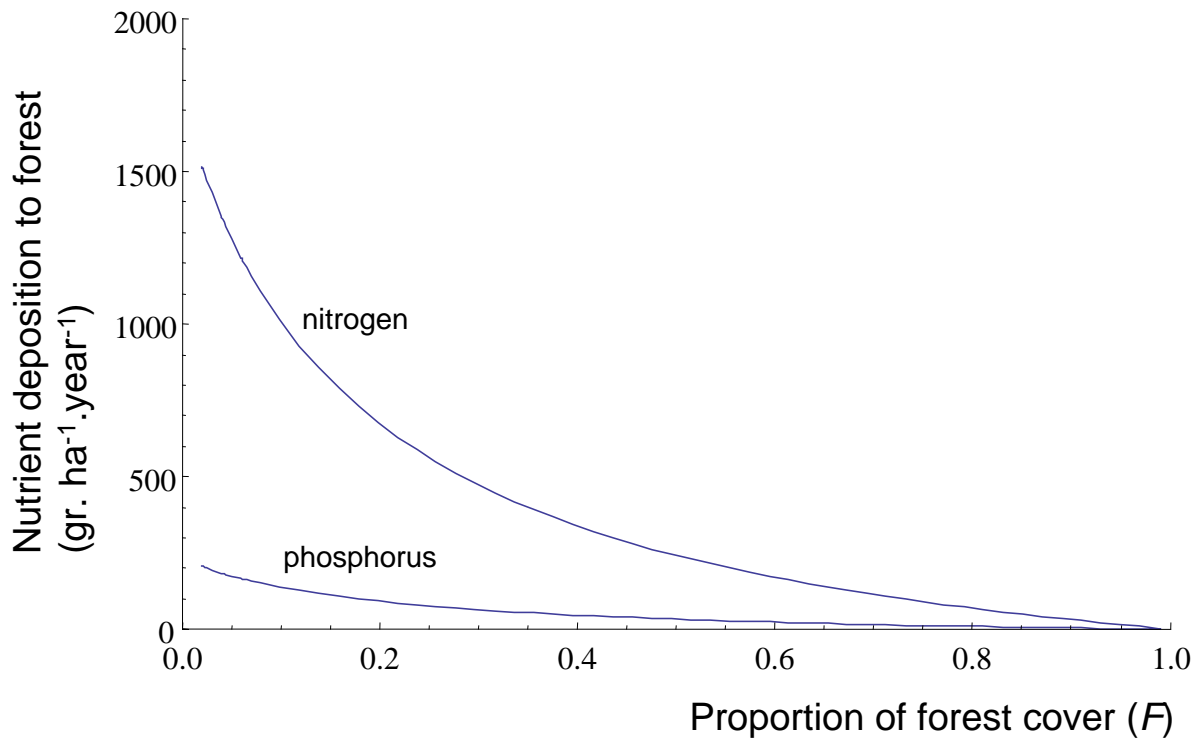




**Figure 3a**



**Figure 3b**



## DISCUSSION GENERALE

Les questions sont posées dans cette thèse étaient :

- Quelle est la flexibilité du régime alimentaire des chevreuils en fonction du paysage et de la saison ? Quelle est la variabilité de la qualité du régime alimentaire en termes de nutriments (azote) et d'énergie (sucres solubles et fibres) dans les différents habitats et à différentes saisons ? (article 1)
- En particulier dans quelle mesure les chevreuils sont-ils capables de consommer les feuilles des poacées et comment cette consommation peut-elle être variable en fonction de la structure de paysage et de la saison ? (article 2)
- Dans quelle mesure, le chevreuil est-il responsable d'un transfert des nutriments (azote et phosphore) des milieux ouverts vers les bois et comment la structure de paysage influence-t-elle ce transfert ? (article 3)

### I - Analyse du régime alimentaire

#### I.1 - Diversité du régime

Les résultats font apparaître une grande diversité de l'alimentation du chevreuil avec 57 espèces ou familles de plantes consommées dans la seule zone d'étude. Cette diversité est aussi remarquée dans la littérature. Le chevreuil mange une grande variété de plantes (305 espèces répertoriées dans Tixier & Duncan 1996) de tous les grands groupes taxonomiques : champignons, lichens, mousses, fougères, conifères, ligneux caduques, herbacées, plantes cultivées, poacées (incluant des carex).

Les plantes ligneuses sont fréquentes, en particulier la ronce, le lierre, le chêne, le ligustrum vulgaire et la *Rosa canina*. Les herbacées les plus fréquentes sont les rosacées, les fabacées et les astéracées. Les fruits et graines sont soit forestiers, comme les glands, les fruits de troène et les mûres, soit issus des haies et vergers comme les pommes et les poires, soit cultivés comme le maïs, le blé et le sorgho, qui sont largement consommés quand ils sont disponibles sur le site d'étude. Cette consommation de fruits et graines a été rapportée dans la plupart des études avec, par exemple, 89 % de glands à l'automne dans l'Est de la France (Maillard & Picard 1987) ; en plaine agricole, le maïs et le blé sont bien consommés (Kaluzinski 1982, Cibien *et al.* 1995).

### ***1.2 - Rôle des glands***

Les chênes (*Quercus* spp.), espèces d'arbres dominantes sur la zone d'étude représentent une ressource importante pour le chevreuil qui consomme presque exclusivement des glands lorsqu'ils sont disponibles, ce qui nous a conduit à distinguer trois types de régime alimentaire (cf. résultats des A.C.P.). En effet, la production des glands est fluctuante entre années et dans l'espace, aussi la présence de ressources alimentaires alternatives est nécessaire, notamment la ronce et le lierre en milieu forestier ou les plantes cultivées en milieu ouvert. Les glands se dégradent lentement pendant l'hiver, ils restent donc consommables pendant la saison froide (Shimada *et al.* 2006). Ils contiennent des métabolites secondaires susceptibles d'avoir des effets négatifs sur la digestibilité (tanins), voire d'être toxiques (Schmidt *et al.* 1997). Cependant le chevreuil a des grandes glandes salivaires qui produisent des protéines capables de se lier aux tanins, ce qui empêcherait leurs effets négatifs (Schmidt *et al.* 1997).

Chez les cervidés, plusieurs études confirment que la présence de glands dans le régime alimentaire a un impact positif sur la survie hivernale (Hansen & Batzli 1979), la reproduction (Wolff 1996) et conduit à une augmentation de la densité de population (McShea *et al.* 1993, Shimada *et al.* 2006). Les glands semblent très recherchés, ainsi pendant les années bonnes glanées, le chevreuil de Virginie augmente la taille de son domaine vital et change son utilisation des habitats de manière à inclure plus de chênaie (Feldhamer 2001). D'un autre côté, quand les glands sont largement disponibles, les individus ont moins besoin de se déplacer pour trouver leur nourriture. Cette forte consommation de glands peut influencer négativement sur la régénération des chênes, surtout lorsque le chevreuil mange aussi les jeunes pousses de chêne (Feldhamer 2001).

### ***1.3 - Composition chimique***

Comparativement aux feuilles, les graines contiennent plus de glucides solubles et moins de fibres (Robbins *et al.* 1991), particulièrement les graines de plantes cultivées sélectionnées pour leur qualité nutritive. Ainsi, dans nos résultats, la meilleure qualité de régime se trouve probablement en automne sans glandée, quand le chevreuil consomme principalement des graines de maïs et de sorgho. Les feuilles de dicotylédones ont des concentrations élevées en contenu cellulaire et sont moins fibreuses que les poacées (Hoppe *et al.* 1983). Les poacées, contrairement aux dicotylédones, ne contiennent pas de métabolites secondaires comme les tanins (Robbins 1982). Mais le chevreuil semble particulièrement tolérant vis-à-vis des tanins (Robbins 1982).

#### ***1.4 - Assimilation des nutriments***

Chez les ruminants, le rumen est tapissé par une muqueuse dont la surface d'absorption est considérablement augmentée par des papilles. Chez les ruminants, le développement de ces papilles est stimulé par la présence d'AGV (acide gras volatils), dont la production est fonction de l'alimentation, le nombre et la taille des papilles reflètent donc la qualité du régime alimentaire. De plus, le degré de papillation est différent d'un endroit à l'autre du rumen chez les ruminants paisseurs comme les bovins, bubale (*Alcelaphus buselaphus*), gemsbok (*Oryx gazella*) et rédunca (*Redunca redunca*) (Hofmann 1973, 1989, Josefsen *et al.* 1996, Mathiesen *et al.* 2000). Chez le chevreuil, comme chez le steenbok (*Raphicerus campestris*) et le gérénuik (*Litocranius walleri*), la panse est uniformément papillée (Martin & Schauder 1938) en relation avec des différences dans le processus de la digestion (temps de transit, production de gaz, digestion des matières fibreuses). Chez les bovidés, les fibres sédimentent dans le rumen où elles sont fermentées par les micro-organismes, il en résulte une production importante de gaz comme le méthane et le CO<sup>2</sup>, qui occupent un grand volume en haut de la panse où la papillation est faible. Chez le chevreuil, les fibres sont peu digérées et la production de gaz est plus faible, le contenu stomacal est peu stratifié, le temps de transit est court (Clauss *et al.* 2000). Ce brouteur n'est clairement pas adapté à digérer les poacées (Lechner-Doll *et al.* 2001).

En relation avec sa petite taille, les besoins du chevreuil rapportés au volume de son tractus digestif sont importants, ce qui implique un temps de transit court pour garantir une ingestion suffisante (Gordon & Illius 1994) et limite l'utilisation d'aliments fibreux comme les poacées. De plus, contrairement à d'autres ruminants de même taille comme le mouflon (*Ovis gmelinii*), les chevreuils accumulent très peu de réserves corporelles (Holand 1992), ce qui implique une ration alimentaire quotidienne beaucoup plus élevée quand l'alimentation est pauvre (Duncan 1998).

En hiver, en dépit d'une augmentation du rumen (Drodz 1979), la baisse de la qualité de l'alimentation (plus de fibres) induit une vitesse de passage des aliments plus lente ce qui réduit l'ingestion quotidienne (Drodz 1979). Le bénéfice résultant de la meilleure qualité du régime hivernal obtenu en milieu ouvert grâce aux plantes cultivées est évident, tout comme la consommation de maïs et sorgho durant l'automne sans glandée, les items forestiers ayant une qualité nutritive moindre.

#### ***1.5 - Variations saisonnières***

Les résultats font apparaître que le paysage et la saison ont des effets significatifs sur la composition botanique et la qualité nutritive du régime alimentaire. A certaines saisons, les fruits et les graines ont une grande importance, comme les glands en hiver et en automne, le blé en été,

le maïs et le sorgho en automne. Les feuilles de poacées sont peu consommées, mais d'une façon plus importante en hiver quand les autres ressources sont moins disponibles, notamment durant l'hiver sans glandée. Dans notre étude, le nombre des fragments de poacées est maximum (9,2 % et 48 %) en décembre et minimum (1,1 % et 10 %) en mai dans l'habitat forestier et ouvert respectivement. Les régimes d'été et d'hiver sans glandée se ressemblent par l'importance de la ronce et autres ligneux alors qu'aux autres saisons les graines constituent l'essentiel du régime.

En général, les plantes sont de meilleure qualité nutritive au printemps, lorsque les jeunes pousses de végétation sont riches en protéines et glucides solubles mais pauvres en fibres (Van Soest 1982). Mais sur la zone d'étude, les poacées cultivées (ray-grass et blé), ainsi que les poacées des prairies, ont une meilleure qualité nutritive en hiver qu'au printemps (les jeunes pousses contiennent plus de cellulose digestible et moins de lignine peu digeste) lorsqu'elles sont déjà proches de la maturité et de l'épiaison. Par contre les poacées poussant sous le couvert des arbres (forêt et haie) ont une qualité nutritive qui augmente au printemps. De plus, au printemps, les plantes dicotylédones, de bonne qualité nutritive, deviennent plus disponibles, réduisant le nombre de fragments de poacées présents dans les fèces. Les feuilles de dicotylédones qui ont des concentrations élevées de sucres solubles dans leur contenu cellulaire (Hoppe *et al.* 1983) sont largement utilisées en toutes saisons.

