



Faune sauvage et paysages dans les Alpes françaises : convoquer le réensauvagement pour penser les dynamiques socio-écologiques

Emmanuel Faure

► To cite this version:

Emmanuel Faure. Faune sauvage et paysages dans les Alpes françaises : convoquer le réensauvagement pour penser les dynamiques socio-écologiques. Biodiversité. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2022. Français. NNT : 2022GRALV093 . tel-04086771

HAL Id: tel-04086771

<https://theses.hal.science/tel-04086771>

Submitted on 2 May 2023

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : CSV- Chimie et Sciences du Vivant
Spécialité : Biodiversité-Ecologie-Environnement
Unité de recherche : Laboratoire d'Ecologie Alpine

Faune sauvage et paysages dans les Alpes françaises : convoquer le réensauvagement pour penser les dynamiques socio-écologiques

Wildlife in French alpine landscapes: thinking social-ecological dynamics through the rewilding concept

Présentée par :

Emmanuel FAURE

Direction de thèse :

Sandra LAVOREL

DIRECTRICE DE RECHERCHE, Université Grenoble Alpes

Directrice de thèse

Harold LEVREL

Professeur, Université Paris-Saclay GS Biosphère - Biologie, Société, Ecologie & Environnement, Ressources, Agriculture & Alimentation

Co-directeur de thèse

Rapporteurs :

Denis COUVET

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Muséum national d'histoire naturelle

Raphaël MATHEVET

DIRECTEUR DE RECHERCHE, CNRS délégation Occitanie Est

Thèse soutenue publiquement le **15 décembre 2022**, devant le jury composé de :

Sandra LAVOREL

DIRECTRICE DE RECHERCHE, CNRS délégation Alpes

Directrice de thèse

Raphaël MATHEVET

DIRECTEUR DE RECHERCHE, CNRS délégation Occitanie Est

Rapporteur

Harold LEVREL

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Paris-Saclay

François POMPANON

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Grenoble Alpes

Marlène GAMELON

CHARGE DE RECHERCHE, CNRS délégation Rhône Auvergne

Olivier GIMENEZ

DIRECTEUR DE RECHERCHE, CNRS délégation Occitanie Est

Co-directeur de thèse

Président

Examinateuse

Examinateur

À Philippe, toujours là pour m'aiguillonner vers le savoir.

Remerciements

Cette thèse, c'est d'abord un sujet passionnant à explorer, problématiser, schématiser ; parfois même, comprendre. Je témoigne d'abord ma plus vive reconnaissance à chacun·e de mes cinq encadrant·es, ce précieux collectif sans qui cette thèse n'aurait jamais vu le jour, à commencer par le binôme qui en a pris la direction. Harold, tes idées et ta confiance de la première heure ne se sont jamais démenties par la suite ; tu as su toujours motiver chez moi l'étude de ce sujet qui nous tenait autant à cœur à l'un qu'à l'autre, et que je ne cesserai jamais d'approfondir. Sandra, ta bienveillance et ton exigence m'ont continuellement aidé à améliorer ma pensée, à Grenoble comme à distance ; je dois à ta maïeutique (tu dirais « coaching ») nombre de choix judicieux, que je ne me pensais pas capable de faire. Fabien, c'est à toi que je dois toutes les nuances dans ma compréhension du réensauvagement, et même la genèse de ce sujet ; j'attends encore d'aller pister avec toi les loups en haut du Mont Aiguille, mais je sais que ça viendra. Wilfried, encadrant du quotidien, c'est par ta vision claire et nos échanges créatifs que nos modélisations ont pris le bon cap ; je te dois toutes leurs méthodes, et je t'en suis pour toujours reconnaissant. Anne, je ne saurais enfin dire assez comme j'ai apprécié cheminer avec toi dans la compréhension de l'écologie des ongulés ; passion naissante, et entretenue par les réseaux d'experts auxquels tu m'as ouvert.

Car cette thèse, c'est aussi l'avancée progressive le long d'un cheminement scientifique, alimenté de modèles écologiques, conceptualisations, et retours de terrain. Je veux ici remercier tous les partenaires de recherche, à commencer par mes collègues du LECA et du CIRED, qui m'ont guidé dans ce périple. Maya, sans toi nos modèles seraient restés de jolis schémas ; merci de les avoir rendus concrets, merci pour ta disponibilité, ta patience, et tes précieux conseils. Ceux de Julien et de Glenn, d'Ignacio et de Catherine, m'ont également aidé à affiner ces modèles, et à mieux penser leurs tenants socio-écologiques. Je remercie tout aussi vivement mes collègues de l'OFB : d'abord Mathieu et Pascal, infatigables experts, pour votre aide inestimable dans l'ensemble des modélisations que j'ai déployées. Tout modèle est faux, mais grâce à vous les miens l'ont été assurément un peu moins. Mes pensées vont également à William et Aurélie, pour leur incroyable gentillesse et leur précieux soutien technique ; sans données, et donc sans vous, mes modèles n'étaient rien. J'envoie mes remerciements tout aussi chaleureux aux chargé·es de mission du PNR Massif des Bauges, Mathilde et ses collègues Elora, Audrey, Caroline et Benoît, pour leur confiance et leur intérêt dans notre démarche commune. Cette prospective ne prend pour moi de sens que par, et pour vous ; je ne doute pas qu'elle continuera son chemin au sein du Parc et sur son territoire. Je renouvelle enfin toute ma gratitude aux collectifs de recherche qui par leurs retours ont tant enrichi mes travaux : les membres de mon comité de suivi, mais aussi Mov'It et ServAlp, sans oublier le CIRED et le LECA sous leurs différentes formations. Je remercie enfin les nombreux·ses interlocuteur·ices rencontré·es autour du réensauvagement et de ses composantes techniques, que

leur rattachement soit à Rewilding France, à INRAE, Edytem, Pacte ou au Parc national des Ecrins ; ils et elles se reconnaîtront. Vous avez contribué à faire de cette thèse ce qu'elle est.

Cette thèse, c'est ensuite une épique aventure humaine, sur fond de montagnes enneigées et de chaleurs en cuvette. Qu'auraient été ces trois années sans celles et ceux qui en ont fait le sel quotidien ? J'ai nommé : la fabuleuse communauté des stagiaires et (post)doctorant·es LECAisiennes ! Marc, tes précieux conseils de lecture m'ont inspiré jusqu'au rendu du manuscrit. Matthieu et Rémi, éternels compagnons de cueillettes, je compte avec vous faire vivre longtemps avec vous les serial cueilleur·euses. Billur, Camille, Daria, Giovanni, Irene, Lara, Louise, jamais je n'oublierai nos brillantes *Autumn Schools*, nos *petits meetings* démocratiques, notre éphémère *Conservation Club*, nos tentatives de *coworking* semi-confiné, notre lancement du grand LECAct ! Et enfin, comment vous remercier, vous les plus proches... mes cher·es camarades du 111. Blandine, Enora, Julia, Marie, Naiara, Nico, Sarah, Titouan, partager avec vous chaque journée de ces trois ans a été une immense source de joie et de motivation. Nos débats libertaires, nos jeudis à la noix, nos balades en raquettes, nos rituels wiccans, tout de vous va me manquer... Mais soyez-en sûr : nos ravioles du mardi frémissent encore pour longtemps dans l'eau chaude de ma mémoire.

Cette thèse, c'est encore pour moi un aboutissement. Là où beaucoup y font commencer leur vie de chercheur·euse, la mienne se termine ici. Je ne peux donc qu'exprimer mon immense gratitude à celles et ceux qui ont cru en moi pour qu'un jour j'en arrive là. Tout d'abord mes parents, à qui je dois d'avoir un jour choisi de prendre la voie de la recherche : même si l'horizon de l'action était toujours là, dans ma tête... c'est quand même un peu à cause d'eux que je deviens docteur ! Je pense ensuite à Colomban de Vargas, Bruno Hérault, et Vincent Viguié, qui lors de mes stages successifs m'ont donné assez de goût à la quête de savoir(s) pour que je m'y accroche trois années de plus. Cette thèse doit aussi son existence à la confiance précoce des institutions qui ont soutenu son financement, au premier rang desquels Alexandre Péry pour AgroParisTech, ainsi que les représentant·es du Ministère chargé de l'agriculture, du Parc national des Ecrins et du Commissariat de massif des Alpes ; qu'ils et elles soient remercié·es. Croire en soi, c'est enfin plus simple avec de bons modèles ; j'en réfère donc à mes aîné·es biologistes, les Dr Bechon, Bost, Fauvel, Laurent, Levionnois, Pinna, Sereni, et autres Tatin et Zaninotto, tou·tes plus inspirant·es les un·es que les autres. Celles et ceux qui rappelaient que oui, c'est possible, et qu'on finit toujours par y arriver.

Merci, enfin, à celle qui m'a soutenu dans ce projet du tout début à la toute fin. Celle grâce à qui j'ai découvert Grenoble au point d'y rester trois ans de plus ; celle par qui ma soutenance a été ce qu'elle a été... Les félicitations te reviennent : toi aussi, tu l'as passée, ma thèse !

Résumé

Depuis plusieurs décennies, l'expansion des ongulés et carnivores sauvages dans les Alpes françaises coïncide avec l'extension du couvert forestier sur des terrains dédiés au pastoralisme. En parallèle, l'émergence du « réensauvagement » (*rewilding*) au sein de la conservation interroge la gestion des socio-écosystèmes : cette trajectoire pourrait-elle être une opportunité pour la restauration d'écosystèmes à faible intervention humaine ?

Dans ma thèse, j'ai d'abord cartographié et quantifié plusieurs indicateurs de ce réensauvagement « passif » sur les Alpes françaises, en les croisant avec leurs prédicteurs climatiques et anthropiques par le biais de modèles statistiques multivariés. Nos résultats soulignent le rôle du changement climatique et des relations trophiques dans l'expansion de la faune sauvage en altitude, bien au-delà de celui de l'empreinte humaine, sur la période 1996-2012.

J'ai ensuite concentré mon étude sur le massif préalpin des Bauges (73, 74), qui conjugue une abondance historique en ongulés sauvages avec la proximité de centres urbains et l'essor des activités de pleine nature. En dialogue avec le Parc naturel régional et l'Office français de la biodiversité, j'ai développé un cadre permettant de modéliser les interactions entre chamois et végétation à l'horizon 2050, en fonction de plusieurs scénarios déclinant leur perturbation par le tourisme et l'urbanisation, et les prélèvements végétaux (sylviculture, pastoralisme) comme animaux (chasse, prédation par le loup).

Dans un dernier chapitre, j'approfondis la dimension économique du réensauvagement en menant une revue systématique sur l'ensemble de la littérature scientifique associée (257 articles en anglais). Loin d'être négligeable, cette littérature se révèle en revanche extrêmement disparate sur la nature et la profondeur des analyses économiques du réensauvagement : je diagnostique les causes de ce traitement, et tire le bilan des pistes de recherche qui s'en dégagent.

Après avoir introduit ce travail par la mise en perspective des tenants historiques et conceptuels du réensauvagement, je m'appuie sur ces différents chapitres, complémentaires en approche et en échelle, pour discuter dans quelle mesure le concept peut s'appliquer aux trajectoires étudiées sur les Alpes françaises. Je conclus sur le rôle de l'action publique dans la coexistence entre faune sauvage, activités humaines et évolution des paysages de montagne.

Abstract

For several decades, the expansion of wild ungulates and carnivores in the French Alps has coincided with the extension of forest cover onto land dedicated to pastoralism. In parallel, the emergence of “rewilding” within conservation questions the management of social-ecological systems: could this trajectory represent an opportunity to restore ecosystems with little human intervention?

During my PhD, I first mapped and quantified several indicators of this “passive rewilding” in the French Alps, and undermined their climatic and anthropogenic predictors through multivariate statistical models. Our results highlight the role of climate change and trophic relationships in the expansion of wildlife at high altitude, exceeding by far the impact of the human footprint, over the period 1996-2012.

I then focused on the pre-Alpine massif of the Bauges (73, 74), where a historical abundance of wild ungulates combines with the development of outdoor activities coming from proximate urban centers. Through a joint work with the Regional Natural Park and the French Office of Biodiversity, I modeled the trajectory of the herbivory feedback between chamois and vegetation by 2050, following several scenarios of disturbance by tourism and urbanization, and harvest choices for plants (forestry, pastoralism) and animals (hunting, predation by wolf).

In a final chapter, I examine the economic dimension of rewilding by conducting a systematic review of the associated scientific literature (257 articles in English). This literature is far from negligible; yet, it proves to be extremely disparate in the nature and depth of the economic analyses. I diagnose the causes of this treatment, and point several research avenues that could help rewilding scale up.

After exposing the conceptual tenants of rewilding, I draw on these complementary chapters to discuss to what extent the rewilding concept can apply to the trajectories studied in the French Alps. Eventually, I elaborate on the role of public policies in the coexistence between wildlife, human activities and the evolution of mountain landscapes.

Table des matières

Résumé.....	5
Abstract.....	6
Introduction générale.....	11
I. Contexte de la thèse.....	12
A. <u>Contexte scientifique</u>	12
1. <i>Changements d'utilisation des sols et transformation de la biodiversité</i>	12
a. <i>Une problématique mondiale</i>	12
b. <i>L'Europe : entre intensification agricole et déprise agro-pastorale</i>	13
c. <i>Impacts de la déprise agro-pastorale sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes d'altitude</i>	14
2. <i>À rebours d'une érosion : la reconquête des grands mammifères charismatiques</i>	16
a. <i>L'émergence d'un contexte favorable en Europe</i>	16
b. <i>L'expansion des conflits entre faune sauvage et activités humaines</i>	17
c. <i>Coexister avec le sauvage : l'approche du réensauvagement</i>	19
3. <i>Relations tri-trophiques terrestres : hypothèses et questionnements actuels</i>	20
a. <i>Herbivores sauvages et successions de végétation</i>	20
b. <i>Ongulés sauvages et paysages : apports de la paléozoologie</i>	22
c. <i>Effet de la prédation sauvage sur l'herbivorie des ongulés</i>	24
d. <i>La modélisation comme méthode d'étude des systèmes tri-trophiques</i>	26
B. <u>L'ancrage dans un contexte spécifique : les Alpes françaises</u>	28
1. Extension du couvert forestier.....	28
2. Expansion de la faune sauvage.....	31
II. Problématique de la thèse.....	35
A. <u>Cadre conceptuel</u>	35
B. <u>Structure de la thèse et questions de recherche</u>	38
Références.....	40
Chapitre 1 – Réensauvagement et ongulés sauvages : mise en perspective.....	64
I. L'herbivorie des ongulés sauvages comme outil de restauration écologique ? L'arrivée du réensauvagement dans le paysage de la conservation.....	65
A. <u>Eléments de définition</u>	65

B. Historique du concept	66
1. <i>Du plaidoyer pour la wilderness</i>	66
2. aux expérimentations européennes	67
3. <i>Réensauvagement passif ou trophique : l'argumentaire scientifique</i>	69
II. Controverses théoriques et pratiques autour du réensauvagement	73
A. <u>Limites intrinsèques à un nouveau concept</u>	73
B. <u>Obstacles à la mise en œuvre d'un réensauvagement trophique ou passif</u>	75
Références	79

<u>Chapitre 2 – Réensauvagement ou changements globaux ? Trajectoires récentes des écosystèmes dans les Alpes françaises</u>	89
I. Préambule	90
II. Article	90
Abstract	91
Introduction	92
Methods	95
a. <u>Study area</u>	95
b. <u>Methodological framework</u>	96
Results	100
a) <u>Can we detect passive rewinding over a 15-year period and across spatial gradients?</u>	102
b) <u>How do shifts in wild and domestic herbivore populations influence vegetation dynamics at the regional scale?</u>	104
c) <u>What are the main direct and indirect drivers of passive rewinding in the French Alps?</u>	105
Discussion	108
<i>Contrasted trends for a “passive rewinding”</i>	108
<i>The shift in the herbivore guild did not shape vegetation dynamics</i>	110
<i>Wolves and ungulates: predation patterns at a regional scale</i>	111
<i>Limitations of the modelling approach</i>	113
Conclusion	113
Acknowledgements	114
References	115
Supplementary materials	122

Chapitre 3 – Quel avenir pour le sauvage ? Modélisation prospective des relations chamois-végétation dans le massif des Bauges	154
I. Préambule	155
II. Article	155
Abstract	156
Introduction	157
Methods	159
1. Study area.....	159
2. Modelling framework.....	159
a. <u>Herbivory feedback loop</u>	160
b. <u>Pressure trajectories</u>	166
i. <u>Participatory building of 2050 scenarios</u>	166
ii. <u>Parameterization of 2022-2050 trajectories</u>	168
Results	170
- <u>Model spatial and temporal performances</u>	170
- <u>Potential to answer applied ecological questions</u>	174
<i>How does chamois herbivory interact with vegetation successions?</i>	174
<i>Which scenarios of climate and management favor the persistence of chamois populations?</i>	174
<i>Which anthropogenic pressures impact chamois herbivory at most?</i>	174
Discussion	175
- <u>A novel modelling framework for wild herbivory</u>	175
- <u>Potential for exploring applied ecology questions</u>	176
<i>How does chamois herbivory interact with vegetation successions?</i>	176
<i>Which scenarios of climate and management favour the persistence of chamois populations?</i>	177
<i>Which anthropogenic pressures impact chamois herbivory at most?</i>	178
Conclusion	179
Acknowledgements	179
References	180
Supplementary materials	188

Chapitre 4 – Mettre en œuvre et comprendre le réensauvagement : quel appui de la science économique ?	214
I. Préambule.....	215
II. Article.....	215
Abstract.....	216
Introduction.....	217
Methods.....	218
Results.....	220
Discussion.....	228
<i>Literature content: what economic knowledge does the rewilding literature provide?</i>	228
<i>Theoretical and practical obstacles for rewilding economics.....</i>	231
Conclusion.....	234
References.....	236
Supplementary materials.....	249
 Discussion générale.....	262
I. Synthèse et perspectives de recherche.....	263
A. <u>Contributions respectives des chapitres.....</u>	263
B. <u>Réponse à la problématique générale.....</u>	267
1. <u>Comment mesurer des trajectoires de réensauvagement ?.....</u>	267
2. <u>Intérêt du concept de réensauvagement pour la gouvernance des socio-écosystèmes alpins.....</u>	268
3. <u>Au-delà des Alpes françaises : quelle portée des résultats ?.....</u>	269
C. <u>Limites de la démarche : de l'interdisciplinarité à la transdisciplinarité.....</u>	271
II. Apports à l'action publique.....	273
A. <u>Savoir : quelles connaissances est-il prioritaire d'acquérir ?.....</u>	273
B. <u>Savoir pour agir : comment améliorer le dialogue entre chercheurs et gestionnaires ?.....</u>	276
C. <u>Agir : comment améliorer la coexistence avec la mégafaune sauvage ?</u>	278
Références.....	280

Introduction générale



« Il va de soi, d'abord, que mon point de départ se situe sans conteste dans le terreau familier du naturalisme.

On n'échappe pas aisément à ses origines et aux schèmes de préhension de la réalité acquis par l'éducation et fortifiés par l'insertion dans une communauté de pratiques. »

- DESCOLA, *Par-delà nature et culture*

I. Contexte de la thèse

L'ensemble des processus impliquant la faune sauvage touche intimement les sociétés humaines. D'une part, la longue histoire de coexistence avec les grands mammifères les rend porteurs d'une très forte dimension affective et symbolique (Dumez et al 2017, EFESE 2022). De ce fait, le retour en France d'espèces volontairement éradiquées et difficiles à « maîtriser », comme le loup gris (*Canis lupus*), génère des prises de position tranchées et reflète, en toile de fond, un questionnement profond de la position de la nature sauvage dans les sociétés occidentales (Mauz 2002, Descola 2005, Maris 2018). D'autre part, la progression des effectifs d'ongulés et/ou de prédateurs déstabilise des socio-écosystèmes déjà malmenés par l'exode rural et la déprise agro-pastorale, et engendrent des tensions vives entre défenseurs du réensauvagement et usagers « traditionnels » des espaces alpins.

Face à un aussi fort enjeu d'action publique, notamment pour les professions pastorales et sylvicoles, on constate que les connaissances scientifiques sur le sujet restent très parcellaires et non conclusives. Les recherches sur la pression d'aboutissement en forêt concluent aussi bien à un besoin de limiter les populations d'ongulés qu'à celui de modifier les pratiques sylvicoles (Valente et al 2020, Spake et al 2020), explorant rarement le potentiel de régulation par leurs prédateurs non-humains (Martin et al 2020). Symétriquement, les études se multiplient sur l'enjeu mondial de coexistence entre prédateurs et systèmes d'élevage, avec différentes propositions allant d'un simple renforcement du gardiennage à la régulation par tirs de prélèvement, en passant par l'effarouchement (Linnell et Créois 2018, Wilkinson et al 2020). Pour autant, les débats associés se heurtent en France à un manque de données empiriques, par exemple sur les dégâts sylvicoles ou sur la dépréation par le loup. La connaissance de ces sujets, comme de l'ensemble des dynamiques qui traversent les socio-écosystèmes associés, souffre d'un manque de recherches alimentant la défiance mutuelle entre les acteurs concernés.

A. Contexte scientifique

1. Changements d'utilisation des sols et transformation de la biodiversité

a. *Une problématique mondiale*

L'érosion de la diversité actuelle des êtres vivants sur Terre, ou biodiversité mondiale, est décrite comme une « sixième extinction de masse » du fait de son rythme sans précédent (IPBES 2019). Menaçant directement les conditions de vie des êtres humains, elle est en retour causée par les impacts cumulés de leurs activités. Les changements d'utilisation des sols, c'est-

à-dire de leur vocation dans l'économie humaine (cultures, industrie, commerces...), sont considérés comme l'un des cinq principaux facteurs de dégradation de la biodiversité¹ et dépassent aujourd'hui la limite planétaire associée ([IPBES 2019](#)).

À l'échelle mondiale, certains de ces changements peuvent causer à eux seuls la disparition d'espèces ou de leurs habitats : déforestation ([Symes et al 2018](#)), urbanisation ([Jung and Threlfall 2018](#)), assèchement des zones humides ([Atkinson et al 2021](#))... Cependant, ces dynamiques masquent des situations plus contrastées à l'échelle régionale ([Estel et al 2015](#)).

b. L'Europe : entre intensification agricole et déprise agro-pastorale

L'arrivée en Europe des premiers *Homo sapiens* au Paléolithique a modifié le fonctionnement des écosystèmes pour plusieurs millénaires ([Ellis 2021](#)). Les paysages européens, devenus agraires, ont connu une nouvelle série de changements à partir de la révolution industrielle, notamment du fait de l'exode rural amorcé au XIX^e siècle ([Collantes 2009](#)). L'extension des villes et des zones industrielles a causé l'imperméabilisation progressive des sols, avec son corollaire de disparition d'habitats ([Dri et al 2021](#)) et de perte des fonctions hydrologiques des sols ([Li et al 2020](#)), qui contribuent aujourd'hui à expliquer une partie du déclin de la biodiversité sur le continent ([Koslowski et al 2019](#)).

En parallèle, le déclin démographique des zones rurales a contribué à l'abandon de certaines exploitations agricoles, progressivement privées de main-d'œuvre ([Strijker 2005](#)). D'abord compensée par la mécanisation des exploitations, cette tendance s'est renforcée après-guerre, lorsque l'intensification agricole a permis de concentrer la production sur les terres les plus productives, délaissant de ce fait les régions peu fertiles ou accidentées – généralement dédiées à un agro-pastoralisme extensif ([Krauß et Olwig 2018](#)). Un nouvel exode rural, alimenté notamment par l'apparition de métiers plus rémunérateurs et moins physiques dans les villes, a contribué au déclin démographique de ces « zones marginales » ([Strijker 2005](#)). Cette déprise, encouragée par un marché concurrentiel avec peu de débouchés, a ensuite été combattue par la politique agricole commune (PAC) via plusieurs séries de mesures : primes herbagères et mesures agro-environnementales favorisant les pratiques extensives, soutien financier aux zones défavorisées (1975) devenu l'indemnité compensatoire de handicap naturel (ICHN)... Celle-ci est autant destinée à maintenir la fonction productive des filières agricoles locales, face aux surcoûts rencontrés en montagne, qu'à encourager le maintien des paysages par le pastoralisme ([Garde et al 2014](#)).

¹ Aux côtés du changement climatique, de la surexploitation des ressources, des espèces exotiques envahissantes et des pollutions ([IPBES 2019](#)).

Les tendances attendues à l'avenir en Europe confirment la poursuite de la déprise à l'échelle du continent, avec une afforestation d'environ 3% de la surface de l'Union européenne (UE) attendue entre 2000 et 2040 ([Stürck et al 2015](#)). Cette déprise pourrait être concentrée notamment dans les régions montagneuses, en dépit des subventions européennes et de l'apparition d'une demande pour des « produits de qualité » associés à des terroirs de ce type ([Strijker 2005](#)). En France, cette projection est renforcée par les difficultés qu'affronte aujourd'hui le pastoralisme de montagne, soumis à la fois à la concurrence internationale de viande bon marché et à l'évolution des habitudes alimentaires, dans lesquelles la part de la viande tend à diminuer ([B. Hérault, comm. pers.](#)).

Cependant, la diversité de situations locales appelle à davantage de prudence dans l'interprétation qui peut être donnée à certaines trajectoires de territoires, et requiert de pousser les études à l'échelle régionale ou locale. Ces disparités sont fonction de l'hétérogénéité des variables biophysiques d'une part (fertilité des sols, exposition...), et de la diversité de trajectoires socio-économiques des territoires d'autre part ([Keenleyside et al 2010](#)). Enfin, si l'intensification agricole a conduit de manière très claire à la disparition d'éléments-clés de la biodiversité en Europe, notamment *via* l'usage d'insecticides généralistes et ses effets en cascade ([Tooker and Parsons 2021](#)), les conséquences écologiques de la déprise agro-pastorale sont elles aussi bien connues, quoique comportant encore plusieurs questions ouvertes.

c. Impacts de la déprise agro-pastorale sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes d'altitude

L'extensification d'une exploitation pastorale, et *a fortiori* son arrêt complet, impliquent une baisse de prélèvement de biomasse (par fauche ou par pâture), qui conduit généralement à la colonisation de la parcelle par une végétation ligneuse ([Cislaghi et al 2019](#)). Celle-ci prend d'abord la forme d'un embroussaillement (5-10 ans) puis, si les conditions le permettent, l'implantation d'une forêt ([Gellrich et al 2007](#)). La déprise agro-pastorale de montagne en Europe a donc conduit depuis le XIX^e siècle à l'émergence d'un couvert de fruticées, voire de forêts, là où dominaient auparavant les prairies pâturées ou les cultures en terrasses ([Malavasi et al 2018](#)).

Sur le plan fonctionnel, cette croissance de la strate arbustive puis arborée sur une base de prairie d'altitude correspond à la transition d'un écosystème à un autre. En tant que telle, elle s'accompagne d'une évolution des fonctions écosystémiques associées :

- la période de transition amène une séquestration nette de carbone dans les tissus ligneux aériens et souterrains ([Houghton et al 1999](#)).

- la signification de la végétation implique une élévation de ses prélèvements en eau, ce qui diminue d'autant la quantité d'eau disponible à l'aval des zones enrichies ([Begueria et al 2003](#)).
- selon le type de végétation ligneuse qui s'implante suite à l'arrêt de l'activité pastorale, et les conditions locales (pente, aridité...), le risque d'érosion des sols peut quant à lui soit diminuer par densification du système racinaire ([Gellrich et al 2007](#)), soit augmenter transitoirement, conjointement au risque d'avalanche, par les propriétés mécaniques de certaines espèces colonisatrices ([Tasser et al 2003](#)).
- sous climat sec, et notamment sur le pourtour méditerranéen, la fréquence et l'amplitude des incendies peuvent également s'en trouver augmentées ([Romero-Calcerrada et Perry 2004](#), [Peco et al 2012](#), [Nogués-Bravo et al 2016](#)).

Cette transition écosystémique revêt donc une importance toute particulière dans un contexte de changement climatique, qui contribuera d'ailleurs à l'expansion des forêts en altitude déjà initiée par la déprise ([Thuiller et al 2018](#)). L'anticipation des conséquences de l'embroussaillement, puis du reboisement, des prairies de montagne ne peut donc se faire sans tenir compte du changement climatique ([Courbaud et al 2010](#), [Yoccoz et al 2010](#)), ce qui justifie l'émergence de cette problématique conjointe dans les recherches récentes en écologie alpine ([Boulangeat et al 2014a](#), [Lavorel et al 2018](#)).

Du point de vue des espèces végétales et animales, la succession de végétation décrite constitue une modification d'habitat majeure. Sous l'hypothèse de perturbation intermédiaire (*intermediate disturbance hypothesis*), qui caractérise le niveau de perturbation correspondant à un élevage extensif, la diversité associée devrait théoriquement diminuer avec la fin des perturbations par les herbivores domestiques ([Grime 1973](#)). Dans les faits, la juxtaposition d'éléments ligneux et herbacés entraîne à court terme une hausse d'hétérogénéité structurale, donc de diversité par la création d'autant de niches écologiques distinctes ([Lengyel et al 2020](#)). Si certaines espèces animales trouvent dans cette mosaïque un habitat propice à la reproduction, comme le tétras-lyre (*Lyrurus tetrix*), ou à l'alimentation des adultes, comme le chevreuil (*Capreolus capreolus*), la plupart des espèces végétales de prairie sont dépendantes du maintien de leur habitat à l'état ouvert ([Hilpold et al 2018](#)), de même que certaines espèces d'oiseaux ([Garcia-Navas et al 2020](#)) et d'invertébrés ([Scherer et al 2021](#)). À moyen terme, en l'absence de perturbation, l'homogénéisation du couvert peut donc amener la diversité des milieux à diminuer, par la disparition d'espèces spécialistes de milieux dépendants de l'herbivorie pour se maintenir, et considérées comme patrimoniales pour leur rareté ([Villoslada Peciña et al 2019](#)).

Outre le risque d'homogénéisation de la mosaïque de paysages (Meuret et al 2017), cette évolution génère le risque de disparition d'une construction socio-culturelle, qui participe fortement à l'identité des territoires concernés (Krauß et Olwig 2018). D'un autre côté, cette identité est loin d'être figée (Barnaud et al 2021), et peut elle-même évoluer en l'espace de quelques décennies, en alternant par exemple entre stade fermé et ouvert comme dans le cas des pelouses sèches des Causses (Lepart et al 2000). Cette menace directe sur les communautés de milieux ouverts a justifié l'adoption, dès 1992, de politiques européennes de sauvegarde des habitats patrimoniaux de montagne, et se sont là encore traduites par un soutien au pastoralisme (Pinton et al 2007), visant à appuyer la lutte contre l'embroussaillement et ses conséquences (Hubert et al 2008).

Il est cependant important de souligner que certaines espèces animales bénéficient de la croissance de ligneux sur un milieu prairial (Sartorello et al 2020). Certaines espèces d'ongulés sauvages, comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), maximisent leur confort thermique à l'abri d'un couvert arboré (Mysterud et Østbye 1999), et peuvent y trouver une ressource végétale mieux adaptée à leur régime alimentaire (Borkowski and Ukalska 2008). Ce même couvert améliore la dissimulation des grands carnivores, qui approchent ainsi plus facilement leurs proies qu'en milieu découvert (Mysterud et Østbye 1999), et y trouvent un meilleur abri face aux dérangements par les humains (Llaneza et al 2012). Ainsi, l'hypothèse est faite que la trajectoire d'afforestation des paysages ait pu favoriser la progression récente en Europe de certaines espèces de grands mammifères sauvages (Speed et al 2019).

2. À rebours d'une érosion : la reconquête des grands mammifères charismatiques

Les sociétés humaines, historiquement dépendantes des espèces sauvages pour leur subsistance, le restent aujourd'hui dans une large mesure : un humain sur cinq tire aujourd'hui son revenu ou son alimentation d'une espèce animale ou végétale sauvage (IPBES 2022). Cette dépendance les a pourtant conduites à surexploiter certaines espèces considérées comme des ressources, ou à éliminer volontairement celles perçues comme des prédateurs concurrents, des parasites ou simplement des espèces « inutiles » (IPBES 2022). Depuis le Pléistocène, de nombreux taxons de mégaherbivores et mégaprédateurs se sont ainsi éteints partout où les humains se sont installés (Turvey et Crees 2019).

a. L'émergence d'un contexte favorable en Europe

Cette dynamique, bien documentée pour les continents de colonisation récente comme l'Australie (Saltré et al 2019) ou l'Amérique du Nord (Meltzer 2020), s'est également

poursuivie en Europe jusqu'à un passé récent. Visées par des campagnes d'extermination, plusieurs espèces de carnivores ont vu leurs effectifs diminuer jusqu'à l'extinction régionale au XXe siècle, comme le loup gris dans le nord-ouest européen, le lynx boréal (*Lynx lynx*) en Grande-Bretagne ou l'ours brun (*Ursus arctos*) dans l'ouest des Alpes (Lescureux et Linnell 2010, Chapron et al 2014). En parallèle, certaines espèces d'ongulés sauvages ont été chassées jusqu'à l'extinction locale, comme le chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans certains massifs français, voire régionale comme les deux espèces de bouquetin (*Capra ibex*, *Capra pyrenaica*) sur le territoire métropolitain (Brambilla et al 2020).

Après la Seconde Guerre mondiale, plusieurs facteurs ont participé au rétablissement de leurs populations. Outre son effet *via* l'afforestation des zones marginales, l'intensification agricole a réduit les besoins nationaux en viande de gibier (Booth et al 2021), participant à réduire la pression de chasse sur les ongulés. Parallèlement, l'émergence des revendications environnementalistes dans un contexte politique stabilisé a favorisé la mise en place d'un cadre légal visant à mieux protéger les grands mammifères (Chapron et al 2014) : zones refuges dans les premiers espaces protégés (van Beeck Calkoen et al 2020), régulation cynégétique via les plans de chasse (Ledger et al 2022), inscription d'espèces aux annexes de la Convention de Berne (Barraud et Périgord 2013), etc. Plusieurs opérations actives de conservation, comme l'introduction du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon*), la réintroduction de l'ours brun ou le renforcement de populations de chamois, ont aussi contribué à restaurer les guildes d'herbivores et de carnivores sauvages européennes, à fins cynégétiques (chamois, mouflon...) ou strictement conservatoires (bouquetin, grands prédateurs) (Ledger et al 2022).

Cette restauration à grande échelle, succès de conservation (IPBES 2018), constraint cependant les professionnels de l'agriculture et de la sylviculture à (ré)intégrer les contraintes générées par les prédateurs ou les ongulés sauvages dans leur activité, souvent avec une forte conflictualité (Bautista et al 2019, Valente et al 2020).

b. L'expansion des conflits entre faune sauvage et activités humaines

D'envergure mondiale (Ravenelle et Nyhus 2017, König et al 2020), la problématique de compétition entre mammifères sauvages et activités agricoles ou sylvicoles s'illustre particulièrement en Europe (Bautista et al 2019, Valente et al 2020). D'une part, la progression des carnivores sauvages accentue la prédation sur les troupeaux, principalement en élevage extensif (Boronyak et al 2020). Le nombre de mortalités attribuées au loup en France, toutes espèces de bétail confondues, a ainsi été multiplié par quatre entre 2006 et 2016, sans compter les dérochements (bêtes se jetant du haut d'un précipice) et autres pertes financières induites

(frais vétérinaires, baisse de lactation...) (Meuret et al 2017). Ce constat général masque cependant d'importantes disparités entre pays, notamment en fonction des systèmes pastoraux et de leur historique de coexistence avec les carnivores (Linnell et Créois 2018). Pour une même espèce de prédateur, la fréquence et la nature des attaques varient selon les caractéristiques de l'exploitation agricole (taux de gardiennage, mode de conduite des troupeaux, espèce domestique...) et selon l'environnement dans lequel elles ont lieu (topographie, fermeture du milieu, disponibilité d'autres proies...) (Gervasi et al 2020, Janeiro-Otero et al 2020). Les nombreuses inconnues qui subsistent sur le comportement et l'écologie des prédateurs en milieu anthropisé (Dorresteijn et al 2015, Kuijper et al 2016), conjuguées aux pertes économiques et à la souffrance sociale que génèrent les attaques (Meuret et al 2017), motivent de nombreuses recherches sur ce sujet (MTES-MAA 2018).

D'autre part, la restauration des populations d'herbivores sauvages fait peser sur les cultures et forêts européennes un surcroît d'herbivorie (Carpio et al 2020), principalement du fait d'ongulés de plaine comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*). En France, les pertes économiques liées à ces « dégâts » (EFESE 2022) sont indemnisées à hauteur d'environ 25 millions d'euros par an pour les filières agricoles (Ballon et al 2012), tandis que le déficit de régénération forestière imputable aux cervidés représente un manque à gagner de 25 millions d'euros pour la filière sylvicole (Ballon et al 2005). Diverses solutions techniques, d'efficacité variable (Valente et al 2020), ont été identifiées pour limiter ces prélèvements : simple régulation des populations de « gibier » par chasse ou battues administratives (Gogan et al 2001), affouragement pour les détourner dans l'espace des cultures-cibles (Carpio et al 2020), protection des cultures par clôtures (Geisser et Reyer 2004), adaptation des pratiques de gestion forestière (Reimoser et Gossow 1996, Vospernik et Reimoser 2008), etc. La complexité des interactions entre herbivores sauvages et végétation, et les divergences de priorités entre gestionnaires (sylvicoles, cynégétiques...), freinent cependant leur généralisation à grande échelle (Valente et al 2020, Linnell et al 2020).

Face à cette situation, les politiques publiques ont pour objectif de concilier la préservation de ces espèces, menacées ou patrimoniales, et les intérêts économiques des différentes professions qu'elles affectent. Selon l'acteur identifié comme responsable de leur régulation, les dégâts font le plus souvent l'objet d'une indemnisation, soit par la puissance publique (espèces protégées), soit par les organisations cynégétiques (espèces chassées) (Ravenelle et Nyhus 2017, Valente et al 2020). La protection des troupeaux, par des parcs électrifiés et le recours au gardiennage (bergers, chiens), est l'autre pilier des politiques régulant la prédatation (MTES-MAA 2018). D'efficacité plus contestée (Melis et al 2009, Lennox et al

2018), la limitation des populations peut passer par l’élévation des tableaux de chasse d’ongulés ou, en dérogation à leur statut de protection, par le prélèvement d’une proportion de la population de certains prédateurs (Linnell et Créois 2018). Enfin, l’expérimentation actuelle de mesures d’effarouchement pourrait permettre de protéger les troupeaux avec un moindre impact démographique sur leurs prédateurs (Lorand et al 2022). Démontrée ou non, l’efficacité des mesures n’est cependant pas le seul critère qui oriente les choix des pouvoirs publics ; ces choix dépendent également de l’acceptation des mesures par les parties prenantes, professionnels ou collectifs de défense des espèces sauvages (MTES-MAA 2018).

c. Coexister avec le sauvage : l’approche du réensauvagement

A rebours de cette conflictualité, la possibilité d’une coexistence apaisée avec la faune sauvage est ainsi revendiquée par de plus en plus d’auteurs (Cochet et Durand 2018, Mathevret et Béchet 2020) et collectifs (ASPAS 2022, Ferus 2022). Le rétablissement de larges populations de mammifères sauvages, porteur de bénéfices tant écologiques (Ripple et al 2014, Linnell et al 2020) qu’économiques (Pascual-Rico et al 2021, Hoag et al 2022), véhiculerait en outre un potentiel de réconciliation entre sociétés humaines et populations non humaines (Morizot 2016, Morizot 2020).

Dans cette perspective, la sphère académique de la conservation s’intéresse de plus en plus au concept de *rewilding* (Soulé et Noss 1998), ici traduit par « réensauvagement »² (Barraud et al 2019), en lui accordant de nombreuses vertus. Originaire d’Amérique du Nord (Lorimer et al 2015), celui-ci est largement repris par plusieurs organisations en Europe (Barraud et Périgord 2013), militantes ou non (Rosenthal et al 2015), et peut être défini comme « la réorganisation des êtres vivants et processus écosystémiques plaçant un socio-écosystème donné sur une trajectoire préférentielle, menant à la fourniture autonome de services écosystémiques avec un minimum de gestion courante » (Pettorelli et al 2018, p.1117, trad. pers.³). L’historique de ce concept, et les critiques associées, sont détaillés dans le Chapitre 1 du présent manuscrit.

Plusieurs hypothèses écologiques, comme le contrôle par les herbivores des successions de végétation, ou la force des cascades trophiques (répercussions de la prédation au-delà des

² Cette traduction, généralement acceptée et reprise dans les références francophones, est cependant discutable tant les mots *sauvage* et *wild* sont distincts dans leurs connotations. Ce point est détaillé dans le Chapitre 1.

³ Il s’agit bien là d’une définition parmi d’autres, retenue ici pour la place qu’elle donne aux processus et à l’autonomie – tous deux centraux dans ma compréhension du réensauvagement. L’accent mis sur les services écosystémiques, à rebours des valeurs intrinsèques habituellement associées au réensauvagement, est en revanche questionnable.

seules proies), alimentent cette vision positive et cet engagement en faveur des dynamiques de réensauvagement (Svenning et al 2016, Ripple et al 2014). Alors que celle-ci est déjà mise en pratique par diverses organisations qui s'en réclament (Rewilding Europe 2021), de telles hypothèses restent pourtant largement discutées dans la communauté scientifique (Barraud 2020, Kuijper et al 2016).

3. Relations tri-trophiques terrestres : hypothèses et questionnements actuels

L'étude des relations entre espèces au sein de réseaux trophiques, c'est-à-dire d'interactions alimentaires, est d'une grande complexité théorique (Duffy et al 2007). Cette complexité motive le regroupement des espèces selon leur « niveau trophique », c'est-à-dire lorsqu'elles partagent les mêmes proies et prédateurs, par exemple entre producteurs primaires (végétation), et consommateurs primaires (herbivores) et secondaires (carnivores) (Lindeman 1942). L'idée d'effets *bottom-up* (des bas niveaux trophiques vers les hauts niveaux) et *top-down* (inversement) permet d'appréhender la direction des relations entre niveaux d'un même réseau trophique, par exemple de la végétation aux herbivores (*bottom-up*) ou du prédateur vers sa proie (*top-down*) (Hunter et Price 1992). La force relative de ces effets est encore largement discutée pour les interactions liant deux niveaux trophiques (Marrotte et al 2022, Williams 2022) et plus encore dans le cas des relations à trois niveaux (tri-trophiques, Abdala-Roberts et al 2019). De nombreuses inconnues demeurent ainsi sur l'amplitude des effets démographiques d'une espèce sur l'autre (Sinclair et Krebs 2002, Gigliotti et al 2019), ou sur la distribution de leurs interactions dans le paysage (Gripenberg et Roslin 2007, Kreuzinger-Janik 2022). Comprendre ces dynamiques spatiales et temporelles pour une relation tri-trophique, comme celle liant les ongulés à leurs prédateurs d'une part et aux ressources végétales dont ils dépendent d'autre part, nécessite donc de s'intéresser aux deux interactions séparément.

a. Herbivores sauvages et successions de végétation

La relation actuelle entre les populations d'herbivores sauvages et les communautés végétales est le fruit d'une longue coévolution (McNaughton 1984), ce qui impose de l'étudier sous l'angle *bottom-up* comme *top-down*. Selon la théorie d'alimentation optimale (*optimal foraging theory*, Schoener 1971), les animaux s'alimentent de sorte à optimiser leur valeur sélective (*fitness*), en tenant compte des compromis (*trade-offs*) que cela implique (Pyke 1984). Le compromis auquel obéit la sélection d'habitat par les ongulés pour leur alimentation implique d'une part le couvert apporté par la canopée (Godvik et al 2009), qui leur apporte une protection physique face à la chaleur et aux intempéries (Mysterud et Østbye 1999, Marchand

et al 2015) mais peut augmenter le risque de préation par embuscade (Riginos and Grace 2008). Les caractéristiques nutritionnelles de la végétation, autre composante du compromis, déterminent la répartition des individus à l'échelle du domaine vital et de la saison (Duparc et al 2019) ; c'est ce qui explique les phénomènes de migration annuelle (Merkle et al 2018), et notamment la montée en altitude des ongulés de montagne pour suivre la phénologie de végétation (Albon et Langvatn 1992).