La ronce conserve ses feuilles en hiver et donc représente une ressource importante quand d'autres sources de nourriture sont épuisées (Stormes *et al.* 2006). La consommation de la ronce, observée dans tous les habitats mais en quantité fluctuante (Stormes *et al.* 2006) est variable d'une saison à l'autre en raison de la disponibilité en ressources alternatives comme les items cultivés ou les glands.

### ***1.6 - Variations dans le paysage***

La variation de la composition botanique de l'alimentation du chevreuil a été étudiée par Tixier & Duncan (1996), Gebert & Verheyden-Tixier (2001), mais aussi Cornelis *et al.* (1999) avec une sélection des espèces de bonne qualité remarquable en paysage hétérogène (Duncan *et al.* 1998). Comme dans notre étude, une source majeure de variabilité est l'habitat qui détermine la disponibilité des ressources. Quand la proportion de champs cultivés et de prairies augmente, le chevreuil consomme les items cultivés comme le maïs, le blé, le sorgho et les plantes herbacées comme les rosacées (Jackson 1980, Kaluzinsky 1982, Holisova *et al.* 1982, 1984, 1986a, b, Boag *et al.* 1991). Ces items d'habitat ouvert ont une bonne qualité nutritive car la fertilisation des prairies et champs cultivés produit des items riches en azote et en carbohydrates solubles, ce qui en augmente le taux de consommation (Delagarde *et al.* 1997). En revanche dans le milieu

forestier, le chevreuil consomme principalement des items forestiers comme la ronce, le lierre, le chêne (Maillard *et al.* 1989, Maizeret *et al.* 1991, Degrez & Libois 1991) de moindre qualité nutritive (moins de contenu cellulaire, plus de lignine) que les items cultivés. La présence de sorgho, accessible dans des champs près de la forêt de notre site d'étude, est une particularité locale. Cette différence de régime alimentaire en fonction de l'habitat est particulièrement marquée durant l'été et l'hiver sans glandée. L'effet du paysage n'est pas significatif sur la qualité du régime lorsque les glands sont disponibles, leur valeur énergétique étant par ailleurs identique en habitat ouvert ou forestier. En revanche, la qualité des poacées est plus forte hors de la forêt en raison de l'impact positif de la fertilisation du sol, plus riches en nutriments elles ont une digestibilité plus élevée (Arzani *et al.* 2004). Ainsi, 96% des fèces contiennent des poacées dans l'habitat ouvert contre 65% dans la forêt. Ces mêmes fèces contiennent plus d'azote et de phosphore en habitat ouvert qu'en habitat forestier, en raison de l'enrichissement artificiel des prairies et champs cultivés (Mysterud *et al.* 2002).

### ***1.7 - Régime, traits d'histoire de vie et dynamique des populations***

L'effet de l'ouverture du paysage a aussi été constaté sur les traits d'histoire de vie du chevreuil. Sur notre site d'étude, les faons qui habitent le milieu ouvert avec une faible proportion de bois ont une masse corporelle plus élevée que ceux qui habitent la forêt (Hewison *et al.* 2009), variation qui peut influencer directement sur la survie des juvéniles au début de l'hiver et la reproduction au printemps (Hewison & Gaillard 2001). Gaillard *et al.* (1997) ont constaté que la survie des faons est corrélée négativement avec la densité de population et positivement avec la masse corporelle des femelles. Sur notre site d'étude, alors que la densité de chevreuil est plus faible en habitat ouvert qu'en forêt, à l'inverse de la masse corporelle (Hewison *et al.* 2009), les faons d'habitat ouvert y trouvent des conditions plus favorables qui, favorisant leur croissance, devraient augmenter leur survie.

A l'échelle de l'habitat forestier, Pettorelli *et al.* (2003) ont constaté que dans la forêt de Chizé, que les faons sont plus lourds dans la forêt de chênes associés au charme et aux liliacées, que dans la hêtraie où *Fagus sylvatica* est associée à la ronce. L'effet de l'hétérogénéité du paysage est plus significative sur la masse corporelle des juvéniles que sur celle des adultes. Il semble donc exister une compensation de poids au cours de la vie, ce qui consiste une autre flexibilité du chevreuil (Fruzinski *et al.* 1982).

La présence des ressources alternatives dans un paysage constitué de plusieurs habitats, variables au niveau végétal, induit une bonne condition physique, par conséquent une reproduction élevée. Des études sur l'utilisation de nouvelles ressources alimentaires peuvent aider à comprendre la

dynamiques démographique et géographique des cervidés comme le chevreuil et contribuer à construire un modèle pour prédire l'évolution de leurs populations au cours du temps (Hewison *et al.* 2009) et leur impact sur les écosystèmes. Par exemple, en Amérique du Nord, l'augmentation des populations de chevreuil de Virginie, conséquence des activités humaines, produit des impacts sur les communautés végétales (Augustine *et al.* 1997). L'abrutissement sur les *Trillium* spp. a un impact négatif sur la reproduction individuelle, une bouchée provoque une défoliation à 100% et la perte des fleurs et des fruits (Augustine *et al.* 1997).

### ***I.8 - Plasticité comportementale et impact environnemental***

La plasticité comportementale d'une espèce peut être considérée comme une réponse à la structure de paysage. C'est un élément important des modèles qui essaient de prédire les effets de changements du paysage à grande échelle et à long terme sur la répartition et les populations des espèces herbivores, mais aussi sur l'utilisation de l'espace et leur organisation. Des informations sur le comportement des animaux, dans leur hétérogénéité spatio-temporelle, sont rarement utilisées dans les modèles à l'échelle du paysage (Jepsen *et al.* 2004).

L'adaptation du chevreuil aux changements environnementaux est remarquable en Europe, avec un fort potentiel tant par l'ampleur des conditions climatiques que de la variété des formations végétales que couvre son aire de répartition. Ainsi, par exemple dans la zone méditerranéenne, la végétation est moins disponible et variable qu'en Europe septentrionale, avec un été très sec ; le comportement alimentaire y est très variable en fonction de la saison et de l'habitat (Wallach & Inbar 2010). L'utilisation croissante des plantes cultivées, couplée à un accroissement des populations, est plus préoccupante. Les dégâts occasionnés sur le blé par le chevreuil en plaine agricole sont très faibles (0 et 0,12 %) pour Jacquemat *et al.* (1995), mais ces valeurs sont très inférieures à celles calculées par Kalusinski (1982). L'impact du chevreuil a été évalué sur d'autres types de cultures : diminution significative de la biomasse des plants et du poids des épis de maïs (Obrtel & Holisova 1983), consommation de 10 % des betteraves sucrières, mais seulement 2 % de la surface foliaire (Holisova *et al.* 1984). A l'inverse, les activités humaines ont des impacts directs sur les herbivores, comme la chasse et l'introduction des espèces exotiques.

## **II - Transfert de nutriments**

Depuis de 100 ans, les études sur le recyclage des nutriments en forêt ont porté principalement sur la décomposition de la litière. L'azote y représente un facteur limitant des activités microbiennes dans le recyclage, ce qui reflète la situation des forêts tempérées de l'hémisphère Nord, en particulier des forêts dont le sol est en cours de dégradation. Il est peu probable que le

phosphore soit un facteur limitant pour la croissance végétale et le recyclage des nutriments. La disponibilité du phosphore dépend de la vitesse du cycle du phosphore, plus de 50% du phosphore total du sol superficiel est sous forme organique comme bio-gazole et intervient dans les processus biologiques et géochimiques surtout dans la rhizosphère (Attiwill *et al.* 1993).

Les grands herbivores augmentent la disponibilité de l'azote dans plusieurs écosystèmes de prairies par leurs excréments qui ont des effets positifs sur la minéralisation des nutriments et les activités microbiennes (Hobbie 1997), la vitesse de décomposition des litières végétales et l'augmentation des processus rhizosphériques après la défoliation. En écosystème forestier, le cerf élaphe réduit la ratio (N/P) du feuillage et induit une limitation du phosphore pour les régénérations de *Betula pubescens* (Carline *et al.* 2005). Gusewell (2004) propose que, quand le ratio (N/P) est inférieur à 10, il y a une limitation de la croissance des plantes par l'azote, au-delà de 20 c'est le phosphore qui est limitant, entre 10 et 20 il y a co-limitation de l'azote et du phosphore (Douglas 2008).

D'un autre côté, les herbivores représentent un vecteur biologique dans le transfert des nutriments, en particulier les cervidés qui ont une sélectivité alimentaire très forte et qui connaissent une expansion géographique très importante. La quantification des nutriments transportés d'un habitat à l'autre dans le même paysage demeure insuffisante, malgré certaines études concernant le rôle des ongulés d'Afrique dans le transfert des nutriments dans la prairie (McNaughton 1988).

Bokdam & Gleichman (2000) ont rapporté le transfert d'azote, de phosphore et de potassium par les bovins des prairies où ils préfèrent se nourrir vers des fragments boisés juxtaposés qu'ils fréquentent pour se reposer. Sawyer *et al.* (1993) ont constaté que le chevreuil de Virginie urine 3,5 fois plus dans les bois que hors des bois. Nos résultats de transfert des nutriments par le chevreuil européen dans un paysage hétérogène sont significatifs, donc il y a une probabilité de fertilisation du sol forestier, même s'il est nécessaire de développer notre modèle pour bien déterminer la proportion de défécation dans chaque milieu. Donc, ce transfert peut modifier la balance entre l'azote et le phosphore dans le sol, le ratio (N/P) disponible pour les plantes, et par conséquent leur productivité.



## CONCLUSION

En bref, le chevreuil est un petit ruminant qui a des besoins énergétiques élevés pour sa croissance, son entretien et sa reproduction. Pendant certaines périodes de leur cycle biologique, les animaux sont plus actifs, en particulier les mâles lorsqu'ils défendent leur territoire et les femelles pendant la gestation puis l'allaitement. Alors ils doivent sélectionner des aliments qui leur procurent une énergie suffisante, c'est-à-dire des plantes qui sont riches en carbohydrates et en protéines et qui ont une bonne digestibilité. Au contraire les plantes qui contiennent beaucoup de fibres devraient être peu ou pas consommées par les chevreuils, car leur appareil digestif et notamment le rumen ne sont pas adaptés à digérer les fibres.

Le régime alimentaire du chevreuil, animal d'origine forestière, se compose principalement de feuilles d'herbacées et de ligneux, ainsi que de poacées qui poussent naturellement dans la forêt. Récemment cette espèce a montré une capacité à coloniser les plaines agricoles, où son choix alimentaire est porté sur les plantes cultivées. Cette exploitation de nouvelles ressources alimentaires est une adaptation plutôt qu'un changement génétique.

Cette adaptation est une conséquence de la variabilité de la disponibilité alimentaire en fonction des saisons et de la structure du paysage. Dans un paysage hétérogène composé de plusieurs habitats qui offrent différents choix alimentaires, la plasticité alimentaire a été vérifiée par l'analyse du contenu des rumens. La variabilité de la composition botanique du régime repose en premier lieu sur les variations saisonnières des ressources végétales et notamment de la production de glands dans l'espace étudié. Alors que trois régimes différents ont été identifiés et correspondent à autant de niveaux nutritifs, avec toutefois un effet significatif des habitats utilisés, les plantes-clés sont la ronce, les glands et les céréales cultivées (maïs et sorgho).

En l'absence de forte glandée, le chevreuil consomme des graines de plantes cultivées, des poacées et des herbacées durant l'automne et l'hiver. La disponibilité et la consommation des plantes cultivées augmentent avec la proportion de champs inclus dans le domaine vital, opposant les animaux de milieu ouvert, qui bénéficient de la germination des céréales et de la présence de quatre types de prairies qui poussent de manière successive offrant des poacées de bonne qualité nutritive, aux animaux de forêt qui consomment principalement la ronce, le lierre, le troène et le brachypode, mais qui ne se privent pas d'utiliser des parcelles cultivées lorsqu'elles sont proches (champs de sorgho dans notre étude). L'analyse du contenu des rumens a montré que les poacées dépassent 25% de la matière sèche pendant l'hiver suivant l'absence de glandée. Cette plasticité

de la consommation des poacées en fonction de leur disponibilité et de leur qualité est une adaptation du chevreuil aux changements environnementaux.