Face à l'hétérogénéité de la ressource en végétation, plusieurs régimes alimentaires se sont constitués chez les ongulés ruminants, sauvages comme domestiques, en fonction de la morphologie des organes digestifs (Janis 2008, Hofmann 1989). Ces régimes se distribuent selon un continuum (voir Figure 1) : d'un côté, les *browsers* ('cueilleurs') comme le chevreuil prélèvent préférentiellement des feuilles d'arbres et arbustes (Tixier et Duncan 1996), et de l'autre les *grazers* ('brouteurs') comme le mouflon se nourrissent davantage d'herbacées (Marchand et al 2013). Entre les deux, l'essentiel des espèces d'ongulés est qualifié d'*intermediate feeders*, comme le cerf ou le chamois, dont la composition du régime varie notamment en fonction des saisons (Redjadj et al 2014) et des contextes géographiques (Gebert et Verheyden-Tixier 2001).

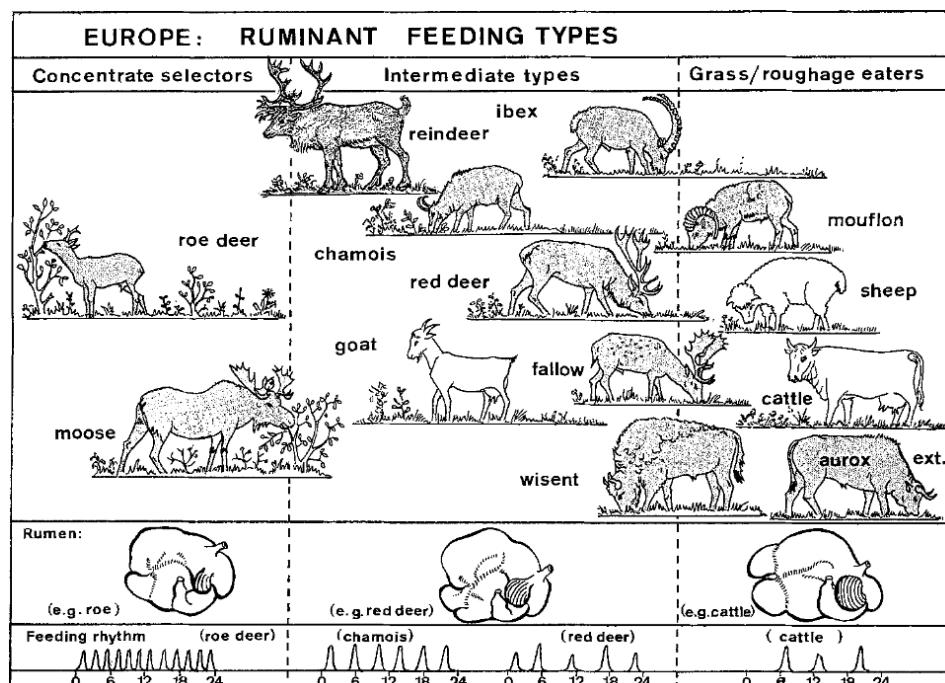


Figure 1 - Répartition des espèces de ruminants d'Europe le long du gradient browser (« concentrate selectors ») – grazer (« grass/roughage eaters »), d'après Hofmann (1989). La répartition de gauche à droite suit la morphologie du rumen (panneau intermédiaire) et le rythme de prise alimentaire (frise inférieure). Grisé : ruminants sauvages, blanc : ruminants domestiques.

L'effet de l'herbivorie sur les successions de végétation se comprend à l'aune de ces différents types de régimes alimentaires. La [Figure 2](#) résume plusieurs facteurs pouvant l'influencer : densité d'herbivores, régime alimentaire dominant dans leur guilde, diversité de morphologies, etc. ([Bakker et al 2016](#)). Réciproquement, le type de végétation en présence (ligneux ou herbacées) conditionne les espèces d'ongulés pouvant sélectionner cet habitat, et y prélever plus ou moins de biomasse selon leurs préférences alimentaires ([Duparc et al 2019](#)). Enfin, l'effet des ongulés sur la végétation dépasse le simple cadre de leur alimentation : outre leur aide potentielle à la dispersion des graines ([Pires et al 2018](#)), ils contribuent largement à façonner les conditions biogéochimiques et micro-topographiques dans lesquelles croissent les végétaux, par leur piétinement ([Cumming et al 2003](#)) et leurs apports nutritionnels au sol (carcasses, déjections) ([Wolf et al 2013](#)). Ces rétroactions mutuelles complexifient l'étude de l'herbivorie sur les successions de végétation, et expliquent les débats qui agitent ce domaine d'étude ([Weisberg et Bugmann 2003](#), [Whitehouse et Smith 2009](#), [Bobiec et al 2011](#)).

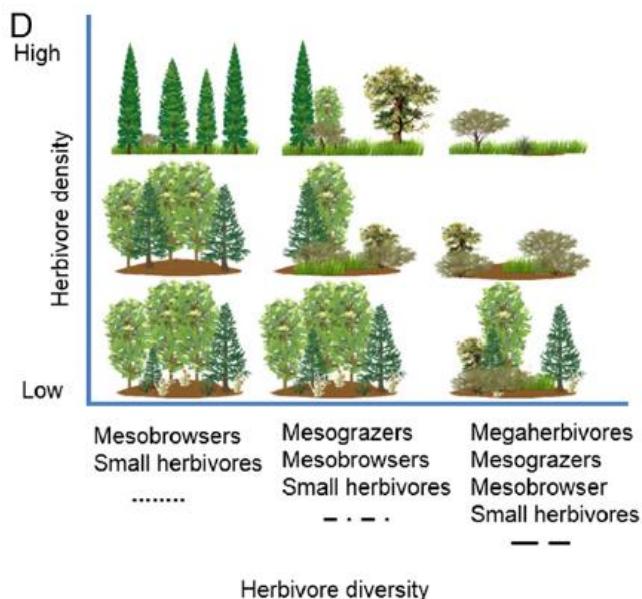


Figure 2 - Effet schématique de la diversité en taille et régime (axe horizontal) et de la densité (axe vertical) d'une guilde d'herbivores sur la structure de végétation, d'après Bakker et al (2016). Les herbivores de très grande taille (megaherbivores) sont pour l'essentiel des intermediate feeders.

b. Ongulés sauvages et paysages : apports de la paléozoologie

La composition des paysages européens avant l'installation d'*Homo sapiens* (début du Pléistocène) ne fait pas l'objet d'un consensus dans la littérature scientifique ([Vera et al 2006](#)). La théorie dominante élaborée aux XIX^e et XX^e siècles, ou « *classical forest theory* » ([Peterken 1996](#)), postule qu'en l'absence totale d'intervention humaine, les plaines d'Europe tempérée devaient être recouvertes d'un vaste massif de forêts caducifoliées. Selon ce paradigme, les

grands herbivores (cerf élaphe, chevreuil, aurochs...) pouvaient être qualifiés de « forestiers », puisque leurs faibles densités de populations ne faisaient que suivre les évolutions de la végétation, sans influencer son développement (Whittaker 1977). Cette vision, considérant comme « primaires » les milieux forestiers et attribuant à ces grands herbivores un faible rôle dans l'évolution de la végétation, a depuis été remise en question par les travaux de Frans Vera (Vera 2000, Vera 2009). En effet, si les essences héliophiles (tolérantes au soleil : chêne, noisetier...) ne peuvent se maintenir sous couvert d'autres essences sciaphiles (tolérantes à l'ombre : hêtre, charme...), elles parviennent en revanche à se régénérer efficacement dans des prés-bois (« *wood-pastures* »), y compris en présence de grands herbivores. Ce processus de succession revêt un caractère cyclique : les essences héliophiles peuvent s'implanter à l'abri d'arbustes épineux, puis la dégradation du bosquet ainsi formé (par herbivorie ou sénescence) ramène le système à son état ouvert initial (Vera et al 2006).

Selon Vera, le paysage dominant de l'Europe au Pléistocène moyen était ainsi constitué d'une mosaïque de forêts et de prairies, entretenue par l'herbivorie sauvage, et favorisée par une atmosphère pauvre en CO₂ (Bakker et al 2016). Cette hypothèse s'appuie sur l'étude récente des registres fossiles (pollens, ossements), qui atteste de l'abondance préhistorique de mégaherbivores et d'essences héliophiles (en coexistence avec les essences sciaphiles). Elle est renforcée par la coïncidence observée entre la disparition des mégaherbivores (mammouths, etc.) et de leurs prédateurs, sous l'influence débattue de l'homme ou du climat (Bocherens 2018), et la raréfaction des pollens d'essences héliophiles au cours du Pléistocène (Sutherland 2002). Selon l'hypothèse de Vera, celles-ci auraient alors été éliminées par leurs compétiteurs sciaphiles et palatables, conduisant à l'expansion de forêts hautes à canopée fermée telles qu'on les retrouve aujourd'hui en Europe (Bakker et al 2016). La domestication par l'homme d'ongulés de plus petite taille (bovins, ovins, équins) au cours de l'Holocène a cependant permis de substituer localement leur pression d'herbivorie à celle des mégaherbivores disparus à la fin du Pléistocène, permettant le maintien de milieux ouverts et de leur cortège floristique et faunistique (Bocherens et al 2018).

Les connaissances sur le lien entre herbivorie des ongulés et végétation restent aujourd'hui partielles, en dépit des avancées permises par l'étude des systèmes africains, moins appauvris en mégafaune et donc supposément plus proches de l'état théorique du Pléistocène (Bakker et al 2016). Pour pouvoir transposer l'hypothèse de Vera au contexte contemporain, l'équivalence entre l'herbivorie des mégaherbivores disparus et celle des espèces actuelles doit notamment faire l'objet de recherches approfondies (Bocherens 2018, Delibes-Mateos et al 2019). En effet, le contrôle exercé par la prédatation sur les ongulés a été substantiellement

modifié suite à l'extinction locale ou totale de plusieurs espèces de grands carnivores (Estes et al 2011, Ripple et al 2014). Par ailleurs, bien que son régime moyen soit resté celui d'*intermediate feeders*, la guilde d'herbivores sauvages en Europe a diminué en diversité, autant qu'en densité d'individus (estimée à 125kg/ha en Grande-Bretagne au Pléistocène, pour 3,5kg/ha dans les forêts actuelles) (Bakker et al 2016, Fløjgaard et al 2021). Plusieurs études récentes cherchent ainsi à démontrer le potentiel des guildes contemporaines d'herbivores, sauvages (cervidés, bisons...) ou dé-domestiqués (tarpan, etc.), pour le maintien de milieux semi-ouverts, via la modélisation (Schulze et al 2018) ou l'expérimentation (Garrido et al 2020). Peu d'entre elles reconnaissent cependant l'importance des relations interspécifiques dans la structuration de ce processus, soit par compétition entre espèces d'ongulés sauvages (Ferretti et Mori 2020, Dong et Anderson 2022), soit par la prédatation qu'ils subissent (Kuijper et al 2013, Martin et al 2020).

c. Effet de la prédatation sauvage sur l'herbivorie des ongulés

Si la disponibilité en ressources conditionne la densité maximale d'ongulés (effet *bottom-up*) (Panebianco et al 2022), la prédatation – humaine ou non – peut aussi limiter cette densité (effet *top-down*) (Marrotte et al 2022). Hors situations de faible productivité primaire, comme en hiver (Okarma et al 1995, Randon et al 2020), l'alimentation des carnivores sauvages n'implique pas systématiquement une forte mortalité additionnelle pour les populations d'ongulés (Palmegiani et al 2013, Bassi et al 2020) : la préférence des prédateurs opportunistes pour les proies les plus vulnérables (âgées, malades, juvéniles...) tend à atténuer leur impact démographique réel—dit « compensatoire »—sur les effectifs d'herbivores (Clark et Hebblewhite 2020). Les cascades trophiques *top-down*, faites d'impacts démographiques en série entre niveaux trophiques descendants, ont donc rarement été démontrées en milieu terrestre (Ausilio et al 2021).

En revanche, les recherches récentes en écologie comportementale ont confirmé l'importance des prédateurs sur l'herbivorie, notamment par modification des habitudes de prise alimentaire des ongulés sauvages (Kuijper et al 2013). Le risque de prédatation modifie en effet la représentation qu'ont les ongulés de leur environnement, ou *landscape of fear* (Laundré et al 2001), et augmente la part temporelle du comportement de vigilance au détriment de celui de prise alimentaire (Proudman et al 2021), avec peu d'effets démographiques démontrés (Creel et al 2019 ; voir cependant Gehr et al 2018). Cet effet, parmi d'autres, a notamment été mis en avant suite à la réintroduction du loup dans le Parc national de Yellowstone en 1995 : en modifiant les effectifs et la répartition des populations de wapitis (*Cervus canadensis*), la

restauration d'une guilde de carnivores aurait permis le rétablissement des ripisylves de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*) (Ripple et Beschta 2004). Présenté comme une cascade trophique *top-down* à partir de méthodes purement corrélatives (Ripple et Beschta 2012, Beschta et al 2016), cet exemple a depuis fait l'objet d'importantes controverses, tant sous l'angle méthodologique (Fleming 2019) que sur son amplitude (Kauffman et al 2010) ; la part d'autres mécanismes dans le rétablissement des peupliers, comme le régime hydrologique (Marshall et al 2013) et l'herbivorie d'autres espèces (Wolf et al 2007), aurait également été sous-estimée. La réalité de ce phénomène écologique, notamment en milieux plus anthroposés (Ciuti et al 2012, Kuijper et al 2013), reste donc largement débattue dans la communauté scientifique (Alston et al 2019).

Davantage de questions émergent encore au voisinage de proies plus vulnérables, comme le sont les ongulés domestiques. Deux dynamiques démographiques peuvent en effet s'opposer en présence de troupeaux d'élevage, en fonction du régime alimentaire du prédateur. Pour un régime opportuniste (comme celui du loup), conformément à la théorie d'*optimal foraging*, le choix des proies repose sur leur disponibilité relative, fonction de leur abondance et de leur vulnérabilité (Wilkinson et al 2020, Janeiro-Otero et al 2020). Une expansion suffisante des effectifs de proies sauvages peut alors conduire les carnivores à se détourner des proies plus vulnérables mais moins abondantes, par exemple le bétail sans gardiennage, abaissant ainsi le nombre d'attaques sur les troupeaux (Meriggi et al 2014, Imbert et al 2016) : ce report de prédation découle de l'hypothèse de « proie alternative » (*alternative prey hypothesis* ; Hagen 1952, Lack 1954). Ses implications s'opposent à celles de l'hypothèse de « compétition apparente » (*apparent competition hypothesis* ; Holt 1977), qui désigne l'impact négatif d'une espèce sur une autre au même niveau trophique, *via* la dynamique de population de leur prédateur commun. Selon celle-ci, la progression des ongulés sauvages favoriserait en effet celle des carnivores sauvages, qui en retour exerceraient une pression accrue sur l'ensemble de leurs proies (Garrott et al 2009, Johnson et al 2013), ongulés domestiques inclus (Ng'weno et al 2019).

La proximité des activités humaines ajoute donc à la complexité des dynamiques d'interactions entre faune sauvage et paysage, tandis que ces dynamiques les affectent en retour (Reimoser et Gossow 1996, Wilkinson et al 2020). Leur étude impose de déployer des méthodes intégratives et systémiques (Guerrero et al 2018, Polhill et al 2016), qui dépassent les frontières disciplinaires (Pricope et al 2020, Steger et al 2021), et s'appuient sur les meilleurs outils à disposition.

d. La modélisation comme méthode d'étude des systèmes tri-trophiques

Complémentaire des approches empiriques et expérimentales qui permettent d'appréhender la complexité des systèmes vivants par la démonstration de processus et de causalités, la modélisation en écologie s'attache à comprendre et prédire les dynamiques à l'œuvre dans les systèmes vivants complexes :

- soit par l'élaboration de cadres formels à partir de données simulées : c'est la modélisation « théorique », illustrée pour les populations animales par les modèles démographiques à une ou deux espèces (Verhulst ou Lotka-Volterra, respectivement), ou pour les interactions trophiques par les avancées de la théorie des réseaux (par exemple, [Ulanowicz et al 2014](#)) ;
- soit par la mobilisation de ces cadres théoriques sur des données réelles, en représentant explicitement les processus biologiques afin d'en consolider la compréhension : c'est la modélisation mécaniste. Les successions de végétation peuvent ainsi être représentées par différents types de modèles dynamiques, par exemple pour des écosystèmes forestiers (*gap models*, [Shugart et al 2018](#)) ou de mosaïques prés-bois (WoodPAM, [Gillet 2008](#)). Parmi eux, le modèle FATE-HD (Functional Attributes in Terrestrial Ecosystems) a été spécifiquement conçu pour prédire la distribution de « groupes fonctionnels de plantes » (PFG) à partir de conditions pédoclimatiques et d'un usage des sols donnés ([Boulangeat et al 2014a](#)). En combinant plusieurs modèles fondamentaux en écologie (succession, niche, dispersion), FATE-HD permet de représenter les dynamiques spatiotemporelles de végétation, en tenant compte des processus écologiques (filtrage abiotique, rétroactions sol-plantes...) qui les façonnent et des interactions entre espèces (compétition, etc.) ([Boulangeat et al 2014b](#)).
- soit enfin, réciproquement, par l'intégration de plus larges quantités de données pour inférer des relations statistiques entre variables : c'est la modélisation phénoménologique. Par exemple, les modèles de distribution d'espèces (SDM), qui reconstruisent la favorabilité d'habitat (*habitat suitability*) à partir de données de biotope et de localisation des observations, sont aujourd'hui largement utilisés pour prédire la répartition des grands mammifères sauvages ([Falcucci et al 2013](#), [Melo-Merino et al 2020](#)). Ils permettent notamment de modéliser l'intensité de présence d'une espèce dans l'espace (PPM, [Renner et al 2015](#)), en intégrant parfois sa probabilité d'observation (*dynamic patch-occupancy model*, [Louvrier et al 2019](#)). L'intégration des dynamiques démographiques et de dispersion, comme dans le logiciel RangeShifter ([Bocedi et al 2014](#)), permet à ces modèles de gagner en réalisme.

Du fait de leur complexité et du manque de données associé, les interactions entre espèces restent cependant difficiles à intégrer à des modèles mécanistes (Boit et al 2012). Sur le plan phénoménologique, les modèles statistiques intégrant explicitement des liens causaux, comme les modèles d'équations structurelles (SEM) pourraient permettre de dépasser cette lacune (Fan et al 2016) ; leur pouvoir prédictif est cependant limité (Garrido et al 2021). La plupart des modèles joints de distribution d'espèces (JSDM) se bornent quant à eux à représenter des cooccurrences entre plusieurs espèces, assimilées à des interactions de manière simpliste (Poggiato et al 2021, Lee-Yaw et al 2022). Un dernier niveau de complexité reste enfin à franchir en intégrant les rétroactions entre dynamiques écologiques et activités humaines (Farahbakhsh et al 2022), qui en s'ajustant l'une à l'autre créent autant de contextes différents pour l'étude des écosystèmes (Magliocca et al 2018). La construction de scénarios croisant activités humaines et processus écosystémiques, raccordés aux paramètres des modèles mécanistes, constitue l'une des nombreuses pistes à la disposition des modélisateurs de dynamiques socio-écologiques (Thorn et al 2020).

Questions écologiques identifiées : bilan

Avec quelle importance relative les processus *bottom-up* et *top-down* affectent-ils les relations tri-trophiques terrestres ?

1. comment le compromis entre couvert de canopée, risque de prédation et apport nutritionnel détermine-t-il l'habitat sélectionné par les ongulés sauvages ?
2. réciproquement, dans quelles conditions leur herbivorie peut-elle aujourd'hui façonner les successions de végétation, en particulier sur une prairie de montagne ?
3. par conséquent, par quel(s) mécanisme(s) la prédation sur les ongulés sauvages peut-elle affecter les dynamiques de leur ressource fourragère ? Comment cette relation tri-trophique peut-elle interagir avec les herbivores domestiques avoisinant ?
4. comment modéliser fidèlement les dynamiques d'interactions entre espèces ainsi décrites ? Comment y intégrer leurs rétroactions avec les activités humaines en montagne ?

Faces à ces questions, le domaine de la conservation gagne à s'enrichir de nouvelles approches, comme celle du réensauvagement, qui plaide pour la restauration de dynamiques spontanées tout en reconnaissant aux non-humains la qualité d'agents, et pourrait par là faciliter leur coexistence avec les activités humaines.

De tels concepts n'ont jamais été mobilisés dans le cadre des Alpes françaises, pourtant marquées par la restauration spontanée de plusieurs dynamiques écologiques (afforestation, herbivorie, prédatation), et riches de rétroactions entre dynamiques des paysages, de la faune sauvage et des activités humaines.

B. L'ancrage dans un contexte spécifique : les Alpes françaises

Au regard des problématiques écologiques exposées, les régions de montagne sont de bonnes candidates pour étudier l'effet du changement d'usage des sols sur la réorganisation des communautés biotiques. Les trajectoires conjointes des paysages et de la faune sauvage, en particulier, renvoient à une actualité politique autant qu'elles suscitent d'interrogations scientifiques. Plusieurs caractéristiques des Alpes françaises, au carrefour de ces trajectoires et du changement climatique, justifient ainsi mon choix de les retenir comme zone d'étude.

1. Extension du couvert forestier

L'économie des Alpes françaises était historiquement marquée par une forte superficie allouée à l'agriculture vivrière ([Veyret 1972](#)). Celle-ci s'articulait autour de la complémentarité entre les cultures en terrasse d'une part, dédiées au maraîchage ou aux productions céréalières ; d'autre part l'élevage résident à l'année, alimenté notamment par les prairies de fauche ; et enfin le pastoralisme, système de mise en pâture estivale de parcelles à haute altitude pour des troupeaux montés depuis la plaine ([Quétier 2006](#)). La déprise des zones marginales européennes s'est traduite par une disparition de parcelles d'élevage dans les Alpes françaises ([Douguédroit 1981, Hinojosa et al 2016a](#)), avec une baisse marquée des cheptels de “grandes filières” jusque dans les années 2000 (-11% de vaches laitières et -6% de brebis allaitantes entre 2000 et 2010), et une disparition d'exploitations agricoles plus soutenue qu'à l'échelle nationale ([CGET 2018](#)). Ce constat général masque des disparités régionales à locales, liées à la diversité des systèmes d'élevage au sein du massif (voir [Figure 3](#)) : dans les Alpes du Nord, où l'élevage bovin domine, on observe une restructuration des exploitations qui ne s'accompagne pas nécessairement d'un abandon des parcelles ([CGET 2018](#)). Dans les Alpes du Sud, où les effectifs estivés ont baissé sur les dernières décennies, les pâturages de moyenne montagne ont connu une déprise plus rapide que les zones de haute montagne, peut-être en raison d'un éloignement de ces dernières aux emplois alternatifs de plaine ([Hinojosa et al 2016a](#)) ou d'un plus fort attachement des exploitants aux terres ([Hinojosa et al 2016b](#)).

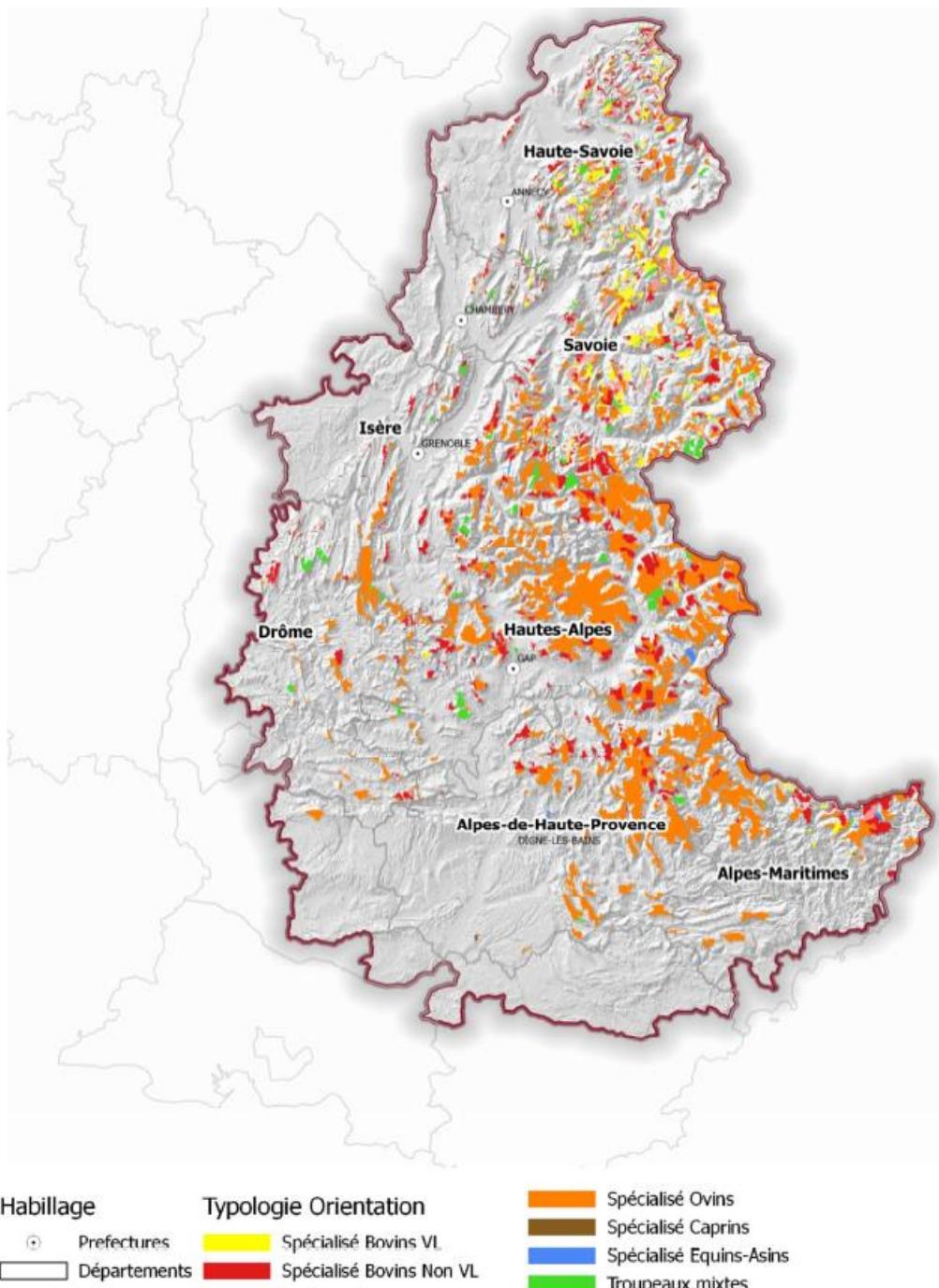


Figure 3 – Orientation principale des alpages dans les Alpes françaises, selon l’Enquête pastorale 2012-2014. VL : vaches laitières. Source : Dobremez et al 2016.

Ce phénomène, attesté de longue date (Douguédroit 1981) et bien documenté à petite échelle (Carlson et al 2014), a alimenté les craintes d'une large déprise pastorale et d'un abandon généralisé de l'élevage extensif de montagne dans les années 1980 (Pointereau et al 2008). Si ce scénario ne s'est finalement pas réalisé, le couvert forestier s'est malgré tout bien étendu dans le massif alpin tout au long du XX^e siècle (Pointereau et al 2008), notamment au détriment des prairies de fauche de moyenne altitude (Inrae 2020) et des parcelles pastorales (Meuret et al 2017) ; la Figure 4 illustre le couvert forestier qui en résultait en 2012-2014. Au

nord comme au sud, cette fermeture procède davantage d'une extensification des pratiques, liée à la baisse de charge en bétail (Dobremez et al 2016) et au délaissage progressif du débroussaillage mécanique (Camacho et al 2008), que d'un abandon complet des parcelles. Cette dynamique d'enrichissement s'est par ailleurs transformée en opportunité pour les élevages ovins des Alpes du Sud, avec la promesse d'une diversification fourragère intéressante lorsque les troupeaux s'y étaient adaptés (Roudaut et al 2007).

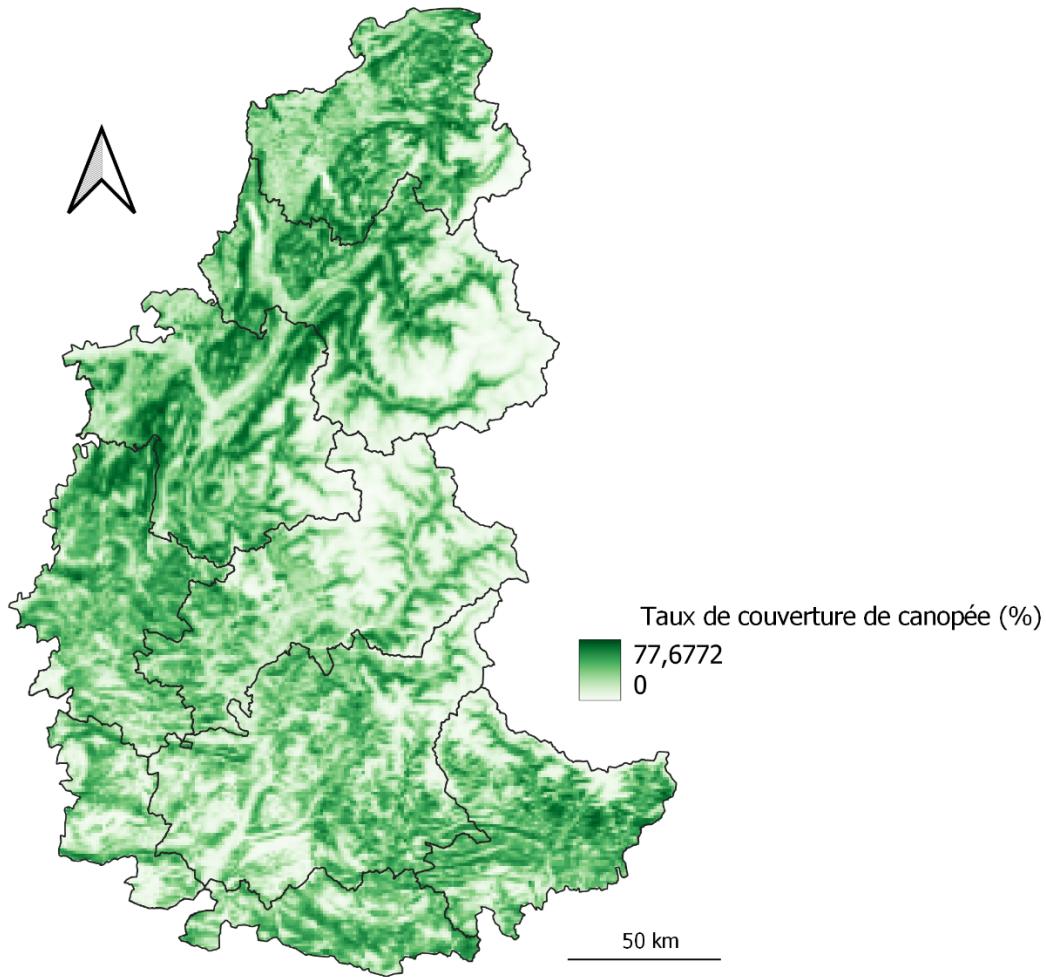


Figure 4 - Couverture forestière des Alpes françaises obtenue par télédétection pour 2012-2014 (maximum des trois années, résolution 1 km). Source : MODIS Vegetation Continuous Field.

Au changement d'usage des terres, qui pilote directement les successions de végétation, s'ajoute aujourd'hui le changement climatique, plus marqué dans les Alpes que partout ailleurs en Europe (Beniston et al 1997). La hausse des températures, localement prévue entre +1,8°C et +2,8°C entre 1990 et 2050 (Alpes suisses, Haeberli et Hohmann 2008), modifie les conditions abiotiques de croissance de la végétation, en perturbant les régimes hydriques (fonte des glaciers, assèchement des cours d'eau intermittents, etc.) et thermiques auxquels elle était adaptée (Jacob et al 2018). La compétition nouvelle entre espèces d'étages initialement distincts (Pauli et al 2012), et le décalage progressif de leur phénologie (Cleland et al 2007), modifient

également la composition et la répartition des communautés végétales (Evangelista et al 2016, Pellissier et al 2018). Ainsi, le recul de l’enneigement et l’adoucissement des saisons de croissance favorisent la remontée de la limite altitudinale de distribution pour les espèces ligneuses (Cannone et al 2007, Gehrig-Fasel et al 2007), conjointement avec l’extensification des systèmes pastoraux (Motta et Nola 2001) ; ceci pourrait participer à l’expansion des landes et forêts observée localement dans les Alpes françaises (Choler et al 2021).

Enfin, plusieurs guildes aériennes (phytophages) comme souterraines (mycorhizes) associées à ces communautés subissent elles aussi les effets du changement climatique (Vitasse et al 2021, Morera et al 2022), modifiant davantage le régime d’interactions biotiques auxquelles sont soumises les espèces végétales (Pellissier et al 2018). Favorisée par l’enchaînement d’hivers de plus en plus doux, la prolifération de scolytes (coléoptères *Scolytinae*) menace par exemple la pérennité de certains peuplements d’épicéas d’altitude (Jakoby et al 2019). L’effet du réchauffement sur les successions de végétation via l’herbivorie des ongulés, eux-mêmes affectés dans leur régulation thermique, donc leur recherche de couvert (Marchand et al 2015), reste en revanche peu étudié. À la faveur d’un adoucissement aux étages les plus élevés, certaines espèces de mammifères de plaine pourraient pourtant étendre leur aire de répartition en altitude (Büntgen et al 2017, Herfindal et al 2019).

2. Expansion de la faune sauvage

Après avoir accueilli les quatre espèces de grands prédateurs retrouvés aujourd’hui en Europe (Chapron et al 2014), dont le glouton (*Gulo gulo*, MHN Lyon 2001) et l’ours brun (Couturier 1942), les Alpes françaises ont vu leurs populations d’ongulés et prédateurs régresser lors des derniers siècles jusqu’à l’extinction locale. Le renforcement du régime de protection juridique des espèces, complété de réintroductions ponctuelles d’individus, a ensuite permis de stabiliser les effectifs, puis favorisé leur progression sur le massif depuis le milieu du XX^e siècle (Ledger et al 2022, Chapron et al 2014). Celui-ci concentre aujourd’hui la plus forte richesse en espèces d’ongulés sauvages de France métropolitaine (avec les Pyrénées, Linnell et al 2020).

C’est ainsi par le massif du Mercantour que le loup a fait son retour spontané en France en 1992 (Anceau et al 2015), avant de recoloniser progressivement l’ensemble du territoire métropolitain (MTES-MAA 2018). Dans le même temps, aidé par des réintroductions réalisées plus au nord (Vosges), le lynx boréal a étendu son aire de répartition du Jura vers les Préalpes savoyardes (Stahl et Vandel 1998). La Figure 5 illustre la progression de ces deux espèces sur le massif des Alpes françaises.

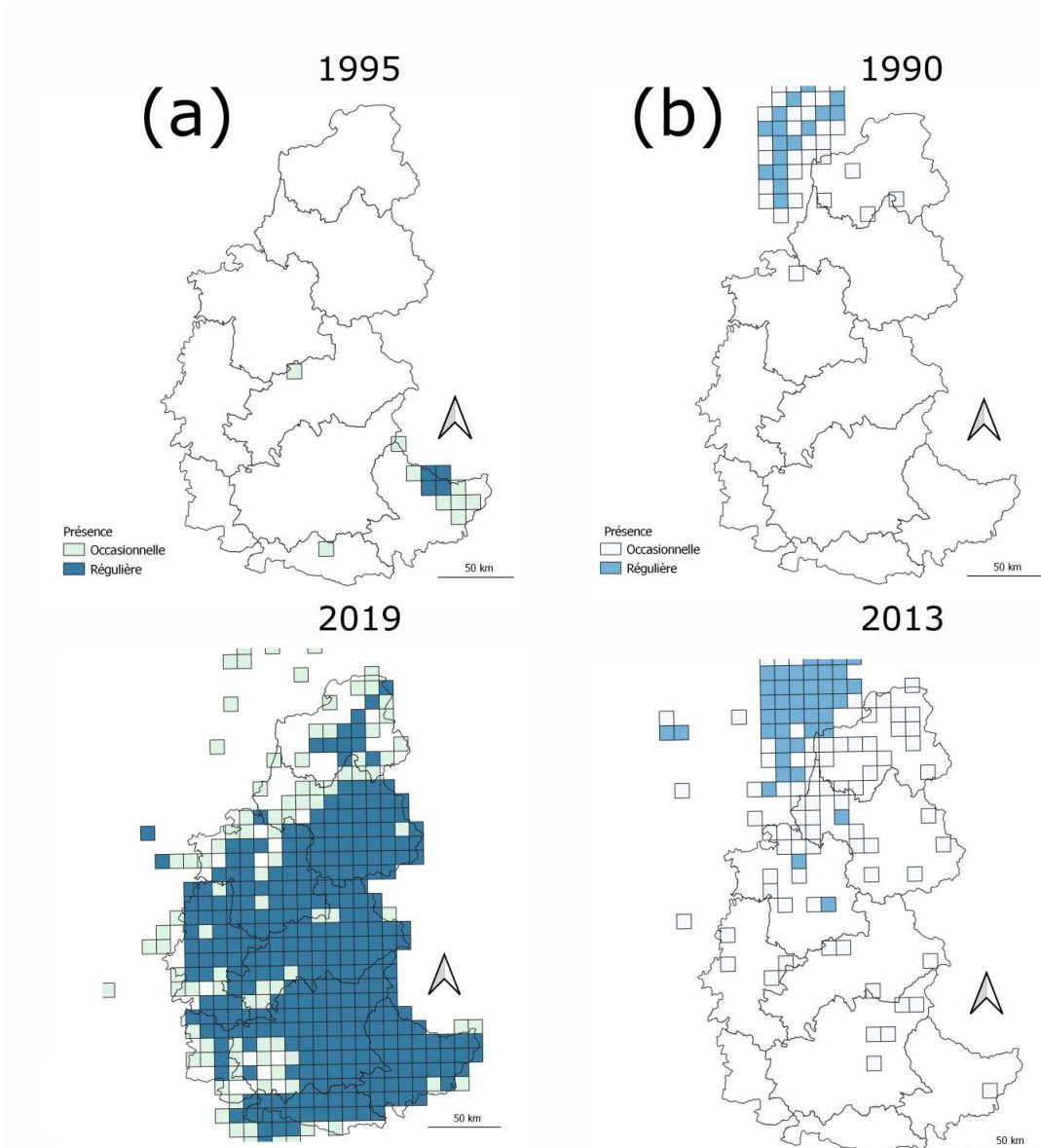


Figure 5 - Evolution des zones de présence occasionnelle et régulière du loup gris (a) et du lynx boréal (b) sur les Alpes françaises (maille 10x10km). Sources : données de l'Office français de la biodiversité (OFB).

La présence du loup dans les Alpes françaises exacerbe la crise économique que connaît le pastoralisme : d'une part du fait de l'importance que joue ce secteur dans l'emploi local, avec 1570 équivalents temps plein annuels recensés sur 750 alpages du massif ([Dobremez et al 2016](#)), d'autre part par les pertes massives qu'inflige le prédateur aux troupeaux domestiques ([Meuret et al 2017](#)). La multiplication des attaques (voir [Figure 6](#)), potentiellement favorisée par l'embroussaillement ([Wilkinson et al 2020](#)), est notamment liée à un taux de gardiennage resté longtemps faible du fait d'une tradition de libre pâture ([Meuret et al 2017](#)). Cette injonction au changement de pratiques, jointe aux difficultés économiques du secteur ([Keenleyside et al 2010](#)) et à la remise en question des rapports au sauvage ([Mauz 2002](#)), explique le fort rejet local du prédateur dans les zones rurales du massif ([Mauz 2002](#)). Le plan

national d'actions 2018-2023 sur le loup et les activités d'élevage prévoit notamment l'indemnisation des mesures de protection et des dégâts subis, en plus d'autoriser à titre dérogatoire les tirs de loups—sous réserve qu'ils ne remettent pas en question le bon état de conservation de l'espèce ([MTES-MAA 2018](#)). Néanmoins, ce plan ne suffit pas à apaiser les vives tensions qui entourent le retour du prédateur ([Bonnivard 2022](#)), pas plus que la défiance vis-à-vis des acteurs publics sur des points d'apparence aussi technique que le décompte des effectifs ([Garric 2018](#)). Depuis l'arrivée du loup, les organisations cynégétiques déplorent par ailleurs la baisse des effectifs de gibier et la perturbation de sa répartition, toutes deux de nature à compliquer l'exercice de la chasse ([FNC 2008](#)), sans toutefois d'élément factuel pour le confirmer. Les activités récréatives ont pour l'heure peu de lien avec l'espèce, car aucune filière touristique d'observation n'est reportée à ce jour ([Defraiteur, comm. pers.](#)). Il est cependant à noter que l'intensification des activités touristiques de pleine nature à proximité des centres urbains ([Chanteloup et Perrin-Malterre 2017](#)) est en partie motivée par les potentialités de rencontre avec la faune sauvage ([Defraiteur 2019, Gruas et al 2020](#)), mais affecte en retour le comportement et la sélection d'habitats chez les ongulés de montagne ([Darmon et al 2012, Courbin et al 2022](#)). De manière plus générale, le loup gris a fait l'objet en France d'un nombre d'études remarquablement restreint, en comparaison de pays voisins confrontés à la même situation ([Zlatanova et al 2014](#)).

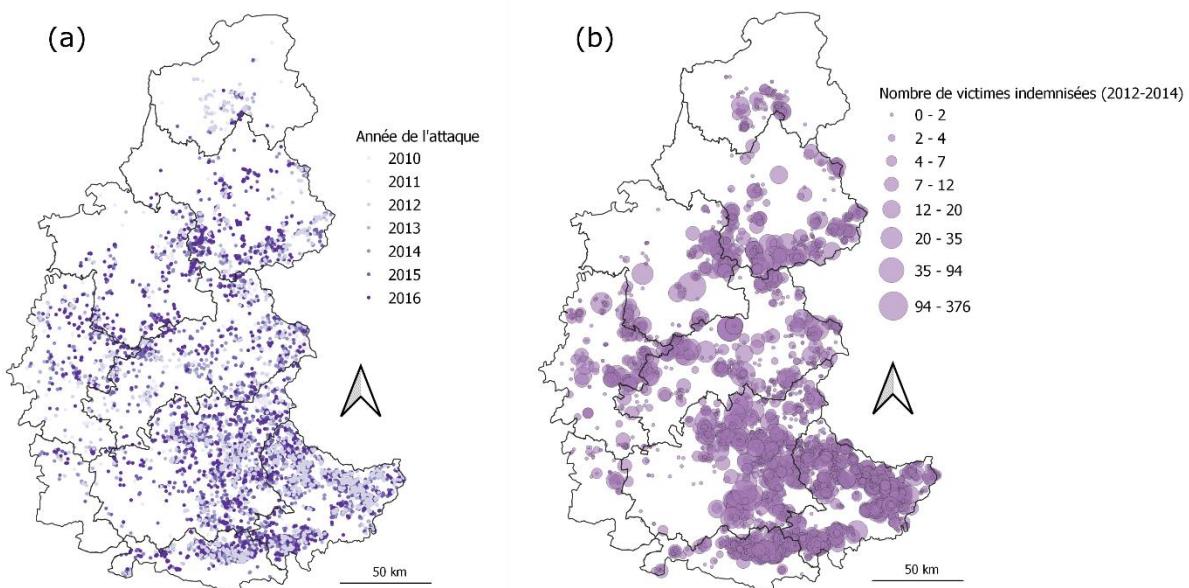


Figure 6 - Répartition des attaques de troupeaux dans lesquelles la responsabilité du loup n'a pu être écartée, (a) par année (2010-2016), (b) par nombre de victimes (cumul 2012-2014). Source : données GéoLoup.

La progression des ongulés sauvages n'est pas mieux accueillie localement. L'expansion récente en altitude de certains ongulés de plaine (sanglier, cerf, chevreuil), comme la descente d'espèces perçues comme montagnardes (chamois), illustrées en [Figure 7](#),

accroissent les dégâts agricoles et forestiers dans des zones d'où ils étaient absents (Gaudry, comm. pers. ; Unkule et al 2022). Faute d'un système centralisé d'indemnisation, les pertes sylvicoles attribuées à leur abrutissement ne font pas en France l'objet d'un enregistrement systématique, ce qui complique la quantification des « dégâts » (EFESE 2022). Le concept empirique d'équilibre agro-sylvo-cynégétique est défini au L.425-4 du code de l'environnement comme consistant « à rendre compatibles, d'une part, la présence durable d'une faune sauvage riche et variée et, d'autre part, la pérennité et la rentabilité économique des activités agricoles et sylvicoles » ; l'équilibre sylvo-cynégétique était ainsi jugé défavorable dans près de la moitié des secteurs du nord des Alpes françaises en 2020 (DRAAF AuRA 2020), menaçant localement la pérennité des peuplements forestiers (Unkule et al 2022). Pour d'autres ongulés non forestiers, le risque de transmission de maladies au bétail génère localement de fortes tensions avec les filières d'élevage (Brisebarre 2012), pouvant conduire jusqu'à l'abattage d'espèces protégées comme le bouquetin dans le massif du Bargy (Calenge et al 2021).

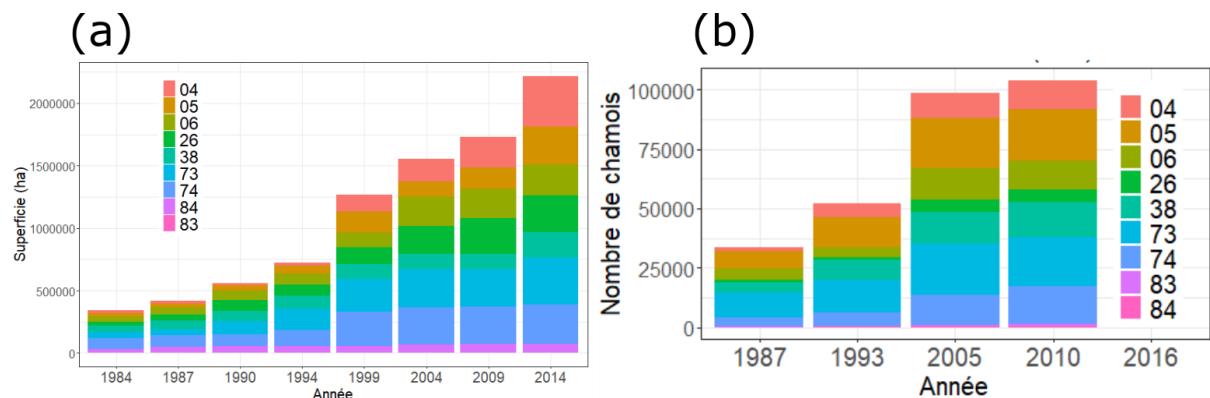


Figure 7 - Tendance interannuelle des populations d'ongulés sauvages dans les Alpes françaises par département des Alpes françaises (numérotation : voir II.). (a) Superficie occupée par le Cerf élaphe. (b) Nombre maximal d'individus de Chamois dénombré par comptages (l'année 2016 ne comporte pas de donnée). Source : données OFB.

Ainsi, les trajectoires observées sur le massif présentent un double intérêt :

-pour la recherche, puisqu'elles soulèvent de nombreuses questions non résolues, voire en cours d'émergence ;

-pour l'action publique, puisqu'elles interrogent sur l'adaptation des sociétés humaines à de tels changements, tant dans les pratiques de gestion que dans le rapport à l'altérité du « sauvage ».

II. Problématique de la thèse

Forte de ce double constat, cette thèse mobilise un cadre pluridisciplinaire pour explorer les dynamiques conjointes des paysages, de la faune sauvage et des sociétés humaines sur les Alpes françaises, et esquisser de quelle manière le réensauvagement constitue une piste pour tirer parti de leur coexistence forcée.

A. Cadre conceptuel

Glossaire

- **Alpes françaises**

La zone d'étude a été définie comme la portion du massif des Alpes située en France métropolitaine, prise au sens réglementaire ([CGET 2018](#)). Son périmètre englobe l'intégralité des Alpes-de-Haute-Provence (04), Hautes-Alpes (05), Savoie (73) et Haute-Savoie (74), et une partie des Alpes-Maritimes (06), Drôme (26), Isère (38), Var (83) et Vaucluse (84).

- **Paysages**

Le terme « paysage », employé ici dans son acception écologique, désigne une mosaïque spatiale de composantes biophysiques et socio-économiques en interaction ([Wu 2008](#)).

- **Faune sauvage**

Le terme « faune sauvage » est à prendre ici au sens restreint : il recouvre exclusivement certaines espèces de mammifères, en l'occurrence les ongulés et leurs prédateurs non « domestiques » (*sensu Purugganan 2022*). Ce choix est motivé d'une part par les relations trophiques entre ces herbivores et carnivores, impliquant la végétation, et d'autre part par leur grande taille (au regard d'autres espèces des mêmes guildes), qui leur confère un rôle d'espèce « ingénieur » dans les écosystèmes ([Martin et al 2018, Barry et al 2019](#)). Par souci de simplicité, il exclut donc d'autres espèces ingénieurs : d'une part les espèces nécrophages (vautours, etc.), répandues dans les Alpes françaises mais éloignées sur les plans taxonomique et écologique, et les autres carnivores ou herbivores de plus petite taille (renard roux, castor, etc.) qui ne leur sont pas directement reliés sur le plan trophique.

- **Sociétés humaines**

Le terme « sociétés humaines » embrasse ici l'ensemble des populations humaines fréquentant le massif des Alpes, temporairement ou à l'année. Les activités qu'elles y déplient peuvent être d'ordre économique, résidentiel et/ou récréatif.

• Socio-écosystèmes

Paysages, faune sauvage et sociétés humaines des Alpes françaises forment ici trois compartiments, qui interagissent pour former un socio-écosystème (Ostrom 2009). Celui-ci peut se définir comme un « système qui inclut les sous-systèmes sociaux (humains) et écologiques (biophysiques) en interaction mutuelle (Gallopin 1991), et reflète ainsi les interactions entre les écosystèmes, la biodiversité et les personnes » (Harrington et al 2010, p. 2778). Dans une approche de durabilité forte, ce concept souligne ainsi les interdépendances profondes entre sociétés humaines et systèmes écologiques (Grosinger 2021).

L’articulation entre les compartiments de ce socio-écosystème de montagne, et la place que peut y occuper le réensauvagement (ou *rewilding*), est illustrée sur la Figure 8.

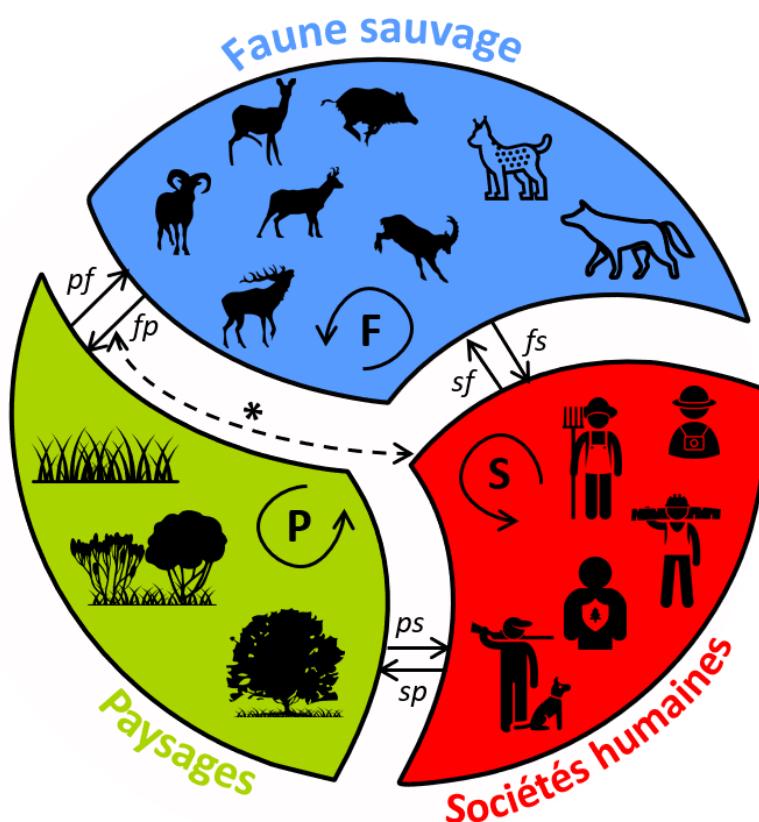


Figure 8 – Illustration du cadre conceptuel de la thèse. Les sous-systèmes se composent : pour la Faune sauvage, des ongulés (bouquetin, cerf élaphe, chamois, chevreuil, mouflon, sanglier) et carnivores (loup, lynx) ; pour les Paysages, des types de végétations qui composent les successions observées en montagne selon un gradient d’ouverture (prairies, fruticées, forêts...) ; pour les Sociétés humaines, des types d’acteurs impliqués dans la gestion des écosystèmes (élevage, sylviculture, chasse, tourisme, autorités administratives). Signification des abréviations et (*) : voir ci-après.

Les trois sous-systèmes ainsi articulés sont traversés de dynamiques internes (flèches *F*, *P*, *S*), et reliés par des interactions réciproques (flèches *fp*, *fs*, *pf*, *ps*, *sf*, *sp*), résumées dans le tableau suivant :

	Faune sauvage	Paysages	Sociétés humaines
Faune sauvage	<i>F</i> : les individus d'un même niveau trophique sont reliés par <u>compétition ou facilitation</u> (inter- ou intraspécifique). Les populations de grands carnivores et d'ongulés sont reliées par des <u>dynamiques proies-prédateurs</u> .	<i>fp</i> : les successions de végétation sont affectées par <u>l'herbivorie</u> des ongulés sauvages, elle-même modifiée en présence de prédateurs.	<i>fs</i> : la faune sauvage impose aux activités humaines des <u>contraintes</u> (dégâts sylvicoles, attaques de troupeaux...) ou <u>aménités</u> (prélèvement de gibier, observation animalière...).
Paysages	<i>pf</i> : la distribution des patches de végétation conditionne la <u>sélection d'habitat</u> par la faune sauvage, pour la nutrition ou la protection des individus.	<i>P</i> : les conditions pédoclimatiques déterminent le potentiel de <u>successions écologiques</u> entre patches de végétation.	<i>ps</i> : les différents types de végétation fournissent des <u>services matériels et immatériels</u> (fourrage, bois, protection...) aux sociétés humaines.
Sociétés humaines	<i>sf</i> : les activités affectent les populations de faune sauvage par <u>prélèvement</u> (chasse, protection des troupeaux) ou par <u>dérangement</u> (pratiques récréatives, bétail).	<i>sp</i> : les besoins des sociétés humaines conditionnent leur <u>gestion</u> des successions de végétation (pâturage, fauche, débroussaillage, sylviculture, libre évolution).	<i>S</i> : les différents acteurs économiques d'une société rurale interagissent par des <u>règles</u> et des <u>transactions</u> .

Ce cadre conceptuel vise à souligner les relations principales qui seront détaillées au fil de la thèse, en adoptant une représentation extrêmement simplifiée des mécanismes qui soutiennent les socio-écosystèmes d'altitude. Notamment, il n'aborde pas les relations d'ordre sociologique (perceptions mutuelles entre acteurs, relations de pouvoir...) et anthropologique (représentation des non-humains, etc.).

Nota bene : la posture adoptée ici, autant que le vocabulaire employé, trahissent une vision dualiste, héritée du naturalisme dont la science écologique est issue ([Descola 2005](#)). Bien qu'assumé, ce choix n'est pas sans conséquence sur le traitement du sujet, et sera plus amplement critiqué dans la suite du propos.

Enfin, la relation (*) matérialise la manière, originale, dont la thèse aborde la place du réensauvagement dans les socio-écosystèmes alpins : l'action des sociétés humaines sur les relations faune sauvage – paysages (*fp*, *pf*), et la rétroaction exercée en retour sur leurs activités.

B. Structure de la thèse et questions de recherche

L'objectif général de cette thèse est de répondre à la problématique générale suivante :

Problématique générale

Dans quelle mesure les trajectoires des socio-écosystèmes des Alpes françaises peuvent-elles être pensées dans les termes d'un réensauvagement ?

À cette fin, mon travail s'est attaché à aborder successivement plusieurs questions générales, que le contexte scientifique et le cadre conceptuel de la thèse conduisent à formuler ainsi :

Questions générales

Quelles sont les dynamiques, récentes et à venir, des relations entre paysages, faune sauvage et sociétés humaines dans les Alpes françaises ?

Comment leur connaissance peut-elle éclairer la gouvernance des socio-écosystèmes alpins ?

Le concept de réensauvagement peut-il s'intégrer à cette gouvernance, et si oui comment ?

Pour répondre à ces questions, la thèse s'articule en quatre chapitres selon le fil logique suivant : 1) **définir** le changement de paradigme représenté par le réensauvagement, 2) **comprendre** les dynamiques qui ont pu s'y rattacher sur le passé récent, 3) **prédir** en fonction les trajectoires possibles des socio-écosystèmes alpins, 4) **mettre en œuvre** le réensauvagement par l'actionnement des leviers économiques. Ces chapitres sont précédés d'une introduction générale et suivis d'une discussion générale. L'ensemble s'inscrit dans le cadre conceptuel illustré en [Figure 8](#).

Chaque chapitre se concentre ainsi sur des questions spécifiques :

Chapitre 1

Quelles sont les origines historiques et conceptuelles de la notion de réensauvagement ?

Quelles sont les inconnues et critiques qui s'y rattachent ?

Ce chapitre est adapté de la contribution à un rapport à paraître de l'Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques (EFESE), portant sur les ongulés sauvages.

Chapitre 2

Comment analyser les corrélations croisées entre trajectoires des populations de faune sauvage et des paysages de montagne ? Quels sont leurs déterminants climatiques et

anthropiques dans les Alpes françaises entre 1995 et 2015 ? Dans quelle mesure le concept de réensauvagement peut-il aider à les comprendre ?

Ce chapitre se présente sous la forme d'un article en anglais, prochainement soumis pour revue dans *Ecology and Evolution*.

Chapitre 3

Comment modéliser de manière dynamique les rétroactions entre végétation et populations d'un ongulé sauvage à l'échelle d'un massif ? Comment y intégrer différents scénarios de gestion des milieux naturels, et quels effets ont-ils sur les trajectoires paysagères ?

Ce chapitre se présente sous la forme d'un article en anglais, prochainement soumis pour revue dans *Journal of Applied Ecology*.

Chapitre 4

Que révèle la littérature académique sur les relations entre économie et réensauvagement ? Quels sont ses manques et les pistes d'approfondissement ?

Ce chapitre se présente sous la forme d'un article en anglais, prochainement soumis pour revue dans *Ambio*.

Une discussion finale clôt la thèse en mettant en perspective les contributions de chaque chapitre à la problématique générale, puis en abordant les limites d'une démarche pluridisciplinaire dans cet exercice, avant de conclure sur les différents apports qu'il esquisse pour l'action publique.

Références

- Abdala-Roberts, L., Puentes, A., Finke, D. L., Marquis, R. J., Montserrat, M., Poelman, E. H., Rasmann, S., Sentis, A., Dam, N. M., Wimp, G., Mooney, K., & Björkman, C. (2019). Trophic interactions: bridging species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 22(12), 2151–2167. <https://doi.org/10.1111/ele.13392>
- Albon, S. D., & Langvatn, R. (1992). Plant Phenology and the Benefits of Migration in a Temperate Ungulate. *Oikos*, 65(3), 502. <https://doi.org/10.2307/3545568>
- Alston, J. M., Maitland, B. M., Brito, B. T., Esmaeili, S., Ford, A. T., Hays, B., Jesmer, B. R., Molina, F. J., & Goheen, J. R. (2019). Reciprocity in restoration ecology: When might large carnivore reintroduction restore ecosystems? *Biological Conservation*, 234, 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.021>
- Anceau, C., Bergeon, J.P., Tardy, X., Caratti, G., Millisher, G., Siméon, D., Morand, A., Loison, A., Gaillard, J.M., Houstin, A., Duchamp, C., Richard, Q., Toïgo, C., & Maillard, D. (2015). La prédatation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects. *Faune sauvage*, 306, 21-36.
- ASPAS (Association pour la protection des animaux sauvages) (2022). Site internet consulté le 1^{er} octobre 2022 : <https://www.aspas-nature.org/nos-combats/>
- Atkinson, S. T., Cale, D., Pinder, A., Chambers, J. M., Halse, S. A., & Robson, B. J. (2021). Substantial long-term loss of alpha and gamma diversity of lake invertebrates in a landscape exposed to a drying climate. *Global Change Biology*, 27(23), 6263–6279. <https://doi.org/10.1111/gcb.15890>
- Ausilio, G., Sand, H., Måansson, J., Mathisen, K. M., & Wikner, C. (2021). Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes: The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 577963. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.577963>
- Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W. M., Sandom, C. J., Asner, G. P., & Svenning, J.-C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 847–855. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502545112>
- Ballon, P., Hamard, J.P., & Klein, F. (2005). Importance des dégâts de cervidés en forêt. Principaux acquis et recommandations suite à la mise en place d'un observatoire national. *Revue Forestière Française*, 5, 399-412.

- Ballon, P., Ginelli, L., & Vollet, D. (2012). Les services rendus par la chasse en France : regards croisés en écologie, économie et sociologie. *Revue Forestière Française*, 3. <https://doi.org/10.4267/2042/48439>
- Barnaud, C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., McKee, A., Reyes, J., Sirami, C., & Eastwood, A. (2021). Is forest regeneration good for biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate. *Environmental Science & Policy*, 120, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2021.02.012>
- Barraud, R. & Périgord, M. (2013). L'Europe ensauvagée : émergence d'une nouvelle forme de patrimonialisation de la nature ? *L'Espace Géographique*, 42(3), 254-269.
- Barraud, R., Andreu-Boussut, V., Chadenas, C., Portal, C., & Guyot, S. (2019). Ensauvagement et ré-ensauvagement de l'Europe : controverse et postures scientifiques. *Bulletin de l'Association de géographes français*, 96(2), 301–318. <https://doi.org/10.4000/bagf.5141>
- Barraud, R. (2020). Les références spatiales et temporelles des paysages forestiers du *rewilding* en Europe : imaginaires, discours et projets. *Projets de paysage*, 22, 1-20.
- Barry, J. M., Elbroch, L. M., Aiello-Lammens, M. E., Sarno, R. J., Seelye, L., Kusler, A., Quigley, H. B., & Grigione, M. M. (2019). Pumas as ecosystem engineers: ungulate carcasses support beetle assemblages in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Oecologia*, 189(3), 577–586. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4315-z>
- Bassi, E., Gazzola, A., Bongi, P., Scandura, M., & Apollonio, M. (2020). Relative impact of human harvest and wolf predation on two ungulate species in Central Italy. *Ecological Research*, 35(4), 662–674. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12130>
- Bautista, C., Revilla, E., Naves, J., Albrecht, J., Fernández, N., Olszańska, A., Adamec, M., Berezowska-Cnota, T., Ciucci, P., Groff, C., Häkkinen, S., Huber, D., Jerina, K., Jonozović, M., Karamanlidis, A. A., Palazón, S., Quenette, P.-Y., Rigg, R., Seijas, J., ... Selva, N. (2019b). Large carnivore damage in Europe: Analysis of compensation and prevention programs. *Biological Conservation*, 235, 308–316. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.019>
- Beguería, S., López-Moreno, J. I., Lorente, A., Seeger, M., & García-Ruiz, J. M. (2003). Assessing the Effect of Climate Oscillations and Land-use Changes on Streamflow in the Central Spanish Pyrenees. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32(4), 283–286. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.4.283>
- Beniston, M., Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic Change at High Elevation Sites: An Overview. In H. F. Diaz, M. Beniston, & R. S. Bradley (Eds.), *Climatic Change at High Elevation Sites* (pp. 1–19). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8905-5_1

- Beschta, R. L., Painter, L. E., Levi, T., & Ripple, W. J. (2016). Long-term aspen dynamics, trophic cascades, and climate in northern Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(4), 548–556. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0301>
- Bobiec, A., Kuijper, D. P. J., Niklasson, M., Romankiewicz, A., & Solecka, K. (2011). Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. *Forest Ecology and Management*, 262(5), 780–790. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.012>
- Bocedi, G., Palmer, S. C. F., Pe'er, G., Heikkinen, R. K., Matsinos, Y. G., Watts, K., & Travis, J. M. J. (2014). RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>
- Bocherens, H. (2018). The Rise of the Anthroposphere since 50,000 Years: An Ecological Replacement of Megaherbivores by Humans in Terrestrial Ecosystems? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00003>
- Boit, A., Martinez, N. D., Williams, R. J., & Gaedke, U. (2012). Mechanistic theory and modelling of complex food-web dynamics in Lake Constance: Mechanistic modelling of complex food web dynamics. *Ecology Letters*, 15(6), 594–602. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01777.x>
- Bonnivard, E. (2022). Rapport d'information déposé en application de l'article 145 du Règlement par la commission des finances, de l'économie générale et du contrôle budgétaire en conclusion des travaux d'une mission d'information relative aux conséquences financières et budgétaires de la présence des grands prédateurs sur le territoire national. Assemblée nationale, 5122, 108pp.
- Booth, H., Clark, M., Milner-Gulland, E. J., Ampsonah-Mensah, K., Antunes, A. P., Brittain, S., Castilho, L. C., Campos-Silva, J. V., Constantino, P. de A. L., Li, Y., Mandoloma, L., Nneji, L. M., Iponga, D. M., Moyo, B., McNamara, J., Rakotonarivo, O. S., Shi, J., Tagne, C. T. K., van Velden, J., & Williams, D. R. (2021). Investigating the risks of removing wild meat from global food systems. *Current Biology*, 31(8), 1788-1797.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.01.079>
- Borkowski, J., & Ukalska, J. (2008). Winter habitat use by red and roe deer in pine-dominated forest. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 468–475. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.013>

- Boronyak, L., Jacobs, B., & Wallach, A. (2020). Transitioning towards human–large carnivore coexistence in extensive grazing systems. *Ambio*, 49(12), 1982–1991. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01340-w>
- Boulangeat, I., Georges, D., & Thuiller, W. (2014a). FATE-HD: a spatially and temporally explicit integrated model for predicting vegetation structure and diversity at regional scale. *Global Change Biology*, 20(7), 2368–2378. <https://doi.org/10.1111/gcb.12466>
- Boulangeat, I., Georges, D., Dentant, C., Bonet, R., Van Es, J., Abdulhak, S., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2014b). Anticipating the spatio-temporal response of plant diversity and vegetation structure to climate and land use change in a protected area. *Ecography*, 37(12), 1230–1239. <https://doi.org/10.1111/ecog.00694>
- Brambilla, A., Von Hardenberg, A., Nelli, L., & Bassano, B. (2020). Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex *Capra ibex* in Europe. *Mammal Review*, 50(3), 267–277. <https://doi.org/10.1111/mam.12194>
- Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J. D., Stenseth, N. C., Andrew, C., & Mysterud, A. (2017). Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere*, 8(4). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1761>
- Camacho, O., Dobremez, L., & Capillon, A. (2008). Des broussailles dans les prairies alpines: Organisation spatiale de l'activité et pratiques des éleveurs en vallée d'Abondance (Haute-Savoie, France). *Revue de géographie alpine*, 96–3, 77–88. <https://doi.org/10.4000/rga.566>
- Cannone, N., Sgorbati, S., & Guglielmin, M. (2007). Unexpected Impacts of Climate Change on Alpine Vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7), 360–364.
- Carlson, B. Z., Renaud, J., Biron, P. E., & Choler, P. (2014). Long-term modeling of the forest–grassland ecotone in the French Alps: implications for land management and conservation. *Ecological Applications*, 24(5), 1213–1225. <https://doi.org/10.1890/13-0910.1>
- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2020). Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346(6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- CGET (Commissariat général à l'égalité des territoires) (2018). Schéma interrégional de massif des Alpes - Atlas cartographique 2018.

Chanteloup, L., & Perrin-Malterre, C. (2017). Sports de nature et trajectoires socio-culturelles des territoires de montagne : de la relation paysagère à la conquête des sommets. *La Montagne, territoire d'innovation*, LabEX ITEM; Université Grenoble Alpes, Grenoble, France. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-01443582>

Choler, P., Bayle, A., Carlson, B. Z., Randin, C., Filippa, G., & Cremonese, E. (2021). The tempo of greening in the European Alps: Spatial variations on a common theme. *Global Change Biology*, 27(21), 5614–5628. <https://doi.org/10.1111/gcb.15820>

Cislaghi, A., Giupponi, L., Tamburini, A., Giorgi, A., & Bischetti, G. B. (2019). The effects of mountain grazing abandonment on plant community, forage value and soil properties: observations and field measurements in an alpine area. *CATENA*, 181, 104086. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104086>

Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A., & Boyce, M. S. (2012). Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLoS ONE*, 7(11), e50611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050611>

Clark, T. J., & Hebblewhite, M. (2021). Predator control may not increase ungulate populations in the future: A formal meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 58(4), 812–824. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13810>

Cleland, E.L., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(7), 357-365.

Cochet, G. & Durand, S. (2018). Ré-ensauvageons la France. Plaidoyer pour une nature sauvage et libre. Arles, France, Actes Sud, 168pp.

Collantes, F. (2009). Rural Europe reshaped: the economic transformation of upland regions, 1850–2000¹. *The Economic History Review*, 62(2), 306–323. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0289.2008.00439.x>

Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X., & Cordonnier, T. (2010). What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? *Revue de Géographie Alpine*, 98–4. <https://doi.org/10.4000/rga.1317>

Couturier, M. (1942). L'ours brun dans les Alpes françaises. Sa chorologie actuelle. Le dernier ours tué (Maurienne, Savoie). Le dernier ours vu (Vercors, Drôme). *Revue de géographie alpine*, 30(4), 781–790. <https://doi.org/10.3406/rga.1942.4363>

Creel, S., Becker, M., Dröge, E., M'soka, J., Matandiko, W., Rosenblatt, E., Mweetwa, T., Mwape, H., Vinks, M., Goodheart, B., Merkle, J., Mukula, T., Smit, D., Sanguinetti, C., Dart, C., Christianson, D., & Schuette, P. (2019). What explains variation in the strength of behavioral responses to predation risk? A standardized test with large carnivore and ungulate guilds in

- three ecosystems. *Biological Conservation*, 232, 164–172.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.012>
- Cumming, D. H. M., & Cumming, G. S. (2003). Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in African savannas. *Oecologia*, 134(4), 560–568. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1149-4>
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.-M., Maillard, D., & Lopez, J.-F. (2012). Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35(1), 44–53. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06664.x>
- Defraiteur, L. (2019). Chasse de montagne et rapport à la faune sauvage dans le massif des Bauges : une pratique plurielle. Mémoire de recherche, Univ. Savoie-Mont Blanc, dir. Laine Chanteloup & Clémence Perrin-Malterre, 108pp.
- Delibez-Mateos, M., Barrio, I.C., Barbosa, A.M., Martínez-Solano, I., Fa, J.E., & Ferreira, C.C. (2019). Rewilding and the risk of creating new, unwanted ecological interactions. In. Pettorelli, N., Durant, S. & du Toit, J.T. (eds.). *Rewilding: 355-374, Cambridge: Cambridge University Press.*
- Descola, P. (2005). Par-delà nature et culture. Paris, France, Gallimard, coll. « Bibliothèque des sciences humaines » ; rééd. poche, Paris, Folio, 2016, 792 pp.
- Dobremez, L., Bray, F., & Borg, D. (2016). Principaux résultats de l'Enquête Pastorale 2012-2014 dans le massif des Alpes, IRSTEA, 86pp.
- Dong, J., & Anderson, L. J. (2022). Predicted impacts of global change on bottom-up trophic interactions in the plant-ungulate-wolf food chain in boreal forests. *Food Webs*, 33, e00253. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2022.e00253>
- Dorresteijn, I., Schultner, J., Nimmo, D. G., Fischer, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Kehoe, L., & Ritchie, E. G. (2015). Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814), 20151602. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1602>
- Douguédroit, A. (1981). Reafforestation in the French Southern Alps. *Mountain Research and Development*, 1(3/4), 245. <https://doi.org/10.2307/3673061>
- DRAAF AuRA (Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt Auvergne-Rhône-Alpes) (2020). Carte du zonage des secteurs identifiés au titre de l'équilibre sylvocynégétique – Région Auvergne-Rhône-Alpes.
- Dri, G. F., Fontana, C. S., & Dambros, C. de S. (2021). Estimating the impacts of habitat loss induced by urbanization on bird local extinctions. *Biological Conservation*, 256, 109064. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109064>

- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébaud, E., & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10(6), 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>
- Dumez R. (coord.), Arpin I., Hubert A., Legrand M., Lescureux N., Manceron V., Morizot B., & Mounet C. (2017). Expertise scientifique collective sur les aspects sociologiques, culturels et ethnologiques de la présence du loup en France. Expertise pour le Ministère de l'Environnement, de l'Énergie et de la Mer, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 67 pp.
- Duparc, A., Garel, M., Marchand, P., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2019). Revisiting the functional response in habitat selection for large herbivores: a matter of spatial variation in resource distribution? *Behavioral Ecology*, 30(6), 1725–1733. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz141>
- FESE (Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques) (2022, à paraître). Fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France.
- Ellis, E. C. (2021). Land Use and Ecological Change: A 12,000-Year History. *Annual Review of Environment and Resources*, 46(1), 1–33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012220-010822>
- Estel, S., Kuemmerle, T., Alcántara, C., Levers, C., Prishchepov, A., & Hostert, P. (2015). Mapping farmland abandonment and recultivation across Europe using MODIS NDVI time series. *Remote Sensing of Environment*, 163, 312–325. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.03.028>
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pikitch, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W., ... Wardle, D. A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333(6040), 301–306. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>
- Evangelista, A., Frate, L., Carranza, M. L., Attorre, F., Pelino, G., & Stanisci, A. (2016). Changes in composition, ecology and structure of high-mountain vegetation: a re-visitation study over 42 years. *AoB Plants*, 8, plw004. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw004>
- Falcucci, A., Maiorano, L., Tempio, G., Boitani, L., & Ciucci, P. (2013). Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. *Biological Conservation*, 158, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.029>
- Fan, Y., Chen, J., Shirkey, G., John, R., Wu, S. R., Park, H., & Shao, C. (2016). Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecological Processes*, 5(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s13717-016-0063-3>

- Farahbakhsh, I., Bauch, C. T., & Anand, M. (2022). Modelling coupled human–environment complexity for the future of the biosphere: strengths, gaps and promising directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1857), 20210382. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0382>
- Ferretti, F., & Mori, E. (2020). Displacement interference between wild ungulate species: does it occur? *Ethology Ecology & Evolution*, 32(1), 2–15. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1680447>
- Ferus (2022). Site internet consulté le 1^{er} octobre 2022 : <https://www.ferus.fr/actualite/coexistence-interview-avec-simon-merveille>
- Fleming, P. J. S. (2019). They might be right, but give no strong evidence that “trophic cascades shape recovery of young aspen in Yellowstone National Park”: A fundamental critique of methods. *Forest Ecology and Management*, 454, 117283. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.011>
- Fløjgaard, C., Pedersen, P. B. M., Sandom, C. J., Svenning, J., & Ejrnæs, R. (2022). Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 59(1), 18–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14047>
- FNC (Fédération nationale des chasseurs) (2008). La position des chasseurs français sur le loup. 3pp.
- Gallopin, G.C. (1991). Human dimensions of global change: linking the global and the local processes. *International Social Science Journal*, 13.
- García-Navas, V., Sattler, T., Schmid, H., & Ozgul, A. (2020). Temporal homogenization of functional and beta diversity in bird communities of the Swiss Alps. *Diversity and Distributions*, 26(8), 900–911. <https://doi.org/10.1111/ddi.13076>
- Garde, L., Dimanche, M., & Lasseur, J. (2014). Permanence et mutations de l’élevage pastoral dans les Alpes du Sud. *Revue de géographie alpine*, 102–2. <https://doi.org/10.4000/rga.2405>
- Garric, A. (2018, 19 février). Les méthodes de comptage des loups au cœur de la polémique avec les éleveurs. *Le Monde.fr*. Consulté le 15 octobre 2022, à l’adresse https://www.lemonde.fr/biodiversite/article/2018/02/19/les-methodes-de-comptage-des-loups-au-c-ur-de-la-polemique-avec-les-eleveurs_5259209_1652692.html
- Garrido, M., Hansen, S. K., Yaari, R., & Hawlena, H. (2022). A model selection approach to structural equation modelling: A critical evaluation and a road map for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(1), 42–53. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13742>
- Garrido, P., Edenuis, L., Mikusiński, G., Skarin, A., Jansson, A., & Thulin, C.-G. (2021). Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio*, 50(1), 101–112. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01320-0>

- Garrott, R. A., White, P. J., Becker, M. S., & Gower, C. N. (2008). Chapter 24 Apparent Competition and Regulation in a Wolf-Ungulate System. In *Terrestrial Ecology* (Vol. 3, pp. 519–540). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1936-7961\(08\)00224-8](https://doi.org/10.1016/S1936-7961(08)00224-8)
- Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 13.
- Gehr, B., Hofer, E. J., Ryser, A., Vimercati, E., Vogt, K., & Keller, L. F. (2018). Evidence for nonconsumptive effects from a large predator in an ungulate prey? *Behavioral Ecology*, 29(3), 724–735. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary031>
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment?. *Journal of vegetation science*, 18(4), 571-582.
- Geisser, H., & Reyer, H.-U. (2004). Efficacy of hunting, feeding, and fencing to reduce crop damage by wild boars. *Journal of Wildlife Management*, 68(4), 939–946. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0939:EOHFAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0939:EOHFAF]2.0.CO;2)
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., & Zimmermann, N. E. (2007). Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1–4), 93–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.001>
- Gervasi, V., Linnell, J. D. C., Berce, T., Boitani, L., Cerne, R., Cretois, B., Ciucci, P., Duchamp, C., Gastineau, A., Grente, O., Hilfiker, D., Huber, D., Iliopoulos, Y., Karamanlidis, A. A., Marucco, F., Mertzanis, Y., Männil, P., Norberg, H., Pagon, N., ... Gimenez, O. (2020). *Ecological and anthropogenic drivers of large carnivore depredation on sheep in Europe* [Preprint]. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2020.04.14.2041160>
- Gigliotti, L. C., Slotow, R., Hunter, L. T. B., Fattebert, J., Sholto-Douglas, C., & Jachowski, D. S. (2020). Context dependency of top-down, bottom-up and density-dependent influences on cheetah demography. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 449–459. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13099>
- Gillet, F. (2008). Modelling vegetation dynamics in heterogeneous pasture-woodland landscapes. *Ecological Modelling*, 217(1–2), 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.013>
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., & Mysterud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3), 699–710. <https://doi.org/10.1890/08-0576.1>
- Gogan, P.J.P., Barrett, R.H., Shook, W.W., & Kucera, T.E. (2001). Control of Ungulate Numbers in a Protected Area. *Wildlife Society Bulletin*, 29(4), 1075-1088.
- Grime, J.P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242, 344-347.

- Gripenberg, S., & Roslin, T. (2007). Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. *Oikos*, 116(2), 181–188. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15266.x>
- Grosinger, J. (2021). Les multiples aspects de la création de richesse dans un système socio-écologique des Alpes Françaises. Th. Science du Territoire, Grenoble.
- Gruas, L., Perrin-Malterre, C., & Loison, A. (2020). Aware or not aware? A literature review reveals the dearth of evidence on recreationists awareness of wildlife disturbance. *Wildlife Biology*, 2020(4), 1–16. <https://doi.org/10.2981/wlb.00713>
- Guerrero, A. M., Bennett, N. J., Wilson, K. A., Carter, N., Gill, D., Mills, M., Ives, C. D., Selinske, M. J., Larrosa, C., Bekessy, S., Januchowski-Hartley, F. A., Travers, H., Wyborn, C. A., & Nuno, A. (2018). Achieving the promise of integration in social-ecological research: a review and prospectus. *Ecology and Society*, 23(3), art38. <https://doi.org/10.5751/ES-10232-230338>
- Haeberli, W. & Hohmann, R. (2008). Climate, glaciers and permafrost in the Swiss Alps 2050: scenarios, consequences and recommendations. In: 9th International Conference on Permafrost, Fairbanks, Alaska, 29 June 2008 - 3 July 2008, 607-612.
- Hagen, Y. 1952. Rovfuglene och viltpleien. – Gyldendal Norsk forlag (in Norwegian).
- Harrington, R., Anton, C., Dawson, T. P., de Bello, F., Feld, C. K., Haslett, J. R., Kluvánková-Oravská, T., Kontogianni, A., Lavorel, S., Luck, G. W., Rounsevell, M. D. A., Samways, M. J., Settele, J., Skourtos, M., Spangenberg, J. H., Vandewalle, M., Zobel, M., & Harrison, P. A. (2010). Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2773–2790. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9834-9>
- Herfindal, I., Anderwald, P., Filli, F., Campell Andri, S., & Rempfler, T. (2019). Climate, competition and weather conditions drive vertical displacement and habitat use of an alpine ungulate in a highly topographic landscape. *Landscape Ecology*, 34(11), 2523–2539. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00902-y>
- Hilpold, A., Seeber, J., Fontana, V., Niedrist, G., Rief, A., Steinwandter, M., Tasser, E., & Tappeiner, U. (2018). Decline of rare and specialist species across multiple taxonomic groups after grassland intensification and abandonment. *Biodiversity and Conservation*, 27(14), 3729–3744. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1623-x>
- Hinojosa, L., Napoléone, C., Mouley, M., & Lambin, E. F. (2016a). The “mountain effect” in the abandonment of grasslands: Insights from the French Southern Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.032>

- Hinojosa, L., Lambin, E. F., Mzoughi, N., & Napoléone, C. (2016b). Place attachment as a factor of mountain farming permanence: A survey in the French Southern Alps. *Ecological Economics*, 130, 308–315. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.08.004>
- Hoag, D., Breck, S., Crooks, K., & Niemiec, B. (2022). Economic Consequences of the Wolf Comeback in the Western United States. *Western Economic Forum*, 20(1), 11.
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443–457. <https://doi.org/10.1007/BF00378733>
- Holt, R.D. (1977). Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197-229.
- Houghton, R.A., Hackler, J.L., & Lawrence, K.T. (1999). The U.S. Carbon Budget: Contributions from Land-Use. *Science*, 285, 574-578.
- Hubert, B., Meuret, M., & Bonnemaire, J. (2008). Shepherds, Sheep and Forest Fires: A Reconceptualization of Grazingland Management. In G. H. Hadorn, H. Hoffmann-Riem, S. Biber-Klemm, W. Grossenbacher-Mansuy, D. Joye, C. Pohl, U. Wiesmann, & E. Zemp (Eds.), *Handbook of Transdisciplinary Research* (pp. 103–126). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6699-3_7
- Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology*, 73(3), 724–732. <https://doi.org/10.2307/1940152>
- Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., Randi, E., Serafini, M., Torretta, E., & Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock? *Biological Conservation*, 195, 156–168. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.003>
- Inrae – LESSEM (2020). Rapport de phase 1 – Eléments de définition et de caractérisation des zones intermédiaires et des parcours préalpins des Préalpes françaises. Projet CEPAZ, 57 pp.
- IPBES (2018). Summary for policymakers of the regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. M. Fischer, M. Rounsevell, A. Torre-Marin Rando, A. Mader, A. Church, M. Elbakidze, V. Elias, T. Hahn, P.A. Harrison, J. Hauck, B. Martín-López, I. Ring, C. Sandström, I. Sousa Pinto, P. Visconti, N.E. Zimmermann and M. Christie (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 48 pp.
- IPBES (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 48 pp.

Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany: IPBES Secretariat.

IPBES (2022). Summary for policymakers of the thematic assessment of the sustainable use of wild species of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany: IPBES Secretariat.

Jacob, D., Kotova, L., Teichmann, C., Sobolowski, S. P., Vautard, R., Donnelly, C., Koutroulis, A. G., Grillakis, M. G., Tsanis, I. K., Damm, A., Sakalli, A., & van Vliet, M. T. H. (2018). Climate Impacts in Europe Under +1.5°C Global Warming. *Earth's Future*, 6(2), 264–285. <https://doi.org/10.1002/2017EF000710>

Jakoby, O., Lischke, H., & Wermelinger, B. (2019). Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). *Global Change Biology*, 25(12), 4048–4063. <https://doi.org/10.1111/gcb.14766>

Janeiro-Otero, A., Newsome, T. M., Van Eeden, L. M., Ripple, W. J., & Dormann, C. F. (2020). Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation*, 243, 108433. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108433>

Janis, C. (2008). An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates. In I. J. Gordon & H. H. T. Prins (Eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Vol. 195, pp. 21–45). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3_2

Johnson, H. E., Hebblewhite, M., Stephenson, T. R., German, D. W., Pierce, B. M., & Bleich, V. C. (2013). Evaluating apparent competition in limiting the recovery of an endangered ungulate. *Oecologia*, 171(1), 295–307. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2397-6>

Jung, K., & Threlfall, C. G. (2018). Trait-dependent tolerance of bats to urbanization: a global meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1885), 20181222. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1222>

Kauffman, M. J., Brodie, J. F., & Jules, E. S. (2010). Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology*, 91(9), 2742–2755. <https://doi.org/10.1890/09-1949.1>

Keenleyside, C., Tucker, G., & McConville, A. (2010). Farmland Abandonment in the EU: an Assessment of Trends and Prospects. *Institute for European Environmental Policy, London*.