Après une forte glandée, le régime automnal et hivernal est composé principalement de glands associés à des items cultivés (maïs et sorgho) en milieu ouvert, à des items ligneux (ronce, lierre) en forêt. Les glands représentent un item alimentaire très important pour le chevreuil, ils sont consommés préférentiellement même lorsque leur production est faible, les chevreuils cherchant alors les glands de l'année précédente en raison de leur bonne qualité nutritive due à une teneur élevée en carbohydrates et acides gras. L'effet des habitats utilisés est faible après une forte glandée, les glands possédant une quasi-semblable disponibilité et une même qualité nutritive en milieu ouvert et en forêt.

Pendant l'été le chevreuil consomme des items ligneux et herbacés comme les rosacées et les poacées dans la forêt, alors que dans le milieu ouvert certains chevreuils cherchent à consommer les grains de blé qui sont restés après la récolte. Les animaux de milieu ouvert ont alors un régime de bonne qualité, riche en contenu cellulaire et en azote, alors que les animaux de forêt ont un régime de moindre qualité en raison d'une teneur élevée en fibres. A l'échelle du paysage la plasticité alimentaire est maximale quant à la qualité du régime. Cette plasticité alimentaire des chevreuils de milieu ouvert est une adaptation environnementale qui se traduit par une meilleure condition physique par rapport aux chevreuils qui vivent en forêt.

La sélection alimentaire chez le chevreuil est liée au cycle biologique de l'animal et au cycle saisonnier des plantes. Si le chevreuil montre une préférence pour les plantes cultivées il conserve un attachement aux éléments boisés, au moins pour le repos. Cette dualité entraîne des déplacements entre habitats qui peuvent contribuer, par l'intermédiaire de transferts par l'excrétion, de fertiliser les fragments forestiers dispersés dans une matrice agricole, à condition que ces fragments aient une surface inférieure à celle du domaine vital. L'utilisation des bois n'est pas une fonction linéaire de leur disponibilité, mais ils sont utilisés préférentiellement pour le repos. Par suite l'excrétion y est très certainement supérieure par rapport aux champs. Par suite les transferts opérés par les animaux peuvent modifier la balance entre l'azote et le phosphore, le phosphore s'accumulant dans les sols des boisements, la déposition d'azote pouvant être modifiée par lessivage et volatilisation. En général la productivité végétale est limitée par l'azote quand le ratio N/P dans le sol est inférieur à 10 ; entre 10 et 20 il y a une co-limitation, au-delà de 20 la productivité est limitée par le phosphore. Comme le ratio N/P du transfert est de 7,3 il est possible d'envisager une limitation par l'azote, mais ce ratio peut changer en raison du climat ou de la structure du sol, c'est un indicateur peu fiable de la productivité végétale. La déposition de

nutriments par le chevreuil peut aussi modifier les propriétés du sol comme la minéralisation de l'azote et du phosphore, ou la décomposition des litières. De plus la strate forestière est composée des plusieurs espèces qui ont des besoins en nutriments variables, donc le transfert peut produire une perturbation de la communauté végétale.

Il reste que le modèle proposé est très sensible à la probabilité d'excrétion, qui est reliée à la proportion de bois par un modèle non linéaire et qui doit être différente en fonction de l'activité et donc de l'habitat, mais dans quelle proportion ? Pour affiner le modèle il serait nécessaire de préciser le volume d'excrétion dans chaque habitat. En comparant l'apport maximum et l'apport "réaliste" la différence atteint plus de 10 fois et entre l'apport "réaliste" et l'apport minimum elle est moins de 14 fois. Autre biais, la proportion de temps consacrée à l'alimentation par rapport au temps passé en activité peut être variable d'un habitat à l'autre. De plus, le domaine vital varie en fonction au fil des saisons, ce qui peut modifier la déposition. Enfin, le transfert de nutriments par le chevreuil est une conséquence de la différence de qualité du régime alimentaire entre les champs et la forêt, mais les plantes cultivées ne sont disponibles qu'à certaines périodes, il faudrait introduire une variabilité saisonnière dans le transfert.

Selon les résultats de notre modèle le transfert et la déposition ne sont pas au maximum pour le même taux de couverture forestière et la déposition diminue quand le pourcentage de bois augmente dans le domaine vital en raison de la dilution, donc les effets de la déposition devraient être très différents entre 2 et 99% d'éléments boisés, autant que les réponses des espèces en termes de densité végétale, essences dominantes, succession, hauteur des arbres et composition des sous-étages.

Seagle (2003) a calculé que la déposition d'azote par le chevreuil de Virginie rajoute 50% à la déposition atmosphérique pour une couverture forestière de moins de 50%. Il suppose que les animaux excrètent uniquement en forêt avec un régime à base de soja (4,22% d'azote), mais l'observation des chevreuils montre qu'ils défèquent dans les champs... Le modèle proposé dans cette thèse comporte des paramètres mesurés comme l'utilisation de l'espace, la probabilité d'alimentation et la biomasse ingérée. C'est un avantage de ce modèle qui prend aussi en compte la possibilité de flux des nutriments de la forêt vers les champs.

La plasticité du chevreuil et le transfert des nutriments apparaissent comme une conséquence des changements environnementaux comme la disponibilité et la qualité des aliments dans les différents habitats disponibles et la distribution des activités en fonction de la structure du paysage.

## PERSPECTIVES

Les déplacements d'un animal et sa capacité de digestion dépendent principalement de sa taille corporelle, alors que la dépense d'énergie est plus élevée pour un petit animal que pour un grand (Holand 1994). Comme les animaux ne peuvent pas choisir leur taille ou augmenter leur capacité de déplacements, ils doivent adapter leur stratégie alimentaire (Holand 1994). Ainsi le chevreuil sélectionne des items à haute valeur énergétique, contrairement aux grands herbivores.

Le chevreuil présente une variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire en fonction de la structure du paysage, les nouvelles ressources alimentaires alternatives, comme les plantes cultivées, constituent un apport positif en termes de qualité nutritive. La condition physique des animaux s'en trouve améliorée et le chevreuil peut jouer un rôle actif dans le transfert des nutriments vers l'habitat forestier.

Outre les inévitables variations saisonnières liées à la phénologie de la végétation, le chevreuil présente une forte flexibilité alimentaire en fonction de la structure du paysage. Si la modification des paysages se poursuit, que les plantes cultivées deviennent plus disponibles en quantité tout au long de l'année et que la sécurité contre la prédation est assurée par le maintien de fragments forestiers, le chevreuil semble pouvoir coloniser de nouveaux habitats sans retour à la forêt. La forêt est-elle un espace important dans ces conditions ? Cette utilisation de nouveaux habitats entraîne-t-elle des changements dans la territorialité des mâles ou la fécondité des femelles ? L'appareil digestif s'est-il adapté pour mieux utiliser les nouvelles ressources alimentaires ? Quel est l'impact des nouveaux composants auxquels sont exposés les animaux, comme les pesticides ? En supposant que la densité de chevreuils augmente à un niveau important économiquement pour l'homme, quelles investigations peuvent être proposées ?

Quant au modèle de transfert de nutriments par le chevreuil, que devient-il s'il existe des différences saisonnières ? Comment ce flux des nutriments peut-il changer la balance entre azote et phosphore ? Est-ce qu'il peut produire des variations de la communauté végétale ?

## RÉFÉRENCES

- Aber, J.D., Melillo J.M., 1991. *Terrestrial ecosystems*. Saunders & Coll., Philadelphia, PA, 430 pp.
- Aerts, R., Chapin, F.S. III, 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited : a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.*, 30 : 1-67.
- Alipayo, D., Valdez, R., Holechek, L.J., Cardenas, M.J., 1992. Evaluation of microhistological analysis for determining ruminant diet botanical composition. *J. Range Manage.*, 45 :148-152
- Andersen, R., Duncan P., Linnell J.D.C. (eds), 1998. *The European roe deer : the biology of success*. Scandinavian Univ. Press, Oslo, Norway, 376 pp.
- Anderson, B.W., Polis, G.A., Holt, R.D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology the dynamics of spatially subsidized food webs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28 : 289-316.
- Andrade, T.O., 2010. Influence de la connectivité du paysage sur la biodiversité. Master 2 Ecol. fonct., comport. évol., Univ. Rennes 1.
- Arzani, H., Zobdi, M., Fish, E., Zabedi, A.G.H., Nikkhab, A., Wester, D., 2004. Phenological effects on forage quality of five grass species. *J. Range. Manage.*, 57 : 624-629.
- Attiwill, P.M., Adams, M.A., 1993. Nutrient cycling in forests: Tansley Review No. 50. *New Phytol.*, 124 : 561-582.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J, Douglas, F.A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecol. Appl.*, 13 : 1325-1337.
- Augustine, D.J., Frelich, E.L, 1997. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conserv. Biol.*, 12 : 995-1004.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities : herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.*, 52 : 1165-1183.
- Aulak, W., Babinska-Werka, J., 1990a. Preference of different habitats and age classes of forest by roe deer. *Acta Theriol.*, 35 : 289-298.
- Aulak, W., Babinska-Werka, J., 1990b. Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. *Acta Theriol.*, 35 : 121-127.
- Baleishis, R.M., Prusaite, Ya.A., 1980. European roe deer feeding in a small deciduous forest of north Lithuania in 1975-1976. *Proc. Lith. Acad. Sci., Ser. B(V)*, 1 : 85-91 [in Russian].
- Barancekova, M., 2004. The roe deer diet : is floodplain forest optimal habitat. *Folia Zool.*, 53 : 285-292.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2003. Herbivore mediated linkages between above-ground and below-ground communities. *Ecology*, 84 : 2258-2268.
- Batcheler, C.L., 1960. A study of the relation between roe and red, fallow deer, with special reference to Drummond Hill forest Scotland. *J. Anim. Ecol.*, 29 : 375-384.
- Belsky, A.J., Blumenthal, D.M., 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conserv. Biol.*, 11 : 315-327.
- Ben-David, M., Blundell, G.M., Kern, J.W., Maier, J.A.K., Brown, E.D., Jewett, S.C., 2005. Communication in river otters : creation of variable resource sheds for terrestrial ecosystems. *Ecology*, 86 : 1331-1345.

- Bideau E., Gerard, J.F., Vincent, J.P., Maublanc, M.L., 1993. Effects of age and sex on space occupation by European roe deer. *J. Mammal.*, 74 : 745-751.
- Bideau, E., Vincent, J.P., Angibault, J.M., 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). I. Cas des mâles. *Acta Oecol., Oecol. appl.*, 4 : 163-184.
- Biran, H., 1989. Etude du régime alimentaire du chevreuil de plaine en Picardie, par l'analyse de contenus de rumens. Rapport Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- Blanchart, G., Picard, J.F., Boisaubert, B., Oleffe, P., 1993. Digestibilité in vitro d'aliments forestiers chez le cerf (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le mouton (*Ovis aries*). *Gibier Faune sauv.*, 10 : 203-216.
- Boag, B., Macfarlane, S.W.H., Griffiths, D.W., 1990. Observations on the grazing of double oil seed rape and other crops by roe deer. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 82 : 213-220.
- Bohn, U., Gullub, G., Hettwer, C., Neuhauslova, Z., Schluter, H., Weber, H., 2004. Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1 : 2 500 000 - Interactive CD-Rom (S. Hennekens). Federal Agency for Nature Conservation, Bonn-Bad Godesberg, Germany.
- Boitani, L., 1995. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships. In : L.N. Carbyn, S.H. Fritz, D.R. Seip (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. *Can. Circumpolar Inst. occas. Publ.*, 35 : 3-11.
- Bokdam, J., 2001. Effects of browsing and grazing on cyclic succession in nutrient-limited ecosystems. *J. Veget. Sci.*, 12 : 875-86.
- Bokdam, J., Gleichman, J.M., 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in continental north-west European heathland. *J. appl. ecol.*, 37 : 415-431.
- Booth, M.S., Stark, J.M., Rasteller, E., 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems : a synthetic analysis of literature data. *Ecol. Monogr.*, 75 : 139-157.
- Borkowski, J., Ukalska, J., 2008. Winter habitat use by red and roe deer in pine dominated forest. *For. Ecol. Manage.*, 255 : 468-475.
- Borowski, S., Kossak, S., 1975. The food habits of deer in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriol.*, 20 : 463-506.
- Botkin, D.B., Mellilo, J.M., 1981. How ecosystem processes are linked to large mammal population dynamics. In : C.W Fowler, T.D Smith (eds), *Dynamics of large mammal populations*. John Wiley & Sons, New York, NJ, 373-388.
- Bottomley, P.J., 1992. The ecology bradyhizobium and rhizobium. In : R.H. Stacey, R.H. Burri, H.J. Evans (eds), *Biological nitrogen fixation*. Chapman & Hall, New York, NJ, 293-348.
- Bramley, P.S., 1970. Territoriality and reproductive behavior of roe deer. *J. reprod. Fertil., Suppl.*, 11 : 43-70.
- Bresinski, W., 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. *Acta Theriol.*, 27 : 427-447.
- Broughton, W. J. (ed), 1983. *Nitrogen fixation. vols. 1-3*. Oxford Univ. Press, New York, NJ, 182 pp.
- Brown, R., Hellgren, E.C., Abbott, M., Ruthven, D.C., Bingham, R.L., 1995. Effects of dietary energy and protein restriction on nutritional indices of female white-tailed deer. *J Wildl. Manage.*, 59 : 595-609.
- Brown, T.L., Decker, D.J., Riley, S.J., Enck, J.W., Lauber, T.B., Gurtis, P.D., Mattfeld, G.F., 2000. The future of hunting as a mechanism to control white-tailed deer populations. *Wildl. Soc. Bull.*, 28 : 797-807.