König, H. J., Kiffner, C., Kramer-Schadt, S., Fürst, C., Keuling, O., & Ford, A. T. (2020). Human–wildlife coexistence in a changing world. *Conservation Biology*, 34(4), 786–794. <https://doi.org/10.1111/cobi.13513>

- Koslowski, M., Moran, D. D., Tisserant, A., Verones, F., & Wood, R. (2020). Quantifying Europe's biodiversity footprints and the role of urbanization and income. *Global Sustainability*, 3, e1. <https://doi.org/10.1017/sus.2019.23>
- Krauß, W., & Olwig, K. R. (2018). Special issue on pastoral landscapes caught between abandonment, rewilding and agro-environmental management. Is there an alternative future? *Landscape Research*, 43(8), 1015–1020. <https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1503844>
- Kreuzinger-Janik, B., Gansfort, B., & Ptatscheck, C. (2022). Population density, bottom-up and top-down control as an interactive triplet to trigger dispersal. *Scientific Reports*, 12(1), 5578. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09631-w>
- Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., & Jędrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36(12), 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., & Cromsigt, J. P. G. M. (2016). Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1625>
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. – Oxford Univ. Press
- Laundré, J. W., Hernández, L., & Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, 79(8), 1401–1409. <https://doi.org/10.1139/z01-094>
- Lavorel, S., Colloff, M. J., Locatelli, B., Gorddard, R., Prober, S. M., Gabillet, M., Devaux, C., Laforgue, D., & Peyrache-Gadeau, V. (2019). Mustering the power of ecosystems for adaptation to climate change. *Environmental Science & Policy*, 92, 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.11.010>
- Ledger, S.E.H., Rutherford, C.A., Benham, C., Burfield, I.J., Deinet, S., Eaton, M., Freeman, R., Gray C., Herrando, S., Puleston, H., Scott-Gatty, K., Staneva, A., & McRae, L. (2022). Wildlife Comeback in Europe: Opportunities and challenges for species recovery. Final report to Rewilding Europe by the Zoological Society of London, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL.
- Lee-Yaw, J. A., L. McCune, J., Pironon, S., & N. Sheth, S. (2022). Species distribution models rarely predict the biology of real populations. *Ecography*, 2022(6). <https://doi.org/10.1111/ecog.05877>

- Lengyel, S., Mester, B., Szabolcs, M., Szepesváry, C., Szabó, G., Polyák, L., Boros, Z., Mizsei, E., Málnás, K., Mérő, T. O., & Aradi, C. (2020). Restoration for variability: emergence of the habitat diversity paradigm in terrestrial ecosystem restoration. *Restoration Ecology*, 28(5), 1087–1099. <https://doi.org/10.1111/rec.13218>
- Lennox, R. J., Gallagher, A. J., Ritchie, E. G., & Cooke, S. J. (2018). Evaluating the efficacy of predator removal in a conflict-prone world. *Biological Conservation*, 224, 277–289. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.003>
- Lepart, J., Marty, P., & Rousset, O. (2000). Les conceptions normatives du paysage. Le cas des Grands Causses. *Nature Sciences Sociétés*, 8(4), 15–25. [https://doi.org/10.1016/S1240-1307\(01\)80003-0](https://doi.org/10.1016/S1240-1307(01)80003-0)
- Lescureux, N., & Linnell, J. D. C. (2010). Les montagnes sont-elles les derniers refuges des grands prédateurs? *Histoire des Alpes – Storia delle Alpi – Geschichte der Alpen*, 10, 195-210.
- Li, C., Sun, G., Caldwell, P. V., Cohen, E., Fang, Y., Zhang, Y., Oudin, L., Sanchez, G. M., & Meentemeyer, R. K. (2020). Impacts of Urbanization on Watershed Water Balances Across the Conterminous United States. *Water Resources Research*, 56(7). <https://doi.org/10.1029/2019WR026574>
- Lindeman, R.L. (1942). The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, 23(4), 399-417.
- Linnell, J. D. C. & Cretois, B. (2018). Research for AGRI Committee – The revival of wolves and other large predators and its impact on farmers and their livelihood in rural regions of Europe, European Parliament, Policy Department for Structural and Cohesion Policies, Brussels.
- Linnell, J. D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., & Kaltenborn, B. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe’s Anthropocene. *Biological Conservation*, 244, 108500. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108500>
- Llaneza, L., López-Bao, J. V., & Sazatornil, V. (2012). Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes: Wolves in human-dominated landscapes. *Diversity and Distributions*, 18(5), 459–469. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00869.x>
- Lorand, C., Robert, A., Gastineau, A., Mihoub, J.-B., & Bessa-Gomes, C. (2022). Effectiveness of interventions for managing human-large carnivore conflicts worldwide: Scare them off, don’t remove them. *Science of The Total Environment*, 838, 156195. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156195>

- Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., & Kirby, K. J. (2015). Rewilding: Science, Practice, and Politics. *Annual Review of Environment and Resources*, 40(1), 39–62. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021406>
- Louvrier, J., Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Chambert, T., Miller, D., Zimmermann, F., Marboutin, E., Molinari, P., Müller, O., Černe, R., & Gimenez, O. (2019). Use of ambiguous detections to improve estimates from species distribution models. *Conservation Biology*, 33(1), 185–195. <https://doi.org/10.1111/cobi.13191>
- Magliocca, N. R., Ellis, E. C., Allington, G. R. H., de Bremond, A., Dell'Angelo, J., Mertz, O., Messerli, P., Meyfroidt, P., Seppelt, R., & Verburg, P. H. (2018). Closing global knowledge gaps: Producing generalized knowledge from case studies of social-ecological systems. *Global Environmental Change*, 50, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.03.003>
- Malavasi, M., Carranza, M. L., Moravec, D., & Cutini, M. (2018). Reforestation dynamics after land abandonment: a trajectory analysis in Mediterranean mountain landscapes. *Regional Environmental Change*, 18(8), 2459–2469. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1368-9>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015). Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology*, 26(2), 472–482. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru212>
- Marchand, P., Redjadj, C., Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., & Loison, A. (2013). Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition: Mouflon diet composition and variation. *Mammal Review*, 43(4), 275–291. <https://doi.org/10.1111/mam.12000>
- Maris, V. (2018). La part sauvage du monde. Paris, France, Seuil, Coll. Anthropocène, 259 pp.
- Marrotte, R. R., Patterson, B. R., & Northrup, J. M. (2022). Harvest and density-dependent predation drive long-term population decline in a northern ungulate. *Ecological Applications*, 32(6). <https://doi.org/10.1002/eap.2629>
- Marshall, K. N., Hobbs, N. T., & Cooper, D. J. (2013). Stream hydrology limits recovery of riparian ecosystems after wolf reintroduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122977. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2977>
- Martin, J.L., Chamaillé-Jammes, S., & Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3), 782–801. <https://doi.org/10.1111/brv.12587>
- Martin, J., Vourc'h, G., Bonnot, N., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Lourtet, B., Goulard, M., Hoch, T., Plantard, O., Hewison, A. J. M., & Morellet, N. (2018). Temporal shifts in landscape

- connectivity for an ecosystem engineer, the roe deer, across a multiple-use landscape. *Landscape Ecology*, 33(6), 937–954. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0641-0>
- Mathevet, R. & Béchet, A. (2020). Politiques du flamant rose. Vers une écologie du sauvage. Marseille, France, Wildproject, Coll. Le monde qui vient, 139 pp.
- Mauz, I. (2002). Gens, cornes et crocs. Relations hommes-animaux et conceptions du monde, en Vanoise, au moment de l'arrivée des loups. Th. Sciences de l'Homme et Société, ENGREF (AgroParisTech).
- McNaughton, S. J. (1984). Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist*, 124(6), 863–886. <https://doi.org/10.1086/284321>
- Melis, C., Jędrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K. A., Jędrzejewski, W., Linnell, J. D. C., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sagaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvyrka, M., Sidorovich, V. E., ... Zhyla, S. (2009). Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 18(6), 724–734. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00480.x>
- Melo-Merino, S. M., Reyes-Bonilla, H., & Lira-Noriega, A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415, 108837. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108837>
- Meltzer, D. J. (2020). Overkill, glacial history, and the extinction of North America's Ice Age megafauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(46), 28555–28563. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015032117>
- Meriggi, A., Dagradi, V., Dondina, O., Perversi, M., Milanesi, P., Lombardini, M., Raviglione, S., & Repossi, A. (2015). Short-term responses of wolf feeding habits to changes of wild and domestic ungulate abundance in Northern Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 27(4), 389–411. <https://doi.org/10.1080/03949370.2014.986768>
- Merkle, J. A., Monteith, K. L., Aikens, E. O., Hayes, M. M., Hersey, K. R., Middleton, A. D., Oates, B. A., Sawyer, H., Scurlock, B. M., & Kauffman, M. J. (2016). Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1833), 20160456. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0456>
- Meuret, M., Garde, L., Moulin, C.-H., Nozières-Petit, M.-O., & Vincent, M. (2018). Élevage et loups en France : historique, bilan et pistes de solution. *INRA Productions Animales*, 30(5), 465–478. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.5.2277>

- MHN Lyon (Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon) (2001). Activité du Centre de conservation et d'étude des collections du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon. *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon - Centre de conservation et d'étude des collections*, 2, 107-117.
- Morera, A., Martínez de Aragón, J., De Cáceres, M., Bonet, J. A., & de-Miguel, S. (2022). Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 319, 108918. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108918>
- Morizot, B. (2016). Les diplomates. Cohabiter avec les loups sur une autre carte du vivant. Wildproject, Coll. Domaine sauvage, Marseille, France, 314 pp.
- Morizot, B. (2020). Raviver les braises du vivant. Un front commun. Arles, France, Actes Sud / Wildproject, Coll. Domaine du possible, 200 pp.
- Motta, R., & Nola, P. (2001). Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 219-230.
- MTES (Ministère de la transition écologique et solidaire) & MAA (Ministère de l'agriculture et de l'alimentation) (2018). Plan national d'actions 2018-2023 sur le loup et les activités d'élevage. 100pp.
- Mysterud, A., & Østbye, E. (1999). Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2), 385-394.
- Ng'weno, C. C., Buskirk, S. W., Georgiadis, N. J., Gituku, B. C., Kibungei, A. K., Porensky, L. M., Rubenstein, D. I., & Goheen, J. R. (2019). Apparent Competition, Lion Predation, and Managed Livestock Grazing: Can Conservation Value Be Enhanced? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 123. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00123>
- Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., & Sanders, N. J. (2016). Rewilding is the new Pandora's box in conservation. *Current Biology*, 26(3), R87–R91. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.044>
- Okarma, H., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Krasiński, Z. A., & Miłkowski, L. (1995). The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, 40, 197–217. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.95-20>
- Ostrom, E. (2009). A General Framework for Analyzing Sustainability of Social-Ecological Systems. *Science*, 325(5939), 419–422. <https://doi.org/10.1126/science.1172133>

- Palmegiani, I., Gazzola, A., & Apollonio, M. (2013). Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park. *Folia Zoologica*, 62(1), 59–66. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a9.2013>
- Panebianco, A., Gregorio, P. F., Schroeder, N. M., Marozzi, A., Ovejero, R., Heidel, L., Peña, F., Leggieri, L. R., Taraborelli, P. A., & Carmanchahi, P. D. (2022). Where are the males? The influence of bottom-up and top-down factors and sociability on the spatial distribution of a territorial ungulate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(1), 10. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03104-2>
- Pascual-Rico, R., Morales-Reyes, Z., Aguilera-Alcalá, N., Olszańska, A., Sebastián-González, E., Naidoo, R., Moleón, M., Lozano, J., Botella, F., von Wehrden, H., Martín-López, B., & Sánchez-Zapata, J. A. (2021). Usually hated, sometimes loved: A review of wild ungulates' contributions to people. *Science of The Total Environment*, 801, 149652. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149652>
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J. L. B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, R. F., Ghosn, D., Holten, J. I., Kanka, R., Kazakis, G., Kollár, J., Larsson, P., Moiseev, P., Moiseev, D., Molau, U., ... Grabherr, G. (2012). Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science*, 336(6079), 353–355. <https://doi.org/10.1126/science.1219033>
- Pellissier, L., Descombes, P., Hagen, O., Chalmandrier, L., Glauser, G., Kergunteuil, A., Defossez, E., & Rasmann, S. (2018). Growth-competition-herbivore resistance trade-offs and the responses of alpine plant communities to climate change. *Functional Ecology*, 32(7), 1693–1703. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13075>
- Peterken, G. F. (1996). Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P. A., Durant, S. M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C. J., Wentworth, J., & du Toit, J. T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13082>
- Pinton F., Alphandéry P., Billaud J-P., Deverre C., Fortier A., & Geniaux G. (2007). La construction du réseau Natura 2000 en France. *La Documentation française*, Coll. L'environnement en question, Paris, France, 249pp.
- Pires, M. M., Guimarães, P. R., Galetti, M., & Jordano, P. (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41(1), 153–163. <https://doi.org/10.1111/ecog.03163>

- Poggianto, G., Münkemüller, T., Bystrova, D., Arbel, J., Clark, J. & Thuiller, W. (2021). On the interpretations of joint modelling in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 36(5), 391-401.
- Pointereau, P., Coulon, F., Girard, P., Lambotte, M., Stuczynski, T., Ortega, V. S., Anguiano, E., Bamps, C., & Terres, J.-M. (2008). Analysis of Farmland Abandonment and the Extent and Location of Agricultural Areas that are Actually Abandoned or are in Risk to be Abandoned. *JRC Scientific and Technical Reports*, 208pp.
- Polhill, J. G., Filatova, T., Schlüter, M., & Voinov, A. (2016). Modelling systemic change in coupled socio-environmental systems. *Environmental Modelling & Software*, 75, 318–332. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2015.10.017>
- Pricope, N. G., Cassidy, L., Gaughan, A. E., Salerno, J. D., Stevens, F. R., Hartter, J., Drake, M., & Mupeta-Muyamwa, P. (2020). Addressing Integration Challenges of Interdisciplinary Research in Social-Ecological Systems. *Society & Natural Resources*, 33(3), 418–431. <https://doi.org/10.1080/08941920.2019.1680783>
- Proudman, N. J., Churski, M., Bubnicki, J. W., Nilsson, J.-Å., & Kuijper, D. P. J. (2021). Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. *Wildlife Research*, 48(2), 163. <https://doi.org/10.1071/WR20059>
- Purugganan, M.D. (2022). What is domestication? *Trends in Ecology and Evolution*, 37(8), 663–671.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annual Review of Ecological Systems*, 15, 523-575.
- Quétier, F. (2006). Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres : application aux prairies subalpines de Villar d'Arène, France. Th. Ecologie, Montpellier.
- Randon, M., Bonenfant, C., Michallet, J., Chevrier, T., Toïgo, C., Gaillard, J., & Valeix, M. (2020). Population responses of roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves. *Population Ecology*, 62(2), 244–257. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12043>
- Ravenelle, J., & Nyhus, P. J. (2017). Global patterns and trends in human-wildlife conflict compensation: Human-Wildlife Conflict. *Conservation Biology*, 31(6), 1247–1256. <https://doi.org/10.1111/cobi.12948>
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., & Saïd, S. (2014). Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE*, 9(2), e84756. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084756>

- Reimoser, F., & Gossow, H. (1996). Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest Ecology and Management*, 88(1–2), 107–119. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03816-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03816-9)
- Renner, I. W., Elith, J., Baddeley, A., Fithian, W., Hastie, T., Phillips, S. J., Popovic, G., & Warton, D. I. (2015). Point process models for presence-only analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 366–379. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12352>
- Rewilding Europe (2021). Making Europe a wilder place – Annual Review 2021. 108 pp.
- Riginos, C., & Grace, J. B. (2008). Savanna Tree Density, Herbivores, And The Herbaceous Community: Bottom-Up Vs. Top-Down Effects. *Ecology*, 89(8), 2228–2238. <https://doi.org/10.1890/07-1250.1>
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems? *BioScience*, 54(8), 755. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0755:WATEOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0755:WATEOF]2.0.CO;2)
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2012). Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *European Journal of Wildlife Research*, 58(4), 733–742. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0623-5>
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhausen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Romero-Calcerrada, R., & Perry, G. L. W. (2004). The role of land abandonment in landscape dynamics in the SPA ‘Encinares del río Alberche y Cofio, Central Spain, 1984–1999. *Landscape and Urban Planning*, 66(4), 217–232. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00112-9](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00112-9)
- Rosenthal, G., Mengel, A., & Reif, A. (2015). *Umsetzung des 2 % - Ziels für Wildnisgebiete aus der Nationalen Biodiversitätsstrategie: Abschlussbericht des gleichnamigen F+E-Vorhabens (FKZ 3512 85 0300 unter Integration von Zusatzauswertungen, FK>Z 3515 85 0900)*. Bundesamt für Naturschutz.
- Roudaut, F., Aussibal, G., Beylier, B., Garde, L. & Gautier, D. (2007). La broussaille, un atout pour le pâturage. *Rencontres autour des recherches sur les ruminants*, 14, 161-164.
- Saltré, F., Chadoeuf, J., Peters, K. J., McDowell, M. C., Friedrich, T., Timmermann, A., Ulm, S., & Bradshaw, C. J. A. (2019). Climate-human interaction associated with southeast Australian megafauna extinction patterns. *Nature Communications*, 10(1), 5311. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13277-0>

- Sartorello, Y., Pastorino, A., Bogliani, G., Ghidotti, S., Viterbi, R., & Cerrato, C. (2020). The impact of pastoral activities on animal biodiversity in Europe: A systematic review and meta-analysis. *Journal for Nature Conservation*, 56, 125863. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125863>
- Scherer, G., Löffler, F., & Fartmann, T. (2021). Abandonment of traditional land use and climate change threaten the survival of an endangered relict butterfly species. *Insect Conservation and Diversity*, 14(5), 556–567. <https://doi.org/10.1111/icad.12485>
- Schoener, T.W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369–404.
- Schulze, K. A., Rosenthal, G., & Peringer, A. (2018). Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling*, 379, 10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.002>
- Shugart, H. H., Wang, B., Fischer, R., Ma, J., Fang, J., Yan, X., Huth, A., & Armstrong, A. H. (2018). Gap models and their individual-based relatives in the assessment of the consequences of global change. *Environmental Research Letters*, 13(3), 033001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaaacc>
- Sinclair, A. R. E., & Krebs, C. J. (2002). Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1425), 1221–1231. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1123>
- Soulé, M. E. & Noss, R. (1998). Rewilding and biodiversity: Complementary goals for continental conservation. *Wild Earth*, 8, 18–28.
- Spake, R., Bellamy, C., Gill, R., Watts, K., Wilson, T., Ditchburn, B., & Eigenbrod, F. (2020). Forest damage by deer depends on cross-scale interactions between climate, deer density and landscape structure. *Journal of Applied Ecology*, 57(7), 1376–1390. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13622>
- Speed, J. D. M., Austrheim, G., Kolstad, A. L., & Solberg, E. J. (2019). Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time. *PLOS ONE*, 14(5), e0217166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217166>
- Stahl, P., & Vandel, J.-M. (1998). Distribution of the Lynx in the French Alps. *Hystrix*, 10(1), 3-15.
- Steger, C., Hirsch, S., Cosgrove, C., Inman, S., Nost, E., Shinbrot, X., Thorn, J. P. R., Brown, D. G., Grêt-Regamey, A., Müller, B., Reid, R. S., Tucker, C., Weibel, B., & Klein, J. A. (2021). Linking model design and application for transdisciplinary approaches in social-ecological systems. *Global Environmental Change*, 66, 102201. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2020.102201>

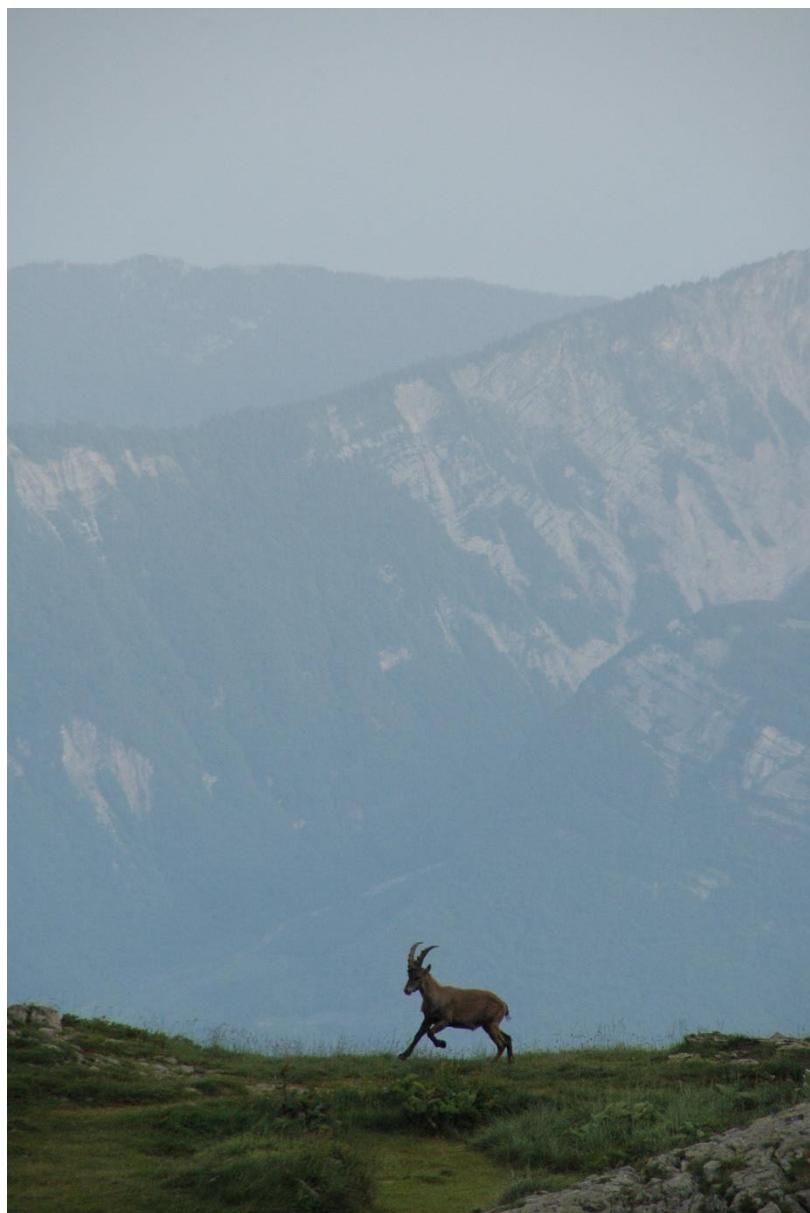
- Strijker, D. (2005). Marginal lands in Europe—causes of decline. *Basic and Applied Ecology*, 6(2), 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.01.001>
- Stürck, J., Levers, C., van der Zanden, E. H., Schulp, C. J. E., Verkerk, P. J., Kuemmerle, T., Helming, J., Lotze-Campen, H., Tabeau, A., Popp, A., Schrammeijer, E., & Verburg, P. (2015). Simulating and delineating future land change trajectories across Europe. *Regional Environmental Change*, 18(3), 733–749. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0876-0>
- Sutherland, W. J. (2002). Openness in management. *Nature*, 418(6900), 834–835. <https://doi.org/10.1038/418834a>
- Svenning, J.-C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W., & Vera, F. W. M. (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 898–906. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>
- Symes, W. S., Edwards, D. P., Miettinen, J., Rheindt, F. E., & Carrasco, L. R. (2018). Combined impacts of deforestation and wildlife trade on tropical biodiversity are severely underestimated. *Nature Communications*, 9(1), 4052. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06579-2>
- Tasser, E., Mader, M., & Tappeiner, U. (2003). Effects of land use in alpine grasslands on the probability of landslides. *Basic and Applied Ecology*, 4(3), 271–280. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00153>
- Thorn, J. P. R., Klein, J. A., Steger, C., Hopping, K. A., Capitani, C., Tucker, C. M., Nolin, A. W., Reid, R. S., Seidl, R., Chitale, V. S., & Marchant, R. (2020). A systematic review of participatory scenario planning to envision mountain social-ecological systems futures. *Ecology and Society*, 25(3), art6. <https://doi.org/10.5751/ES-11608-250306>
- Thuiller, W., Guéguen, M., Bison, M., Duparc, A., Garel, M., Loison, A., Renaud, J., & Poggiato, G. (2018). Combining point-process and landscape vegetation models to predict large herbivore distributions in space and time-A case study of *Rupicapra rupicapra*. *Diversity and Distributions*, 24(3), 352–362. <https://doi.org/10.1111/ddi.12684>
- Tixier, H., & Duncan, P. (1996). Are European Roe Deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'écologie (Terre Vie)*, 51, 3–17.
- Tooker, J. F., & Parsons, K. A. (2021). Newer characters, same story: neonicotinoid insecticides disrupt food webs through direct and indirect effects. *Current Opinion in Insect Science*, 46, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.02.013>
- Turvey, S.J., & Crees, J.J. (2019). Extinction in the Anthropocene. *Current Biology*, 29, 982–986.

- Ulanowicz, R. E., Holt, R. D., & Barfield, M. (2014). Limits on ecosystem trophic complexity: insights from ecological network analysis. *Ecology Letters*, 17(2), 127–136. <https://doi.org/10.1111/ele.12216>
- Unkule, M., Piedallu, C., Balandier, P., & Courbaud, B. (2022). Climate and ungulate browsing impair regeneration dynamics in spruce-fir-beech forests in the French Alps. *Annals of Forest Science*, 79(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01126-y>
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., Hetherington, D., Karamanlidis, A. A., Krofel, M., Kuehl, H. S., Linnell, J. D. C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., ... Heurich, M. (2020). Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*, 260, 110068. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>
- Vera, F. W. M. (2000). Grazing ecology and forest history. Wallingford, UK: CAB International.
- Vera, F. W. M. (2009). Large-scale nature development – the Oostvaardersplassen. *British Wildlife*, 28-36.
- Vera, F. W. M., Bakker, E. S., & Olff, H. (2006). Large herbivores: missing partners of western European light-demanding tree and shrub species? In K. Danell, R. Bergström, P. Duncan, & J. Pastor (Eds.), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (1st ed., pp. 203–231). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511617461.009>
- Veyret, P. (1972). L'agriculture de montagne dans les Alpes françaises : Le problème de la survie. *Revue de géographie alpine*, 60(1), 5-24.
- Villoslada Peciña, M., Ward, R. D., Bunce, R. G. H., Sepp, K., Kuusemets, V., & Luuk, O. (2019). Country-scale mapping of ecosystem services provided by semi-natural grasslands. *Science of The Total Environment*, 661, 212–225. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.174>
- Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strelbel, N., Schmidt, B. R., Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, N. G., & Lenoir, J. (2021). Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*, 96(5), 1816–1835. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>

- Vospernik, S., & Reimoser, S. (2008). Modelling changes in roe deer habitat in response to forest management. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 530–545. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.036>
- Weisberg, P. J., & Bugmann, H. (2003). Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecology and Management*, 181(1–2), 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00123-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00123-3)
- Whitehouse, N. J., & Smith, D. (2010). How fragmented was the British Holocene wildwood? Perspectives on the “Vera” grazing debate from the fossil beetle record. *Quaternary Science Reviews*, 29(3–4), 539–553. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.10.010>
- Whittaker, R. H. (1977). Animal effects on plant species diversity. In *Vegetation und Fauna. Berichte der Internationalen Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*, ed. R. Tüxen. Vaduz: Cramer, pp. 409–25.
- Wilkinson, C. E., McInturff, A., Miller, J. R. B., Yovovich, V., Gaynor, K. M., Calhoun, K., Karandikar, H., Martin, J. V., Parker-Shames, P., Shawler, A., Van Scyoc, A., & Brashares, J. S. (2020). An ecological framework for contextualizing carnivore–livestock conflict. *Conservation Biology*, 34(4), 854–867. <https://doi.org/10.1111/cobi.13469>
- Williams, J. W. (2022). Bottom-up versus top-down megafauna–vegetation interactions in ancient Beringia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(5), e2121734119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121734119>
- Wolf, A., Doughty, C. E., & Malhi, Y. (2013). Lateral Diffusion of Nutrients by Mammalian Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *PLoS ONE*, 8(8), e71352. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071352>
- Wolf, E. C., Cooper, D. J., & Hobbs, N. T. (2007). Hydrologic Regime And Herbivory Stabilize An Alternative State In Yellowstone National Park. *Ecological Applications*, 17(6), 1572–1587. <https://doi.org/10.1890/06-2042.1>
- Wu, J. (2008). Landscape Ecology. Editors: Sven Erik Jørgensen, Brian D. Fath, *Encyclopedia of Ecology*, Academic Press, 2103–2108.
- Yoccoz, N. G., Delestrade, A., & Loison, A. (2010). Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins : comment les mettre en évidence et les prévoir ? *Revue de Géographie Alpine*, 98-4.
- Zlatanova, D., Ahmed, A., Valasseva, A., & Genov, P. (2014). Adaptive Diet Strategy of the Wolf (*Canis lupus L.*) in Europe: a Review. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66(4), 439–452.

Chapitre 1

Réensauvagement et ongulés sauvages : mise en perspective



« Ce sur quoi il faut mettre la focale, ce n'est pas sur nous, c'est sur les dynamiques du vivant. [...] Parfois cela implique de ne pas y toucher, et parfois cela implique d'intervenir pour que ses fonctionnalités reviennent. [...] Action ou non-action sont inféodées à l'ambition de laisser s'exprimer les dynamiques du milieu, et ses potentiels évolutifs. »

- MORIZOT, *Raviver les braises du vivant*

Page précédente : Bouquetin, massif de Belledonne.

Préambule

Le chapitre suivant provient d'une contribution originale au rapport de l'Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques (EFESE) sur les ongulés sauvages, que j'ai rédigée en avril 2021, et dont le contenu a depuis été retravaillé en vue de sa publication par le Ministère chargé de l'environnement en 2022.

C'est pourquoi ce chapitre, tout en gardant une visée introductory, se focalise sur l'exemple des ongulés sauvages pour illustrer le concept de réensauvagement. Ce choix s'explique autant par le rôle central de cette guilde dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Cromsigt et al 2018), que par la place qu'elle occupe dans la littérature académique associée au réensauvagement (Perino et al 2019).

Les objectifs de restauration écologique connaissent aujourd’hui une montée en puissance à l’échelle mondiale (UNEP 2021) ; leur définition et leur mise en pratique imposent de s'accorder sur un état de référence pour les écosystèmes (McDonald et al 2016). Celui-ci peut s'appuyer sur la connaissance des milieux tels qu'ils étaient avant l'accélération de leur dégradation par les humains (Anthropocène), voire avant que ceux-ci ne se sédentarisent et n'impriment leurs premiers impacts sur la biodiversité, au début de l'Holocène (Lorimer et al 2015). En dépit des incertitudes qui continuent à les entourer (Kopnina et al 2019), une partie de la littérature en conservation s'est ainsi constituée autour des hypothèses de Vera (voir [Introduction générale](#)), et plus généralement autour du constat de défaunation massive connue depuis le Pléistocène (Svenning et al 2019, Lundgren et al 2020), pour proposer le renforcement ou l'introduction de populations animales comme outil de restauration écologique (Garrido et al 2020, Fløjgaard et al 2021).

I. L'herbivorie des ongulés sauvages comme outil de restauration écologique ?

L'arrivée du réensauvagement dans le paysage de la conservation

A. Eléments de définition

Pour qualifier les actions de restauration centrées sur la spontanéité des processus écologiques, plutôt qu'à un état fixe des milieux, le concept de *réensauvagement* rencontre un intérêt croissant auprès de la communauté scientifique (Pettorelli et al 2018). Il repose sur une intervention humaine minimale, destinée à conduire les écosystèmes vers un état dynamique

« auto-régulé », à partir d'un rétablissement de la complexité trophique, des connectivités écologiques et du régime de perturbations (Perino et al 2019). Lorsque certains processus, comme l'herbivorie sauvage, ont fortement régressé dans un système d'étude, « réensauvager » ce système consiste donc par exemple à restaurer la guilde elle-même à l'origine de ce processus, par exemple celle des méso- à mégaherbivores, plutôt qu'à recourir à une intervention régulière par l'homme (fauche ou pâturage). Cette voie de restauration peut, selon les cas, s'appuyer sur un état de référence antérieur à l'action de l'homme (eg. prés-bois du Pléistocène européen) (Garrido et al 2020), ce que suggère le préfixe « re » (Pettorelli et al 2018), ou au contraire s'inscrire dans une perspective « ouverte » et entièrement affranchie des objectifs de gestion (*open-ended restoration*, soit « restauration à visée ouverte ») (Hughes et al 2012). Dans les deux cas, l'objectif de la restauration porte sur la trajectoire des écosystèmes, davantage que sur l'arbitraire d'un choix d'espèces patrimoniales qui caractérise la conservation « traditionnelle » (Moorhouse et Sandom 2015 ; voir cependant van Meerbeek et al 2019 pour la complémentarité entre ces approches).

Plusieurs auteurs soulignent la difficulté de dégager une définition unifiée d'un concept aussi complexe que le réensauvagement (Jørgensen 2015). La plus récente tentative de définition à visée consensuelle, fruit d'une large synthèse mandatée par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), ne fait cependant pas l'économie du concept de « nature » :

« Réensauvagement : processus de reconstruire, après une forte perturbation humaine, un écosystème naturel en restaurant les processus naturels et le réseau alimentaire entier ou quasi-entier, à tous les niveaux trophiques, comme un écosystème auto-entretenu et résilient, à partir d'êtres vivants qui auraient été présents si la perturbation n'avait pas eu lieu. Ceci impliquera un changement de paradigme dans la relation entre les humains et la nature. L'objectif ultime du réensauvagement est la restauration d'écosystèmes natifs et fonctionnels, contenant l'étendue totale des espèces à tous les niveaux trophiques, tout en réduisant le contrôle et les pressions humaines. (C)es écosystèmes devraient, là où c'est possible, être auto-entretenus, ne requérant aucune ou un minimum d'intervention (ie *natura naturans*, ou « la nature faisant ce que fait la nature »), en reconnaissant que les écosystèmes sont dynamiques et non statiques » (Carver et al 2021, trad. pers.).

B. Historique du concept

1. Du plaidoyer pour la wilderness...

Bien que les contributions récentes sur le sujet s'attachent à la notion de *wildness*,

entendue comme l'« autonomie des processus naturels » (Perino et al 2019), le concept de réensauvagement trouve pourtant ses origines dans le mythe états-unien de *wilderness*⁴ (Barraud et Périgord 2013). Celui-ci, pensé au XIX^e siècle par Henry David Thoreau et John Muir comme l'essence des derniers espaces sauvages devant le front pionnier américain, sert d'inspiration aux premiers parcs nationaux (Yellowstone, 1872) avant d'être entériné par le *Wilderness Act* de 1964 (Cronon 1995, Jørgensen 2015). Il trouve sa résurgence en 1990 dans la première définition de *rewild*, comme « revenir à un état sauvage et plus naturel » (OED 2014), puis en 1991 dans le *Wildlands Project* nord-américain (Lorimer et al 2015). Le réensauvagement, en tant qu'approche distincte en conservation, gagne ensuite en visibilité autour du triptyque « *Cores, Carnivores and Corridors* », illustré par la réintroduction du loup gris à Yellowstone (Soulé et Noss 1998). Généralisé à l'ensemble des processus écologiques, comme la dispersion de graines ou l'herbivorie, le concept gagne progressivement l'attention de la communauté scientifique (Lorimer et al 2015), notamment en Europe où il propose de tirer parti des espaces touchés par la déprise agricole (Jørgensen 2015) en laissant parfois de côté l'importance des prédateurs (Corlett 2016). En parallèle, il essaime rapidement dans l'activisme environnementaliste du continent, par la mise en réseau ou la création d'ONG dédiées à la mise en pratique des principes du réensauvagement : *Large Herbivore Network* (1998), *Rewilding Europe* (2009), etc. Porté enfin par une visibilité croissante à l'international, le réensauvagement fait désormais l'objet d'un groupe de travail dédié de l'IUCN (Carver et al 2021) ; ses objectifs sont ainsi mis en avant auprès d'organes publics de protection de la biodiversité, notamment dans l'optique des accords mondiaux post-2020 (Perino et al 2019).

2.... aux expérimentations européennes

En réponse à l'appel des scientifiques à éprouver la théorie du réensauvagement par sa mise en pratique (Svenning et al 2019), et sous les efforts de plusieurs collectifs (Barraud et Périgord 2013), plusieurs expérimentations à petite échelle se sont multipliées dans différents pays d'Europe autour de l'introduction d'ongulés (Pettorelli et al 2018) : Danemark, Lituanie, Royaume-Uni... La réserve d'Oostvaardersplassen (Pays-Bas), créée sur un polder périurbain, fait historiquement figure de pionnière (Lorimer et al 2015) : ses 5400 ha de zones humides et

⁴ Le Journal officiel de la République française définit la *sauvageté* comme le « caractère d'un espace naturel que l'homme laisse évoluer sans intervenir ; par extension, cet espace lui-même » (JORF 2017). Certains auteurs revendentiquent cependant ce même terme comme une traduction de *wildness*, précisément pour l'éloigner de la notion de *wilderness* (Delord 2005). Aussi, je laisserai ce dernier mot non traduit par la suite.

de prairies ont accueilli à partir des années 1980 plusieurs espèces d'ongulés sauvages (cerf élaphe, chevreuil) et dé-domestiqués (chevaux Konik, vaches Heck), laissés en libre évolution sous enclos (Vera 2009). L'objectif affiché était de confirmer leur potentiel dans la restauration d'une mosaïque prés-bois, sous l'effet de leur herbivorie et de celle de certains oiseaux nicheurs (Vera 2009). Cependant, leur densité croissante a fini par excéder les capacités de régénération du couvert ligneux, qui a disparu au profit d'un couvert herbacé (Delibes-Mateos et al 2019), progressivement dégradé par le surpâturage (Kopnina et al 2019). Faute d'une superficie suffisante pour permettre aux herbivores en surpopulation de trouver toute l'année leur alimentation, et face à la montée des critiques que soulevait leur forte mortalité (jusqu'à 60% par hiver) dans l'opinion publique, la politique de non-intervention fut finalement abandonnée en 2018 (van Meerbeek et al 2019). Le cas controversé d'Oostvaardersplassen incarne donc une certaine vision du réensauvagement (Gordon et al 2021a), reposant sur des populations d'ongulés que seule régulerait la disponibilité de nourriture, donc paradoxalement détachée des processus de prédation et de migration consubstantiels du concept initial (*Carnivores and Corridors*) (Kopnina et al 2019). D'autres projets européens proposent une pratique différente du réensauvagement : le site de Knepp Estate (Angleterre), qui s'appuie également sur des ongulés sauvages et domestiques, a par exemple intégré l'intervention humaine (abattage, vente de viande, écotourisme) dès la conception en 2001, vu sa petite échelle (1400 ha) et l'absence de prédateurs (Gordon et al 2021a).

La large échelle des phénomènes qu'implique le réensauvagement, propice au rétablissement des connectivités écologiques (Hodder et Bullock 2009) et donc à la restauration des populations de grands mammifères, a également motivé l'élaboration de cartes de « qualité de *wilderness* » à l'échelle du continent (Fisher et al 2010, Ceaşu et al 2015). Ces supports ont coïncidé avec l'émergence d'un discours esthétisant en faveur de la protection des « espaces sauvages » (Barraud et Périgord 2013), caractérisés par leur faible empreinte humaine et la présence d'espèces charismatiques, comme les ongulés sauvages (Pereira et Navarro 2015). Appuyé par plusieurs scientifiques, ce discours s'est rapidement transformé en plaidoyer auprès des décideurs européens, afin d'obtenir la protection de larges espaces soustraits à l'intervention humaine - au-delà des précurseurs historiques du Parc national Suisse (Perino et al 2019) ou de Białowieża (Kuijper et al 2013). D'abord porté par la fondation PAN Parks et ses aires labellisées, puis par le collectif Wild Europe (Barraud et Périgord 2013), le réseau de grands espaces promis au réensauvagement s'est depuis fortement élargi grâce à l'action de la fondation néerlandaise Rewilding Europe (Jepson 2016).

Cette ONG déploie aujourd’hui neuf sites « pilotes » sur le continent, couvrant chacun une centaine de milliers d’hectares, et gérés par divers gestionnaires locaux (Pellis et deJong 2016). Presque tous impliquent sur une partie de leur étendue des herbivores en semi-liberté (Lorimer et al 2015), sur un gradient allant du domestique au sauvage (Gordon et al 2021a), dans des optiques variables (Jepson 2016) : lutte contre les incendies (vallée de la Côa, Portugal), conservation du bison (Carpates du sud) et de l’élan (delta de l’Oder), restauration d’une mosaïque paysagère (montagnes Velebit et Rhodope dans les Balkans)... (Rewilding Europe 2021) En parallèle, certains Etats en Europe adoptent à leur tour des politiques favorables au développement d’espaces en libre évolution : la Stratégie nationale pour la biodiversité en Allemagne y a ainsi consacré 2% du territoire fédéral entre 2016 et 2020 (Rosenthal et al 2015). En France, l’Association pour la protection des animaux sauvages (ASPAS) est seule à recourir à la labellisation d’espaces « sauvages », soustraits à l’intervention humaine par emprise foncière : son réseau de Réserves de Vie Sauvage se déploie pour l’heure sur cinq sites en libre évolution, sur des surfaces cependant bien plus modestes (de l’ordre de la centaine d’hectares, pour un total d’environ 12,2km² sur la France métropolitaine, ASPAS 2022).

3. Réensauvagement passif ou trophique : l’argumentaire scientifique

Après une croissance exponentielle du nombre de publications associées (Gordon et al 2021a), le réensauvagement et sa mise en œuvre s’articulent aujourd’hui autour d’un large spectre de conceptions et de pratiques (Pettorelli et al 2018, Holmes et al 2019). La place à accorder aux interventions humaines initiales est source de divergences, et a conduit à distinguer deux visions majoritaires dans la littérature européenne (Svenning et al 2016, Corlett 2016) :

-le « réensauvagement passif » (*passive rewilding*) propose de tirer parti de l’embroussaillage des milieux consécutif à la déprise agricole en Europe, et du retour spontané de grands mammifères sauvages, en prônant une quasi-absence d’intervention initiale (Pereira et Navarro 2015). Il se déploie plutôt à large échelle ;

-le « réensauvagement trophique » (*trophic rewilding*) s’appuie sur les (ré)introductions d’espèces animales, en vertu des processus écologiques *top-down* (voire des cascades trophiques) qu’elles peuvent permettre de restaurer, et considère pour cela comme indispensable l’intervention humaine en début de projet (Svenning et al 2019). Cette vision trouve une extension, controversée, dans l’introduction d’équivalents trophiques aux taxons

éteints avant l'avènement d'*Homo sapiens*, quitte à recourir à leurs lointains descendants (*Pleistocene rewilding*) (Donlan et al 2006).

Selon ses partisans, le réensauvagement trophique peut trouver sa légitimité dans l'ampleur de la défaunaition connue en Europe et en Amérique du nord depuis l'Holocène, en raison de la perte de traits fonctionnels (et donc de processus) qu'elle a induite dans les écosystèmes (Svenning et al 2016, Lundgren et al 2020). Son caractère de « visée ouverte » pourrait également le rendre approprié face à des changements globaux générant des états inconnus dans les systèmes écologiques (Corlett 2016), comme le changement climatique actuel (van Meerbeek et al 2019). Le double avantage du réensauvagement trophique serait alors de parvenir à restaurer ces systèmes dans toute leur complexité (Fernandez et al 2017), leur apportant du même coup une meilleure résilience face aux perturbations (Perino et al 2019). Cette restauration pourrait s'accompagner d'un rétablissement de processus essentiels à la fourniture de services de régulation, voire à l'atténuation du changement climatique : cycles des nutriments, prévention des crues, atténuation des incendies, dispersion des graines d'arbres, etc. (Cromsigt et al 2018, Johnson et al 2018, Sandom et al 2020). Dans le cas des grands herbivores, la complexité recherchée prendrait la forme d'une plus grande diversité structurale du couvert végétal, favorisée par la coexistence de différents régimes alimentaires chez les ongulés (Schulze et al 2018). Cette hétérogénéité spatiale serait accentuée par l'enrichissement du milieu en nutriments (carcasses, déjections), la création de microcavités par le piétinement, et la dispersion des graines (Bocherens 2018, Svenning et al 2019). La Figure 1 illustre ces effets en cascade prêtés au réensauvagement trophique, dans l'optique systémique d'une restauration de l'ensemble des processus *top-down* (prédatation comprise).

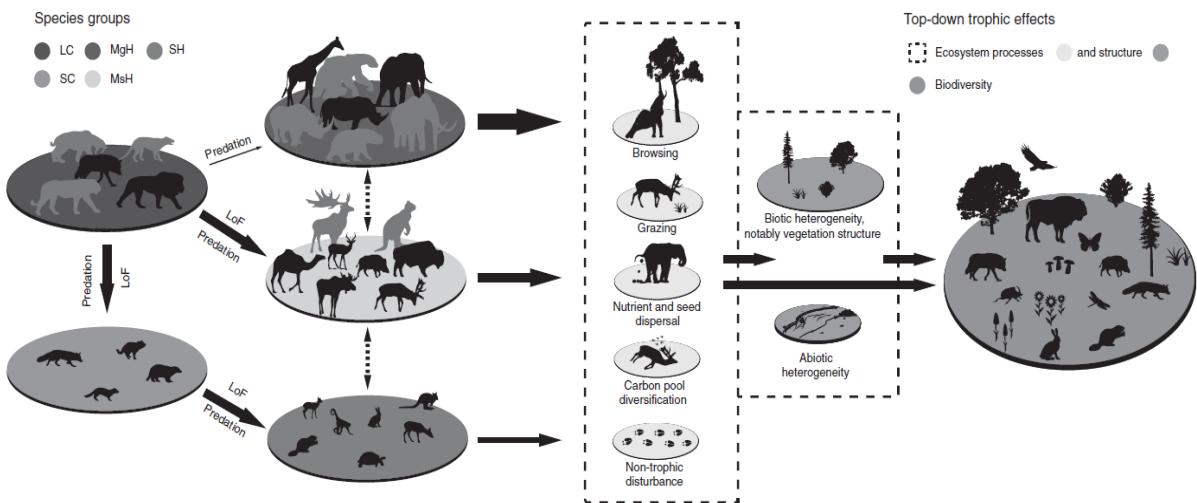


Figure 1 – Effets du réensauvagement trophique sur la biodiversité, d’après Svenning et al (2019). La restauration d’une à plusieurs guildes se répercute en cascade (de gauche à droite), et affecte les processus écosystémiques (de haut en bas) comme le browsing (herbivores ‘cueilleurs’), le grazing (herbivores ‘brouteurs’), la dispersion de graines et nutriments, la diversification du réservoir de carbone et les perturbations non trophiques (type piétinement). Ceux-ci favorisent à leur tour la diversité biologique en augmentant l’hétérogénéité biotique (structure de végétation) et abiotique. Groupes d’espèces (gris : éteints, noir : actuels) : grands carnivores (LC), petits carnivores (SC), mégaherbivores (MgH), mésoherbivores (MsH), petits herbivores (SH). LoF : landscape of fear.

Si cette forme de réensauvagement accorde une place importante aux herbivores sauvages (Svenning et al 2016), en tant qu’espèces « ingénieurs » dans les écosystèmes, le type d’ongulés à favoriser est lui-même matière à débats - entre partisans d’un retour des espèces sauvages (*rewilding max*), et tenants d’une pâture libre d’espèces dé-domestiquées voire domestiques (*rewilding lite*) (Schou et al 2020, Gordon et al 2021b). En participant à la régulation des populations d’ongulés restaurées, les carnivores et nécrophages peuvent enfin eux-mêmes trouver une place dans de tels schémas de réensauvagement (Ramirez et al 2018, EFESE 2021), à nuancer cependant selon le degré d’anthropisation des milieux (Linnell et al 2020).

Qu’il soit fortuit et succède à l’abandon de zones marginales, ou délibéré par l’élargissement d’anciens projets de réintroduction, le changement d’échelle opéré par le réensauvagement passif est également crédité de nombreux avantages (Pereira et Navarro 2015), recoupant pour partie ceux du réensauvagement trophique. Plusieurs de ses composantes sont liées en effet aux fonctions de régulation, comme la restauration des connectivités et des régimes de perturbations (Perino et al 2019), et prennent davantage de sens à large échelle. En-deçà d’une certaine densité d’herbivores, l’extension des forêts sur de grandes surfaces constitue *a priori* un puits de CO₂ (Gellrich et al 2007), que peut cependant contrebalancer une

baisse d’albédo ([Speed et al 2019](#)). Restaurer sur ces surfaces une pression d’herbivorie sauvage peut dès lors représenter une piste d’atténuation du changement climatique, *a fortiori* en remplacement d’élevages émissifs en gaz à effets de serre (GES) ; cette hypothèse reste toutefois très dépendante du contexte de prédation, du régime de feux, etc. ([Cromsigt et al 2018](#)), et doit donc d’abord être étudiée à l’échelle régionale ([Sandom et al 2020](#)). La place importante volontiers laissée dans le réensauvagement passif aux ongulés sauvages, plutôt que dé-domestiqués, peut enfin être source d’approvisionnement en viande par la chasse, avec un avantage comparatif sur l’élevage intensif en matière de bien-être animal ([Thulin et Röcklinsberg 2020](#)) comme de réduction des émissions de GES ([Cromsigt et al 2018](#)).

Cependant, sur des territoires faiblement peuplés, et dans une optique de gestion minimale, les services écosystémiques les plus évidemment liés au réensauvagement passif sont plutôt d’ordre immatériel (et non extractif). Le ressourcement, l’inspiration, le potentiel d’évasion sont fréquemment associés à l’esthétique des « espaces sauvages » ([Hodder et Bullock 2009](#)) ainsi qu’à leurs espèces charismatiques ([Perino et al 2019](#)) ; ces apports de spiritualité, et les opportunités économiques qui en découlent, sont donc parmi les services culturels les plus soulignés dans la littérature comme dans le discours des collectifs promouvant le réensauvagement ([Barraud et Périgord 2013](#)). Leur évaluation économique, avec toutes les précautions qu’elle appelle, peut se justifier par les coûts importants associés à ces projets, et dont le rapport avec les bénéfices conditionne le soutien des parties prenantes ([Houdet 2011](#)). Cependant, une fois mise de côté la littérature en sciences sociales sur la *wilderness* états-unienne ([Watson et al 2016](#)), peu de projets inscrits dans une démarche de réensauvagement ont fait à ce jour l’objet de telles évaluations ([Lorimer et al 2015](#) ; voir cependant [Schou et al 2020](#)), encore moins sur le plan touristique ([Hall 2019](#)). Ainsi, le développement de l’écotourisme sur les sites de Rewilding Europe est encore critiqué pour sa déconnexion aux préoccupations locales, source de tensions ([Koninx 2018](#)) voire de conflits ([Pellis 2019](#)) avec les populations résidentes, lorsqu’il n’est pas vu comme incompatible avec l’idée même d’espaces « sauvages » ([Kopnina et al 2019](#)). La réintroduction des vautours dans les montagnes de la Drôme, officiellement distincte d’un réensauvagement, est une exception notable : ses retombées économiques sont estimées à plus d’un million d’euros par an ([EFESE 2021](#)). Sur la base de cette opportunité, plusieurs défenseurs du réensauvagement plaident en France pour un basculement d’optique dans le développement de certains territoires : là où l’économie peine à se relever d’une déprise industrielle et agricole, et dans les zones de très faible densité humaine, la valorisation des grands herbivores (ou plus généralement des espèces

charismatiques) pourrait participer à la redéfinition de l'identité locale, et partant à l'amélioration du contexte socio-économique ([EFESE 2022](#)).

En dépit de ces arguments, la problématique spatiale ressort comme centrale dans la mise en place du réensauvagement trophique à partir d'herbivores sauvages ([Svenning et al 2019](#), [Kopnina et al 2019](#)). Les besoins importants de nombre d'espèces d'ongulés en matière d'aire de distribution ([Ofstad et al 2016](#)), autant que les conflits qu'elles peuvent susciter avec les usages des sols agricoles ou forestiers ([Valente et al 2020](#), [Carpio et al 2020](#)) et certaines activités humaines (eg. collisions routières, [Bruinderink et Hazeboek 1996](#)), induisent en effet une tension entre les objectifs de restauration et leur concrétisation dans une matrice de paysages fortement anthropisée. Par une réduction de l'intervention humaine, le réensauvagement passif offre certes une piste pour réussir ce changement d'échelle ([Svenning et al 2019](#)), bénéfique pour la cohérence écologique des sites concernés, à condition d'un renversement d'optique dans les projets de territoire. Cette limite n'est cependant pas la seule soulevée par le réensauvagement dans la communauté scientifique.

II. Controverses théoriques et pratiques autour du réensauvagement

A. Limites intrinsèques à un nouveau concept

La pluralité des courants de réensauvagement n'a pas manqué d'attirer les critiques sur la difficulté à le définir ([Nogués-Bravo et al 2016](#), [Hayward et al 2019](#)), et le terme continue à faire lui-même l'objet de débats ([Kopnina et al 2019](#)). En 2015, [Jørgensen](#) listait ainsi six acceptations du mot en huit ans de publications scientifiques (*passive*, *trophic*, etc.), pointant le risque que cette coexistence n'affaiblisse le concept en introduisant une confusion. Tandis que d'autres soulignent au contraire dans ces définitions la transversalité d'une « autonomie de la nature sans l'homme » ([Prior and Ward 2015](#)), cette même imprécision a cependant pu renforcer le caractère « plastique » du mot, et faciliter sa diffusion de la sphère académique aux milieux activistes par réappropriation ([Jørgensen 2015](#)). L'émergence de la restauration à « visée ouverte », non reliée initialement au réensauvagement quoique conceptuellement très proche ([Hughes et al 2012](#)), a contribué à brouiller la frontière entre réensauvagement et restauration écologique *stricto sensu* ([Pettorelli et al 2018](#)) ; elle a pu conduire certains auteurs à opposer les deux termes ([Garcia-Ruiz et al 2020](#)), tandis que d'autres les considèrent comme indiscernables sur le plan écologique ([Hayward et al 2019](#)), ou encore comme entièrement distincts ([du Toit et Pettorelli 2019](#)). En découle d'une part un manque de lisibilité hors de la sphère académique, qui freine la transposition du concept de réensauvagement en politiques

publiques (Pettorelli et al 2018), voire justifierait d'abandonner totalement le concept, jugé contre-productif (Hayward et al 2019). D'autre part, cette confusion peut induire un manque de cohérence, certains projets se réclamant du réensauvagement tout en adoptant des objectifs prédéfinis (Garrido et al 2020). La proximité apparente du concept avec celui de solutions fondées sur la nature (*nature-based solutions*, Turner et al 2022), arrivé plus récemment en conservation (Mendes et al 2020), amène quant à elle peu de littérature académique à la croisée des deux approches (voir cependant Keesstra et al 2018). Le degré d'intervention humaine en conservation peut enfin être apprécié par d'autres concepts connexes, comme celui de *naturalness* (naturalité) : initialement cantonné au monde forestier, dont il permet d'éclairer les pratiques de gestion en évaluant la similarité des écosystèmes à un « état naturel » (Winter 2012), il a récemment été mobilisé autour de la gestion des ongulés sauvages en zone de montagne (van Beeck-Calkoen et al 2020).

Dans toute cette terminologie, la naturalité est la première à avoir rencontré un réel écho dans la littérature académique francophone, où elle a tôt fait l'objet d'approfondissements conceptuels (Guetté 2018) ; elle s'appuie, entre autres, sur une critique de la gestion « traditionnelle » des espaces naturels via une forte intervention humaine (Génot 2008). À l'exception notable de quelques parutions scientifiques (voir Baltzinger et al 2019), le terme de « réensauvagement » a quant à lui peiné à émerger dans les communications officielles en France en tant que traduction du « rewilding » (du moins dans sa déclinaison « trophique »). Le recouplement de signification entre les mots « wild » et « sauvage » dans leurs langues respectives n'est en effet que partiel (OED 2021, Le Robert 2021), le second étant lui-même toujours débattu dans le monde de la conservation et des humanités environnementales (voir Discussion générale) (Descola 2005, Arpin 2020). Partant, les réactions suscitées par le terme de « réensauvagement », entre circonspection et franche appréhension (notamment dans le monde agricole), peuvent participer à son relatif délaissement. Sa reprise dans une optique territoriale (réensauvagement passif) connaît en revanche une forte résonance récente (Mathevret et Béchet 2020, Locquet 2021), notamment hors des sphères académiques (Cochet et Durand 2018, Kremer-Cochet et Cochet 2020).

Ces difficultés de traduction contribuent peut-être à la lenteur de diffusion en France de pratiques inspirées du réensauvagement, ou du moins estampillées comme telles. En effet, si le pays a accueilli un long historique d'introductions et réintroductions d'ongulés sauvages au cours du XX^e siècle, essentiellement dans un but de conservation de ces espèces (EFESE 2021),

il ne compte en septembre 2022 que trois « initiatives de réensauvagement »⁵ parmi les 84 labellisées comme telles sur le site de l'ONG Rewilding Europe. Outre les flottements sémantiques déjà évoqués, deux pistes d'explications peuvent y être apportées. D'une part, le paradigme de conservation « compositionnaliste », centré sur les assemblages d'espèces patrimoniales, prévaut historiquement en Europe continentale (Pettorelli et al 2018) ; il est particulièrement prégnant en France où il permet la rencontre entre objectifs de préservation de la biodiversité (ou de certaines de ses formes) et objectifs de production (agro-pastorale ou sylvicole) (Barnaud et al 2021). Cette rencontre de visions et d'intérêts est illustrée par le concept de multifonctionnalité agricole, plutôt acceptée dans les espaces protégés français (Barnaud et Couix 2020), et qui consiste à rechercher la fourniture locale de multiples services écosystémiques par les milieux, notamment agropastoraux (Mastrangelo et al 2014). Elle souligne la tension du « compositionnalisme » d'avec le « fonctionnalisme » du réensauvagement, centré sur les processus (*sensu* Jepson 2016) : celui-ci recherche moins la multifonctionnalité que la restauration d'écosystèmes « auto-régulés » pour leur valeur intrinsèque (Carver et al 2021). Prendre le parti du réensauvagement, à l'encontre de la majorité des acteurs locaux, reviendrait alors à briser un tabou en reconnaissant l'échec des efforts déployés pour endiguer la fermeture des paysages (Barnaud et Couix 2020).

B. Obstacles à la mise en œuvre d'un réensauvagement trophique ou passif

Au-delà de sa définition, les appropriations successives du concept de réensauvagement au-delà de la sphère académique impliquent une diversité d'approches sur sa mise en pratique (Holmes et al 2019), dont chacune véhicule son lot de critiques (Delibes-Mateos et al 2019). Les projets de réensauvagement trophique, pour l'instant concentrés sur les continents européen et nord-américain, comportent d'abord une forte part d'imprévisibilité, liée aux incertitudes sur l'impact du climat futur sur les systèmes à restaurer (Svenning et al 2016) et à la forte variabilité contextuelle des processus écologiques qu'ils impliquent, notamment l'herbivorie (Nogués-Bravo et al 2016). Ainsi, plusieurs contrexemples confirment la difficulté à anticiper les effets de l'introduction de superprédateurs en présence de mésoprédateurs (système coyote-chat, Crooks et Soulé 1999), ou de grands herbivores en l'absence de prédation, tant sont complexes les systèmes d'interactions biotiques (Lorimer et al 2015, Delibes-Mateos et al 2019). Cette incertitude, intrinsèque au concept en raison de son caractère de « visée ouverte » (Perino et al 2019), pèse sur les attentes que peuvent en avoir les gestionnaires, en accroissant notamment le

⁵ Il s'agit de la Réserve de Vie Sauvage du Grand Barry (Drôme), du projet BioRestore (Hérault), et du domaine de la Tour du Valat (Bouches-du-Rhône).

risque économique associé à ces projets (Pettorelli et al 2018). Les échecs constatés dans plusieurs tentatives de translocation d'espèces constituent pour certains auteurs une autre source de risque, incitant à la prudence dans les analyses *ex ante* de projets de réensauvagement (Nogués-Bravo et al 2016). Pour dépasser ces difficultés, la majorité des auteurs appelle malgré tout à multiplier les expérimentations, en veillant à soigneusement évaluer les coûts et bénéfices en amont du projet (Perino et al 2019), puis à assurer un suivi régulier tout au long de son déploiement (Svenning et al 2019). Les questionnements éthiques associés au réensauvagement n'en demeurent pas moins nombreux, qu'ils soient suscités par la libre évolution d'ongulés retenus captifs sous enclos (Kopnina et al 2019), inhérents aux opérations de réintroduction (conditions de transport des individus, inadaptation initiale au milieu...) (Thulin et Röcklinsberg 2020), ou spécifiques au retour d'espèces localement éteintes (Gordon et al 2021a). Les contraintes qu'implique leur proximité pour les sociétés humaines sont donc identifiées comme l'un des enjeux majeurs associés aux projets de réensauvagement trophique (Svenning et al 2016, Perino et al 2019), et plus encore de réensauvagement passif en raison de leur étendue.

Plusieurs limitations d'ordre juridique, partagées avec d'autres pays européens, freinent également le déploiement d'initiatives reposant sur la libre pâture d'herbivores dé-domestiqués (Garrido et al 2020). Le paradigme « compositionnaliste » est ainsi encouragé par la politique européenne Natura 2000, centrée sur la notion d'état à atteindre dans les communautés, et donc incompatible avec une approche à « visée ouverte » (van Meerbeek et al 2019). D'autres limitations découlent du statut légal des animaux domestiques, qui impose en Europe de leur garantir l'accès aux soins, à un abri et à un apport alimentaire (Thulin et Röcklinsberg 2020), et proscrit donc toute mise en liberté hors du cadre productif (Garrido et al 2020). Certaines expérimentations à petite échelle, comme la gestion écologique de prairies du Bugey par des chevaux Tarpan en libre pâture (ARTHEN 2022), font néanmoins figure d'exception. Enfin, les subventions de la Politique agricole commune (PAC) entretiennent la valorisation des zones marginales par le pastoralisme ; ajoutée au fort morcellement qui caractérise le foncier français, et aux tensions qui accompagnent le retour des grands prédateurs, cette politique semble pour l'heure prévenir toute velléité de changement d'échelle dans le réensauvagement des espaces semi-naturels (Pettorelli et al 2018, Perino et al 2019).

Plus généralement, l'espace nécessaire à sa mise en œuvre ressort comme l'une des principales critiques adressées au réensauvagement passif (van Meerbeek et al 2019), tout justifié qu'il soit à partir d'une certaine taille de mammifères (Kopnina et al 2019). En devenant une modalité d'usage des sols à part entière, la mise en place d'« espaces sauvages » sur des

pans entiers de territoire implique en effet d'exclure d'autres usages, notamment productifs (agriculture, sylviculture) ou récréatifs (chasse) (Garcia-Ruiz et al 2020) ; elle implique une perte économique à court terme pour les propriétaires ou exploitants locaux (Schou et al 2020), et le maintien de pratiques intensives sur d'autres espaces plus fertiles (Merckx et Pereira 2014). Cette partition des usages, couramment désignée sous le nom de *land sparing*, correspond plus ou moins à l'aménagement historique du territoire nord-américain (Pellis et deJong 2016), et dont certains scénarios prédisent une expansion en Europe d'ici à 2040 (Stürck et al 2015). Avec le potentiel de réduire les conflits entre faune sauvage et activités humaines, elle est toutefois critiquée pour la distinction philosophique qu'elle établit entre « espaces humains » et *wilderness* - à la fois inefficace sur le plan de la conservation (Pettorelli et al 2018), et dichotomique dans sa vision de la relation entre humains et non-humains (Jørgensen 2015 ; Kopnina et al 2019). D'autres auteurs, pour qui la planification territoriale permettrait d'éviter ou d'atténuer ces conflits, soulignent ainsi une incompatibilité de fait entre la concertation qu'elle suppose, et le retrait des humains qu'implique le réensauvagement (Linnell et al 2020). Certains plaident donc pour dépasser l'opposition instituée entre cette forme d'aménagement et le *land sharing* (Kremen 2015, Corlett 2016), qui lui repose sur un compromis entre usages humains et préservation de la biodiversité sur un même espace. En amenant les deux visions à coexister, chaque échelle spatiale serait alors propice à héberger une forme distincte de réensauvagement, avec les services écosystémiques associés (Moorhouse et Sandom 2015, Gordon et al 2021b).

L'autre objection majeure à la libre évolution des milieux, notamment sur d'anciennes zones pastorales, consiste dans la perte de biodiversité et de services écosystémiques qu'elle peut induire faute d'une herbivorie suffisante (Nogués-Bravo et al 2016, Delibez-Mateos et al 2019). Ses effets sur la biodiversité varient dans le temps et selon le contexte (voir **Introduction générale**) : en particulier, la diversité d'espèces (MacDonald et al 2000, Laiolo et al 2004) et de paysages (Zimmermann et al 2010) peut augmenter à court terme avec l'embroussaillement, tandis que certains habitats ouverts à forte valeur patrimoniale, ainsi que les espèces qui leur sont inféodées, tendent à disparaître à long terme (Niedrist et al 2009, Pellissier et al 2012 ; Wehn et al 2018). Enfin, la reconquête forestière de paysages anciennement entretenus par l'élevage dans une forme « ouverte » constitue pour certains habitants une perte de repères et d'identité (Krauß et Olwig 2018, Perino et al 2019), particulièrement affirmée dans certains secteurs des Alpes (Höchtl et al 2005), du bassin méditerranéen (Garcia-Ruiz et al 2020), des Pyrénées et du Massif central (Barnaud et al 2021). Plusieurs auteurs soulignent ainsi le besoin de suivre les milieux au cas par cas lors de projets de restauration à « visée ouverte », bien

distincte d'un laisser-faire total (Hughes et al 2012), en particulier pour certains milieux très dépendants de la gestion classique (Svenning et al 2019).

Ces deux faisceaux d'arguments convergent vers la problématique, bien identifiée par les défenseurs du réensauvagement passif, de son acceptation par les populations riveraines lorsqu'il est proposé sur leur territoire (Perino et al 2019, Gordon et al 2021a). Les perceptions de la *wilderness* sont en effet extrêmement contrastées entre acteurs et entre territoires (Bauer et al 2009, Kopnina et al 2019) : le rapport à l'évolution des paysages et de la faune sauvage dépend notamment du lieu de résidence (proche ou distant de cette dernière) (Friedberg et al 2000), de la profession (Pascual-Rico et al 2020), et plus généralement du contexte socio-culturel, *via* les croyances (Zoderer et Tasser 2020) des personnes interrogées. Malgré ses dehors scientifiques, le discours même sur le lien entre reconquête forestière et biodiversité peut s'inverser d'un espace protégé à l'autre, soulignant l'importance des valeurs et jeux de pouvoir qui le sous-tendent (Barnaud et al 2021). La majorité des auteurs s'accorde donc sur le besoin d'associer les populations locales à la réflexion et aux débats sur les processus en cours (Moreau et al 2019, EFESE 2021), puis à la prise de décision sur les réponses à y apporter (Perino et al 2019) et à la mise en œuvre du projet (Gordon et al 2021a), et enfin de garantir un juste partage des bénéfices économiques qui peuvent en être retirés (Houdet 2011, Barraud et Périgord 2013). Une telle démarche est bien illustrée par l'évaluation participative des fonctions et services associés au retour du Vautour fauve dans les Alpes (EFESE 2021) : elle conditionne la réussite des projets de développement territorial reposant sur le réensauvagement passif, en particulier face à de potentiels conflits entre faune sauvage et activités humaines (Pettorelli et al 2018), ou à l'évolution des « paysages culturels » (Bauer et al 2009, Garcia-Ruiz et al 2020). Elle permet enfin de dépasser l'opposition instituée entre humains et non-humains par le terme polarisant de *wilderness* (Gammon 2018), construit social aussi bien fantasmé que profondément inique selon Cronon (1995), et qui tend à exclure les premiers des espaces dédiés aux seconds (Jørgensen 2015). S'il existe bel et bien un risque que le réensauvagement renoue par endroits avec la conservation « forteresse » des siècles passés (Gordon et al 2021a), orthogonale à l'historique européen de coexistence entre humains et non-humains (Corlett 2016), une telle dérive serait pourtant illusoire, vu l'omniprésence et l'ancienneté des impacts anthropiques sur la biosphère (Ellis et al 2021). Elle irait enfin à rebours d'un enchevêtrement entre humains et non-humains, idéal promu aujourd'hui par la majorité des défenseurs du réensauvagement (Prior et Ward 2016, Perino et al 2019, Holmes et al 2019, Carver et al 2021).

Références

- Arpin, I. (2020). Une vie sauvage sans frontières ?: Le cas de la contamination des bouquetins du Bargy. *Zilsel*, N°7(2), 179. <https://doi.org/10.3917/zil.007.0179>
- ARTHEN (Association pour le retour des grands herbivores dans les espaces naturels) (2022). Site internet consulté le 15 octobre 2022 : <https://arthen-tarpan-hope.fr/>
- ASPAS (Association pour la protection des animaux sauvages) (2022). Site internet consulté le 11 octobre 2022 : <https://aspas-reserves-vie-sauvage.org/>
- Baltzinger, C., Nguyen, H.L., Chevalier, A., Shukla, U., & Chevalier, R. (2019). Les plantes dispersées par le cerf et le sanglier en endo- et en épizoochorie, sont-elles les mêmes ?. *9èmes Rencontres Botaniques du Centre-Val de Loire*, Nov 2019, Tours, France. pp.16. hal-02610030
- Barnaud, C., & Couix, N. (2020). The multifunctionality of mountain farming: Social constructions and local negotiations behind an apparent consensus. *Journal of Rural Studies*, 73, 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2019.11.012>
- Barnaud, C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., McKee, A., Reyes, J., Sirami, C., & Eastwood, A. (2021). Is forest regeneration good for biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate. *Environmental Science & Policy*, 120, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2021.02.012>
- Barraud, R. & Périgord, M. (2013). L'Europe ensauvagée : émergence d'une nouvelle forme de patrimonialisation de la nature ? *L'Espace Géographique*, 42(3), 254-269.
- Bauer, N., Wallner, A., & Hunziker, M. (2009). The change of European landscapes: Human-nature relationships, public attitudes towards rewilding, and the implications for landscape management in Switzerland. *Journal of Environmental Management*, 90(9), 2910–2920. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.01.021>
- Bocherens, H. (2018). The Rise of the Anthroposphere since 50,000 Years: An Ecological Replacement of Megaherbivores by Humans in Terrestrial Ecosystems? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00003>
- Bruinderink, G. W. T. A. G., & Hazebroek, E. (1996). Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conservation Biology*, 10(4), 1059–1067. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041059.x>
- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2020). Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>

- Carver, S., Convery, I., Hawkins, S., Beyers, R., Eagle, A., Kun, Z., Van Maanen, E., Cao, Y., Fisher, M., Edwards, S. R., Nelson, C., Gann, G. D., Shurter, S., Aguilar, K., Andrade, A., Ripple, W. J., Davis, J., Sinclair, A., Bekoff, M., ... Soulé, M. (2021). Guiding principles for rewilding. *Conservation Biology*, 35(6), 1882–1893. <https://doi.org/10.1111/cobi.13730>
- Ceaşu, S., Hofmann, M., Navarro, L. M., Carver, S., Verburg, P. H., & Pereira, H. M. (2015). Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology*, 29(4), 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/cobi.12533>
- Cochet, G. & Durand, S. (2018). Ré-ensauvageons la France. Plaidoyer pour une nature sauvage et libre. Arles, France, Actes Sud, 168pp.
- Corlett, R. T. (2016). Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6), 453–462. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.017>
- Cromsigt, J. P. G. M., te Beest, M., Kerley, G. I. H., Landman, M., le Roux, E., & Smith, F. A. (2018). Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761), 20170440. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0440>
- Cronon, W. (1996). The trouble with wilderness: or, getting back to the wrong nature. *Environmental history*, 1(1), 7-28.
- Crooks, K. R., & Soulé, M. E. (1999). Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400(6744), 563–566. <https://doi.org/10.1038/23028>
- Delibez-Mateos, M., Barrio, I.C., Barbosa, A.M., Martínez-Solano, I., Fa, J.E., & Ferreira, C.C. (2019). Rewilding and the risk of creating new, unwanted ecological interactions. In. Pettorelli, N., Durant, S. & du Toit, J.T. (eds.). *Rewilding: 355-374*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Delord, J. (2005). La “sauvageté” : un principe de réconciliation entre l’homme et la biosphère. *Natures Sciences Sociétés*, 13(3), 316–320. <https://doi.org/10.1051/nss:2005049>
- Descola, P. (2005). Par-delà nature et culture. Paris, France, Gallimard, coll. « Bibliothèque des sciences humaines » ; rééd. poche, Paris, Folio, 2016, 792 pp.
- Donlan, J.C., Berger, J., Bock, C. E., Bock, J. H., Burney, D. A., Estes, J. A., Foreman, D., Martin, P. S., Roemer, G. W., Smith, F. A., Soulé, M. E., & Greene, H. W. (2006). Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation. *The American Naturalist*, 168(5), 660–681. <https://doi.org/10.1086/508027>
- du Toit, J. T., & Pettorelli, N. (2019). The differences between rewilding and restoring an ecologically degraded landscape. *Journal of Applied Ecology*, 56(11), 2467–2471. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13487>

FESE (Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques) (2021). Mettre en valeur les espèces sauvages et leurs fonctions écologiques dans les territoires - Recommandations à partir du cas de la réintroduction des vautours dans les parcs naturels régionaux du Vercors et des Baronnies provençales. La Documentation Française, 118pp.

FESE (Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques) (2022, à paraître). Fonctions, services écosystémiques et contraintes associés aux ongulés sauvages en France.

Ellis, E. C., Gauthier, N., Klein Goldewijk, K., Bliege Bird, R., Boivin, N., Díaz, S., Fuller, D. Q., Gill, J. L., Kaplan, J. O., Kingston, N., Locke, H., McMichael, C. N. H., Ranco, D., Rick, T. C., Shaw, M. R., Stephens, L., Svenning, J.-C., & Watson, J. E. M. (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(17), e2023483118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118>

Fernández, N., Navarro, L. M., & Pereira, H. M. (2017). Rewilding: A Call for Boosting Ecological Complexity in Conservation: A call for rewilding in conservation. *Conservation Letters*, 10(3), 276–278. <https://doi.org/10.1111/conl.12374>

Fisher, D. M., Carver, S., Kun, Z., McMorran, R., Arrell, K., & Mitchell, G. (2010). Review of status and conservation of wild land in Europe. Project commissioned by the Scottish Government.

Fløjgaard, C., Pedersen, P. B. M., Sandom, C. J., Svenning, J., & Ejrnæs, R. (2022). Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 59(1), 18–24. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14047>

Friedberg, C., Cohen, M., & Mathieu, N. (2000). Faut-il qu'un paysage soit ouvert ou fermé ? L'exemple de la pelouse sèche du causse Méjan. *Nature Sciences Sociétés*, 8(4), 26–42. [https://doi.org/10.1016/S1240-1307\(01\)80004-2](https://doi.org/10.1016/S1240-1307(01)80004-2)

Gammon, A. R. (2018). The Many Meanings of Rewilding: An Introduction and the Case for a Broad Conceptualisation. *Environmental Values*, 27(4), 331–350. <https://doi.org/10.3197/096327118X15251686827705>

García-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., & Álvarez-Farizo, B. (2020). Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land Use Policy*, 99, 104850. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104850>

Garrido, P., Edénius, L., Mikusiński, G., Skarin, A., Jansson, A., & Thulin, C.-G. (2021). Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio*, 50(1), 101–112. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01320-0>

Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., & Zimmermann, N. E. (2007). Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis.

Agriculture, Ecosystems & Environment, 118(1–4), 93–108.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.001>

Génot, J.C. (2008). La nature malade de la gestion. La gestion de la biodiversité ou la domination de la nature. Paris, France, Sang de la Terre.

Gordon, I. J., Manning, A. D., Navarro, L. M., & Rouet-Leduc, J. (2021a). Domestic Livestock and Rewilding: Are They Mutually Exclusive? *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 550410. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.550410>

Gordon, I. J., Pérez-Barbería, F. J., & Manning, A. D. (2021b). Rewilding Lite: Using Traditional Domestic Livestock to Achieve Rewilding Outcomes. *Sustainability*, 13(6), 3347. <https://doi.org/10.3390/su13063347>

Guetté, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., & Robin, M. (2018). « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.29140>

Hall, C. M. (2019). Tourism and rewilding: an introduction – definition, issues and review. *Journal of Ecotourism*, 18(4), 297–308. <https://doi.org/10.1080/14724049.2019.1689988>

Hayward, M. W., Scanlon, R. J., Callen, A., Howell, L. G., Klop-Toker, K. L., Di Blanco, Y., Balkenhol, N., Bugir, C. K., Campbell, L., Caravaggi, A., Chalmers, A. C., Clulow, J., Clulow, S., Cross, P., Gould, J. A., Griffin, A. S., Heurich, M., Howe, B. K., Jachowski, D. S., ... Weise, F. J. (2019). Reintroducing rewilding to restoration – Rejecting the search for novelty. *Biological Conservation*, 233, 255–259. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.011>

Höchtl, F., Lehringer, S., & Konold, W. (2005). “Wilderness”: what it means when it becomes a reality—a case study from the southwestern Alps. *Landscape and Urban Planning*, 70(1–2), 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.006>

Hodder, K. H., & Bullock, J. M. (2009). Really wild? Naturalistic grazing in modern landscapes. *British Wildlife*, 37–43.

Holmes, G., Marriott, K., Briggs, C., & Wynne-Jones, S. (2020). What is Rewilding, How Should it be Done, and Why? A Q-method Study of the Views Held by European Rewilding Advocates. *Conservation and Society*, 18(2), 77. https://doi.org/10.4103/cs.cs_19_14

Houdet, J. (2011). Les Enjeux économiques des espaces vierges européens. Défis à relever et opportunités à saisir. Fondation PAN Parks, Synergiz, ISS, 37pp.

Hughes, F. M. R., Adams, W. M., & Stroh, P. A. (2012). When is Open-endedness Desirable in Restoration Projects? *Restoration Ecology*, 20(3), 291–295. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00874.x>

Jepson, P. (2016). A rewilding agenda for Europe: creating a network of experimental reserves. *Ecography*, 39(2), ecog.01602. <https://doi.org/10.1111/ecog.01602>

- Johnson, C. N., Prior, L. D., Archibald, S., Poulos, H. M., Barton, A. M., Williamson, G. J., & Bowman, D. M. J. S. (2018). Can trophic rewilding reduce the impact of fire in a more flammable world? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761), 20170443. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0443>
- JORF (Journal officiel de la République française) (2017). Avis divers – Commission d'enrichissement de la langue française – Vocabulaire de l'environnement (liste de termes, expressions et définitions adoptés). Texte 37 sur 55.
- Jørgensen, D. (2015). Rethinking rewilding. *Geoforum*, 65, 482–488. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.11.016>
- Keesstra, S., Nunes, J., Novara, A., Finger, D., Avelar, D., Kalantari, Z., & Cerdà, A. (2018). The superior effect of nature based solutions in land management for enhancing ecosystem services. *Science of the Total Environment*, 610–611, 997–1009. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.077>
- Koninx, F. (2019). Ecotourism and rewilding: the case of Swedish Lapland. *Journal of Ecotourism*, 18(4), 332–347. <https://doi.org/10.1080/14724049.2018.1538227>
- Kopnina, H. N., Leadbeater, S. R., & Cryer, P. (2019). The golden rules of rewilding: Examining the case of Oostvaardersplassen. *Ecos*, 40(6), 1-16.
- Kremen, C. (2015). Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation: Reframing the land-sparing/land-sharing debate. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355(1), 52–76. <https://doi.org/10.1111/nyas.12845>
- Krémer-Cochet, B., & Cochet, G. (2020). L'Europe réensauvagée – Vers un nouveau monde. Arles, France, Actes Sud, Coll. Mondes sauvages, 336pp.
- Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., & Jędrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36(12), 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E., & Rolando, A. (2004). Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41(2), 294–304. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00893.x>
- Le Robert (2021), consulté le 29 avril 2021.
- Linnell, J. D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., & Kaltenborn, B. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of

Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, 244, 108500.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108500>

Locquet, A. (2021). Born to be wild ? Représentations du sauvage et stratégies de protection de la Wilderness en Europe. Th. Géographie, Paris.

Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., & Kirby, K. J. (2015). Rewilding: Science, Practice, and Politics. *Annual Review of Environment and Resources*, 40(1), 39–62.
<https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021406>

Lundgren, E. J., Ramp, D., Rowan, J., Middleton, O., Schowanek, S. D., Sanisidro, O., Carroll, S. P., Davis, M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Wallach, A. D. (2020). Introduced herbivores restore Late Pleistocene ecological functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(14), 7871–7878. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915769117>

MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., & Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59(1), 47–69.
<https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>

Mastrangelo, M. E., Weyland, F., Villarino, S. H., Barral, M. P., Nahuelhual, L., & Laterra, P. (2014). Concepts and methods for landscape multifunctionality and a unifying framework based on ecosystem services. *Landscape Ecology*, 29(2), 345–358.
<https://doi.org/10.1007/s10980-013-9959-9>

McDonald, T., Gann, G., Jonson, J., & Dixon, K. (2016). International Standards for the Practice of Ecological Restoration—Including Principles and Key Concepts. (Society for Ecological Restoration: Washington, DC, USA.).

Mendes, R., Fidélis, T., Roebeling, P., & Teles, F. (2020). The Institutionalization of Nature-Based Solutions—A Discourse Analysis of Emergent Literature. *Resources*, 9(1), 6.
<https://doi.org/10.3390/resources9010006>

Merckx, T., & Pereira, H. M. (2015). Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding. *Basic and Applied Ecology*, 16(2), 95–103.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.12.003>

Moorhouse, T. P., & Sandom, C. J. (2015). Conservation and the problem with ‘natural’ — does rewilding hold the answer? *Geography*, 100(1), 45–50.
<https://doi.org/10.1080/00167487.2015.12093953>

Moreau, C., Barnaud, C., & Mathevet, R. (2019). Conciliate Agriculture with Landscape and Biodiversity Conservation: A Role-Playing Game to Explore Trade-Offs among Ecosystem

Services through Social Learning. *Sustainability*, 11(2), 310.
<https://doi.org/10.3390/su11020310>

Niedrist, G., Tasser, E., Lüth, C., Dalla Via, J., & Tappeiner, U. (2009). Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecology*, 202(2), 195–210.
<https://doi.org/10.1007/s11258-008-9487-x>

Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., & Sanders, N. J. (2016). Rewilding is the new Pandora's box in conservation. *Current Biology*, 26(3), R87–R91.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.044>

OED (Oxford English Dictionary) (2014). Cité par Jørgensen (2015).

OED (Oxford English Dictionary) (2021), consulté le 29 avril 2021.

Ofstad, E. G., Herfindal, I., Solberg, E. J., & Sæther, B.-E. (2016). Home ranges, habitat and body mass: simple correlates of home range size in ungulates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845), 20161234. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1234>

Pascual-Rico, R., Martín-López, B., Sánchez-Zapata, J. A., & Morales-Reyes, Z. (2020). Scientific priorities and shepherds' perceptions of ungulate's contributions to people in rewilding landscapes. *Science of The Total Environment*, 705, 135876.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135876>

Pellis, A. (2019). Reality effects of conflict avoidance in rewilding and ecotourism practices – the case of Western Iberia. *Journal of Ecotourism*, 18(4), 316–331.
<https://doi.org/10.1080/14724049.2019.1579824>

Pellis, A., & de Jong, R. (2016). Rewilding Europe as a new agent of change? Exploring the governance of an experimental discourse and practice in European nature conservation. Wageningen University, 48pp.

Pellissier, L., Anzini, M., Maiorano, L., Dubuis, A., Pottier, J., Vittoz, P., & Guisan, A. (2013). Spatial predictions of land-use transitions and associated threats to biodiversity: the case of forest regrowth in mountain grasslands. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 227–236.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01215.x>

Pereira, H. M., & Navarro, L. M. (Eds.). (2015). *Rewilding European Landscapes*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3>

Perino, A., Pereira, H. M., Navarro, L. M., Fernández, N., Bullock, J. M., Ceaşu, S., Cortés-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., Pe'er, G., Plieninger, T., Rey Benayas, J. M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Wheeler, H. C. (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364(6438), eaav5570. <https://doi.org/10.1126/science.aav5570>

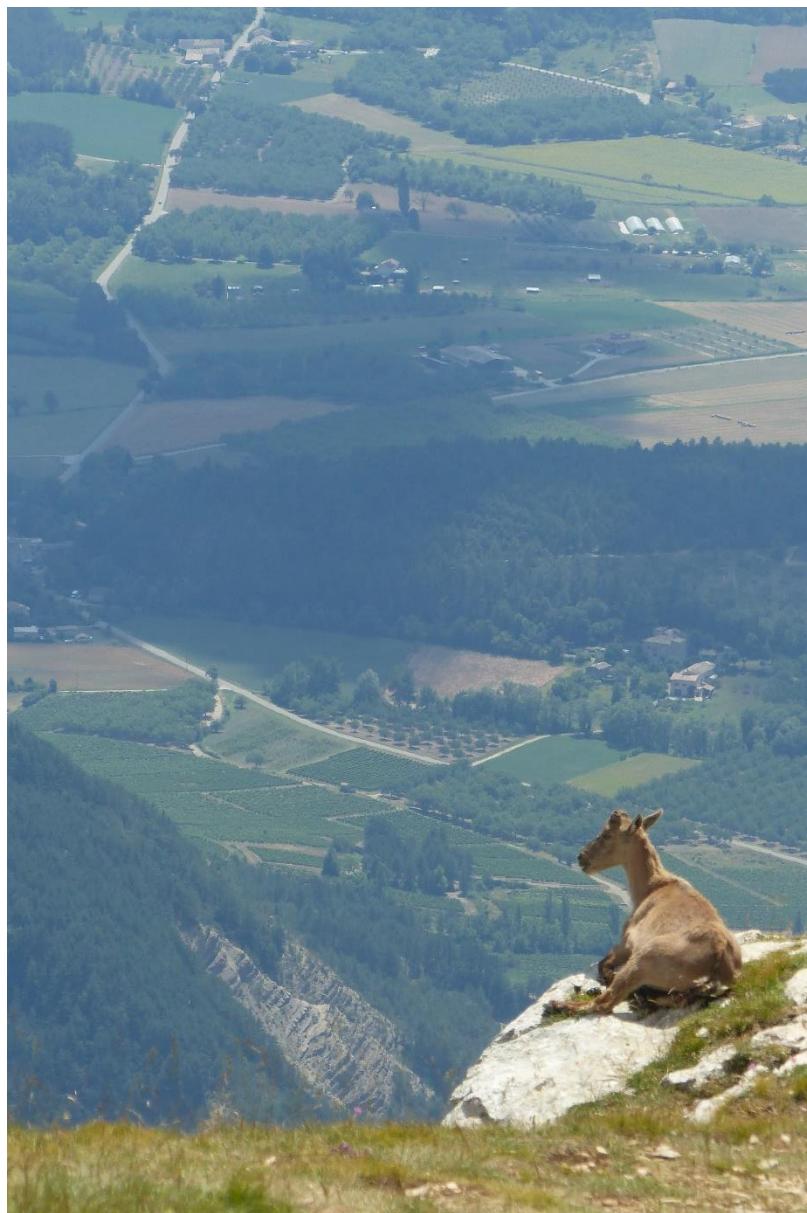
- Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P. A., Durant, S. M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C. J., Wentworth, J., & du Toit, J. T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13082>
- Prior, J., & Ward, K. J. (2016). Rethinking rewilding: A response to Jørgensen. *Geoforum*, 69, 132–135. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2015.12.003>
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., & Poorter, L. (2018). Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management*, 424, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>
- Rewilding Europe (2021). Making Europe a wilder place – Annual Review 2021. 108 pp.
- Sandom, C. J., Middleton, O., Lundgren, E., Rowan, J., Schowanek, S. D., Svenning, J.-C., & Faurby, S. (2020). Trophic rewilding presents regionally specific opportunities for mitigating climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794), 20190125. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0125>
- Schou, J. S., Bladt, J., Ejrnæs, R., Thomsen, M. N., Vedel, S. E., & Fløjgaard, C. (2020). Economic assessment of rewilding versus agri-environmental nature management. *Ambio*, 50(5), 1047–1057. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01423-8>
- Schulze, K. A., Rosenthal, G., & Peringer, A. (2018). Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling*, 379, 10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.002>
- Soulé, M. E. & Noss, R. (1998). Rewilding and biodiversity: Complementary goals for continental conservation. *Wild Earth*, 8, 18–28.
- Speed, J. D. M., Austrheim, G., Kolstad, A. L., & Solberg, E. J. (2019). Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time. *PLOS ONE*, 14(5), e0217166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217166>
- Stürck, J., Levers, C., van der Zanden, E. H., Schulp, C. J. E., Verkerk, P. J., Kuemmerle, T., Helming, J., Lotze-Campen, H., Tabeau, A., Popp, A., Schrammeijer, E., & Verburg, P. (2015). Simulating and delineating future land change trajectories across Europe. *Regional Environmental Change*, 18(3), 733–749. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0876-0>
- Svenning, J.-C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W., & Vera, F. W. M. (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 898–906. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>
- Svenning, J.-C., Munk, M., & Schweiger, A. (2019). Trophic rewilding: ecological restoration of top-down trophic interactions to promote self-regulating biodiverse ecosystems. In N.