- Bryant, J.P., Raffa, K.F., 1995. Chemical anti herbivore defense. *In* : B.L. Gartner (ed), *Plant stems : physiology and functional morphology*. Vol. 1. *Academic Press, San Diego, CA*, 365-381.
- Bryant, J.P., Provenza, F.D., Pastor, J., Reichardt, P.B., Clausen, T.P., DuToit, J.T., 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 22 : 431-446.
- Bubenik, A.B., 1959. *Grundlagen der Wildernahrung*. Bauernverlag, Berlin, Germany, 229 pp.
- Burbaité, L., Csányi, S., 2009. Roe deer population and harvest changes in Europe. *Eston. J. Ecol.*, 58 : 169-180.
- Butet, A., 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia*, 49 : 455-483.
- Carline, K.A., Jones, H.E., Bardgett, R.D., 2005. Large herbivores affect the stoichiometry of nutrients in a regeneration woodland ecosystem. *Oikos*, 110 : 453-460.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johson, D.A., Nowak, R.S., Dzuree, R.S., 1981. Coping with herbivory : photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*, 50 : 14-24
- Cargnelutti, B., 2007. Influence de l'hétérogénéité du paysage sur l'occupation de l'espace de chevreuils (*Capreolus capreolus*) vivant en milieu fragmenté. Mém. E.P.H.E. Sci. *Vie Terre*, Montpellier, 80 pp + ann
- Cargnelutti, B., Reby, D., Desneux, L., Angibault, J.M., Joachim, J., Hewison, A.J.M., 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape : some preliminary results. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 57 : 29-37.
- Cederlund, G., 1982. Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. *Viltrevy*, 12 : 39-68.
- Cederlund, G., 1983. Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area. I. Central Sweden. *Acta Theriol.*, 28 :443-460.
- Chapuis, J.L., Boussés, P., Pisanu, B., Réale, D., 2001. Comparative rumen and fecal diet micro histological minations of European mouflon. *J. Range Manage.*, 54 : 239-242.
- Charles, W.N., McCowan, D., East, K., 1977. Selection of upland swards by red deer (*Cervus elaphus* L. ) on Rhum. *J. appl. Ecol.*, 14 : 55-64.
- Church, D.C., 1974. *Digestive physiology and nutrition of ruminants*. Albany Printing Co, Albany, OR, 3 : 1-35.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B., Maublanc, M.L. 1989. Influence of habitat characteristics on winter social organization in field roe deer. *Acta Theriol.*, 34 : 219-226.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B., Biran, H., Angibault, J.M., 1995. Seasonal diet and habitat use in field roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region. *Gibier Faune sauv.*, 12 : 37-49.
- Cibien, C., Sempéré, A., 1989. Food availability as a factor in habitat use by roe deer. *Acta Theriol.*, 34 : 111-123.
- Clauss, M., Hofmann, R. R., Hummel, J., Adamczewski, J., Nygren, K., Pitra, C., Reese, S., 2006b. The macroscopic anatomy of the omasum of free-ranging moose (*Alces alces*) and Muskoxen (*Ovibos moschatus*) and a comparison of the omasal laminal surface area in 34 ruminant species. *J. Zool., Lond.*, 270 : 346-358.
- Clauss, M., Lechner-Doll, M., 2001. Differences in selective reticulo-ruminal particles retention as a key factor in ruminant diversification. *Oecologia*, 129 : 321-327.

- Clauss, M., Lechner-Doll, M., Juergen, S.W., 2002. Faecal particle size distribution in captive wild ruminants : an approach to the browser/grazer dichotomy from the other end. *Oecologia*, 131 : 343-349.
- Clutton-Brock, T.H., Iason, G.R., Guinness, F.E., 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool., Lond.*, 211 : 275-289.
- Conover, M.R., 1997. Monetary and intangible valuation of deer in the United States. *Wildl. Soc. Bull.*, 25 : 298-305.
- Cool, K.L., 1992. Seeking common ground on western rangelands. *Rangelands*, 14 : 90-92.
- Cooper, S.M., Owen-Smith, R.N., 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, 68 : 446-455.
- Cork, S.J., 1994. Digestive constraints on dietary scope in small and moderately -small mammals : how much do we really understand ? In : D.J. Chivers , P. Langer (eds), *The digestive system in mammals : food, form and function*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 370-390.
- Coughenour, M.B., 1991, Spatial components of plant - herbivore interactions in pastoral ranching and native ungulate ecosystems. *J. Range Manage.*, 44 : 530-542.
- Coulson, T., Albon, S.D., Guinness, F.E., Pemberton, J., Clutton-Brock, T.H., 1997. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer. *Ecology*, 78 : 852-863.
- Cox, G.W., 1993. *Conservation ecology : Biosphere and biosurvival*. Brown Publ., Dubuque, IO, .352 pp.
- Crawley, M.J., 1983. *Herbivory the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, UK, 437 pp.
- Cornelis, J., Casaer, J., Hermy, M., 1999. Impact of season, habitat, and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) : a review. *J. Zool., Lond.*, 248 : 195-207.
- Croll, D.A., Maron, J.L., Estes, J.A., Danner, E.M., Byrd, G.V., 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science*, 307 : 1959-1961.
- Danell, K., Niemela, P., Varvikko, T., Vuorisalo, T., 1991. Moose browsing on scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology*, 72 : 1624-1633.
- Danilkin, A., 1996. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. Chapman & Hall, London, UK, 296 pp.
- Darman, Yu.A., 1986. The biology of roe deer of the Khingan preserve. Abstract Dissert. Degree Cand. Sci. (Biol.), Moscow, URSS, 20 pp.
- Degrez, I., Libois, R.M., 1991, Variation saisonnières du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) in the south of England. *J. Zool., Lond.*, 194 : 276-278.
- Demment, M.W., Van Soest, P.J., 1985. A nutritional explanation for body - size patterns of ruminant and non- ruminant herbivores. *Am. Nat.*, 152 : 641-672.
- Detling, J.K., Dyer, M.I., Winn, D., 1979. Net photosynthesis, root respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 45 : 26-31.
- Detling, J.K., Dyer, M.I., Winn, D., Procter-Gregg, D., 1980. Plant herbivore interactions : examination of potential effects of bison saliva on regrowth of *Bouteloua gracilis*. *Oecologia*, 45 : 26-31.
- Dinnik, N.Ya., 1910. Mammals of the Caucasus. Part 1. Cetaceans and Ungulates. *Trans. Caucasian Branch imp. Russian geogr. Soc.*, 27 : 1-247 [in Russian].



- Douglas, F., 2008. Ungulate and topographic control of nitrogen ; phosphorus stoichiometry in a temperate grass land , soil plants and mineralisation rates. *Oikos*, 117 : 591-601.
- Drozdz, A., 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriol.*, 24 : 137-170.
- Dumont, B., Renaud, P.C., Morellet, N., Mallet, C., Anglard, F., Verheyden-Tixier, H., 2005. Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Anim. Res.*, 54 : 369-381.
- Duncan, A.J., Hartley, S.E., Iason, G.R., 1994. The effect of monoterpene concentrations in sitka spruce (*Picea sitchensis*) on the browsing behavior of red deer (*Cervus elaphus*). *Can. J. Zool.*, 72 : 1715-1720.
- Duncan, A.J., Hartley, S.E., Thurlow, M., Young, S., Staines, B.W., 2001. Clonal variation in monoterpene concentrations in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) saplings and its effect on their susceptibility to browsing damage by red deer (*Cervus elaphus*). *For. Ecol. Manage.*, 69 : 148-259.
- Duncan, P., Tixier, H., Hofman, R.R., Lechner-Doll, M., 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. In : R. Andersen, P. Duncan, J.D.C. Linnell (eds), *The European roe deer : the biology of success*. Scandinavian Univ. Press, Oslo, Norway, 91-116.
- Dzięciolowski, R., 1980. Impact of deer browsing upon forest regeneration and under-growth. *Ekol. Pol.*, 28 : 583-599.
- Edwards, P.J., Hollis, S., 1982. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J. appl. Ecol.*, 19 : 953-964.
- Eygenraam, J.A., Pieters, J., 1966. Graser für Wildacker und ihre Behandlung. *Z. Jagdwiss.*, 12 : 16-28.
- Fagerstone, K.A., Clay, W.H., 1997. Overview of USDA animal damage control efforts to manage overabundant deer. *Wildl. Soc. Bull.*, 25 : 13-17.
- Farina, A., Hong, S.K., 2004. A theoretical framework for a science of landscape. *Earth environ. Sci.*, 1 : 3-13.
- Fauchald, P., 1999. Foraging in a hierarchical patch system. *Am. Nat.*, 153 : 603-613.
- Feldhamer, G.A., 2001. Acorns and white-tailed deer : interrelationships in forest ecosystems. In : W.J. McShea, W.M. Healy (eds), *Oak forest ecosystems : Ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, MD, 215-223.
- Floate, M.J.S., 1970. Mineralization of N and P from organic material of plant and animal origin and its significance in the nutrient cycle in grazed upland hill soils. *J. brit. Grassland, Spec.* 25 : 295-302.
- Forman, R.T.T., Collinge, S.K., 1996. The spatial solution to conserving biodiversity in landscapes and regions. In : R.M. DeGraaf, R.I. Miller (eds.), *Conservation of faunal diversity in forested landscapes*. Chapman & Hall, New York, NJ, 537-568.
- Forman, R.T.T., Godron, M., 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Son, New York, NJ; pp 5-8.
- Frank, D.A., Inouye, R.S., Huntly, N., Minshall, G.W., Anderson, J.E., 1994. The biogeochemistry of a north- temperate grassland with native ungulates : nitrogen dynamics in Yellowstone National park. *Biogeochemistry*, 10 : 163-180.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J, 1992. The ecology of plants, large mammalian herbivores and drought in Yellowstone National Park. *Ecology*, 73 : 2043-2058.
- Franklin, J.F., Forman, R.T.T., 1987. Creating landscape patterns by forest cutting : Ecological consequences and principles. *Landscape Ecol.*, 1 : 5-18.