- Pettorelli, S. M. Durant, & J. T. du Toit (Eds.), *Rewilding* (1st ed., pp. 73–98). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108560962.005>
- Thulin, C.-G., & Röcklinsberg, H. (2020). Ethical Considerations for Wildlife Reintroductions and Rewilding. *Frontiers in Veterinary Science*, 7, 163. <https://doi.org/10.3389/fvets.2020.00163>
- Turner, B., Devisscher, T., Chabaneix, N., Woroniecki, S., Messier, C., & Seddon, N. (2022). The Role of Nature-Based Solutions in Supporting Social-Ecological Resilience for Climate Change Adaptation. *Annual Review of Environment and Resources*, 47(1), annurev-environ-012220-010017. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012220-010017>
- UNEP (United Nations Environment Program) (2021). Document de référence pour la restauration des écosystèmes. Développé pour La Journée mondiale de l'environnement 2021, pour lancer la Décennie des Nations Unies pour la Restauration des Écosystèmes (2021-2030). 21pp.
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., Hetherington, D., Karamanlidis, A. A., Krofel, M., Kuehl, H. S., Linnell, J. D. C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., ... Heurich, M. (2020). Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*, 260, 110068. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>
- Van Meerbeek, K., Muys, B., Schowanek, S. D., & Svenning, J.-C. (2019). Reconciling Conflicting Paradigms of Biodiversity Conservation: Human Intervention and Rewilding. *BioScience*, biz106. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz106>
- Vera, F. W. M. (n.d.). *Large-scale nature development – the Oostvaarderspllassen*. 9.
- Watson, A. E., Cordell, H. K., Manning, R., & Martin, S. (2016). The Evolution of Wilderness Social Science and Future Research to Protect Experiences, Resources, and Societal Benefits. *Journal of Forestry*, 114(3), 329–338. <https://doi.org/10.5849/jof.14-145>
- Wehn, S., Taugourdeau, S., Johansen, L., & Hovstad, K. A. (2017). Effects of abandonment on plant diversity in semi-natural grasslands along soil and climate gradients. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 838–847. <https://doi.org/10.1111/jvs.12543>
- Winter, S. (2012). Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry*, 85(2), 293–304. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps004>

- Zimmermann, P., Tasser, E., Leitinger, G., & Tappeiner, U. (2010). Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139(1–2), 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.010>
- Zoderer, B. M., & Tasser, E. (2021). The plurality of wilderness beliefs and their mediating role in shaping attitudes towards wilderness. *Journal of Environmental Management*, 277, 111392. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111392>

Chapitre 2

Réensauvagement ou changements globaux ? Trajectoires récentes des écosystèmes dans les Alpes françaises



« Cette rencontre impromptue illustre à merveille ce que l'on peut considérer comme un problème de géographie animale et politique : à savoir comment la mobilité animale rebat les cartes de l'aménagement du territoire. »

- MATHEVET et BECHET, *Politiques du flamant rose*

I. Préambule

Mener la réflexion autour d'un réensauvagement dans les Alpes françaises nécessite d'abord de disposer d'éléments objectifs permettant de détecter, ou non, les trajectoires qui s'y rattachent. À cet égard, l'article suivant contribue d'une part aux objectifs de la thèse en proposant une importante compilation de données standardisées à l'échelle du km. La disponibilité de ces données nous a amené à nous concentrer sur une période récente, et à croiser les dynamiques d'une multitude de variables entre les périodes 1996-1997 et 2012-2014 (dates de l'Enquête pastorale). Cet exercice a également permis de diagnostiquer quelles données relèvent de la problématique de thèse mais manquent aujourd'hui à cette échelle pour y répondre : effort de chasse, volumes de bois récoltés, dégâts sylvicoles, etc.

Plusieurs des tendances détectées confirment les indices rapportés par la littérature : progression des effectifs d'ongulés sauvages (ici quantifiée par leur biomasse métabolique) et de loups (ici quantifiée par leur probabilité d'occupation), extension du couvert forestier, etc. Cependant, à l'échelle régionale, la trajectoire des variables anthropiques n'est pas aussi nette : augmentation légère de l'empreinte humaine, tendances opposées entre biomasses d'ovins et de bovins, etc. Pour mieux évaluer dans quelle mesure ces dynamiques pouvaient être pensées dans les termes d'un réensauvagement passif, il nous a fallu comprendre leur origine et leurs éventuelles interactions.

C'est là l'autre avancée principale permise par l'article : *via* la combinaison novatrice de deux modèles statistiques (lasso graphique, modèles d'équations structurelles), nous avons détecté puis analysé les relations entre variables, à partir d'une série d'hypothèse de causalités adossées à la littérature existante. Nos résultats suggèrent le rétablissement de relations proies-prédateurs à l'échelle du massif ; en revanche, ils ne permettent pas de détecter un quelconque effet des ongulés – sauvages comme domestiques – sur la dynamique de végétation. Enfin, les trajectoires observées s'expliquent bien plus par le changement climatique que par celui des variables anthropiques : la restauration des liens trophiques ne tient donc pas tant à une baisse d'intervention humaine qu'à la nouvelle cooccurrence en altitude de certaines espèces de grands mammifères, favorisée par l'adoucissement des températures. Ce constat nuance l'idée d'un réensauvagement dû à l'augmentation uniforme de la naturalité à large échelle.

II. Article à soumettre dans *Ecology and Evolution*

Rewilding up there? Exploring drivers of wildlife recovery in the French Alps

**Emmanuel Faure^{1,2} | Anne Loison¹ | Mathieu Garel³ | Pascal Marchand⁴ | Sandra Lavorel¹
| Wilfried Thuiller¹**

¹ Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA - Laboratoire d'Ecologie Alpine, F-38000 Grenoble, France

²AgroParisTech, Cirad, CNRS, EHESS, Ecole des PontsParisTech, CIRED - Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Developpement, F-94130 Nogent-sur-Marne, France

³Office Français de la Biodiversité, DRAS, Unité Ongulés Sauvages, F-38610 Gières, France

⁴Office Français de la Biodiversité, DRAS, Unité Ongulés Sauvages, F-34990 Juvignac, France

Correspondence

Emmanuel Faure

emmanuel.faure@agroparistech.fr

Abstract

Expansion of wild mammals and forest cover, also called “passive rewilding”, coincides in the French Alps with rising temperatures and changes in land use. This constitutes a transformation for mountain social-ecological systems and their social values, raising debates about their management. Yet, few studies have disentangled anthropogenic and climate influences on these ongoing ecological dynamics. Building on a set of sixteen variables reflecting trends in wild ungulate and wolf distribution, climate, land use, and vegetation dynamics for the 40.500 km² of the French Alps, we combined a mixed graphical model (MGM) with structural equation modelling (SEM) to both quantify and decipher the main drivers of passive rewilding over the 1996-2012 period, and measure its consequences on vegetation dynamics. Our results show unequivocal increase in wild ungulate biomass and wolf occupancy, contrasting with spatially heterogeneous trends in forest cover and livestock density. Although decreasing from 81% to 67%, domestic herbivores remained the main component of total ungulate biomass, in spite of their seasonal presence. Therefore, a fine scale analysis suggests no shift in mean ungulate diet, and therefore minimal impacts on woody cover. Finally, strong seasonal warming, as well as herbivory and predation, have influenced both vegetation and wild mammal recovery far more than direct human influences, such as husbandry and infrastructures. While moderating the narrative of passive rewilding, these conclusions emphasize the need of accounting for climate

change when studying the interplay of predators, prey and vegetation in human-dominated landscapes.

Keywords: Mountain, Ungulate, Predation, Land-cover change, Structural Equation Modelling, Climate change

Introduction

As a noticeable exception to the current biodiversity crisis, several mammal species have recently recovered throughout Europe after centuries of extirpation ([IPBES 2018](#), [Martin et al 2020](#), [Linnell et al 2020](#)) thanks to efficient wildlife protection policies ([Loison et al 2003](#), [Chapron et al 2014](#)) but also due to changes in agriculture and the resulting afforestation of former grasslands ([Austrheim et al 2011](#), [Spitzer et al 2020](#)). This large-scale restoration, called hereafter ‘passive rewilding’ ([Pettorelli et al 2018](#)), divides both the academic and the practitioner communities as to required policies. On the one hand, the expansion of top predators (e.g. wolves and bears) in human-dominated landscapes is causing conflicts and debate ([Meuret et al 2018](#)), and the recent increase in large herbivore populations is associated with traffic collisions ([Langbein et al 2010](#)) and damage to forest regeneration and croplands ([Spake et al 2020](#)). On the other hand, passive rewilding is seen as beneficial for biodiversity, recreational activities or carbon storage ([Navarro and Pereira 2012](#), [Fernandez et al 2017](#)). Mountain ranges, and the European Alps particularly, exemplify this phenomenon ([Ceausu et al 2015](#)). While enduring a strong agro-pastoral decline since World War II ([Estel et al 2015](#)), they harbour today Europe’s greatest diversity of wild ungulates ([Linnell et al 2020](#)). This may have recently fostered expansion of top predators in the massif, from remnant populations that subsisted during past extermination campaigns ([Lescureux and Linnell 2010](#)). Concurrently, the European Alps are particularly affected by ongoing climate change, with temperature increases predicted for the end of the century among the highest in Europe ([Jacob et al 2018](#)).

Such conjunction of climate change, agro-pastoral decline and passive rewilding is expected to modify ecological communities ([Morel et al 2020](#)) and to reshuffle trophic networks ([Ripple et al 2014](#), [Perino et al 2019](#)). The complexity of multiple drivers of change makes it hard to understand these rearrangements, which are furthermore expected to differ spatially with altitude, and with the environmental and land use specificities of the regions ([Elsen et al 2020](#)). For instance, livestock farming decline and local warming foster shrub encroachment of alpine meadows ([Carlson et al 2017](#), [Filippa et al 2019](#)), which favors shade-tolerant species while threatening light-demanding plant communities ([Niedrist et al 2009](#), [Wehn et al 2018](#)).

Yet, it is not clear how these changes will impact ungulates, and in turn, whether wild herbivory will contribute to shaping these vegetation trajectories (Loison et al 2003, Bakker et al 2016). Likewise, milder winter conditions may foster expansion of lowland species, such as red deer (*Cervus elaphus*) (Martin et al 2020), towards high altitudes. Besides, after decades in a carnivore-free environment, ungulates are experiencing large carnivore predation again, with possible consequences on their population dynamics, as well as on their distribution. Indeed, predation pressure modifies prey's 'landscape of fear' (Laundré et al 2001, Kuijper et al 2013, Randon et al 2020), which leads individuals to redistribute in landscapes closer to their refuge areas. As such, forest expansion may benefit both forest-dwelling ungulates by providing protective cover and predators by offering shelter (Mysterud and Østbye 1999, Falcucci et al 2013). Mountains are thus expected to harbour a complex interplay between wild and domestic herbivores, plant resources, and predators: where livestock density is reduced, grazing competition between livestock and wild herbivores may be alleviated (Mason, Stephens et al 2014), with possible consequences on the relative availability of wild and domestic prey, hence on their relative contribution to predator diet (Janeiro-Otero et al 2020). Moreover, changes in climate are multi-faceted, and include increasing spring-summer temperature, advanced spring phenology, and shorter, milder and possibly wetter winters (Vitasse et al 2021). These factors affect plant availability, quality and biomass and, in turn, ungulates body condition, reproductive performances and survival (Pettorelli et al 2007, Garel et al 2011, Douhard et al 2018). Several mountain ungulates, like Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*), mouflon (*Ovis gmelini musimon*), or Alpine ibex (*Capra ibex*) also face behavioral side-effects of heatwaves (Mason, Stephens et al 2014, Marchand et al 2015, Mason et al 2017), yet overall, the net effects of climatic seasonal changes on mountain ungulate population dynamics and distribution remain largely unexplored.

Despite an ever-growing body of knowledge, such a complex array of relationships among climate change, agro-pastoral changes, and passive rewilding of large herbivores and top predators still lacks systemic integration. These interactions have most often been explored at small spatial scales, i.e. at the level of populations (e.g. Lovari et al 2020) or landscapes (e.g. Carlson et al 2017), however without predation. Conversely, most large-scale studies of passive rewilding focus on a few species at a time, like cervids (Chirichella et al 2017) and large carnivores (Cimatti et al 2020), or have overlooked some of its drivers, such as predator-prey relationships (Barbosa et al 2020) and climate change (Dorresteijn et al 2015, Martinez-Abrain et al 2020; but see Roder et al 2020). Integrated studies of wildlife recovery and vegetation

dynamics have been performed in other temperate areas (e.g. Yellowstone for wolf, [Beschta et al 2016, 2018](#)) but rarely with more than a single species of predator and prey ([Montgomery et al 2019](#)). Moreover, this has never been attempted in European landscapes, which have been particularly shaped by millenia of strong human interventions. This stresses a critical need to integrate all these elements at regional scale, so as to disentangle joint dynamics of predators, herbivores and plant communities, while accounting for environmental and human drivers ([Dorresteijn et al 2015, Ausilio et al 2021, Vitasse et al 2021](#)).

We addressed this challenge by deciphering the interplay between top predator recovery, large ungulate expansions, and changes in climate, in human activities and in vegetation distribution across the whole French Alps over two decades at the turn of the 21st century, when concurrent changes in all these variables were rapid across all Europe ([Linnell et al. 2020](#)). The French Alps offer the benefit for such analyses of a long history of human use, a recent decline in agro-pastoral activities, rapid changes in climate, and of hosting large protected areas that have likely fostered wildlife recovery. The fine-resolution monitoring of all those potential drivers at the regional scale provides the unique opportunity for performing a systemic analysis. Structural equation models have recently gained currency in ecology for tackling such complex analyses ([Fan et al 2016](#)). However, they need strong a priori hypotheses on direct and indirect relationships to depict hierarchical dependencies ([Shipley 2000](#)). Given that the multiple environmental and socio-ecological variables considered in our model would inevitably lead to multicollinearity, we first used a probabilistic graphical model to account for the conditional dependencies among variables. After dropping non-dependent relationships (i.e. conditionally independent), we used this partial correlation network combined with expert knowledge to build the most relevant structural equation model to measure the strength of direct and indirect paths between our set of variables. Using spatial data over two time frames (1997 and 2012) and this unique combination of undirected and directed approaches, we teased apart the most likely causal pathways between changes in climate and land use, vegetation dynamics, abundance of wild and domestic herbivores and wolf occupancy. More specifically, we asked:

- Q1- How did passive rewilding vary across environmental and land use gradients during the 15-year period considered here?
- Q2- Did shifts in wild and domestic herbivore populations contribute to explain vegetation dynamics at the regional scale?
- Q3- What are the relative contributions of climate, land use and trophic interactions in the expansion of large herbivores and carnivores?

Methods

a. Study area

The French Alps covers ca. 40.500 km², ranging from 48 m to 4809 m above sea level, and present a large range of climatic conditions due to mixed continental, oceanic and Mediterranean climatic influences, high landscape heterogeneity and steep altitudinal gradients. Although a third of the French Alps is under protection (but with various restriction levels), the whole region harbours various land uses that generally follow elevation ([Crouzat et al 2015](#)). Urban areas are concentrated in the valley bottoms, while forests are gradually replacing former hay meadows and terraces at mid-altitude, and upper slopes remain as summer pastures (sheep farming in the south and cattle farming in the north), though with also some abandonment of steeper and less accessible areas ([Hinojosa et al 2016](#)). The French Alps have maintained economic attractivity, thanks to high employment rates in urban areas, and strong visitation rates both in summer and winter. Tourism relies, to some extent, on the remaining tradition of agropastoralism: although it shifted from subsistence farming to exported appellation products, this activity keeps shaping land-use and cultural identity in many parts of the massif. French alpine ecosystems thus remain under relatively high human pressure, with virtually no area subtracted from direct influence. However, they are structured by strong geographical gradients, as land use intensity decreases from North to South, and from internal to external parts of the massif ([Aubert et al 2011](#)).

Six wild ungulate species are currently present in the French Alps: wild boar (*Sus scrofa*), red deer and roe deer (*Capreolus capreolus*) usually occupy lower parts of the massif, and Alpine ibex, Alpine chamois and the introduced Mediterranean mouflon rather dwell at higher altitudes (but may occur at low altitude too). While the Eurasian lynx has recently appeared in the region at very low frequency, the major top predator, grey wolf (*Canis lupus*) recovered spectacularly throughout the region through initial migration from Italy since 1992 ([Poulle et al 1997](#)). Due to ongoing climate change, past decades have further witnessed rapid rise in average temperatures ([Vitasse et al 2021](#)) and extreme events ([Jacob et al 2018](#)), along with reduction in average snow depth ([Matti et al 2021](#)), which should all continue throughout the century. These induce profound changes in French alpine vegetation, including shifts in altitudinal range ([Vitasse et al 2021](#)) and composition of snowbed plant communities ([Matteodo et al 2016](#)), greening of pastures ([Carlson et al 2017](#)) and rock areas ([Choler et al 2021](#)), and risk increases in forests for wildfires ([Wastl et al 2012](#)) and pest outbreaks, e.g. related to bark beetles ([Marini et al 2012](#)).

b. Methodological framework

Our analyses followed a 5-step procedure (flow diagram Fig. 1). First, we conducted a literature review to pre-select the most relevant environmental and socio-ecological covariates of wildlife, vegetation, climate and land-use changes. We also defined the reference time period relevant for our analyses (step 1). Secondly, given some mismatches in time periods and data resolutions, we performed specific data formatting and conducted data reduction through principal component analyses (step 2). Thirdly, we built a mixed graphical model (Haslbeck and Waldorp 2020) to estimate the conditional correlations between temporal trends in climate, land use, vegetation, wild and domestic herbivores and wolves. A regularisation procedure helped us to make the partial correlation network sparse and interpretable (Friedman et al 2007, step 3). Then, we built on the partial correlation network and a priori knowledge to construct a plausible structural equation model (step 4) that was further validated and refined based on expert opinion and literature review (step 5).

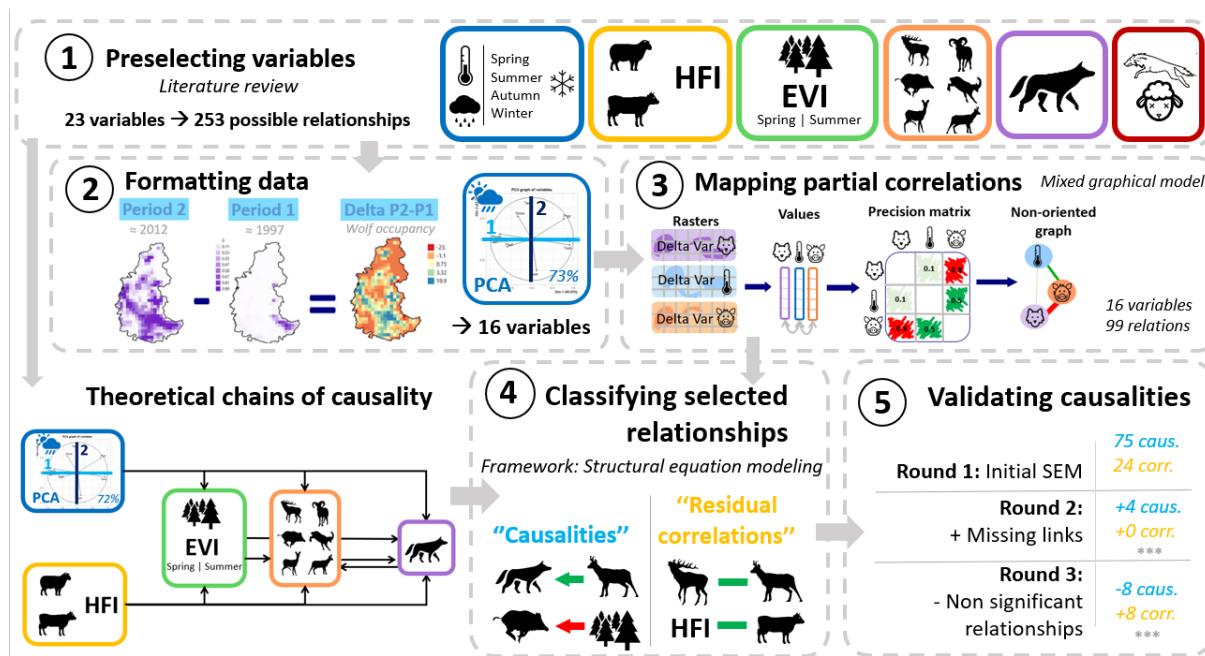


Figure 9 - The workflow of the whole analysis. Panel 1: each box relates to a specific category of variables (from left to right: climate, human-related variables, vegetation, wild ungulates, predators, human-wildlife conflicts). HFI: Human Footprint Index, EVI: Enhanced Vegetation Index. Panel 2: two principal components replace the nine previous climate variables (climate box). Panel 3: green and red colors represent resp. positive and negative correlations; line thickness correlates to their absolute value. Panel 4: arrow direction symbolizes causal path (e.g. wolf expansion could be favored by chamois expansion). Panel 5: asterisks stand for significant SEM.

Pictograms for wild ungulates: courtesy of Christine Saint-Andrieux. Other icons: “boar” by Giuditta Valentina Gentile, “Cow” by Hernan D. Schlosman, “Dead lamb” by Eqquindi, “forest” by Pablo Rozenberg, “Rain” by ahmad, “Sheep” by Pariphat Sinma, “Snowflake” by AomAm, “Temperature” by MarkieAnn Packer, “Weather” by Adrien Coquet, and “Wolf” by Ashley Ma, m. turan ercan and Norbert Kucsera, all from thenounproject.com.

-Step 1 - Preselecting variables

We pooled a set of predictors assumed to represent important features for understanding passive rewilding in the French Alps (Fig. 1). We ended up with 6 categories of variables: climate change, anthropogenic activities, vegetation dynamics, wild ungulates, predators and human-wildlife conflicts. For each of these features, we mined the literature and existing data to best represent their recent past dynamics (Table 1).

Given that livestock data were available only for 1996 to 1997 and 2012 to 2014 (depending on location), we restricted the analysis to these two time-periods (hereafter called P1 and P2). All other data were selected to match these time intervals as closely as possible, and averaged across consecutive years to compensate possible interannual variability (Table 1).

Category	Variable	Periods	Rationale
Climate variables	1. Spring mean temperatures (T°) 2. Summer mean T° 3. Autumn mean T° 4. Winter mean T° 5. Spring total precipitations (Prec) 6. Summer total Prec 7. Autumn total Prec 8. Winter total Prec 9. Snow Cover Duration (SCD)	P1: 1995-1997 P2: 2011-2013	Seasonal temperatures and precipitations, complemented by yearly snow cover duration, represent the changing climate conditions in the French Alps (Gobiet et al 2014). <i>Origin of data:</i> CHELSA TimeSeries (Karger et al 2017).
Anthropogenic variables	Yearly density of metabolic biomass (“density”) 10. Sheeps-Goats density 11. Cows-Horses density 12. Human Footprint Index (HFI)	10.11. P1: 1996 to 1997, P2: 2012 to 2014 12. P1: 1993, P2: 2009	Yearly density of metabolic biomass (10.11., see Supporting information S1a) aims to reflect herbivory pressure for each livestock species (Austrheim et al 2011). We estimated it for high-altitude summer pastures only. HFI (12.) reflects the human appropriation of the landscape. <i>Origin of data:</i> Pastoral survey (10. 11.), Venter et al 2016 (12.).
Vegetation	13. Forest cover 14. Spring mean Enhanced Vegetation Index (EVI) 15. Summer maximum EVI	P1: 2000-2002 P2: 2012-2014	Canopy coverage reflects forest protection provided to ungulates and predators (Falcucci et al 2013 , Chirichella et al 2017). Spring and summer values of EVI (14.15.) represent fodder quality (Villamuelas et al 2016) and quantity (Garel et al 2011), respectively. <i>Origin of data:</i> MODIS.
Wild ungulates	Yearly density of metabolic biomass (“density”) 16. Red Deer density 17. Wild Boar density 18. Roe Deer density	16. P1: 1999, P2: 2014 17. P1: 1996-1997, 2012-2014	Computed from estimated densities (derived from counts or hunting bags), body mass, and yearly duration of herbivory (see details in Supporting information S1a), as for livestock.

	19. Mouflon density 20. Ibex density 21. Chamois density	18. P1: 1993, P2: 2007 19.20.21. P1: 1993, P2: 2010	<i>Origin of data:</i> French Office of Biodiversity, local hunting federations, MODIS.
Predators	22. Wolf occupancy	P1: 1996-1997 P2: 2012-2014	Modeled wolf occupancy quantified the carnivore's probability of presence while accounting for imperfect detection. <i>Origin of data:</i> Louvrier et al 2018.
Human-wildlife conflicts	23. Wolf attacks on livestock	P2: 2012-2014 (sum)	The number of wolf attacks on livestock includes all attacks where the predator could not be ruled out. <i>Origin of data:</i> GeoLoup database.

Table 1 - Six main features (“categories”) were deemed as related in the study area. Accordingly, we selected 23 variables available within the study period. Year intervals correspond to interannual means, unless opposite is specified.

-Step 2 - Data formatting

The original resolution slightly differed among the selected variables, ranging from a 10 km-grid (wolf occupancy) to precise polygons (wild ungulates density). The final, common resolution had to ensure relevance for large-scale biological processes (e.g. predation) while accounting for high heterogeneity in our study area (Thierry and Rogers 2020). We handled this trade-off by keeping the intermediate resolution of 1 km all along our analyses. Wolf occupancy data were downscaled at such resolution by subdividing 10 km-values in 100 identical neighbouring pixels. All variables were then spatialized at 1 km (through averaging), matching the grid of wolf occupancy. At this point, metabolic biomass was summed over all pixels for both wild and domestic ungulates, and multiplied by the relative contribution of woody and herbaceous fractions to their mean diet, to gain insight over the regional shift in herbivory pressure (see details in Supporting information S1b).

To analyse the interplay between the temporal dynamics of all features, we then subtracted, for each variable, their value between P2 and P1 -except for seasonal precipitation (for which a log-response ratio was more appropriate) and wolf attacks (for which values were lacking in P1, and was assumed negligible).

Finally, since the climatic variables were strongly collinear, which could have introduced biases in further analyses (Grosbois et al 2008), we used a Principal Component Analysis (PCA) to reduce their dimensionality. We kept the first two axes that explained 72.52% of the overall variation in data (see Supporting information S2 for details).

-Step 3 - Partial correlation network to keep independent potential links

We used a probabilistic graphical model to infer the conditional dependencies between the 16 variables, which could in theory yield to 120 potential links. Based on graph theory,

graphical models compute a sparse precision matrix by applying a lasso penalty to a set of normally-distributed variables (Friedman et al 2007). The resulting matrix's coefficients quantify the partial correlations between each pair of variables (everything else being equal), then displayed as edges on a partial correlation network.

The counting of wolf attacks, which was not normally distributed, was considered to fit a Poisson-distribution in the Mixed Graphical Model (MGM) (Yang et al 2014). All other variables were considered as Gaussian, after we corrected their distribution by a non-paranormal transformation (NPN) (Liu et al 2009). We used an optimised penalty parameter λ to ensure the sparsity of the final matrix.

We also performed a sensitivity analysis to check how residual spatial autocorrelation could influence the robustness of model inferences: the MGM was rerun on random pixel samples (Haslbeck & Waldorp 2020), ranging from 95% to 5% of the total amount of pixels. Thus, we could assess the number of correlations remaining with decreasing amounts of data, together with their similarity to correlation values of the full dataset.

-Step 4 - From partial correlations to causal and residual relationships

Through these graphical models, we obtained two undirected partial networks that mapped the codependencies between our variables. To gain a better understanding of our system and its underlying pathways, we distinguished between “causal” (i.e., biologically explainable) and “residual” (i.e., fortuitous and/or unexpected) relationships. To do so, we reviewed the hypotheses found in the literature to construct a theoretical, directed framework of causal chains (figure 1). Variations in climate- and anthropogenic variables were hypothesized as the primary drivers of all other dynamics, while vegetation, predators and wild ungulates would be drivers of one another. Partial correlations that we were not able to explain from known mechanisms were set to residual. All partial correlations were thus classified following this rule (see detailed hypotheses in Supporting information S3). Only predators and wild ungulates were connected by a two-way causal relationship: depending on their sign, partial correlations were directed as prey-to-predator (positive value) or predator-to-prey relationships (negative value). To avoid circularity in causal chains, we assumed no such feedback in the vegetation-ungulates relationship, positing that forage availability determined herbivore distribution more than the opposite; this seems a reasonable hypothesis, given the relatively low body sizes in the wild ungulate community.

-Step 5 - Structural equation modelling

From step 4, we built a Structural Equation Model (SEM) to test the multiple directed relationships (Grace et al 2015), following the causal diagram shown in Figure 1. We used a

piecewise rather than a standard SEM, since it allows including non-gaussian linear models (e.g. Poisson for count data such as wolf attacks), and minimizes the risk of propagating errors within the model ([Grace et al 2015](#)). We used linear regressions to represent each “causal” relationship, except for wolf attacks where a generalized linear model was required (Poisson family). “Residual” relationships were included as “correlated errors”.

A first SEM (round 1) was launched using only MGM-derived hypotheses. However, this initial set of structural equations and correlated errors was not significantly supported by data, as indicated by a global model p-value of 0. Hence, we refined it by adding relationships pointed by SEM as missing (round 2), until its architecture as a whole reached significance. To make sure that all links were supported by data, and to improve model parsimony as estimated by BIC, we then simplified its architecture by toggling non-significant hypotheses to correlated errors only (round 3).

All statistical analyses were performed with R software 4.0.3 ([R Core Team 2020](#)), using packages ‘raster’ for spatial data processing ([Hijmans 2020](#)), ‘FactoMineR’ for PCA ([Lê et al 2008](#)), ‘huge’ for NPN transformation ([Zhao et al 2012](#)), ‘mgm’ for MGM ([Haslbeck and Waldorp 2020](#)) and ‘piecewiseSEM’ for SEM ([Lefcheck 2016](#)).

Results

The regularisation procedure of the graphical model kept 99 non-independent relationships (over the 120 possible) between our set of variables (see detail in [Supporting information S6](#) and [S7](#)). The architecture of causal pathways postulated between variable categories (figure 1) was significantly supported by data (figure 2, [Supporting information S8](#)). Nearly all SEM effects matched the sign predicted by MGM, except for three EVI-climate relationships that all turned positive in the SEM (spring EVI with climate PCA axes 1 and 2, summer EVI with PCA axis 2). Finally, the proportion of explained variance, assessed by individual R^2 , was highly heterogeneous among response variables--ranging from null to 0.34 (table 2).

Response variable	R^2
Wolf attacks	0.34
Wolf occupancy	0.10
Ibex density	0.03
Chamois density	0.04
Red Deer density	0.07

Roe Deer density	0.18
Mouflon density	0.00
Wild Boar density	0.11
Spring EVI	0.03
Summer EVI	0.22
Forest cover	0.20

Table 2 - Values of R^2 , calculated with method ‘nagelkerke’ for wolf attacks only.

We computed net effect sizes by adding standard estimates of all relationships binding one category’s variables to the other’s. Such estimates varied by up to 3 orders of magnitude between the strongest and the weakest effect of linear models (figure 2a).

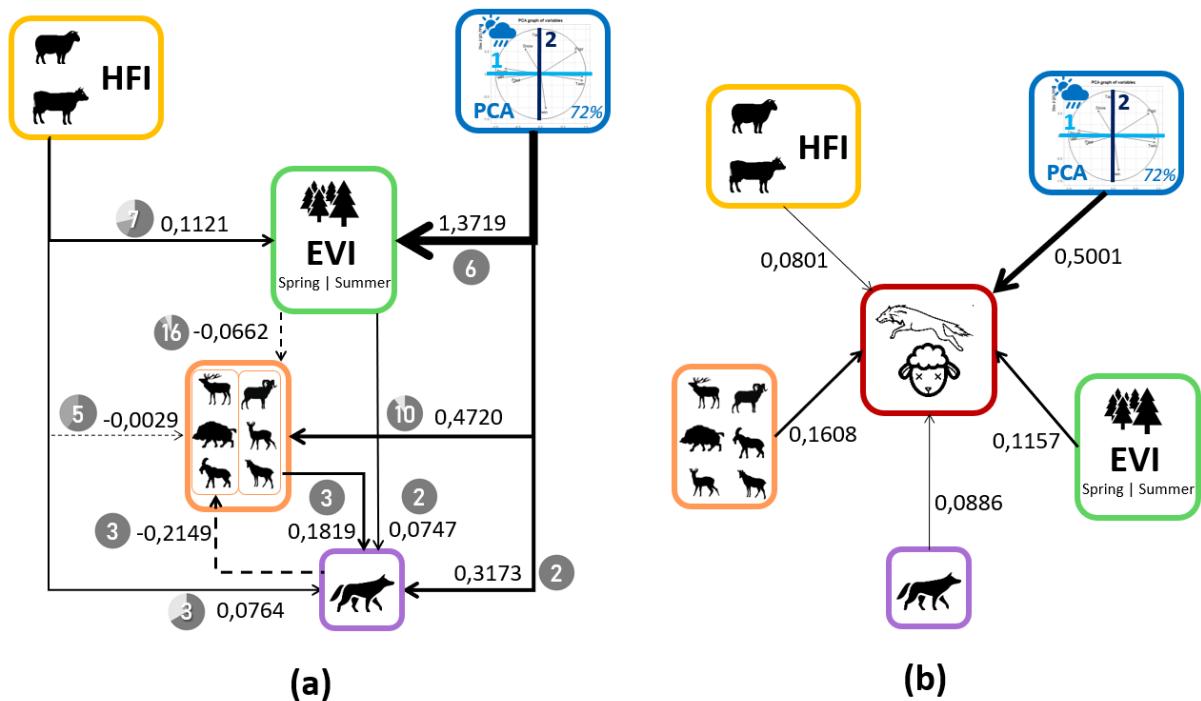


Figure 2 - SEM pathways, with values indicating (a) standard estimates of linear models, (b) non-standard estimates of the generalized linear model (Poisson family). Plain arrows: positive effects, dotted arrows: negative effects. Arrow width is proportional to effect size. Pie charts on (a) represent the share of p-values (dark grey: <0.001, medium grey: 0.01-0.001, light grey: 0.01-0.05) among the number of significant relationships (in white); for (b) all p-values are <0.001. Wild ungulates species in (a) are distinguished according to the direction of their causal relationship to wolf occupancy. Pictogram credits as for figure 1.

As two variables from a single category can exert opposite effects on a third variable, net effects shown here may be weak because of a compensation between strong antagonistic predictors. This led us to distinguishing positive from negative effects at the variable level (“direct effects”). Furthermore, SEM offers the opportunity to explore causal chains, by

following statistical paths from category to category. Thus, we multiplied these category-to-category effects successively to obtain indirect pathway coefficients (“indirect effects”).

a) Can we detect passive rewilding over a 15-year period and across spatial gradients?

All wildlife-related variables (wolf occupancy and attacks, wild ungulate biomass), increased significantly across the study area, while trends in vegetation and anthropogenic variables proved more heterogeneous.

Between 1996 and 2012, the total biomass of all wild ungulates increased due to their spatial expansion in most of the French Alps (figure 3, [Supporting information S4](#)). However, the distribution structure varied considerably between mountain species. Ibex and mouflon are restricted to small patches while the increase in lowland species (e.g. roe deer, red deer, and wild boar) is almost ubiquitous ([Supporting information S5](#)). Simultaneously, the average value of wolf occupancy across all pixels was multiplied by 8.9 (figure 2, [Supporting information S4](#)), and increased throughout the French Alps, notably in their southernmost portion ([Supporting information S5](#)) where the highest values of wolf attacks on livestock were recorded between 2012 and 2014 ([Supporting information S5](#)).

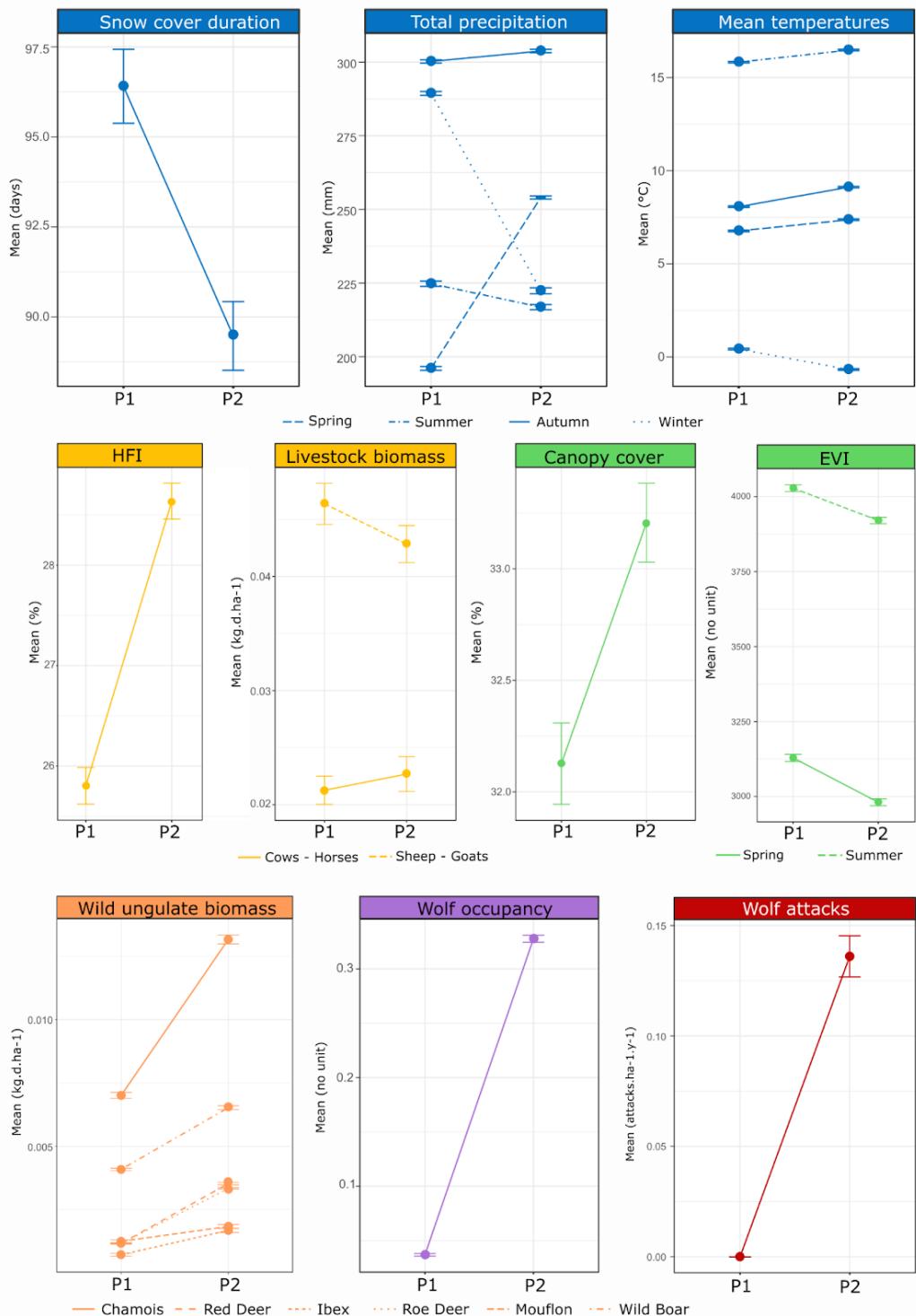


Figure 3 - Mean change from period 1 (P1) to period 2 (P2), across all non-NA pixels, for the 23 initial variables. From top to bottom, left to right: climate variables (3 panels), anthropogenic variables (2 panels), vegetation (2 panels), wild ungulates (1 panel), predators (1 panel), human-wildlife conflicts (1 panel). Error bars show confidence interval at 95%.

At the same time, mean temperatures increased for all seasons (but winter) by 0.60 to 1.1 °C, while mean snow cover duration decreased by 6.93 days/year (figure 3). Accordingly, both PCA axes matched increasing seasonal temperatures (see Supporting information S2): axis 1 reflected stronger increases in summer vs. spring temperatures (high and low axis values,

respectively), and axis 2 stronger increases in autumn temperatures vs. decreases in snow cover duration. Axis values were distributed along geographical gradients, decreasing from SE to NW (axis 1) or from low to high altitudes (axis 2) (see rasters in [Supporting information S5](#)).

Vegetation variables showed more contrasted tendencies. Across the two time periods, the average forest cover increased by 1.08% (figure 3), whereas spring and summer EVI declined--by respectively 121 and 141 units on average ([Supporting information S4](#)). However, canopy cover and summer EVI displayed similar geographic trends with an increase in the southern part of the massif and a decrease in the north. Conversely, change in spring EVI was very heterogeneous, without a clear geographical pattern ([Supporting information S5](#)). Meanwhile, the average human footprint index increased by 11% (figure 3, [Supporting information S4](#)). Its high-altitude increase was paralleled by a decreasing trend at lower altitude ([Supporting information S5](#)).

b) How do shifts in wild and domestic herbivore populations influence vegetation dynamics at the regional scale?

Biomass of wild and domestic ungulates showed significant but opposite trends throughout the French Alps, however with no clear effect on the share of each vegetal fraction in their diet. Reciprocally, they proved to correlate with the change in vegetation variables, as measured by the SEM.

Despite local increases in cattle density, regional livestock biomass declined by 5.2% (figure 4a) due to a strong decrease in sheep density (figure 3, [Supporting information S4](#)); hence, their share in total herbivore biomass dropped from 81% to 67%, while wild ungulates' share increased accordingly. Most pixels (86 to 92%) across the whole French Alps displayed null values for both cattle and sheep ([Supporting information S5](#)). After accounting for each species' diet, the estimated proportions of woody and herbaceous parts in ingested biomass remained constant across ungulates (whether wild or domestic) between P1 and P2, and dominated by grasses at a 3:1 ratio (figure 4b).

In the graphical model, vegetation variables were involved in 16 partial correlations with wild ungulate species (among which 10 were positive), and 3 with domestic ungulates (all negative). In SEM, they were all confirmed as explanatory variables of changes in wild ungulate density, and as response variables of changes in livestock density (figure 5).

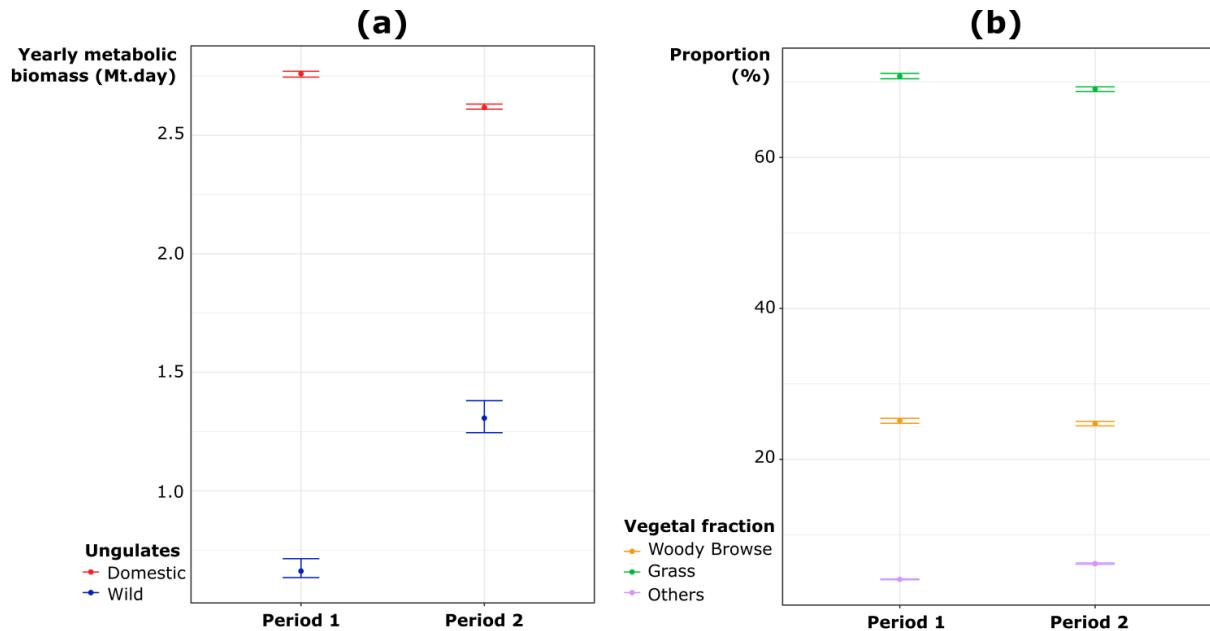


Figure 3 - Regional change in (a) yearly metabolic biomass of ungulates (megatons.day), summed over all 1 km-pixels; (b) shares of ingested vegetal fractions, expressed in % of previous ungulate biomass (domestic and wild together). Period 1: 1995-1997, Period 2: 2012-2014. Wild boar was excluded from (b) because of its omnivorous diet. Error bars match 2.5% and 97.5% percentiles across multiple samplings in biomass per pixel; see Supporting information S1 for details in calculation.

c) What are the main direct and indirect drivers of passive rewilding in the French Alps?