- Freeland, W.J., Choquenot, D., 1990. Determinants of herbivore carrying capacity : plants, nutrients and *Equus asinus* in northern Australia. *Ecology*, 71 : 589-597.
- Fruzinski, B., Kaluzinski, J., 1982, Weight and body measurements of forest and field roe deer. *Acta Theriol.*, 27 : 479-488.
- Fuller, R.J., Gill, R.M.A., 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, 74 : 193-199.
- Gaare, E., Sornsen, A., White, R.G., 1977. Are rumen samples representative of the diet. *Oikos*, 29 : 390-395.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Toigo, C., 2000 Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 31 : 367-393.
- Gaillard, J.M., Bianchet, M.F., Yoccoz, N.G., Loison, A., Toigo, C., 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 31 : 367-393.
- Gatikh, V.S., 1975, The distribution and numbers of wild ungulates in the pripyat preserve. In : *Ungulates of the USSR*. Nauka Publishers, Moscow; URSS, 73-74 [in Russian].
- Gebczynska, Z., 1980. Food of the roe deer and red deer in the bialowieza primeval forest. *Acta Theriol.*, 25 : 487-500.
- Gebert, C., Verheyden-Tixier, H., 2001. Variation of diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal.Rev.*, 31 : 189-201.
- Gerard, J.F., 1993. Autonomie des systèmes biologiques et évolution, considérations théoriques et application à l'éco-éthologie des ongulés sauvages. Thèse Doct. Univ. Paul Sabatier. Toulouse, 259 pp.
- Gerard, J.F., Le Pendu, Y., Maublanc, M.L., Vincent, J.P., Poulle, M.L., Cibien, C., 1995. Large group formation in european roe deer : an adaptive feature. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50 : 391-401.
- Gill, R.M.A., 1990. *Monitoring the status of European and North American Cervids*. GEMS Information Series, 8; Global Environment Monitoring Systems, United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Gill, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests : 1. Deer. *Forestry*, 65 : 45-69.
- Gill, R.B., Carpenter, L.H., Bartmann, R.M., Baker, D.L., Schoonveld, G.G., 1983. Fecal analysis to estimate mule deer diets. *J. Wildl. Manage.*, 47 : 902-915.
- Goffin, R.A., Crombrughe, S.A. de., 1976. Régime alimentaire du cerf (*Cervus elaphus*. L) et du chevreuil (*Capreolus capreolus*) et critères de capacité situationnelle de leurs habitats. *Mammalia*, 40 : 356-371.
- Gordon, I.J., 1989. Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. *J. appl. Ecol.*, 26 : 53-64.
- Gordon, I.J., Hester, J.A., 2004. The management of wild large herbivores to meet economic conservation and environmental objectives. *J. appl. Ecol.*, 41 : 1021-1031.
- Gordon, I.J., Illius, A.W., 1994. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, 98 : 167-175.
- Gottardi, E., 2011. Landscape openness effect on roe deer, *Capreolus capreolus*, behavior. PhD Thesis, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France, 180 pp.

- Gottardi, E., Tua, F., Cargnelutti, B., Maublanc, M.L., Angibault, J. M., Saïd, S., Verheyden, H., 2010. Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*, 74 : 355-362.
- Graham, W.F., Duce, R.A., 1979. Atmospheric pathways of the phosphorus cycle. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 43 : 1195-1208.
- Grasman, B.T., Hellgren, E.C., 1993. Phosphorus nutrition in white-tailed deer : nutrient balance, physiological responses, and antlers. *Ecology*, 74 : 2279-2296.
- Grechushkin, V.S., Kharchenko, B.I., Molodan, G.N., Mglinets, S.M., 1975. The present day state of ungulate population in the Donetsk region ungulates of the USSR. *In : Ungulates of the USSR*. Nauka Publishers, Moscow, URSS, 78-79 [in Russian].
- Grubb, P.J., 1992. A positive distrust in simplicity-lessons from plant defenses and from competition among plants and among animals. *J. Ecol.*, 80 : 585-610.
- Guilhem, C., Bideau, E., Gerard, J.F., Khazraie, K., Mechkour, F., 1995. Ecologie alimentaire d'une population de chevreuils (*Capreolus capreolus*) introduite en milieu méditerranéen. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50 : 69-84.
- Gurski, I.G., 1975. The wild boar, roe deer and red deer in steppes lying to the north-west of the black sea. ungulates of the USSR. *In : Ungulates of the USSR*. Nauka Publishers, Moscow; URSS, 79-80 [in Russian].
- Gusewell, S., 2004. N : P ratios in terrestrial plants : variation and functional significance. *New Phytol.*, 164 : 243-266.
- Gusewell, S., Koerselman, W., 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Persp. Ecol. Evol. Syst.*, 5 : 37-61.
- Gordon, D., Brink, J.S., Rossouw, L., Clauss, M., 2008. The evolution of ecological specialization in southern African ungulates competition or physical environmental turnover ? *Oikos*, 117 : 344-353.
- Groot Bruinderink G.W.T.A., Hazebroek E., 1996. Ungulate traffic collisions in Europe. *Conserv. Biol.*, 10 : 1059-1067.
- Hamilton, E.W., Frank, D.A., 2001. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply ? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology*, 82 : 2397-2402.
- Hansen, L.P., Batzli, G.O., 1979. Influence of supplemental food on local populations of *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.*, 60 : 335-342.
- Hansson, L., 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms : a general hypothesis. *Oikos*, 33 : 182-189.
- Hanski, I.A., Gilpin, M.E. (eds), 1997. *Metapopulation biology : Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego, CA,
- Happe, P.J., Jenkins, K.J., Starkey, E.E., Sharrow, S.H., 1990. Nutritional quality and tannin astringency of browse in clear-cuts and old forest. *J. Wildl. Manage.*, 54 : 557-566.
- Harlow, R.F., Whelan, J.B., Crawford, S.J., 1975. Deer foods during years of oak mast abundance and scarcity. *J. Wildl. Manage.*, 39 : 330-336.
- Harrison, K.A., Bardgett, R.D., 2004. Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biol. Biochem.*, 36 : 115-126.
- Helle, P., 1980. Food composition and feeding habits of the roe deer in central Finland. *Acta Theriol.*, 25 : 395-402.

- Hemami, M.R., Watkinson, A.R., Dolman, P.M., 2004. Habitat selection by sympatric muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland commercial pine forest. *For. Ecol. Manage.*, 194 : 49-60.
- Henry, B.A.M., 1978. Diet of roe deer in an English conifer forest. *J. Wildl. Manage.*, 42 : 937-940.
- Henry, B.A.M., 1981. Distribution patterns of roe deer (*Capreolus capreolus*) related to the availability of food and cover. *J. Zool., Lond.*, 149 : 271-275.
- Hewison, A.J.M., Gaillard, J.M., 2001. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *J. Anim. Ecol.*, 70 : 600-608.
- Hewison, A.J.M., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Coulon, A., Rames, J.L., Serrano, E., Verheyden, H., Morellet, N., 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape : a pilot study. *Wildl. Biol.*, 13 : 313-320.
- Hewison, A.J.M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E., Cebe, N., 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, 32 : 1062-1070.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Reby, D., 1998. Social organization of European roe deer. In : R. Andersen, P. Duncan, J.D.C. Linnell (eds), *The European roe deer : the biology of success*. Scandinavian Univ. Press, Oslo, Norway, 189-219.
- Hilder, E.J., Mottershead, B.E., 1963. The redistribution of plant nutrients through free-grazing sheep. *Aust. J. Agric. Sci.*, 26 : 88-89.
- Hobbie, S.E., 1997. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecol Monogr.*, 66 : 503- 522.
- Hobbs, N.T., 1996. Modifications of ecosystems by ungulates. *J. Range Manage.*, 60 : 695-713.
- Hobbs, N.T., Baker, D.L., Bear, G.D., Bowden, D.C., 1996a. Ungulate grazing in sagebrush grassland : mechanisms of resource competition. *Ecol. Appl.*, 6 : 200-217.
- Hobbs, T.N., 1987. Fecal indices to dietary quality : a critique. *J. Wildl. Manage.*, 51 : 317-320.
- Hofmann, R.R., 1973. *The ruminant stomach*. East African Literature Bureau, Nairobi, Kenya, 349 pp..
- Hofmann, R.R., 1978a. Die Ernährung des Rehwildes im Jahresablauf nach model Weichseloden. *Wildbiol. Inf. Jager. Stuttgart*. pp. 121-136.
- Hofmann, R.R., 1978b. Die Verdauungsorgane des Rehes und ihre Anpassung an die besondere Ernährungsweise. *Wildbiol. Inf. Lager. Stuttgart*. pp103-112.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants : a comparative view of thier digestive system. *Oecologia*, 78 : 443-457.
- Hofmann, R.R., 2000. Functional and comparative digestive system anatomy of Arctic ungulates. *Rangifer*, 20 : 71-81.
- Hofmann, R.R., Stewart, D.R.M., 1972. Grazer or browser : a classification based on the stomach-structure and feeding habits of east African ruminants. *Mammalia*, 36 : 224-240.
- Hogan, Z., 1990. Elk and cattle : A conflict in land use ? *Rangelands*, 12 : 268-270.
- Holand, O., 1992. Seasonal variation in bady composition of european roe deer. *Can. J. Zool.*, 70 : 502-504.
- Holand, O., 1994. Seasonal dynamics of digestion in relation to diet quality and intake in European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Oecologia*, 98 : 274-279.

- Holisova, V., Obrtel, R., 1982. Scat analytical data on the diet of urban stone martens, *Martes foina* (Mustelidae Mammalia). *Folia Zool.*, 31 : 21-30.
- Holisova, V., Kozena, I., Obrtel, R., 1986a. Rumen content vs. faecal analysis to estimate roe deer diets. *Folia Zool.*, 35 : 21-32.
- Holisova, V., Obrtel, R., Kozena, I., 1982. The winter diet of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the southern Moravian agricultural landscape. *Folia Zool.*, 3 : 209-225.
- Holisova, V., Obrtel, R., Kozena, I., 1984. the summer diet of field roe bucks (*Capreolus capreolus*) in southern Moravia. *Folia Zool.*, 33 : 193-208.
- Holisova, V., Obrtel, R., Kozena, I., 1986b. Seasonal variation in the diet of field roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Moravia. *Folia Zool.*, 35 : 97-115.
- Holland, E.A., Parton, W.J., Detling, J.K., Coppock, D.L., 1992. Physiological responses of plant population to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *Am. Nat.*, 140 : 685-706.
- Holland, E.A., Risser, P.G., Naiman, J.R., 1991. *Ecotones the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman & Hall, New York, NJ., 142 pp.
- Homolka, M., 1991. The diet of *Capreolus capreolus* in a mixed woodland environment in the drahanska vrchovina highlands. *Folia Zool.*, 40 : 307-315.
- Hoppe, P.P., Hoven, W.V., VonEngelhardt, W., Prins, R.A., Lankhorst, A., Gwynne, M.D., 1983. Pregastric and caecal fermentation in dikdik *Madoqua kirki* and suni *Neotragus moschatus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 75 : 517-524.
- Hosey, G.R., 1981. Annual foods of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the south of England. *J. Zool., Lond.*, 194 : 276-278.
- Horner, J.D., Gosz, J.R., Cates, R.G., 1988. The role of carbon based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *Am. Nat.*;132 : 869-886.
- Howery, L.D., Pfister, J.A., 1990. Dietary and fecal concentrations of nitrogen and phosphorus in penned white-tailed deer does. *J. Wildl. Manage.*, 54 : 383-389.
- Hulbert, I.A.R., Andersen, R., 2001. Food competition between a large ruminant and a small hindgut fermentor, the case of the roe deer and mountain hare. *Oecologia*, 128 : 499-508.
- Huxel, G.R., McCann, K., 1998. Food web stability : the influence of trophic flows across habitats. *Am. Nat.*, 152 : 460-469.
- Jackson, J.E., 1974. Feeding habits of roe deer. *Mammal Rev.*, 4 : 93-101.
- Jackson, J., 1980. The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the new forest Hampshire as determined by rumen content analysis. *J. Zool., Lond.*, 192 : 71-83.
- Janis, C., 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals ; a comparison of macropodoids and ungulates. *Mem. Queensland Mus.*, 28 : 349-366.
- Janson, J., Padaiga, V., 1975. Die naturliche Asung des Renwilldes in der Schneefreich zelt des Jahres Jagid Wissenschaft bei intensiver Forstwirt Schaft. Wiss Konf. Kaunas, URSS, 98-100.
- Jarman, P., 1974. The social organisation of antelopes in relation to their ecology. *Behaviour*, 48 : 215-267.
- Jefferies, R.L., 1988. Vegetational mosaics, plant-animal interactions, and resources for plant growth. *In* : L.D. Gottlieb, S.K. Jain (eds.), *Plant evolutionary biology*. Chapman & Hall, London, UK, 341-369.

- Jefferies, R.L., Bryant, J.P., 1995. The plant-vertebrate herbivore interface in arctic ecosystems. *In* : F.S. Chapin, C. Korner (eds.), Arctic and Alpine biodiversity. *Ecol. Stud.*, 113 : 271-282.
- Jefferies, R.L., Klein, D.R., Shaver, G.R., 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities : reciprocal influences and responses. *Oikos*, 71 : 193-206.
- Jeppesen, J.L., 1987. Impact of human disturbance on home range, movements and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a Danish environment. *Dan. Rev. Game Biol.*, 13 : 1-38.
- Jepsen, J.U., Topping, C.J., 2004. Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation : behavioural plasticity and choice of cover. *Can. J. Zool.*, 82 : 1528-1541.
- Johansson, A., 1996. Territory establishment and antler cycle in male roe deer. *Ethology*, 102 : 549-559.
- Kaluzinski, J., 1974. The occurrence and distribution of field ecotype of roe deer in Poland. *Acta Theriol.*, 19 : 291-300.
- Kaluzinski, J., 1982. Composition of the food of roe deer living in fields and the effects of their feeding on plant production. *Acta Theriol.*, 27 : 457-470.
- Kathryn, A.C., Jones, H.E., Bardgett, R.D., 2005. Large herbivores affect the stoichiometry of nutrients in a regenerating woodland ecosystem. *Oikos*, 110 : 453-460.
- Kjellander, P., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., 2006. Density-dependent responses of fawns cohort body-mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia*, 146 : 521-530.
- Klien, D.R., Schonheyder, F., 1970. Variation in ruminal nitrogen levels among some cervidae. *Can. J. Zool.*, 48 : 1437-1442
- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Collins, S.L., 1998. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *Bioscience*, 49 : 39-50.
- Knox, W.M., 1997. Historical changes in the abundance and distribution of deer in Virginia. *In* : W.J. Mcshea, H.B. Underwood, J.H. Rappole (eds), *The science of over abundance : deer ecology and population management*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C., 27-36.
- Koerselman, W., Meuleman, A.F.M., 1996. The vegetation N : P ratio : a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. appl. Ecol.*, 33 : 1441-1450.
- Kossak, S., 1976. The complex character of the food preferences of the cervidae and phytocenosis structure. *Acta Theriol.*, 21 : 359-375.
- Kossak, S., 1983. Trophic relations of roe deer in a fresh deciduous forest. *Acta Theriol.*, 28 : 83-128.
- Lamberti, P., Mauri, L., Merli, E., Dusi, S., Apolloni, M., 2006. Use of space and habitat selection by roe deer *Capreolus Capreolus* in a mediterranean coastal area : how does woods landscape affect home range ? *J Ethol.* 24 : 181-181.
- Langenheim, J.H., 1994. Higher plant terpenoids : a phytocentric overview of their ecological roles. *J. chem. Ecol.*, 20 : 1223-1280.
- Langer, P., 1974. Stomach evolution in the artiodactyla. *Mammalia*, 38 : 295-314.
- Latham, J., Staines, B.W., Gorman, M.L., 1996. The relative densities of red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer and their relationship in Scottish plantation forest. *J. Zool., Lond.*, 240 : 285-299.
- Latham, J., Staines, B.W., Gorman, M.L., 1997. Correlations of red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer densities in Scottish forests with environmental variables. *J. Zool., Lond.*, 242 : 681-704.

- Lechowicz, L.M., 1982. The sampling characteristics of selectivity indices. *Oecologia*, 52 : 22-30.
- Lemieux, N., Maynard, B.K., Johnson, W.A., 2000. A regional survey of deer damage throughout Northeast nurseries and orchards. *J. environ. Hort.*, 18 : 1-4.
- Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R., Linnell, J.D.C., 1998. Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. In : R. Andersen, P. Duncan, P., J.D.C. Linnell (eds.), *The European roe deer : the biology of success*. Scandinavian Univ. Press, Oslo, Norway, 221-256.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience*, 24 : 447-456.
- Loreau, M., Holt, R.D., 2004. Spatial flows and the regulation of ecosystems. *Am. Nat.*, 163 : 606-615.
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D., 2003. Meta-ecosystems : a theoretical frame-work for a spatial ecosystem ecology. *Ecol. Lett.*, 6 : 673-679.
- Loudon, A.S.I., 1987. The influence of forest habitat structure on growth, body size and reproduction in roe deer (*Capreolus capreolus*). In : C. Wemmer (ed), *Biology and management of the cervidae*. Smithsonian Inst. Press, Washington, DC., 559-567.
- Lechner-Doll, M., Lason, K., Lang A., 2001. Evolutionary aspects of dietary selection and digestion in the European roe deer (*Capreolus capreolus*) with special reference to seasonality. *Mitt. Mus. Nat. Kd. Berl., Zool. Reihe*, 77 : 223-227.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100 : 603-609.
- Madany, M.H., West, N.E., 1983. Livestock grazing-fire regime interactions within montane forests of Zion National Park, Utah. *Ecology*, 64 : 661-667.
- Maillard, D., Picard, J.F., 1987. Le régime alimentaire automnal et hivernal du chevreuil (*Capreolus capreolus*), dans une hêtraie calcicole, déterminé par l'analyse des contenus stomacaux. *Gibier Faune sauv.*, 4 : 1-30.
- Maillard, D., Gaudin, J.C., Reudet, D., Boutin, J.M., 1999. Acclimatation du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) introduit en milieu supraméditerranéen et son occupation de l'espace. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 54 : 253-267.
- Maillard, D., Picard, J.F., Noël, M.L., 1989. Le régime alimentaire estival du chevreuil dans une hêtraie calcicole déterminé par l'analyse des contenus stomacaux. *Bull. mens. O.N.C.*, 139 : 29-32.
- Maizeret, C., Bidet, F., Boutin, J.M., Carlino, J.P., 1991. Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 46 : 39-52
- Maizeret, C., Boutin, J.M., Sempéré, A., 1986. Intérêt de la méthode micrographique d'analyse des fèces pour l'étude du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune sauv.*, 3 : 159-183.
- Maizeret, C., Sung, D.T.M., 1984. Etude du régime alimentaire recherché du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des landes de Gascogne. *Gibier Faune sauv.*, 3 : 63-103.
- Marchal, C., 1998. Organisation socio-spatiale d'une population de chevreuils (*Capreolus capreolus*) vivant en plaine agricole. Recherche des déterminants proximaux., Thèse Doct. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 174 pp.
- Markowski, J., Markowska, M., 1988. Non-metrical variation in roe deer from three populations. *Acta Theriol.*, 33 : 519-536.

- Marleau, J.N., Guichard, F., Mallard, F., Loreau, M., 2010. Nutrient flows between ecosystems can destabilize simple food chains. *J. theor. Biol.*, 266 : 162-174.
- Massey, N. B., Weckerly, F. W., Vaughn, C. E., McCullough, R. D., 1994. Correlation between fecal nitrogen and diet composition in free-ranging black-tailed deer. *Southwest. Nat.*, 39 : 165-170.
- Maublanc, M.L., 1981-1982. Rapport d'étude de l'organisation sociale et du rythme d'activite d'une population de chevreuils de plaine. I.N.R.A., Toulouse
- Maublanc, M.L., 1986. Utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu ouvert. *Gibier Faune sauv.*, 3 : 297-311.
- Maublanc, M.L., Bideau, E., Vincent, J.P., 1987. Environmental flexibility of social organization in the roe deer. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42 : 109-134.
- Maybeck, M., 1982. Carbon, nitroen, and phosphorus transport by world rivers. *Am. J. Sci.*, 283 : 401-450.
- Mayer, H., 1977. Waldstruktur -wildstand -wildschaden -jagdtechnik, *Wald und wild Seminar*, 28-34.
- Mayle, B.A., 1996. Progress in predictive management of deer population in British woodlands. *For. Ecol. Manage.*, 88 : 187-198.
- Mathiesen, S.D., Sormo, W., Haga, Q.E., 2000. The oral anatomy of Arctic Ruminants coping with seasonal changes. *J. Zool., Lond.*, 251 : 119-128.
- Mc-Allister, T.A. Bae, H.D. Yanke, L.J., Cheng, K.J., 1994. Effect of condensed tannins from birds foot trefoil on endoglucanase activity and the digestion of cellulose fitter paper by ruminal fungi. *Can. J. Microbiol.*, 40 : 298-305.
- McCullough, D.R., 1996. Spatially structured populations and harvest theory. *J. Wildl. Manage.*, 60 : 1-9.
- McCullough, D.R., 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. *J. Mammal.*, 80 : 1130-1146.
- McCullough, D.R., Jennings, K.W., Gates, N.B., Elliott, B.G., Didonato, J.E., 1997. Overabundant deer populations in California. *Wildl. Soc. Bull.*, 25 : 478-483.
- McDowell, L.R. ,1985. *Nutrition of grazing ruminants in warm climates*. Academic Press. Inc, Orlando, FL, 443 pp.
- McCinnis, M.L., Vavra, M., Krueger, W.C., 1983. Acomparaison of four methods used to determine the diets of large herbivores. *J. Range Manage.*, 36 : 302-306.
- McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process : grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.*, 113 : 691-703.
- McNaughton, S.J., 1983. Serengeti grassland ecology : the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol. Monogr.*, 53 : 291-320.
- McNaughton, S.J., 1985. Ecology of grazing ecosystem the Serengeti. *Ecol. Monogr.*, 55 : 259-294.
- McNaughton, S.J., 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature*, 334 : 343-345.
- McNaughton, S.J., 1989. Interactions of plants of the field layer with large herbivores. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 61 : 15-29.
- McNaughton, S.J., 1990. Mineral nutrition and seasonal movements of African migratory ungulates. *Nature*, 345 : 613-615.
- McNaughton, S.J., 1992. The propagation of distrubance in savannas through food web. *J. Veget. Sci.*, 3 : 301-314.



- Mcshea, W.J., Schwede, G., 1993. Variable acorn corps responses of white tailed deer and other mast consumers. *J. Mammal.*, 74 : 999-1006.
- Merril, E.H., Stanton, N.L., Hak, J.C., 1994. Responses of bluebunch wheatgrass, Idaho fescue, and nematodes to ungulate grazing in Yellowstone National Park. *Oikos*, 69 : 231-240.
- Mikola, J., Yeates, G.W., Barker, G.M., Wardle, D.A., Bonner, K.I., 2001. Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos*, 92 : 333-343.
- Mitchell, H.H., 1924. A method of determining the biological value of protein. *J. biol. Chem.*, 58 : 873-903.
- Moen, A.N., 1978. Seasonal changes in heart rates, activity metabolism, and forage intake of white -tailed deer. *J. Wildl. Manage.*, 42 : 715-738.
- Molvar, E.M., Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., 1993. Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. *Oecologia*, 94 : 472-479.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., Ruitter, P.C. de, Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Let.*, 7 : 584-600.
- Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Hewison, A.J.M., 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildl. Biol.*, 15 : 278-287.
- Morellet, N, Van Moorter, B, et al. (in review) Landscape fragmentation influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales.
- Mouquet, N., Loreau, M., 2002. Co-existence in meta communities the regional similarity hypothesis. *Am. Nat.* 159 : 420-426.
- Mysterud, A., Larsen, P.K., Ims, R.A., Ostbye, E., 1999. Habitat selection by roe deer and sheep ; does habitat ranking reflect resource availability ? *Can. J. Zool.*, 77 : 776-783.
- Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N., Stenseth, N.C., 2002. Large-scale habitat variability delayed density effects and red deer population in Norway. *J. Anim. Ecol.*, 71 : 569-580.
- Naveh, Z., 1994. From biodiversity to ecodiversity : A landscape-ecology approach to conservation and restoration. *Rest. Ecol.*, 2 : 180-189.
- Necas, J., 1960. Príspevek k poznání početnosti, skladby a organizace tlup srnci zveru. *Prace vyzk. Ust. lesn.*, 20 : 111-142.
- Novikov, G.A., Timofeyeva, Ye.K., 1965. On the ecology of the roe deer of forest-stepp oak groves. *Zool. Zh.*, 44 : 442-451.
- Nudds, T.D., 1980. Forage preference : theoretical consideration of diet selection by deer. *J. Wildl. Manage.*, 44 : 735-739.
- Obrtel, R., Holisova, V., 1983. Assessment of the damage done to a crop of maize (*Zea mays*) by roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.*, 32 : 109-118.
- Odum, E.P., Finn, J.T., Franz, E.H., 1979. Perturbation theory and subsidystress gradient. *Bioscience*, 29 : 349-352.
- Oleffe, P., Blanchart, G., Picard, J.F., Boisaubert, B., 1993. Valeur alimentaire de végétaux forestiers pour le cerf (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) en automne. *Gibier Faune sauv.*, 10 : 303-318.