For all models, climate variables appeared to exert the strongest effect on other categories (especially on vegetation), while anthropogenic variables were among the weakest (figure 5, Supporting information S9).

Both direct and indirect effects confirm this predominance of climate predictors for explaining ungulates and wolf expansion between P1 and P2. The direct effects on the wild ungulate variables further reveal an offset between vegetation variables: spring EVI and forest cover have opposite effects, respectively negative and positive, on most ungulate species (figure 5a). Thus, vegetation ranks as the second strongest predictor of ungulate expansion—after climate. Axis 2 of climate PCA, and HFI, also induce contrasted effects depending on the ungulate species.

All species of wild ungulates correlate with wolf occupancy, and their increase in biomass stands as its second strongest driver after climate (figures 5b, 5c); half of them are confirmed as predictors of wolf expansion (positive relationship), and half as its response (negative). They show equal importance for wolf attacks, although a different array of species affect it positively, and only two negatively. Forest cover and HFI relate positively, yet more weakly, to all predator-related variables--whereas livestock variables show contrasted effects

on predator expansion (positive) and attacks (negative). To a lesser extent, human-related variables affected it as well, both negatively (livestock) and positively (HFI).

Indirect effects consistently lag behind direct effects, although revealing hidden influences of climate on ungulates and predators. These mainly act through vegetation, since it stands under strong, positive influence by climate PCA axes (figure 5d).

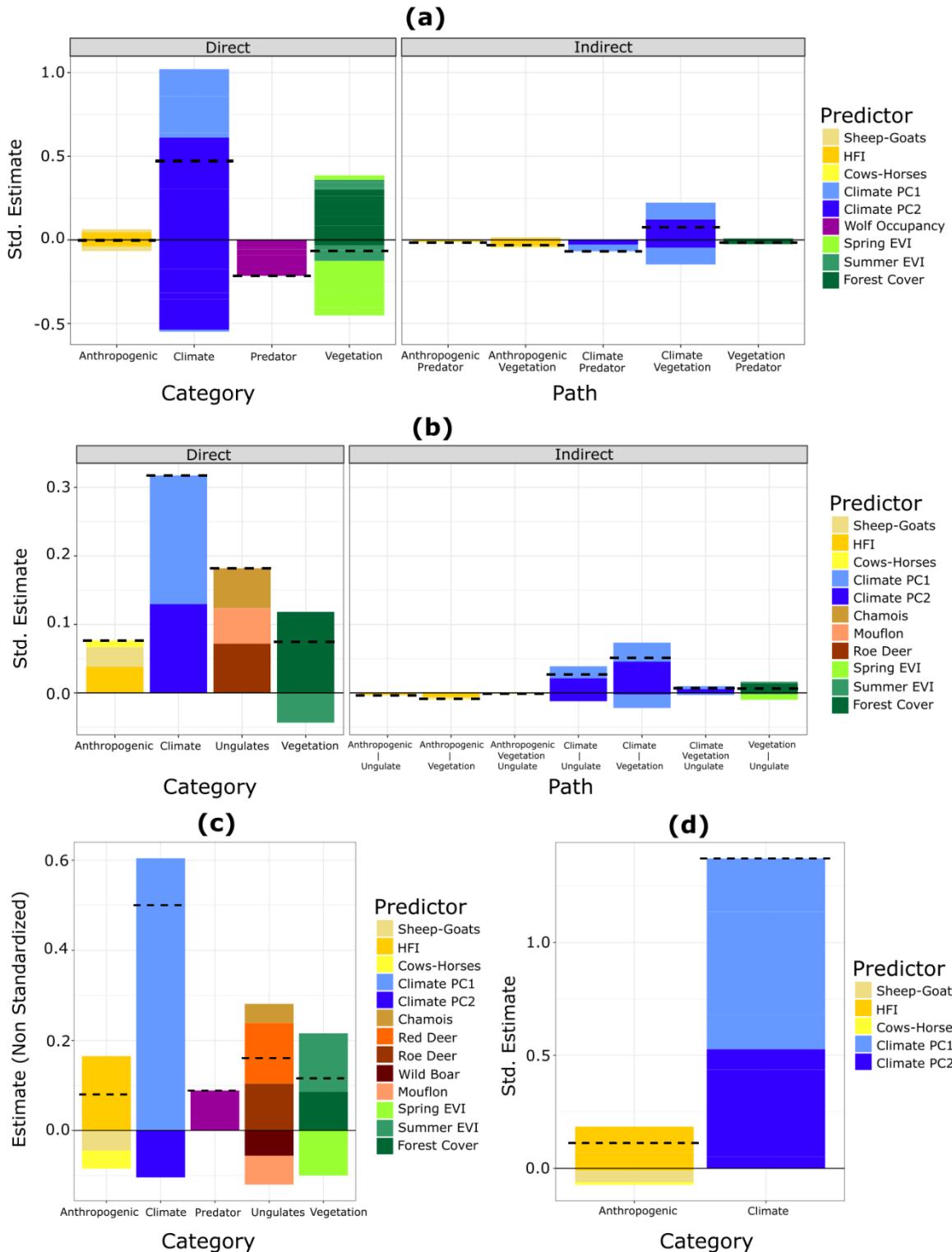


Figure 5 - Direct and indirect SEM effects of each variable on (a) wild ungulates, (b) wolf occupancy, (c) wolf attacks, (d) vegetation. Dashed lines represent values of net effects, as displayed on figure 4. For (a) and (d), estimates are pooled, so that each predictor can have both positive and negative effects, depending on the response variable. Predictors lacking in the legend are not affecting any variable in the category.

Discussion

We unravelled trends and possible causal drivers of passive rewilding at the regional scale by combining a graphical model approach to data and hypotheses-driven structural equation models. With our compilation of heterogeneous data, we revealed temporal trends and spatial gradients across multiple environmental, biotic and anthropogenic variables at the level of the entire French Alps. More specifically, we showed that at regional scale wild ungulate and wolf ranges expanded dramatically over the studied 15 year period, as compared to the disparate trends in forest cover and livestock density. Using state-of-the-art statistical approaches, our results demonstrate a tight link between the variation of forest cover, wild ungulates and wolf extent. Climate trends appeared to have driven these changes in the ecosystem to a greater degree than human activities.

Several finer-scale patterns deserve, however, further examination. Hereafter, we build upon intrinsic trends for individual variables and their interrelationships to shed light upon trophic links in this multi-trophic regional system.

Contrasted trends for a “passive rewilding”

Our analyses confirm the earlier observation of a steady increase of wild mammal biomass and occupancy across the French Alps ([Chapron et al 2014](#), [Linnell et al 2020](#)). While this change occurred within a relatively short timespan in regard to these species’ ecology (but see [Forsyth and Caley 2006](#)), the vast geographical extent of our dataset provides confidence as to its robustness to spatial heterogeneity. It reflects both population growth and expansion, following reintroductions and upwards expansion for ungulates ([Büntgen et al 2017](#), [Brambilla et al 2020](#)), and spontaneous recolonisation for wolf ([Louvrier et al 2018](#)), which is pervasive across almost all the European Alps ([Lovari et al 2020](#)). Unexpectedly, our structural equation model reveals climate change as the main driver of this passive rewilding. Red deer and the three mountain ungulates suffered from changing climate, namely from snow cover reduction (PCA axis 2). This is contrary to expectations, since they grow fat reserves to face harsh winters (“capital breeder” behaviour, [Johnson 2006](#)) and could thus benefit from milder conditions, e.g. through improved survival ([Jacobson et al 2004](#)) or extended access to high-quality feed ([Garel et al 2011](#)). However, advanced snow melt at higher altitudes may also have prevented the progressive onset of high-quality feed in the early growing season (see [Mysterud et al 2001](#) for red deer in Norway), causing a mismatch with timing of births (e.g. for chamois, see [Lovari et al 2020](#)). Alternatively, insufficient snow cover could favor dry soil conditions, thus impeding vegetation growth later on ([Büntgen et al 2013](#)).

Conversely, both the large predator (wolf) and two wild ungulates (roe deer and wild boar) benefited from warmer temperatures and reduced snow cover. Milder conditions directly allowed them to expand and establish new populations at higher altitudes (Okarma 1995, Corlatti et al 2019). Increased canopy cover and vegetation productivity, at least at low altitudes, appeared to have also contributed to their expansion, as has been shown locally e.g. for wild ungulates (Espunyes, Lurgi et al 2019, Mason et al 2017) and for wolf (Falcucci et al 2013). Trends in other vegetation variables are more equivocal: although climate was their main driver as well, they showed strong spatial heterogeneity in their variations. Although increasing at lower elevations thanks to --here unmeasured-- land use changes (see Gehrig-Fasel et al 2007 for Switzerland) and possibly to milder growing conditions (Filippa et al 2019), forest cover dropped at higher altitude, contrary to expectations of upward shift in treeline (Cudlin et al 2017). So did seasonal EVIs, which declined throughout the massif instead of greening with snow cover reduction (Choler et al 2015). This may relate to other, unmeasured factors interfering with EVI, such as plant community composition and vegetation architecture (Pettorelli et al 2005), or greater drought sensitivity (Francon et al 2020); alternatively, pooling together forest- and non-forest pixels blurred the EVI signal (Carlson et al 2017).

While human activities can affect both wildlife (e.g. wolf: Behr et al 2017, Ausilio et al 2021), livestock-wildlife competition (La Morgia and Bassano 2009, Mason et al 2014) and vegetation dynamics (e.g. shrub encroachment: Pellissier et al 2012, Carlson et al 2017), these variables hardly contributed to explain passive rewilding here. This may, in part, stem from their small magnitude and non-uniform trends: sheep density decreased in most locations, cattle density remained steady everywhere, and the Human Footprint Index (HFI) increased most at high elevations while dropping at lower altitudes. Although local patterns of land abandonment are known as complex (Cocca et al 2012, Hinojosa et al 2016), we expected forest recovery to follow pastoral decline (Gellrich et al 2007, Carlson et al 2017). However, livestock density and HFI were probably not enough to reflect some key human influences, such as wolf culling (Fernandez-Gil et al 2016), shrub clearing (Komac et al 2013), or hunting intensity (Mysterud et al 2020). HFI values are further known as conservative estimates of human pressure (Venter et al 2016), and do not account for direct interference by human activities (Nickel et al 2020). Besides, our data may have failed to capture an existing effect because of a scale and/or date mismatch between livestock biomass and other variables (Behr et al 2017). Alternatively, our results may reflect real tolerance of wild mammals to moderate human presence and infrastructures, as sometimes attested for wolves (Llaneza et al 2012) and cervids (Acevedo et al 2005). Such habituation may either stem from positive side-effects of human features, such

as shielding prey from predation (Berger 2007) and offering of unintended food subsidies (Ciucci et al 1997), or from the parallel increase in forest cover, that provides shelter from human disturbance (Nickel et al 2020).

In any case, contrary to a baseline hypothesis of “passive rewilding” (Navarro and Pereira 2012, Martinez-Abrain et al 2020), the detected rise in herbivore and carnivore populations cannot be attributed to the (single) decline of human activities or presence. The heterogeneous context of the French Alps, as the remaining human presence and observed predominance of climate change effects, hence call for more complex narratives (Dorresteijn et al 2015, Speed et al 2019, Linnell et al 2020).

The shift in the herbivore guild did not shape vegetation dynamics

The large increase in wild ungulate densities over the study period drove a significant increase in total ungulate biomass across the French Alps, concurrent with the overall decline in livestock density which has contracted to smaller, densely stocked areas. Among various drivers (Milner et al 2006), this compensation may partly stem from shrub encroachment on alpine meadows (Carlson et al 2017) benefitting wild more than domestic ungulates, because of their lesser dependence on herbaceous vegetation (Espunyes et al 2019). Altogether, this suggests a stronger pressure of domestic than wild ungulates on vegetation succession, at least in summer pastures. Yet we might have underestimated metabolic biomass of wild ungulates, due to our conservative choices for calculation (see discussion in Supporting information S1). To gain further insight into their respective impacts, we had to account for each species’ diet (Augustine and McNaughton 1998), ranging from grass dominance (*grazer* diet) to tree and shrub-rich composition (*browser*) (Spitzer et al 2020): this proved proportions of herbaceous and woody plants within ingested biomass to remain at a constant 3:1 ratio at the regional scale. Consequently, the shifting composition of the herbivore guild hardly resulted in any change in calculated ungulate mean selectivity at the regional scale, and remained dominated by a grazer diet. In other terms, changes in browsing and grazing pressures—if any occurred—were unlikely to affect vegetation succession over the French Alps: contrary to past conjectures (Loison et al 2003, Espunyes et al 2019), the expansion of wild browsers (or intermediate feeders) was not sufficient to offset shrub encroachment, perhaps owing to their small size, selective diet and low density. This gives credit to our hypothesis of a negligible herbivore-vegetation feedback in the SEM architecture, as suggested e.g. for mountain ungulates by local dietary (Redjadj et al 2014) and habitat selection studies (Darmon et al 2012).

However, these region-wide trends probably hide finer-scale patterns of herbivory, which may have increased locally with increasing ungulate diversity (Ritchie and Olff 1999). Indeed, wild herbivores can affect plant succession (Bakker et al 2016) and vegetation greenness (Barbosa et al 2019), although with great variability depending on slope, past management and plant community (Erschbamer et al 2003, Schütz et al 2003). Variable browsing damage to forestry, as increasingly reported in the French Alps, exemplifies such context-dependent effects (Spake et al 2020). However, neither our spatial resolution nor our aggregated variables allowed us to capture these effects. Some of them may explain negative relationships in the SEM between wild ungulates and vegetation (see Supporting information S3). Increasing complexity in ungulate communities, as here, may further induce competition between sympatric species sharing a common diet (Apollonio et al 2017), like favoring red deer at the expense of ibex (Anderwald et al 2015), roe deer (Chirichella et al 2017) or chamois (Corlatti et al 2019). While we could not assess such bidirectional relations through the SEM causal architecture, our graphical model showed significant pairwise interactions between all species of wild ungulates, which would deserve deeper analyses. Finally, wolf arrival probably induced further fine-scale heterogeneity into herbivory patterns, owing to the predator-induced ‘landscape of fear’ (Laundré et al 2001, Kuijper et al 2013).

Wolves and ungulates: predation patterns at a regional scale

Increasing abundances of all wild ungulate species correlated with the rise in wolf occupancy. All of them can be part of the carnivore’s diet (Palmegiani et al 2013, Ståhlberg et al 2017), wolf being a species with a large diet flexibility depending on prey availability and vulnerability within its range. Some prey species (chamois, mouflon, roe deer) were here confirmed as predictors of wolf occupancy, suggesting that their own extension fostered the predator’s rise. Other studies in Europe indeed have shown wild prey abundance to contribute to wolf colonization more than other environmental factors, e.g. in Spain (Llaneza et al 2012) and in Switzerland (Roder et al 2020). The other wild ungulates (red deer, wild boar, ibex) were negatively correlated in our analyses to wolf’s expansion. However, neither ibex nor wild boar are known to dominate wolf’s diet in the French Alps, making a limitation of their population growth by predation rather improbable. Hence, this pattern may relate to some external, uncontrolled driver, or to the coincidence of uncorrelated range expansions (e.g. for recolonizing wolves and reintroduced ibex). Furthermore, while top-down limiting effects on herbivores can be expected in ecosystems where large predators are at relatively high density (Martin et al 2020), they should be weaker in human-dominated landscapes where humans tend

to limit predator numbers (Kuijper et al 2016, Ciucci et al 2020), as here. Finally, when prey population dynamics show density-dependence, --e.g. where ungulates have become abundant in the Alps (eg. Toigo et al 2002 for ibex and Garel et al 2011 for chamois)-- the impact of predation may be complicated by compensatory mortality (Randon et al 2020). We thus stress the need for investigating further the complex predator-prey interactions between wolf and its guild of prey, at low and high density respectively, accounting for environmental and human land use gradients in the French Alps. Besides fodder availability (Melis et al 2009), predation impact may also vary with numerous interacting drivers, such as winter harshness (Okarma et al 1995), or sympatry with other predators (Bassi et al 2020). In any case, we demonstrated here a clear correlation between wolf extent and its wild prey at the regional scale, rarely attested at such scale in human-dominated landscapes. We call, however, for future fine-scale studies to explore how predation mechanisms, whether direct or indirect, may underlie these correlations in the French Alps.

Likewise, analysing possible drivers of wolf attacks on livestock requires caution, considering their multifactorial origin (Meuret et al 2018, Wilkinson et al 2020). Climate was the strongest predictor of numbers of attacks, however possibly for non-causal reasons: PCA axes overlapped with the wolf recolonization gradient from southeast to northwest. Changes in wild ungulates metabolic biomass were the second strongest predictors of wolf attacks on livestock, either positive or negative depending on prey species. Their positive relationship with deer and chamois biomass may arise from “apparent competition” between those species and livestock (Holt 1977): higher prey abundance would favor increase in wolf numbers, hence provoking more attacks on livestock (Wilkinson et al 2020). Conversely, predation shift could explain negative relationships with wild boar and mouflon, e.g. if their accessibility as prey overpass livestock’s (Janeiro-Otero et al 2020, Ciucci et al 2020). It is, however, difficult to discriminate such effects from fortuitous correlations, due e.g. to simultaneous range expansions of both prey and predator species along spatial gradients. Forest extent was correlated with an increase of attack frequency, in agreement with former findings (Wilkinson et al 2020). Finally, livestock variables showed a slight, negative correlation with wolf attacks, which conversely were favored by change in HFI. Neither trend finds direct explanation under our causal framework, again suggesting non-causal correlation due to underlying spatial gradients e.g. in herd guarding practices.

Surprisingly, the weakest of all predictors is wolf occupancy itself. As expected it was however positively correlated with attack frequency; this, together with possible bias in this data (which were available in P2 only), again forces prudence while interpreting this result.

Limitations of the modelling approach

The MGM sensitivity analysis provides insights as to inner limitations of our spatial approach. Indeed, the number of detected correlations proved to vary conditionally to the amount of input data in the model, and presented non-negligible variability (as shown by error bars) for a constant amount. This reveals inevitable spatial autocorrelation in our dataset, which was expected due to the strong spatial structure of our variables (like wolf occupancy). However, we can assume that this did not alter our conclusions, as the MGM kept detecting steady amounts of relationships up to ca. 75% of pixel removal. Finally, to verify spatial robustness of our findings, we applied our modelling framework at the resolution of wolf occupancy data (10 km); this resulted in qualitatively comparable outcomes (see details in Supporting information S3 and S6-S10).

Further caution is needed towards causality of our SEM assumptions. Indeed, as suggested earlier, some relationships may partly derive from non-causal coincidences ([Grosbois et al 2008](#)): the geographical gradient on the first axis coincides with the predator's colonization trajectory from the Italian border ([Louvrier et al 2018](#)), so that its disproportionate effects on wolf attacks cannot be fully interpreted in biological terms. Conversely, our SEM confirmed the significance of some unexpected relationships (e.g. wolf attacks and spring EVI), which ended up as causal pathways: besides lacking variables, linear relationships may have failed to capture the complexity of ongoing phenomena, thus requiring further investigation. Heterogeneous R² values give more confidence in the response of vegetation variables, than of the biomass of some ungulate species (especially mouflon). Finally, despite non-paranormal transformation, some variables entered MGM without satisfying gaussian distribution; yet this is unlikely to have affected final results, since SEM ended in consistent and significant outputs, while relying on the same data as the graphical model.

Conclusion

We disentangled drivers of rewilding trends at a regional scale. Climate change over 15 years in the French Alps exceeded, by far, human footprint and livestock as predictors of wildlife recovery and vegetation succession—challenging the basis of the passive rewilding hypothesis. Increasing wild ungulate populations did not reduce shrub encroachment over the French Alps. Finally, predation by wolves proved to interact with wild prey expansion, however without clear outcomes on incidence of livestock attacks. All these effects require further

investigation, by analysing more in depth the relationships between herbivory and predation patterns across the diversity of environmental and anthropogenic gradients found in the Alps.

Acknowledgements

We thank A. Barboiron, DREAL Auvergne-Rhône-Alpes, D. Karger, and J. Louvrier for supplying wild ungulate, wolf attacks, climate and wolf occupancy data, respectively. We are also indebted to A. Bayle, C. Martinez-Almoyna, M. Ohlmann and J. Renaud at LECA, I. Boulangeat at INRAE, and C. Saint-Andrieux, M. Pellerin and W. Gaudry at OFB, for their valuable time to help us understand model and data structure.

Pictograms for wild ungulates: courtesy of Christine Saint-Andrieux. Other icons: “boar” by Giuditta Valentina Gentile, “Cow” by Hernan D. Schlosman, “Dead lamb” by Eqquindi, “forest” by Pablo Rozenberg, “Rain” by ahmad, “Sheep” by Pariphat Sinma, “Snowflake” by AomAm, “Temperature” by MarkieAnn Packer, “Weather” by Adrien Coquet, and “Wolf” by Ashley Ma, m. turan ercan and Norbert Kucsera, all from thenounproject.com.

References

- Acevedo, P. et al. 2005. Environmental constraints in the colonization sequence of roe deer (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) across the Iberian Mountains, Spain: Constraints in the colonization sequence of roe deer in Spain. - *Journal of Biogeography* 32: 1671–1680.
- Anderwald, P. et al. 2015. Influence of migratory ungulate management on competitive interactions with resident species in a protected area. - *Ecosphere* 6: art228.
- Apollonio, M. et al. 2017. Challenges and science-based implications for modern management and conservation of European ungulate populations. - *Mamm Res* 62: 209–217.
- Augustine, D.J., & McNaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. - *Journal of Wildlife Management* 62(4), 1165-1183.
- Ausilio, G. et al. 2021. Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes: The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent. - *Front. Ecol. Evol.* 8: 577963.
- Austrheim, G. et al. 2011. Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999: has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? - *Wildlife Biology* 17: 286.
- Bakker, E. S. et al. 2016. Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. - *Proc Natl Acad Sci USA* 113: 847–855.
- Barbosa, J. M. et al. 2020. Ungulates Attenuate the Response of Mediterranean Mountain Vegetation to Climate Oscillations. - *Ecosystems* 23: 957–972.
- Bassi, E. et al. 2020. Relative impact of human harvest and wolf predation on two ungulate species in Central Italy. - *Ecological Research* 35: 662–674.
- Behr, D. M. et al. 2017. Combining human acceptance and habitat suitability in a unified socio-ecological suitability model: a case study of the wolf in Switzerland (S Durant, Ed.). - *J Appl Ecol* 54: 1919–1929.
- Berger, J. 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. - *Biol. Lett.* 3: 620–623.
- Beschta, R. L. et al. 2016. Long-term aspen dynamics, trophic cascades, and climate in northern Yellowstone National Park. - *Can. J. For. Res.* 46: 548–556.
- Beschta, R. L. et al. 2018. Trophic cascades at multiple spatial scales shape recovery of young aspen in Yellowstone. - *Forest Ecology and Management* 413: 62–69.
- Brambilla, A. et al. 2020. Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex *Capra ibex* in Europe. - *Mam Rev* 50: 267–277.

- Büntgen, U. et al. 2017. Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. - *Ecosphere* in press.
- Carlson, B. Z. et al. 2017. Observed long-term greening of alpine vegetation—a case study in the French Alps. - *Environ. Res. Lett.* 12: 114006.
- Ceaşu, S. et al. 2015. Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. - *Conservation Biology* 29: 1017–1027.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. - *Science* 346: 1517–1519.
- Chirichella, R. et al. 2017. Alpine landscape and canopy cover from 1973 to 2011: are roe and red deer population dynamics linked? - *Wildl. Res.* 44: 504.
- Choler, P. 2015. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations of snow cover duration.
- Cimatti, M. et al. 2021. Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. - *Divers Distrib* 27: 602–617.
- Ciucci, P. et al. 1997. Home range, activity and movements of a wolf pack in central Italy. - *Journal of Zoology* 243: 803–819.
- Cocca, G. et al. 2012. Is the abandonment of traditional livestock farming systems the main driver of mountain landscape change in Alpine areas? - *Land Use Policy* 29: 878–886.
- Corlatti, L. et al. 2019. Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. - *J Zool* 309: 241–249.
- Crouzat, E. et al. 2015. Assessing bundles of ecosystem services from regional to landscape scale: insights from the French Alps (T Diekötter, Ed.). - *J Appl Ecol* 52: 1145–1155.
- Cudlín, P. et al. 2017. Drivers of treeline shift in different European mountains. - *Clim. Res.* 73: 135–150.
- Darmon, G. et al. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. - *Ecography* 35: 44–53.
- Dorresteijn, I. et al. 2015. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator–prey interactions in a human-dominated landscape. - *Proc. R. Soc. B.* 282: 20151602.
- Elsen, P. R. et al. 2020. Topography and human pressure in mountain ranges alter expected species responses to climate change. - *Nat Commun* 11: 1974.
- Erschbamer, B. et al. 2003. The Impacts of Vertebrate Grazers on Vegetation in European High Mountains. - In: Nagy, L. et al. (eds), *Alpine Biodiversity in Europe*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 377–396.

- Espunyes, J. et al. 2019. Different effects of alpine woody plant expansion on domestic and wild ungulates. - *Glob Change Biol* 25: 1808–1819.
- Estel, S. et al. 2015. Mapping farmland abandonment and recultivation across Europe using MODIS NDVI time series. - *Remote Sensing of Environment* 163: 312–325.
- Falcucci, A. et al. 2013. Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. - *Biological Conservation* 158: 63–72.
- Fan, Y. et al. 2016. Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. - *Ecol Process* 5: 19.
- Fernández, N. et al. 2017. Rewilding: A Call for Boosting Ecological Complexity in Conservation: A call for rewilding in conservation. - *CONSERVATION LETTERS* 10: 276–278.
- Fernández-Gil, A. et al. 2016. Conflict Misleads Large Carnivore Management and Conservation: Brown Bears and Wolves in Spain (A Margalida, Ed.). - *PLoS ONE* 11: e0151541.
- Filippa, G. et al. 2019. Climatic Drivers of Greening Trends in the Alps. - *Remote Sensing* 11: 2527.
- Francon, L. et al. 2020. Some (do not) like it hot: shrub growth is hampered by heat and drought at the alpine treeline in recent decades. - *Am J Bot* 107: 607–617.
- Friedman, J. et al. 2008. Sparse inverse covariance estimation with the graphical lasso. - *Biostatistics* 9: 432–441.
- Garel, M. et al. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. - *Journal of Mammalogy* 92: 1112–1117.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment?. *Journal of vegetation science*, 18(4), 571-582.
- Gellrich, M. et al. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. - *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118: 93–108.
- Gobiet, A. et al. 2014. 21st century climate change in the European Alps—A review. - *Science of The Total Environment* 493: 1138–1151.
- Grace, J. B. et al. Structural equation modeling: building and evaluating causal models.: 33.
- Grosbois, V. et al. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. - *Biological Reviews* 83: 357–399.
- Haslbeck, J. M. B. and Waldorp, L. J. 2020. mgm: Estimating Time-Varying Mixed Graphical Models in High-Dimensional Data. - arXiv:1510.06871 [stat] in press.

- Hinojosa, L. et al. 2016. The “mountain effect” in the abandonment of grasslands: Insights from the French Southern Alps. - Agriculture, Ecosystems & Environment 221: 115–124.
- Holt, R.D. 1977. Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. - Theoretical Population Biology 12(2), 197-229.
- Jacob, D. et al. 2018. Climate Impacts in Europe Under +1.5°C Global Warming. - Earth’s Future 6: 264–285.
- Jacobson, A. R. et al. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population - Ecology 85(6), 1598–1610.
- Janeiro-Otero, A. et al. 2020. Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. - Biological Conservation 243: 108433.
- Karger, D. N. et al. 2017. Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. - Sci Data 4: 170122.
- Komac, B. et al. 2013. Modeling shrub encroachment in subalpine grasslands under different environmental and management scenarios. - Journal of Environmental Management 121: 160–169.
- Kuijper, D. P. J. et al. 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. - Ecography 36: 1263–1275.
- La Morgia, V. and Bassano, B. 2009. Feeding habits, forage selection, and diet overlap in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) and domestic sheep. - Ecol Res 24: 1043–1050.
- Laundré, J. W. et al. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. - Can. J. Zool. 79: 1401–1409.
- Lefcheck, J. S. 2016. PIECEWISESEM : Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics (R Freckleton, Ed.). - Methods Ecol Evol 7: 573–579.
- Lescureux, N. and Linnell, J. D. C. Les montagnes sont-elles les derniers refuges des grands prédateurs? - Geschichte der Alpen: 16.
- Linnell, J. D. C. et al. 2020. human-dominated landscapes of Europe’s Anthropocene. - Biological Conservation: 12.
- Llaneza, L. et al. 2012. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes: Wolves in human-dominated landscapes. - Diversity and Distributions 18: 459–469.
- Loison, A. and Toigo, C. 2003. 21 Large Herbivores in Continental European Alpine Ecosystems: Current Status and Challenges for the Future. 167: 16.
- Louvrier, J. et al. 2018. Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. - Ecography 41: 647–660.

- Lovari, S. et al. 2020. Climatic changes and the fate of mountain herbivores. - *Climatic Change* 162: 2319–2337.
- Marchand, P. et al. 2015. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. - *Behavioral Ecology* 26: 472–482.
- Martin, J.-L. et al. 2020. Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. - *Biological Reviews*: 20.
- Martínez-Abraín, A. et al. 2020. Ecological consequences of human depopulation of rural areas on wildlife: A unifying perspective. - *Biological Conservation* 252: 108860.
- Mason, T. H. E. et al. 2014. Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. - *Glob Change Biol* 20: 3872–3882.
- Mason, T. H. E. et al. 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. - *Behavioral Ecology* 28: 908–918.
- Matiu, M. et al. 2021. Observed snow depth trends in the European Alps: 1971 to 2019. - *The Cryosphere* 15: 1343–1382.
- Melis, C. et al. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. - *Global Ecology and Biogeography* 18: 724–734.
- Meuret, M. et al. 2018. Élevage et loups en France : historique, bilan et pistes de solution. - *INRA Prod. Anim.* 30: 465–478.
- Milner, J. M. et al. 2006. Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors: Red deer harvesting in Europe. - *Journal of Applied Ecology* 43: 721–734.
- Montgomery, R. A. et al. 2019. A tendency to simplify complex systems. - *Biological Conservation* 233: 1–11.
- Morel, L. et al. 2020. Passive rewilding may (also) restore phylogenetically rich and functionally resilient forest plant communities. - *Ecol Appl* in press.
- Mysterud, A., & Østbye, E. (1999). Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2), 385-394.
- Mysterud, A. et al. 2020. The last moves: The effect of hunting and culling on the risk of disease spread from a population of reindeer (S Knutie, Ed.). - *J. Appl. Ecol.* 57: 2509–2518.
- Navarro, L. M. and Pereira, H. M. 2012. Rewilding Abandoned Landscapes in Europe. - *Ecosystems* 15: 900–912.

- Nickel, B. A. et al. 2020. Human presence and human footprint have non-equivalent effects on wildlife spatiotemporal habitat use. - *Biological Conservation* 241: 108383.
- Niedrist, G. et al. 2009. Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. - *Plant Ecol* 202: 195–210.
- Okarma, H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. - *Acta Theriol.* 40: 335–386.
- Okarma, H. et al. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. - *Acta Theriol.* 40: 197–217.
- Palmegiani, I. et al. 2013. Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park. - *Folia Zoologica* 62: 59–66.
- Pellissier, L. et al. 2013. Spatial predictions of land-use transitions and associated threats to biodiversity: the case of forest regrowth in mountain grasslands (S Cousins, Ed.). - *Appl Veg Sci* 16: 227–236.
- Perino, A. et al. 2019. Rewilding complex ecosystems. - *Science* 364: eaav5570.
- Pettorelli, N. et al. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. - *Trends in Ecology & Evolution* 20: 503–510.
- Pettorelli, N. et al. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. - *Ecology* 88: 381–390.
- Pettorelli, N. et al. 2018. Making rewilding fit for policy (M Nuñez, Ed.). - *J Appl Ecol* 55: 1114–1125.
- Pouille, M.-L. et al. 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (Southeastern France). - *Revue d'Ecologie* 52, 357-368.
- Randon, M. et al. 2020. Population responses of roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves. - *Population Ecology* 62: 244–257.
- Redjadj, C. et al. 2014. Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community (V Laudet, Ed.). - *PLoS ONE* 9: e84756.
- Ripple, W. J. et al. 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. - *Science* 343: 1241484.
- Ritchie, M.E. & Olff, H. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. - In H. Olff, V.K. Brown, & R.H. Drent (Eds.) *Herbivores: Between Plants and Predators* (pp. 175-204). The 38th Symposium of The British Ecological Society.

- Roder, S. et al. 2020. Deer density drives habitat use of establishing wolves in the Western European Alps (A Dickman, Ed.). - *J Appl Ecol* 57: 995–1008.
- Schütz, M. et al. 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. - *Forest Ecology and Management* 181: 177–188.
- Spake, R. et al. 2020. Forest damage by deer depends on cross-scale interactions between climate, deer density and landscape structure (J Bennett, Ed.). - *J Appl Ecol* 57: 1376–1390.
- Speed, J. D. M. et al. 2019. Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time (E Serrano, Ed.). - *PLoS ONE* 14: e0217166.
- Spitzer, R. et al. 2020. Fifty years of European ungulate dietary studies: a synthesis. - *Oikos* 129: 1668–1680.
- Thierry, H. and Rogers, H. 2020. Where to rewild? A conceptual framework to spatially optimize ecological function. - *Proc. R. Soc. B.* 287: 20193017.
- Venter, O. et al. 2016. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. - *Nat Commun* 7: 12558.
- Villamuelas, M. et al. 2016. The Enhanced Vegetation Index (EVI) as a proxy for diet quality and composition in a mountain ungulate. - *Ecological Indicators* 61: 658–666.
- Vitasse, Y. et al. 2021. Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. - *Biol Rev* 96: 1816–1835.
- Wehn, S. et al. 2017. Effects of abandonment on plant diversity in semi-natural grasslands along soil and climate gradients (A Tanentzap, Ed.). - *J Veg Sci* 28: 838–847.
- Wilkinson, C. E. et al. 2020. An ecological framework for contextualizing carnivore–livestock conflict. - *Conservation Biology* 34: 854–867.

Supplementary Material

S1 - Calculation of metabolic biomass and mean diet for wild and domestic ungulates.

-S1a - Yearly density of metabolic biomass

Metabolic biomass amounts to the number of individuals multiplied by their body mass (to the power of $\frac{3}{4}$). It provides information on ungulates' herbivory pressure and energetic requirements transfer, and is thus preferable to a simple measure of abundance in a multi-specific context ([Austrheim et al 2011, Speed et al 2019](#)).

We treated domestic and wild ungulates differently. Indeed, domestic ungulates only graze on pastures for summer months, while wild ungulates feed there throughout the year. In order to compare grazing pressure among species, we thus multiplied their metabolic biomass by their annual duration of herbivory (expressed in days).

Finally, wild ungulates are counted over much larger areas (34 km^2 on average) than the pastoral units where domestic ungulates graze (2.3 km^2 on average). In order to obtain comparable values (brought to the same unit of area), we divided each species' yearly metabolic biomass (YMB) by the area of each base polygon--resulting in a density of YMB (DYMB) per unit area, expressed in $\text{kg} \cdot \text{day} \cdot \text{m}^{-2}$.

Depending on ungulate type, and the origin of the abundance data, DYM_B components were estimated as follows:

- **Wild ungulates**

- i) Number of individuals*

We first distinguished the different wild species, depending on how their initial abundance had been assessed (i.e. by direct counts or hunting records):

- Species subject to counting (Ibex, Chamois, Mouflon):*

The numbers assessed by field counts are notoriously underestimated, due to the difficulty of distinguishing and counting ungulates in their natural habitat ([Largo et al 2008, Houssin et al 1994, Loison et al 2006](#)). To correct for this bias, we divided the reported numbers by the probability of detecting these species ([Roder et al 2020](#)), estimated by a review of literature values and local surveys. Their median, equal to 0.43, was assumed invariant between P1 and P2 in the absence of additional information.

- Species not subject to counting (Red Deer, Roe Deer, Wild Boar):*

The hunting tables were used to estimate the number of harvested animals, by municipality (Roe Deer, Wild Boar) or by management unit (Red Deer). Assuming that hunting pressure remained constant between P1 and P2, we used these hunting bags to estimate the actual numbers of individuals. For this purpose, without information on real harvest rates, we

made the conservative assumption that the annual increase in populations was entirely harvested by hunters. Then, we estimated minimum values for the numbers of these ungulates, by dividing reported hunting bags by the asymptotic annual growth rate λ (minus 1). The latter was evaluated in such a way as to avoid any risk of overestimating the numbers, i.e. by retaining the maximum value identified in the literature: 1.44 for Roe Deer ([Nilsen et al 2009](#)), 2.1 for Wild Boar ([Keuling et al 2013](#)), 1.35 for Red Deer ([Milner et al 2006](#)).

ii) Body mass

Body mass varies not only between species, but also according to age class and sex of the individuals ([Gaillard et al 2000](#)). In the French Alps, body mass records have been compiled for each hunted species of wild ungulate by sex and age class. We calculated, for each species (except for Ibex that is not hunted), an average body mass value from an estimate of its sex ratio (randomly taken in 0.4-0.6), its age pyramid (shares of each age class randomly taken in 0.2-0.6 and summing to 1), and the average of the body masses taken from all the small massifs covered by the dataset (as detailed in Table S1A-1). These calculations were completed for the Ibex, based on biometric data collected in the Bargy and Belledonne massifs ([Marchand et al 2017](#)).

Species	Mean body mass (\pm SD) per age class (kg)
Ibex	F-Ad: 41.2 (\pm 7.33), F-SubAd: 27.7 (\pm 6.62), F-Juv: 17.7 (\pm 3.90), M-Ad: 77.9 (\pm 13.8), M-SubAd: 46.2 (\pm 15.4), M-Juv: 17.7 (\pm 4.31).
Red Deer	F-Ad: 97.1 (\pm 5.54), F-SubAd: 78.1 (\pm 5.60), F-Juv: 51.7 (\pm 1.87), M-Ad: 152.0 (\pm 9.92), M-SubAd: 94.4 (\pm 11.9), M-Juv: 56.0 (\pm 4.87).
Chamois	F-Ad: 28.4 (\pm 2.11), F-SubAd: 21.1 (\pm 1.96), F-Juv: 13.9 (\pm 1.61), M-Ad: 33.5 (\pm 2.03), M-SubAd: 20.9 (\pm 1.38), M-Juv: 14.6 (\pm 0.729).
Roe Deer	F-Ad: 21.4 (\pm 0.979), F-Juv: 13.7 (\pm 0.565), M-Ad: 22.7 (\pm 0.376), M-Juv: 13.9 (\pm 0.572).
Mouflon	F-Ad: 28.5 (\pm 4.72), F-SubAd: 22.5 (\pm 2.43), F-Juv: 17.8 (\pm 1.33), M-Ad: 40.2 (\pm 6.01), M-SubAd: 28.2 (\pm 3.39), M-Juv: 16.4 (\pm 0.729).
Wild Boar	F-Ad: 68.4 (\pm 4.15), F-SubAd: 49.4 (\pm 2.50), F-Juv: 25.9 (\pm 1.06), M-Ad: 84.6 (\pm 6.85), M-SubAd: 53.0 (\pm 4.64), M-Juv: 25.6 (\pm 1.81).

Table S1A-1 - Mean body mass values for each age class. F: female, M: male, Ad: adult, SubAd: subadult, Juv: juvenile. SD: standard deviation. Mean and SD values were computed over all populations monitored by the French Office of Biodiversity in the French Alps (except for Ibex with two massifs only).

To represent the uncertainty in the estimation of the parameters (detection probability, sex ratio, age pyramid), all were sampled by repeated draws within a range of values considered credible given the literature. The number of individuals and body mass were then multiplied to obtain a mean metabolic biomass value.

iii) Duration of herbivory

Wild ungulates are present throughout the year in their area of distribution, but their herbivory intensity is not constant from one day to the next, and varies e.g. with the productivity of the vegetation (lower in winter, higher in summer). Therefore, their annual duration of herbivory cannot be taken equal to 365 days. To account for this heterogeneity, we calculated, for each pixel and for each 15-day period, the ratio between the average NDVI of this period and the annual maximum NDVI; then we added the duration of each two-week period, weighted by the ratio values obtained, in order to evaluate the "effective" duration of herbivory.

The DYMB of wild ungulates is derived from the product of this duration and the metabolic biomass obtained earlier.

- Domestic ungulates

i) Number of individuals

The number of livestock is provided by the Pastoral Survey on July 15th, which prevents the risk of double counting ([Dobremez et al 2016](#)). We took this value for each species present on the massif (cows, sheep, goats, horses). Among the entities identified by the Pastoral Survey, only the "pastoral units" (grazed in summer) were taken into account, due to the impossibility of accurately estimating the numbers and duration of herbivory on the "pastoral areas" of lower altitude (rangelands frequented off-season).

ii) Body mass

Average body mass of each Alpine breed was estimated through a series of 100 random samples within the range of values taken from the literature. This body mass was then 1) averaged between breeds of each species (weighting by their proportion in French Alps), 2) multiplied by each species' number of individual, and 3) summed between species (cattle and horses apart from sheep and goats); thus we obtained an average value of livestock metabolic biomass for each pastoral unit.

iii) Duration of herbivory

Timing of pasture setting and of herds descent may both vary from one pastoral unit to another; moreover, the descent from pastures is done in several times. Therefore, we calculated the duration of herbivory of domestic ungulates as the difference between the end date and the start date of herds setting in pastures, diminished by 1/3 as of September 15th. DYMB of

domestic ungulates derived from the product of this duration and the metabolic biomass obtained previously.

-S1b - Mean diet

As presented in figure 3b, we used the DYMB to compute the share of three vegetal fractions (woody / herbaceous / others) in the mean diet of each ungulate species. To do so, we estimated seasonal diets per species, starting from values available in the literature or expert knowledge.

- Wild ungulates

We distinguished four vegetal fractions: woody browse, non-woody browse (ie. forbs), grass, others. For each of the six species, mean and standard deviation of each fraction were estimated per season (spring / summer / autumn / winter) from available data in the literature, and then aggregated per couple of seasons (spring-summer, autumn-winter), as shown in Table S1B-1.