- Osterheld, M., McNaughton, S.J., 1988. Interspecific variation in the response of *Themeda tiandra* to defoliation : the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 85 : 181-186.
- Otsfeld, R.S., Jones, C.G., Wolff, J.O., 1996. Of mice and mast : ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience*, 46 : 23-30
- Owen-Smith, N., 1982. Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In : B.J. Huntley, B.H. Walker (eds), Ecology of tropical savannas. *Ecol. Stud.*, 42 : 359-404.
- Padaiga, V.I., 1965. The role of the roe deer in forestry and protection of new timber stands in the Lithuanian SSR. Thesis Dissert. Degree Cand. Sci. (Biol.), Tartu, URSS, 25 pp.
- Padaiga, V.I., 1984. Ecological principles of deer number control in the Lithuanian SSR. Abstract Dissert. Degree Doct. Sci. (Biol.), Tartu, URSS, 38 pp.
- Papageorgiou, N., Neophytou, C., Spais, A., Vavalekas, C., 1981. Food preferences and protein and energy requirements for maintenance of roe deer. *J. Wildl. Manage.*, 45 : 728-733.
- Pays, O., Benhamou, S., Helder, R., Gerard, J.F., 2007. The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Anim. Behav.*, 74 : 1429-1441.
- Pastor, J., Naiman, R.J., 1992. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *Am. Nat.*, 139 : 691-705.
- Pastor, J., Cohen, Y., 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theor. Pop. Biol.*, 51 : 165-179.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F., Cohen, Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology*, 74, : 467-480.
- Paul, E.A., Clark, F.E., 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, Oxford, UK.
- Paul, E.A., 1984. Dynamics of organic matter in soils. *Plant Soil*, 76 : 275-285.
- Pedrolit, J.C., Blant, M., Chapuis, F., Maire, J.A., 1981. La biologie du chevreuil *Capreolus capreolus* L. dans le canton de Neuchâtel (Suisse). I. recensement de la population : comparaison de deux methodes. *Mammalia*, 45 : 467-472.
- Pellerin, J.C., 1989. Dynamique des populations de chevreuil (*C. capreolus*) soumises à l'influence de l'homme et à des perturbation multiples. Thèse Doct. Sci. nat., Univ. Paris VI, 285 pp.
- Petrak, M. Von, 1993. Nischenbreite und Nichenuberlappung bei der Nahrungswahl on Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Reh (*Capreolus capreolus*) in der Nordwesteifel. *Z. Jagdwiss.*, 39 : 161-170.
- Pettorelli, N., Dray, S., Gaillard, J.M., Chessel, D., Duncan, P., Illuis, A, Guillon, N., Klein, F., Van Laere, G., 2003. Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, 137 : 363-369.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.M., Duncan, P., Ouellet, J.P., Van Laere, G., 2001. Population density and small scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 128 : 400-405.
- Picard, J.F., 1975. Quelques observations sur les goûts alimentaires des cervidés en forêt domaniale d'Abreschviller (Moselle). I.N.R.A., Centre National de Recherches Forestières, Nancy, 17 pp.
- Pierce, J.G., Ollason, G.J., 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49 : 111-117.
- Pielowski, Z., 1977. Das feldreh-Wild der Zukunft in der Agrarlandschaft. *Beitr. Jagdwiss. Wildforsch.*, 10 : 193-200.

- Pielowski, Z., Brezinski, W., 1982. Population characteristics of roe deer inhabiting a small forest. *Acta Theriol.*, 27 : 869-879.
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology. The dynamics of spatially subsidized food webs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28 : 289-316.
- Poutsma, J., 1977. De reedichtheid op 50 ha in Nederland, 1976. *Ned. Jager*, 82 : 153-155.
- Prior, R., 1968. *The roe deer of cranborne chase. An ecological survey*. Oxford Univ. Press, London, 119 pp.
- Prostakov, N.I., Obtemperanski, S.I., 1986. Living conditions and spatial distribution of roe deer in island forests in the north of the chermozem centre study and conservation of nature of small reserves. Voronezh Univ., 160-164 [in Russian].
- Prusaite, J.A., Baleishis, R.M., Bluzma, P.P., 1983. The relationship between the set of foods of the European roe deer and the degree of woodenness of its habitat. *Proc. Lithuanian Acad. Sci., Ser. B(V)*, 4 : 84-98.
- Putman, R.J., Moore, N.P., 1998. Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Rev.*, 28 : 141- 164.
- Putman, R.J., 1986. Foraging by roe deer in agricultural areas and impact on arable crops. *J. appl. Ecol.*, 29 : 91-99.
- Putman, R.J., 1986. *Grazing in temperate ecosystems : large herbivores and the ecology of the New Forest*. Croom Helm, London, 210 pp.
- Quispel, A. (ed), 1974. *The biology of nitrogen fixation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 265-314.
- Reby, D., Hewison, A.J.M., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vincent, J.P., 1998. Use of vocalizations to estimate population size of roe deer. *J. Wildl. Manage.*, 62 : 1342-1348.
- Reimoser, F., Gossow, H., 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *For. Ecol. Manage.*, 88 : 107-119.
- Reimoser, F., 2003. Steering the impacts of ungulates on temperate forests. *J. Nat. Conserv.*, 10 : 243-252
- Reimoser, F., 1982. Rehwildbejagung in einem deckungsreichen Gebirgsrevier bei waldbaulicher Betriebsumstellung. *Centralbatt. Gesamte Forstw.*, 99 : 167-170.
- Richard, E., Saïd, S., Hamann, J.L., Gaillard, J.M., 2008. La cohabitation du Cerf (*Cervus elaphus*) avec les autres ongulés sauvages. In : F Klein, G. Bedarida, B. Guibert (eds), *Symposium Cerf, Dijon 18-19 avril 2008, Actes du colloque*. A.N.C.G.G. - F.N.C. - O.N.C.F.S., Paris, 39-42.
- Richey, J.E., 1983. The phosphorus cycle. In : B. Bolin, R.B. Cook (eds), *The major biogeochemical cycle and their interactions*. Wiley, New York, NJ, 51-56.
- Ricklefs, R.E., Schluter, D. (eds), 1993. *Species diversity in ecological communities : Historical and geographical perspectives*. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.
- Ritchie, M.E., 1998. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evol. Ecol.*, 12 : 309-330.
- Ritchie, M.E., Tilman, D., Knops, J.M.H., 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, 79 : 165-177.
- Ro, T.H., Hong, S.K., Kang, D.S., Kwon, O.S., 2000. *Ecology : Nature and man*. Academy Press, Seoul, South Korea, 149-160.

- Robbins, C.T., 1982. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, New York, NJ, 343 pp.
- Robbins, C.T., Mole, S., Hagerman, A.E., 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants : reduction in protei availability. *Ecology*, 68 : 98-107.
- Robbins, C.T., Hagerman, A.E., Austin, P.J., Mc-Arthur, C., Hanley, T.A., 1991. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *J. Mammal.*, 72 : 408-486.
- Robbins, C.T. 1993. *Wildlife feeding and nutrition* .Academic Press, New York, NJ.
- Robbins, C.T., Spalinger, D.E., Hoven, W.V., 1995. Adaptation of ruminants to browse and grass diets are anatomical-based browser grazer interpretations valid. *Oecologia*, 103 : 208-213.
- Rubis, L.V., 1982. Feeding of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in autumn and winter. *Rep. Byelorussian Acad. Sci., Biol. Ser.*, 3 : 109-111.
- Ruess, R.W., McNaughton, J.S., 1987. Ammonia volatilization and the effects of large grazing mammals on nutrients loss from East African grasslands. *Oecologia*, 77 : 382-386.
- Ruess, R.W. 1987. The role of large herbivores in nutrient cycling of tropical savannas. In : B.H. Walker (ed), *Determinants of tropical savannas*. Int. Union Soil Sci., Paris, France, 93-141.
- Ruess, R.W., Seagle, S.W., 1994. Landscape patterns in soil microbial processes in the Serengeti National Park, Tanzania. *Ecology*, 75 : 892-904.
- Sablina, T.B., 1955. Ungulates of the bialowieza primeval forest. *Proc. Severtsov Inst. Anim. Morphol.*, 15 : 1-191 [in Russian].
- Said, S., Servanty, S., 2002. Influence of the spatial heterogeneity of landscape on the choice of roe deer (*Capreolus capreolus*) habitats. *Lands. Ecol.*, 20 : 1003-1012.
- San José, C., Lovari, S., Ferrari, N., 1997. Grouping in roe deer : an effect of habitat openness or cover distribution ? *Acta Theriol.*, 42 : 235-239.
- Sawyer, T.G., Miller, K.V., Marchinton, R.L., 1993. Patterns of urination and rub-urination in female white tailed deer. *J. Mammal.*, 74 : 477-479.
- Schimel, D.S., 1986. Carbon and nitrogen turnover in adjacent grassland and cropland ecosystems. *Biogeochemistry*, 2 : 345-357.
- Schmidt, I.K., Jonasson, S, Michelsen, A., 1997. Effects of labile soil carbon on nutrient partitioning between arctic graminoid and microbes. *Oecologia*, 112 : 557-565.
- Schmitt, S.M., Fitzgerald, S.D., Cooley, T.M., Bruning-Fann, C.S., Sullivan, L., 1997. Bovine tuberculosis in free-ranging white-tailed deer from Michigan. *J. Wildl. Dis.*, 33 : 49-58.
- Schoenecker, K.A., Singer, F.J., Menezes, R.S.C., Zeigenfuss, L.C., Binkley, D., 2002. Sustainability of vegetation communities grazed by elk in Rocky Mountain National Park. in 1994-1999. U.S. Geological Survey open Report 02-208, Ft.Collins, TX.
- Schwede, G., Mcshea, W.J., 1993. Variable acorn crops responses of white-tailed deer and other mast consumers. *J. Mammal.*, 74 : 999-1006.
- Shimada, T., Saitoh, T., Ssaki, E., Shitani, Y., Osawa, R, 2006. Role of tannin-binding salvar proteins and tannase-producing bacteria in the acclimation of the Japanese wood mouse to acorn tannins. *J. chem. Ecol.*, 32 : 1165-1180.
- Seagle, S.W., 2003. Can ungulates foraging in a multiple-use landscape alter forest nitrogen budgets ? *Oikos*, 103 : 230-234.

- Seagle, S.W., McNaughton, S.J., Ruess, R W., 1992. Simulated effects of grazing on soil nitrogen and mineralization in contrasting Serengeti. *Grassland Ecol.*, 73 : 1105-1123.
- Sempéré, A., 1982. Fonctions de reproduction et caractères sexuels secondaires chez le chevreuil (*C. capreolus*) : variations saisonnières et incidences sur l'utilisation du budget temps-espace. Thèse Doct. Etat, Univ. Tours, 291 pp.
- Shakhmardanov, Z.A., Ramazanov, K.M., 1980. Areas of Dagestani ungulates. In : *Ungulates of the USSR*. Nauka Publ., Moscow, URSS, 113 [in Russian].
- Shimada, T., 2001. Nutrient composition of acorns and horse chestnuts in relation to seed hoarding. *Ecol. Res.*, 16 : 803-808.
- Sinclair, A.R.E., 1974. The natural regulation of buffalo populations in East Africa, the food supply as a regulating factor and competition. *East Afr. Wildl.*, 12 : 291-311.
- Sinclair, A.R.E., 1997. Carrying capacity and the overabundance of deer : a framework for management. In : W.J. McShea, H.B. Underwood, J.H. Rappole (eds), *The science of overabundance : deer ecology and population management*. Smithsonian Inst. Press, Washington, DC, 380-394.
- Siuda, A., Zurowski, W., Siuda, H., 1969. The food of the roe deer. *Acta Theriol.*, 14 : 247-262.
- Smirnov, M.N., 1980. Wild ungulates of the Tuva ASSR. In : *Ungulates of the USSR*. Nauka Publ., Moscow, 189.
- Sokolov, V.E., Danilkin, A.A., 1977. Territory marking by Siberian roe bucks (*Capreolus capreolus pygargus*) in the southern Urals. *Zool. Zh.*, 56 : 1548-1556.
- Sokolov, V.E., Danilkin, A.A., 1980. Einige Aspekte der Systematic, Okologie und des Verhaltens des sibirischen Rehs (*Capreolus capreolus pygargus* Pallas, 1771). *Beitr. Jagdwiss. Wildforsch.*, 11 : 276-288.
- Sokolov, V.E., Danilkin, A.A., 1981. *The Siberian roe deer*. Nauka Publ., Moscow, 144 pp [in Russian].
- Southern, H.N. (ed), 1964. *The handbook of British mammals*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, 465 pp.
- Sparks, D.R., Malechek, J.C., 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range. Manage.*, 21 : 264-265.
- Spatz, G., 1980. Succession patterns on mountain pastures. *Vegetatio*, 43 : 39-41.
- Spellerberg, I.F., 1996. *Conservation biology*. Longman, London, UK, 242 pp.
- Staines, B.W., Welch, D., 1984. Habitat selection and impact of red (*Cervus elaphus* L.) and roe (*Capreolus capreolus* L.) deer in a sitka spruce plantation. *Proc. R. Soc. Edingburgh*, 82B : 303-319.
- Stangl, W.C., Margl, H., 1977. Rehwildstandserhungen in einem Mittelwaldbetrieb in Weinviertel. *Mitt. Forstl. Bundes-versuch. Vienna*, 122 : 97-113.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 13-40
- Strandgaard, H., 1972. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size. *Danish Rev. Game Biol.*, 7 : 1-205.
- Stubbe, C., Passarge, H., 1979. *Rehwild*. VEB Deutsch Landwirtschaftsverlag, Berlin, Allemagne, 432 pp.
- Stewart, D.R.M, 1969. Analysis of plant epidermis in feces a technique for studying the food preferences of grazing herbivores. Fauna Research Unit, Kenya Game Department, Nairobi, Kenya.

- Storms, D., Saïd, S., Fritz, H., Hamann, J.L., Saint-Andrieux, C., Klein, F., 2006. Influence of hurricane lathar on red and roe deer winter diets in the northern Vosges, France. *For. Ecol. Manage.*, 237 : 164-169.
- Szaniawski, A., 1973. Proportions of the alimentary tract in deer. *Acta Theriol.*, 18 : 343-347.
- Szaro, R.C., Johnston, D.W. 1996. *Biodiversity in managed landscapes. Theory and practice*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK, 778 pp.
- Tessier, J.T., Raynal, D.Y., 2003. Use of nitrogen and phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *J. appl. Ecol.*, 40 : 523-534.
- Tilman, D., Kareiva, P. (eds), 1997. *Spatial ecology : The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ,.
- Tixier, H., 1996. Déterminants et ontogénèse du comportement alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse Doct. Univ. Paris Nord (Biol. Comp.), Villetaneuse, 209 pp.
- Tixier, H., Duncan, P., 1996. Are European roe deer browsers ? A review of variations in the composition of their diets. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51 : 3-17.
- Tixier, H., Scephovie, J., Duncan, P., Yani, A., Gleizer, M., Lila, M., 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *J. Zool., Lond.*, 242 : 229-245.
- Tixier, H., Maizeret, C., Duncan, P., Bertrand, R., Poirel, C., Roger, M., 1998. Development of feeding selectivity in roe deer. *Behav. Proc.*, 43 : 33-42.
- Tufto, J., Andersen, R., Linnell, J., 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid : the roe deer. *J. Anim. Ecol.*, 65 : 715-724.
- Turner, D.C., 1979. An analysis of time budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behavior*, 71 : 246-289.
- Turner, M.G., 1989. Landscape ecology : the effect of pattern on processes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20 : 171-197.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., 1991. *Quantitative methods in landscape ecology : The analysis and interpretation of landscape heterogeneity*. Springer-Verlag, New York
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. *Landscape ecology in theory and practice : Patterns and processes*. Springer, New York,
- Turner, M.G., Wu, Y., Wallace, L.L., Romme, W.H., Brenkert, A., 1994. Simulating winter interactions among ungulates, vegetation and fire in Northern Yellowstone Park. *Ecol Appl.*, 4 : 472-496.
- Ueno, M., Nishimura, C., Takahashi, H., Kaji, K., Saitoh, T., 2007. Fecal nitrogen as an index of dietary nitrogen in two sika deer *Cervus nippon* populations. *Acta Theriol.*, 52 : 119-128.
- UNEP, 1995. *Global biodiversity assessment*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 1140 pp.
- Van Soest, P.J., 1982. *Nutritional ecology of the ruminants*. Your Town Press, Corvallis, OR, 374 pp.
- Vatolin, B.A., 1975, The Bryansk region roe deer population : distribution, numbers and the effect of ecological factors. In : *Ungulates of the USSR*. Nauka. Publ., Moscow, 69-70.
- Vereshchagin, N.K., Rusakov, O.S., 1979. Ungulates of the North-West of the USSR. Nauka Publ., Leningrad, URSS, 308 pp [in Russian].
- Vincent, J.P., Bideau, E., Quéré, J.P., Angibault, J.M., 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). II. Cas des femelles. *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, 4 : 379-389.

- Vitousek, P., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*, 119 : 553-572.
- Wallach, A.D., Inbar, M., Shanas, U., 2010. Feeding activity and dietary composition of roe deer at the southern edge of their range. *Eur. J. Wildl. Res.*, 65 : 1-9.
- Ward, D., Saltz, D., 1994. Foraging at different spatial scales. dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. *Ecology*, 75 : 45-58.
- Waller, D.M., Alverson, W.S., 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. *Wildl. Soc. Bull.*, 25 : 17-26.
- Wardle, D.A., 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biol. Rev.*, 67 : 321-358.
- Washitani, I., 1999. *Ecology of biological conservation*. Kyoritsu Publ., Tokyo, Japan [in Japanese].
- Weerasinghe, U.R., Takatsuki, S., 1999. A record of acorn eating by sika deer western Japan. *Ecol. Res.*, 14 : 205-209.
- Weiner, J., 1977. Energy metabolism of roe deer. *Acta Theriol.*, 22 : 3-24.
- Welch, D., Staines, B.W., Catt, D.C., Scott, D., 1990. Habitat usage by red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer in a Scottish sitka spruce plantation. *J. Zool., Lond.*, 221 : 453-476.
- Werner, S.J., Urness, P.J. 1988. Elk forage utilization within rested units of rest-rotation grazing systems. *J. Range Manage.*, 51 : 14-18.
- Willot, S.J., Miller, A.J., Incoll, L.D., Compton, S.G., 2000. The contribution of rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) to soil fertility in semi-arid Spain. *Biol. Fertil. Soils*, 31 : 379-384.
- Wilsey, B., 1996. Urea additions and defoliation affect plant responses to elevated CO<sup>2</sup> in a C3 grass from Yellowstone National Park. *Oecologia*, 108 : 321-327.
- Wilson, D.S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73 : 1984-2000.
- Wilson, J.R., Mertens, D.R., 1995. Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Sci.*, 35 : 251-259.
- William, J.M., Schwede, G., 1993. Variable acorn crops : Responses of white-tailed deer and other mast consumers. *J. Mammal.*, 74 : 999-1006.
- Wolff, J.O., 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *J. Mammal.*, 77 : 850-856.
- Wydeven, P.R., Dahlgren, R.B., 1982. A comparison of prairie dog stomach contents and feces using a microhistological technique. *J. Wildl. Manage.*, 46 : 1104-1108.
- Wywiałowski, A.P., 1996. Wildlife damage to field corn in 1993. *Wildl. Soc. Bull.*, 24 : 64-71.
- Zeigenfuss, L.C. (eds), 1999. Ecological evaluation of the abundance and effects of elk herbivory in Rocky Mountain National Park, 1994-1999. Open Report 02-208. US Geological Survey, Fort Collins, CO, 187-204.
- Zejda, J., 1978. Field grouping of roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland region. *J. Zool., Lond.*, 27 : 111-122.
- Zejda, J., Bauerova, Z., 1985. Home ranges of field roe deer. *Acta Scient. Nat. Brno*, 19 : 1-43.
- Zejda, J., Homolka, M., 1980. Habitat selection and population density of field roe deer (*Capreolus capreolus*) outside the growing season. *Folia Zool.*, 29 : 107-115.

- Zimmerman, G.T., Neuenschwander, L.F., 1984. Livestock grazing influences on community structure, fire intensity, and fire frequency within the Douglas-fir ninebark habitat type. *J Range Manage.* 37 : 104-110.
- Zonneveld, I.S., 1989. The land unit : A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Lands. Ecol.*, 32 : 67-86.



Spatial variability of roe deer's diet, and its consequences on nutrient fluxes in a heterogeneous agricultural landscape.

The European roe deer is the most abundant deer species in Europe, and is well adapted to environmental change. Firstly, we studied the variations of roe deer's diet across seasons and across variations of the landscape. In a heterogeneous landscape, the proportion of forest plants in the diet increased as the proportion forest patches increased in the landscape. In the opposite, cultivated plants increased in the diet as cropland and meadows increased in the landscape. As a consequence, in winter and in summer, the diet of deer living in open fields was of better quality than that of deer living in forest. Conversely, in case of abundance of acorns (masting years), the diet seldom varied across the landscape because deer mostly fed on acorns regardless the proportion of forest patches in the landscape. In addition, we showed that even though roe deer is a browser, it can consume grasses, especially during winter when other resources are scarce, and particularly in open landscapes, where grasses are more abundant. Secondly, we modeled the transfer of nitrogen and phosphorus by roe deer in a heterogeneous landscape. According to our results, roe deer can markedly fertilize forest patches if it partly feeds on cropland and selectively rest and excrete in forest patches. The magnitude of fertilization depends on the spatial behavior of deer, which varies with the structure of the landscape. This indirect impact of roe deer on forest patches can modify nutrient budgets in the soil, with some implications for forest productivity.

Keywords: heterogeneous landscape, roe deer, diet, transfer, nitrogen, phosphorus, grasses.

## **Variabilité spatiale de la composition du régime alimentaire des chevreuils et conséquences sur les flux de nutriments dans un paysage agricole hétérogène.**

Le chevreuil européen est l'espèce de cervidé la plus abondante en Europe. Cette espèce montre une adaptation aux changements environnementaux. Nous avons étudié comment son régime alimentaire varie suivant la composition du paysage et les saisons. Dans un paysage hétérogène, la proportion des aliments forestiers augmente dans le régime quand la disponibilité des fragments forestiers augmente localement. A l'inverse quand la disponibilité des champs et des prairies augmente, les aliments cultivés augmentent dans le régime. Il en résulte que les animaux habitant en milieu plus ouvert, ont un régime de meilleure qualité nutritive que ceux habitant en milieu forestier en hiver et en été. Par contre les années de bonne glandée, le régime varie peu dans le paysage en raison d'une consommation élevée de glands partout. Même si le chevreuil est brouteur, il peut consommer les graminées, cette consommation est maximale pendant l'hiver quand les autres ressources sont moins disponibles et dans le milieu ouvert où la disponibilité des graminées est plus importante. D'autre part, nous avons modélisé le transfert d'azote et de phosphore par le chevreuil en paysage hétérogène. Nos résultats montrent que le chevreuil peut contribuer à la fertilisation des fragments forestiers si il se nourrit en partie en milieu ouvert mais se repose et excrète d'avantage dans les fragments forestier. L'ampleur de ce processus est dépendante du comportement spatial du chevreuil, lui-même lié à la composition du paysage. Cet impact indirect du chevreuil peut modifier le budget des nutriments dans le sol et donc la productivité forestière.

Mots clés :

Paysage hétérogène, chevreuil, alimentation, transfert, azote, phosphore, graminées.