Species	Grass (Mean ± SD)	Woody browse	Non-woody browse	Others	References
Chamois	63.7 ± 17.6 58.0 ± 22.4	8.40 ± 3.12 18.7 ± 7.63	27.9 ± 5.67 23.3 ± 6.19	0.005 0.01	Bertolino et al 2008
Ibex	65.8 ± 1.41 73.2 ± 0.28	13.7 ± 7.00 18.7 ± 1.52	19.9 ± 9.12 7.35 ± 1.62	1.53 ± 0.39 1.23 ± 0.04	Zingg 2009
Wild boar	29.5 ± 20.5 18.4 ± 10.1	0 5.89 ± 1.95	4.49 ± 3.51 4.11 ± 1.31	66.0 ± 16.7 71.6 ± 9.41	Spitzer et al 2020
Roe deer	9.89 ± 2.55 6.56 ± 1.59	55.5 ± 3.97 61.9 ± 3.28	19.8 ± 2.81 11.1 ± 1.30	14.8 ± 2.13 20.5 ± 2.00	Spitzer et al 2020
Red deer	41.2 ± 6.13 27.9 ± 4.57	40.7 ± 4.40 51.8 ± 3.29	14.3 ± 2.01 9.39 ± 1.61	3.77 ± 0.55 10.9 ± 1.23	Spitzer et al 2020
Mouflon	43 ± 27 40 ± 21	21 ± 8.42 38 ± 12.4	33 ± 16 17 ± 16	3 ± 4.11 5 ± 4.46	Marchand et al 2013

Table S1B-1 - Mean proportions for vegetal fractions in each wild ungulate's diet. Yellow: spring-summer. Blue: autumn-winter. “Grass” fraction was taken as all graminoid species (Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae), or Monocotyledons if unspecified. “Non-woody browse” fraction was taken as all herbaceous Eudicots (forbs), ferns or mosses. “Woody browse” fraction was taken as any shrub or tree (Coniferae, Cupressaceae, Ericaceae, etc.). Percentages of “Unidentified Dicotyledons” were split half-half into the two browse fractions. “Others” could be fruits and seeds, fungi, crops, non-plant food, etc.

For each fraction and season couple, we then sampled 50 random values by constructing normal distributions from these mean and SD values, and then selecting only value assemblages that summed at 100% among the four fractions.

- Domestic ungulates

Unlike wild ungulates, we could not use mean values to estimate livestock diet, considering that the share of each vegetal fraction depends strongly on a multitude of factors (including feeding habits of each individual). For this reason, we chose to build on expert-based ranges of vegetal fractions for each domestic species, distinguishing herbaceous parts (grass, non-woody browse) and woody parts; as seasonal values didn't make sense for summer-grazing ungulates, we retained only one yearly value. Finally, three scenarios were considered for each species, depending on animals' feeding habits developed in their early life: grass-dominated diet, shrub-dominated diet, or intermediate.

Species	Grass & Non-woody browse	Woody browse
Cattle	80-100 70-90 60-80	0-20 10-30 20-40
Sheeps	80-100 60-80 40-60	0-20 20-40 40-60
Goats	30-60 15-45 0-30	40-70 55-85 70-100
Horses	90-100 85-95 80-90	0-10 5-15 10-20

Table S1B-2 - Mean proportions for vegetal fractions in each domestic ungulate's diet. **Green**: grass-dominated scenario. **Khaki**: intermediate scenario. **Brown**: shrub-dominated scenario. Minimum and maximum value are given for each species and fraction.

Final values for domestic ungulates were taken according to the intermediate scenario, which was deemed as more plausible in our context, and then randomly sampled by a uniform distribution; then again we selected only value assemblages summing at 100% among both fractions.

Finally, before pooling vegetal fractions among wild and domestic species (as displayed in figure 3b), we first brought all of them down to a single, yearly value for three fractions (woody, herbaceous, others).

Attached references

Austrheim, G. et al. 2011. Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999: has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? - *Wildlife Biology* 17: 286–298.

- Bertolino, S. et al. 2009. Food-niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. - Journal of Zoology 277: 63–69.
- Dobremez, L., Bray, F., & Borg, D. (2016), Principaux résultats de l'Enquête Pastorale 2012-2014 dans le massif des Alpes. Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (IRSTEA), 86 pp. (report).
- Gaillard, J.-M. et al. 2000. Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 367–393.
- Houssin, H., Loison, A. & Gaillard, J.-M. (1993) Participation à la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier, Faune Sauvage*, 10, 39–45.
- Largo, E. et al. 2008. Can ground counts reliably monitor ibex *Capra ibex* populations. - Wildlife Biology 14: 489–499.
- Loison, A. et al. 2006a. How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? - Wildlife Biology 12: 77–88.
- Loison, A. et al. 2006b. How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? - Wildlife Biology 12: 77–88.
- Marchand, P. et al. 2013. Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition: Mouflon diet composition and variation. - Mammal Review 43: 275–291.
- Marchand, P. et al. 2017. Sociospatial structure explains marked variation in brucellosis seroprevalence in an Alpine ibex population. - Sci Rep 7: 15592.
- Roder, S. et al. 2020. Deer density drives habitat use of establishing wolves in the Western European Alps (A Dickman, Ed.). - J Appl Ecol 57: 995–1008.
- Speed, J. D. M. et al. 2019. Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilling rates in space and time (E Serrano, Ed.). - PLoS ONE 14: e0217166.
- Spitzer, R. et al. 2020. Fifty years of European ungulate dietary studies: a synthesis. - Oikos 129: 1668–1680.
- Zingg, A. (2009). Seasonal variability in the diet composition of Alpine ibex (*Capra ibex ibex* L.) in the Swiss National Park. Master Thesis, University of Zurich.

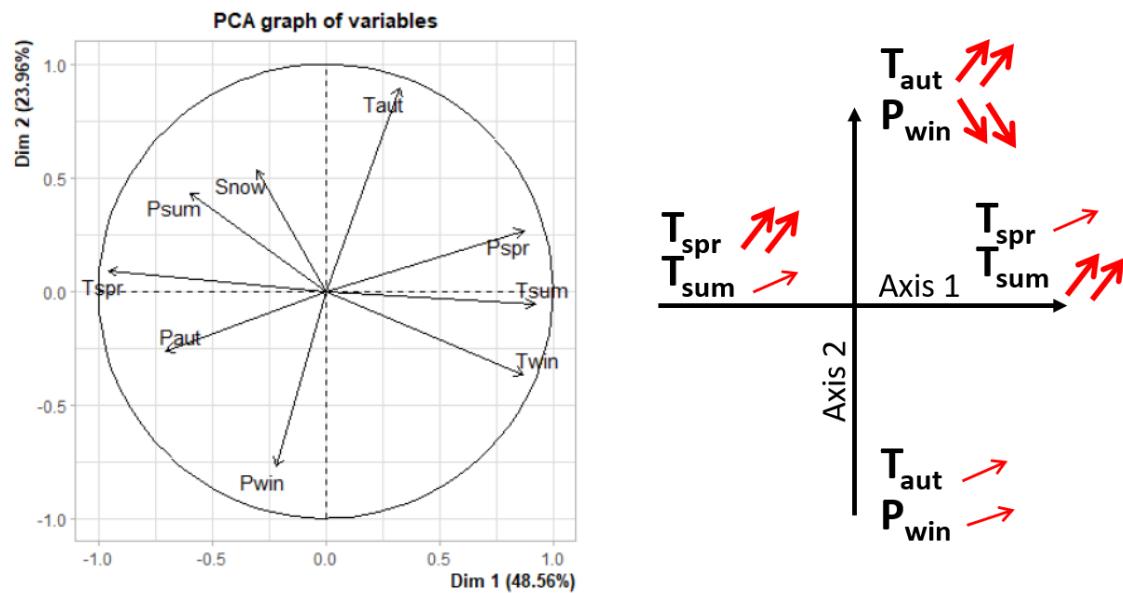
S2 - PCA of climate variables

S2a. Characteristics of principal components (eigenvalues, percentage of variance explained).

(*) components retained for further analyses.

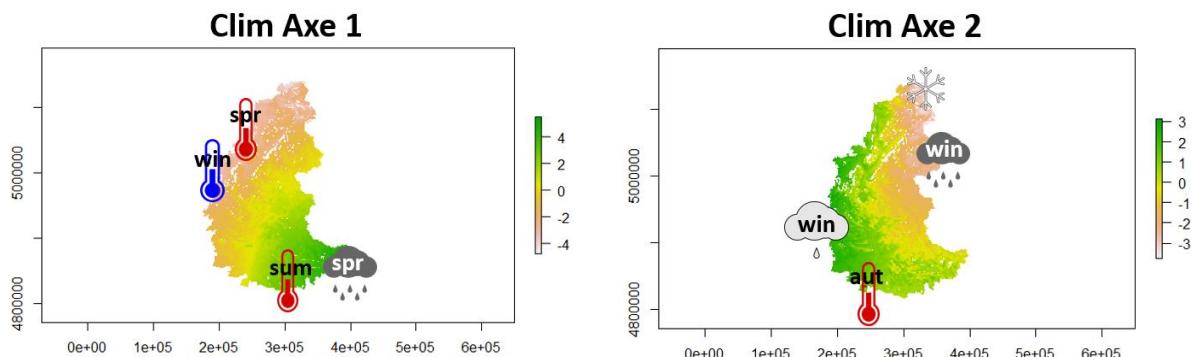
Component	Eigenvalue	Percentage of variance
1 (*)	4.37	48.56
2 (*)	2.16	23.96
3	0.901	10.01
4	0.781	8.676
5	0.278	3.093
6	0.218	2.423
7	0.154	1.707
8	0.0953	1.059
9	0.0461	0.5119

S2b. Graph of 1st and 2nd principal components; graphical interpretation.



S2c. Geographical interpretation.

Seasons: **autumn, winter, spring, summer**.



S3 - Classification of causal and residual relationships (1km, 10km)

*relationships not included at first, but indicated as missing by SEM and added in round 2.

1km

MGM Relationship	Status	Response variable	Explanatory variable	Explanation	Supporting references
WolfAttacks-WolfOccupancy	Causal	WolfAttacks	WolfOccupancy	wolf attacks have increased more where wolf numbers have increased the most	Fernandez-Gil et al 2016
WolfAttacks-RedDeer	Causal	WolfAttacks	RedDeer	wolf attacks have increased more where red deer have increased the most (apparent competition)	Wilkinson et al 2020 (extrapolated)
WolfAttacks-Chamois	Causal	WolfAttacks	Chamois	wolf attacks have increased more where chamois has increased the most (apparent competition)	Wilkinson et al 2020 (extrapolated)
WolfAttacks-RoeDeer	Causal	WolfAttacks	RoeDeer	wolf attacks have increased more where roe deer have increased the most (apparent competition)	Wilkinson et al 2020 (extrapolated)
WolfAttacks-Mouflon	Causal	WolfAttacks	Mouflon	wolf attacks have increased more where mouflon has increased the least (predation shift)	Janeiro-Otero et al 2020 (extrapolated)
WolfAttacks-WildBoar	Causal	WolfAttacks	WildBoar	wolf attacks have increased more where wild boar has increased the least (predation shift)	Janeiro-Otero et al 2020 (extrapolated)
WolfAttacks-CowsHorses	Causal	WolfAttacks	CowsHorses	attacks would have increased more where cattle numbers have declined	Not expected from the literature
WolfAttacks-SheepsGoats	Causal	WolfAttacks	SheepsGoats	attacks would have increased more where sheep numbers have declined	Not expected from the literature
WolfAttacks-EVIspring	Causal	WolfAttacks	EVIspring	wolf attacks would have increased more where greening was at latest	Not expected from the literature
WolfAttacks-EVIsummer	Causal	WolfAttacks	EVIsummer	wolf attacks would have increased more where plant productivity increased the most	Not expected from the literature
WolfAttacks-CanopyCover*	Causal	WolfAttacks	CanopyCover	wolf attacks would have increased more where canopy cover has increased	Falcucci et al 2013 (extrapolated)
WolfAttacks-Clim1	Causal	WolfAttacks	Clim1	wolf attacks would have progressed more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up (probably a coincidence related to the wolf colonization gradient)	Not expected from the literature
WolfAttacks-Clim2*	Causal	WolfAttacks	Clim2	wolf attacks would have increased more at higher altitudes, where the duration of snow cover has shortened	Not expected from the literature
WolfAttacks-HFI	Causal	WolfAttacks	HFI	wolf attacks would have progressed more where the human footprint has intensified	Not expected from the literature
WolfOccupancy-Chamois	Causal	WolfOccupancy	Chamois	wolf numbers would have increased more where the chamois has increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WolfOccupancy-RoeDeer	Causal	WolfOccupancy	RoeDeer	wolf numbers would have increased more where the roe deer has increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WolfOccupancy-Mouflon	Causal	WolfOccupancy	Mouflon	wolf numbers would have increased more where the mouflon has increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WolfOccupancy-SheepsGoats	Causal	WolfOccupancy	SheepsGoats	wolf numbers would have increased more where sheep numbers have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WolfOccupancy-CowsHorses	Causal	WolfOccupancy	CowsHorses	wolf numbers would have increased more where cow numbers have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WolfOccupancy-EVIsummer	Causal	WolfOccupancy	EVIsummer	wolf numbers would have increased more where plant productivity has decreased the most	Not expected from the literature

WolfOccupancy-CanopyCover	Causal	WolfOccupancy	CanopyCover	wolf numbers would have increased more where forest cover has expanded (thermal and visual protection)	Falucci et al 2013
WolfOccupancy-Clim1	Causal	WolfOccupancy	Clim1	wolf numbers would have progressed more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up (probably a coincidence related to the wolf colonization gradient)	Okarma 1995
WolfOccupancy-Clim2	Causal	WolfOccupancy	Clim2	wolf numbers would have increased more at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters have become drier	Okarma 1995
WolfOccupancy-HFI	Causal	WolfOccupancy	HFI	wolf numbers would have increased more where the human footprint has increased	Llaneza et al 2012 (extrapolated)
WolfOccupancy-Ibex	Causal	Ibex	WolfOccupancy	ibex numbers would have increased less where wolves have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
Ibex-EVIspring	Causal	Ibex	EVIspring	ibex numbers would have increased more where the average spring EVI increased the most (early greening)	Mason et al 2017
Ibex-EVIsummer	Causal	Ibex	EVIsummer	ibex numbers would have increased more where the maximum summer EVI has increased the most (increased plant productivity)	Mason et al 2017
Ibex-CanopyCover	Causal	Ibex	CanopyCover	ibex numbers would have increased more where canopy cover has expanded the most	Not expected from the literature
Ibex-Clim2	Causal	Ibex	Clim2	ibex numbers would have increased less at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters have become drier	Pettorelli et al 2007
Ibex-HFI	Causal	Ibex	HFI	ibex numbers would have increased more where the human footprint has increased (human shielding?)	Not expected from the literature (for ibex)
WolfOccupancy-RedDeer	Causal	RedDeer	WolfOccupancy	red deer numbers would have increased less where wolves have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
RedDeer-SheepsGoats	Causal	RedDeer	SheepsGoats	red deer numbers would have increased more where sheep numbers have decreased (decreased interference / apparent competition)	Speed et al 2019 (extrapolated)
RedDeer-EVIspring*	Causal	RedDeer	EVIspring	red deer numbers would have increased more where greening was late	Not expected from the literature
RedDeer-EVIsummer	Causal	RedDeer	EVIsummer	red deer numbers would have increased more where plant productivity has decreased the most	Borowik et al 2013
RedDeer-CanopyCover	Causal	RedDeer	CanopyCover	red deer numbers would have increased more where forest cover has increased the most	Borkowski and Ukalska 2008
RedDeer-Clim1	Causal	RedDeer	Clim1	red deer numbers would have increased more in the NW, where springs have warmed, and less in the SE, where summers have warmed	Perez-Barberia et al 2020 (extrapolated)
RedDeer-Clim2	Causal	RedDeer	Clim2	red deer numbers would have increased more at higher altitudes, where snow cover duration has reduced the most	Okarma et al 1995 (extrapolated)
Chamois-SheepsGoats	Causal	Chamois	SheepsGoats	chamois numbers would have increased more where sheep numbers have decreased (decreased interference)	Chirichella et al 2013
Chamois-EVIsummer	Causal	Chamois	EVIsummer	chamois numbers would have increased more where the maximum summer EVI has increased the most (increased plant productivity)	Espunyes, Bartolomé et al 2019 (extrapolated)
Chamois-EVIspring	Causal	Chamois	EVIspring	chamois numbers would have increased less where greening became early	Pettorelli et al 2007, Lovari et al 2020

Chamois-CanopyCover	Causal	Chamois	CanopyCover	chamois numbers would have increased more where canopy cover has expanded the most	Baumann et al 2005
Chamois-Clim1	Causal	Chamois	Clim1	chamois numbers would have increased less in the NW, where springs have warmed up, and more in the SE, where summers have warmed up	Lovari et al 2020 (extrapolated)
Chamois-Clim2	Causal	Chamois	Clim2	chamois number would have progressed less at low altitude, where the autumns have become warmer and the winters drier	Ferretti et al 2019
RoeDeer-EVIspring	Causal	RoeDeer	EVIspring	roe deer numbers would have increased less where greening was earlier, and vice versa	Not expected from the literature
RoeDeer-EVIsummer	Causal	RoeDeer	EVIsummer	roe deer numbers would have increased less where plant productivity has increased the most	Borowik et al 2013
RoeDeer-CanopyCover	Causal	RoeDeer	CanopyCover	roe deer numbers would have increased more where forest cover has expanded (protection, nutrients)	Vospernik and Reimoser 2008
RoeDeer-Clim1	Causal	RoeDeer	Clim1	roe deer numbers would have increased more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	Melis et al 2009
RoeDeer-Clim2	Causal	RoeDeer	Clim2	roe deer numbers would have increased more at lower altitudes, where the autumns have become warmer and the winters drier	Melis et al 2009
RoeDeer-HFI	Causal	RoeDeer	HFI	roe deer numbers would have increased more where the human footprint has increased little, and vice versa (disturbance)	Bonnot et al 2013
Mouflon-CanopyCover	Causal	Mouflon	CanopyCover	mouflon numbers would have increased more where canopy cover has increased the most	Marchand et al 2015 (extrapolated)
Mouflon-EVIsummer	Causal	Mouflon	EVIsummer	mouflon numbers would have increased more where maximum summer EVI has increased the most (increased plant productivity)	Espinayes, Bartolomé et al 2019 (extrapolated)
Mouflon-Clim2	Causal	Mouflon	Clim2	mouflon numbers would have increased more at higher altitudes, where snow cover duration has shortened the most	Garel et al 2005
WolfOccupancy-WildBoar	Causal	WildBoar	WolfOccupancy	wild boar numbers would have increased less where wolves have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WildBoar-SheepsGoats	Causal	WildBoar	SheepsGoats	wild boar numbers would have increased less where sheep numbers have decreased (or vice versa)	Kuiters et al 2005 (extrapolated)
WildBoar-EVIspring	Causal	WildBoar	EVIspring	wild boar numbers would have increased less where greening occurred earlier	Not expected from the literature
WildBoar-CanopyCover	Causal	WildBoar	CanopyCover	wild boar numbers would have increased less where canopy cover has expanded the most	Not expected from the literature
WildBoar-Clim1	Causal	WildBoar	Clim1	wild boar numbers would have increased more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	Touzot et al 2020
WildBoar-Clim2	Causal	WildBoar	Clim2	wild boar numbers would have increased more at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters drier	Touzot et al 2020
EVIspring-SheepsGoats*	Causal	EVIspring	SheepsGoats	spring greening would be more marked where sheep numbers have declined (overgrazing)	Gartzia et al 2016 (extrapolated)
EVIspring-Clim1	Causal	EVIspring	Clim1	spring greening would have become earlier in the NW, where springs have warmed up (and/or later in the SE, where summers have warmed up)	Filippa et al 2019

EVI _{spring} -Clim2	Causal	EVI _{spring}	Clim2	spring greening would have become earlier at higher elevations, where snow cover duration has shortened	Filippa et al 2019
EVI _{spring} -HFI	Causal	EVI _{spring}	HFI	spring greening would have become earlier -or plant productivity stronger- where the human footprint has intensified, and vice versa (land use intensification?)	Liu et al 2015
SheepsGoats-EVI _{summer}	Causal	EVI _{summer}	SheepsGoats	summer greening would be more marked where sheep numbers have declined (overgrazing)	Gartzia et al 2016
EVI _{summer} -Clim1	Causal	EVI _{summer}	Clim1	plant productivity would have increased more in the SE, where summers have warmed up (and/or decreased in the NW, where springs have warmed up)	Filippa et al 2019
EVI _{summer} -Clim2	Causal	EVI _{summer}	Clim2	summer plant productivity would have decreased more at low elevations, where snow cover duration has decreased the least	Choler 2015 (extrapolated)
EVI _{summer} -HFI	Causal	EVI _{summer}	HFI	plant productivity would have increased more where the human footprint has increased, and vice versa (land use intensification?)	Liu et al 2015
CowsHorses-CanopyCover	Causal	CanopyCover	CowsHorses	forest cover would have expanded more where cattle have declined the most, and vice versa	Gartzia et al 2016
SheepsGoats-CanopyCover	Causal	CanopyCover	SheepsGoats	forest cover would have expanded more where sheep have declined the most, and vice versa	Gartzia et al 2016
CanopyCover-Clim1	Causal	CanopyCover	Clim1	forest cover would have expanded more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	Filippa et al 2019
CanopyCover-Clim2	Causal	CanopyCover	Clim2	forest cover would have expanded more at lower elevations, where autumns have become warmer and winters drier	Filippa et al 2019
CanopyCover-HFI	Causal	CanopyCover	HFI	forest cover would have expanded less where human footprint has increased, and vice versa	Venter et al 2016 (extrapolated)
WolfAttacks-Ibex	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Ibex-RedDeer	Residual			no competition expected	
Ibex-Chamois	Residual			no facilitation expected	
Ibex-RoeDeer	Residual			no competition expected	
Ibex-Mouflon	Residual			no facilitation expected	
Ibex-WildBoar	Residual			no competition expected	
Ibex-CowsHorses	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Ibex-Clim1	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
RedDeer-Chamois	Residual			no facilitation expected	

RedDeer-RoeDeer	Residual			no facilitation expected	
RedDeer-Mouflon	Residual			no facilitation expected	
RedDeer-WildBoar	Residual			no competition expected	
RedDeer-HFI	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Chamois-RoeDeer	Residual			no facilitation expected	
Chamois-Mouflon	Residual			no facilitation expected	
Chamois-WildBoar	Residual			no competition expected	
RoeDeer-Mouflon	Residual			no facilitation expected	
RoeDeer-WildBoar	Residual			no facilitation expected	
Mouflon-WildBoar	Residual			no facilitation expected	
Mouflon-SheepsGoats	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Mouflon-EVIspring	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Mouflon-Clim1	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
WildBoar-HFI	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
CowsHorses-SheepsGoats	Residual			non-causal relationship, perhaps due to sheep/cattle specialization of the massifs	
CowsHorses-HFI	Residual			trivial relationship, by construction of the HFI	
SheepsGoats-Clim1	Residual			relationship between human and climate variables: out of the conceptual framework	
EVIspring-EVIsummer	Residual			non-causal relationship, perhaps linked to a year- dependent effect	
EVIspring-CanopyCover	Residual			trivial relationship, because of higher EVI in forest	
EVIsummer-CanopyCover	Residual			trivial relationship, because of higher EVI in forest	
Clim1-Clim2	Residual			unexplainable relationship (PCA axes)	

Clim1-HFI	Residual			relationship between human and climate variables: out of the conceptual framework	
Clim2-HFI	Residual			relationship between human and climate variables: out of the conceptual framework	

10km

MGM Relationship	Status	Response variable	Explanatory variable	Explanation	Supporting references
WolfOccupancy-CanopyCover	Causal	WolfOccupancy	CanopyCover	wolf numbers would have increased more where forest cover has expanded (thermal and visual protection)	Falucci et al 2013
WolfOccupancy-Clim1	Causal	WolfOccupancy	Clim1	wolf numbers would have progressed more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up (probably a coincidence related to the wolf colonization gradient)	Okarma 1995
Ibex-SheepsGoats	Causal	Ibex	SheepsGoats	ibex numbers would have increased more where sheep and goat numbers have decreased (decreased interference)	Chirichella et al 2014
Ibex-CowsHorses	Causal	Ibex	CowsHorses	ibex numbers would have increased more where cow and horse numbers have decreased (decreased interference)	Chirichella et al 2014
Ibex-Clim2*	Causal	Ibex	Clim2	ibex numbers would have increased less at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters have become drier	Pettorelli et al 2007
Ibex-HFI	Causal	Ibex	HFI	ibex numbers would have increased more where the human footprint has increased	Not expected from the literature
RedDeer-EVIspring	Causal	RedDeer	EVIspring	red deer numbers would have increased more where greening was late	Not expected from the literature
RedDeer-EVIsummer	Causal	RedDeer	EVIsummer	red deer numbers would have increased more where plant productivity has decreased the most	Not expected from the literature
RedDeer-CanopyCover*	Causal	RedDeer	CanopyCover	red deer numbers would have increased more where forest cover has increased the most	Borkowski and Uckalska 2008
RedDeer-Clim2	Causal	RedDeer	Clim2	red deer numbers would have increased less at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters have become drier	Not expected from the literature
Chamois-EVIspring	Causal	Chamois	EVIspring	chamois numbers would have increased less where greening became early	Pettorelli et al 2007
Chamois-CanopyCover	Causal	Chamois	CanopyCover	chamois numbers would have increased more where canopy cover has expanded the most	Not expected from the literature
Chamois-Clim2	Causal	Chamois	Clim2	chamois number would have progressed less at low altitude, where the autumns have become warmer and the winters drier	Ferretti et al 2019
RoeDeer-Clim1	Causal	RoeDeer	Clim1	roe deer numbers would have increased more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	Melis et al 2009
RoeDeer-Clim2	Causal	RoeDeer	Clim2	roe deer numbers would have increased more at lower altitudes, where the autumns have become warmer and the winters drier	Melis et al 2009
Mouflon-SheepsGoats*	Causal	Mouflon	SheepsGoats	mouflon numbers would have increased more where sheep and goat numbers have decreased (decreased interference)	Chirichella et al 2014
WolfOccupancy-WildBoar	Causal	WildBoar	WolfOccupancy	wild boar numbers would have increased less where wolves have increased (predation)	Duchamp & Fluhr 2012, Duchamp 2014
WildBoar-Clim1	Causal	WildBoar	Clim1	wild boar numbers would have increased more in	Touzot et al 2020

				the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	
WildBoar-Clim2	Causal	WildBoar	Clim2	wild boar numbers would have increased more at lower altitudes, where autumns have become warmer and winters drier	Touzot et al 2020
WildBoar-SheepsGoats*	Causal	WildBoar	SheepsGoats	wild boar numbers would have increased less where sheep numbers have decreased (or vice versa)	Not expected from the literature
EVIspring-Clim1	Causal	EVIspring	Clim1	spring greening would have become earlier in the NW, where springs have warmed up (and/or later in the SE, where summers have warmed up)	Filippa et al 2019
EVIsummer-Clim1	Causal	EVIsummer	Clim1	plant productivity would have increased more in the SE, where summers have warmed up (and/or decreased in the NW, where springs have warmed up)	Filippa et al 2019
CanopyCover-Clim1	Causal	CanopyCover	Clim2	forest cover would have expanded more in the SE, where summers have warmed up, and less in the NW where springs have warmed up	Filippa et al 2019
CanopyCover-Clim2	Causal	CanopyCover	Clim2	forest cover would have expanded more at lower elevations, where autumns have become warmer and winters drier	Filippa et al 2019
CanopyCover-HFI	Causal	CanopyCover	HFI	forest cover would have expanded less where human footprint has increased, and vice versa	Venter et al 2016 (extrapolated)
WolfOccupancy-Chamois	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
WolfOccupancy-HFI	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
WolfOccupancy-Ibex	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Ibex-Chamois	Residual			no facilitation expected	
Ibex-RoeDeer	Residual			no competition expected	
Ibex-WildBoar	Residual			no competition expected	
Ibex-Clim1	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
WolfOccupancy-RedDeer*	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
RedDeer-Chamois	Residual			no facilitation expected	
RedDeer-WildBoar	Residual			no competition expected	
RoeDeer-Mouflon	Residual			no facilitation expected	
Chamois-RoeDeer	Residual			no facilitation expected	
Chamois-WildBoar	Residual			no competition expected	
Chamois-EVIsommer	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Chamois-Clim1	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Mouflon-Clim2	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	

WildBoar-EVIspring	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
CowsHorses-HFI	Residual			trivial relationship, by construction of the HFI	
SheepsGoats-Clim1	Residual			relationship between human and climate variables: out of the conceptual framework	
EVIspring-EVIsummer	Residual			non-causal relationship, perhaps linked to a year-dependent effect	
EVIspring-CanopyCover	Residual			trivial relationship, because of higher EVI in forest	
EVIsummer-CanopyCover	Residual			trivial relationship, because of higher EVI in forest	
EVIsummer-Clim2	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
EVIsummer-HFI	Residual			insignificant causality according to SEM, switched to residual correlation	
Clim1-Clim2	Residual			unexplainable relationship (PCA axes)	
Clim2-HFI	Residual			relationship between human and climate variables: out of the conceptual framework	

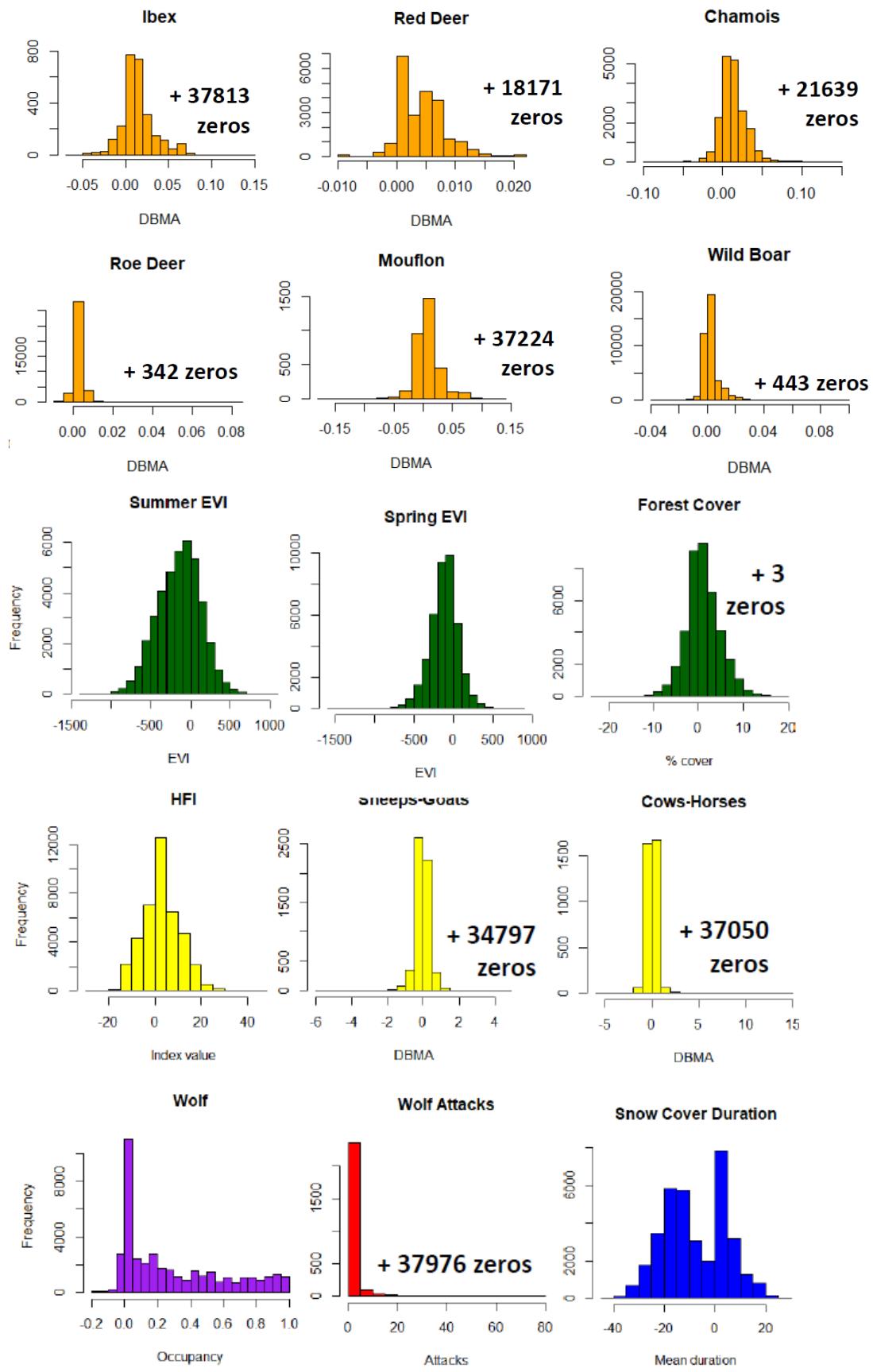
Attached references

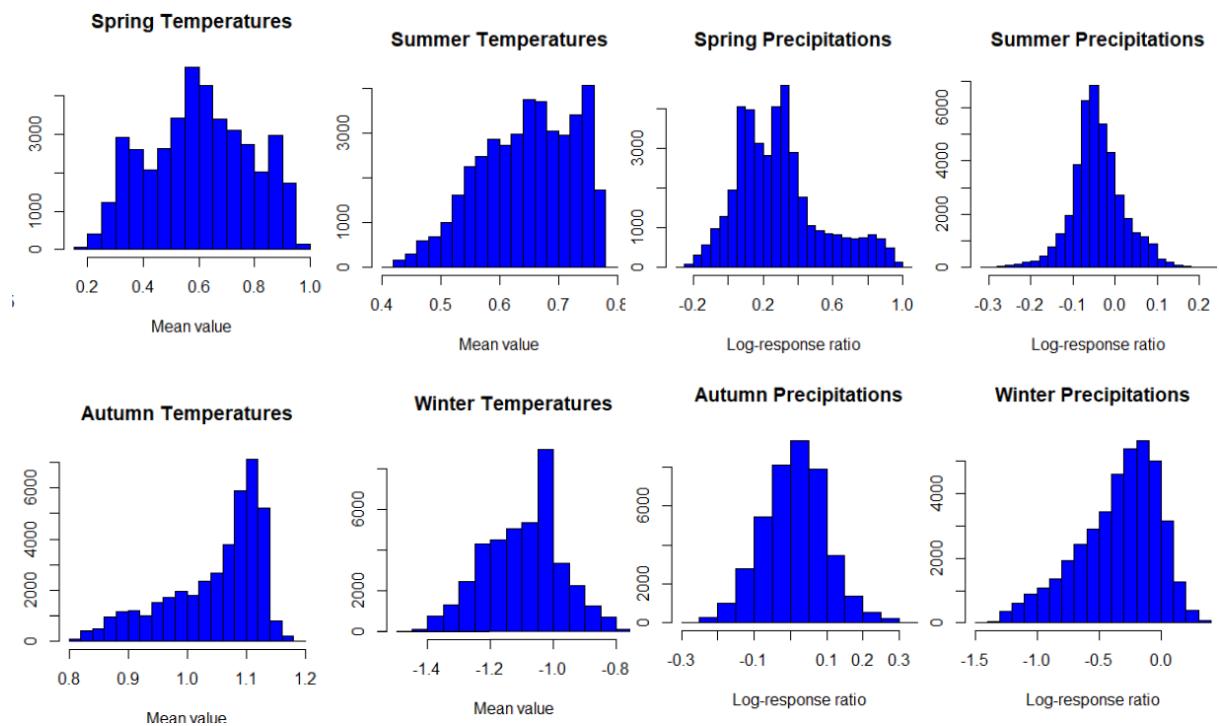
- Baumann, M., Babot, C., & Schibler, J. (2005). Native or naturalized? Validating alpine chamois habitat models with archaeozoological data. – Ecological Applications, 15: 3, 1096–1110.
- Bonnot, N. et al. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. - Eur J Wildl Res 59: 185–193.
- Borkowski, J. and Ukalska, J. 2008. Winter habitat use by red and roe deer in pine-dominated forest. - Forest Ecology and Management 255: 468–475.
- Borowik, T. et al. 2013. Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. - Eur J Wildl Res 59: 675–682.
- Chirichella, R. et al. 2013. Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. - Mammalian Biology 78: 344–350.
- Chirichella, R. et al. Competition Between Domestic and Wild Ungulates.: 14.
- Choler, P. 2015. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations of snow cover duration.
- Duchamp, C. & Fluhr, J. (2012). Le régime alimentaire des loups en France : un bilan de 15 années de surveillance. In *Rapport de synthèse Plan National d'Actions loup 2008-2012* (pp. 1-4).
- Duchamp, C. (2014). Impacts de la présence du loup sur les populations d'ongulés sauvages. - Grande Faune, 144, 25-33.
- Espinuyes, J. et al. 2019. Seasonal diet composition of Pyrenean chamois is mainly shaped by primary production waves (S Rutherford, Ed.). - PLoS ONE 14: e0210819.

- Falcucci, A. et al. 2013. Modeling the potential distribution for a range-expanding species: Wolf recolonization of the Alpine range. - *Biological Conservation* 158: 63–72.
- Fernández-Gil, A. et al. 2016. Conflict Misleads Large Carnivore Management and Conservation: Brown Bears and Wolves in Spain (A Margalida, Ed.). - *PLoS ONE* 11: e0151541.
- Ferretti, F. et al. 2019. Joint effects of weather and interspecific competition on foraging behavior and survival of a mountain herbivore (Z-Y Jia, Ed.). - *Current Zoology* 65: 165–175.
- Filippa, G. et al. 2019. Climatic Drivers of Greening Trends in the Alps. - *Remote Sensing* 11: 2527.
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Gibert, P., Douvre, P., & Dubray, D. (2005). Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.): a comparative analysis. - *Journal of Zoology*, 266: 65-71.
- Gartzia, M. et al. 2016. Physiognomic and physiologic changes in mountain grasslands in response to environmental and anthropogenic factors. - *Applied Geography* 66: 1–11.
- Janeiro-Otero, A. et al. 2020. Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. - *Biological Conservation* 243: 108433.
- Kuiters, A. T. et al. 2005. Facilitative and competitive interactions between sympatric cattle, red deer and wild boar in Dutch woodland pastures. - *Acta Theriol* 50: 241–252.
- Liu, Y. et al. 2015. Spatial and Temporal Patterns of Global NDVI Trends: Correlations with Climate and Human Factors. - *Remote Sensing* 7: 13233–13250.
- Llaneza, L. et al. 2012. Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes: Wolves in human-dominated landscapes. - *Diversity and Distributions* 18: 459–469.
- Lovari, S. et al. 2020. Climatic changes and the fate of mountain herbivores. - *Climatic Change* 162: 2319–2337.
- Marchand, P. et al. 2015. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. - *Behavioral Ecology* 26: 472–482.
- Mason, T. H. E. et al. 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. - *Behavioral Ecology* 28: 908–918.
- Melis, C., Jędrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K. A., Jędrzejewski, W., Linnell, J. D. C., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sagaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvryra, M., Sidorovich, V. E., ... Zhyla, S. (2009). Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. - *Global Ecology and Biogeography*, 18(6):724–734. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00480.x>

- Okarma, H. 1995. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. - *Acta Theriol.* 40: 335–386.
- Okarma, H. et al. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. - *Acta Theriol.* 40: 197–217.
- Pérez-Barbería, F. J. et al. 2020. Heat stress reduces growth rate of red deer calf: Climate warming implications (DE Naya, Ed.). - *PLoS ONE* 15: e0233809.
- Pettorelli, N. et al. 2007. Early onset of vegetation growth vs rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. - *Ecology* 88: 381–390.
- Speed, J. D. M. et al. 2019. Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time (E Serrano, Ed.). - *PLoS ONE* 14: e0217166.
- Touzot, L. et al. 2020. How does increasing mast seeding frequency affect population dynamics of seed consumers? Wild boar as a case study. - *Ecol Appl* in press.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrach, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. F., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., & Watson, J. E. M. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. - *Nature Communications*, 7(1): 12558. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>
- Vospernik, S. and Reimoser, S. 2008. Modelling changes in roe deer habitat in response to forest management. - *Forest Ecology and Management* 255: 530–545.
- Wilkinson, C. E. et al. 2020. An ecological framework for contextualizing carnivore–livestock conflict. - *Conservation Biology* 34: 854–867.

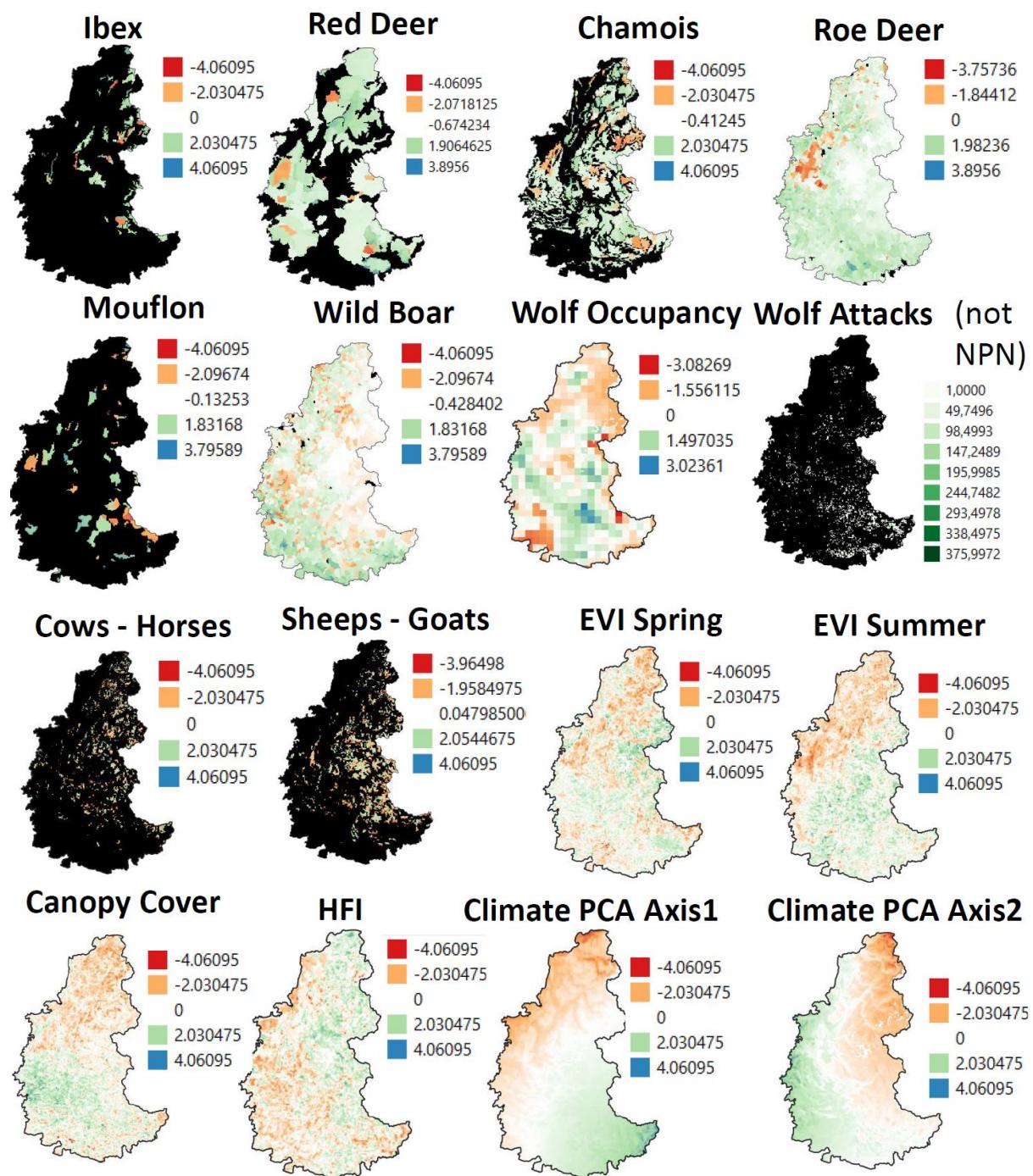
S4 - Histograms of 23 variables at 1km (before formatting)





S5 - Rasters of 16 variables (after formatting)

Black pixels: null values in P1 and P2.



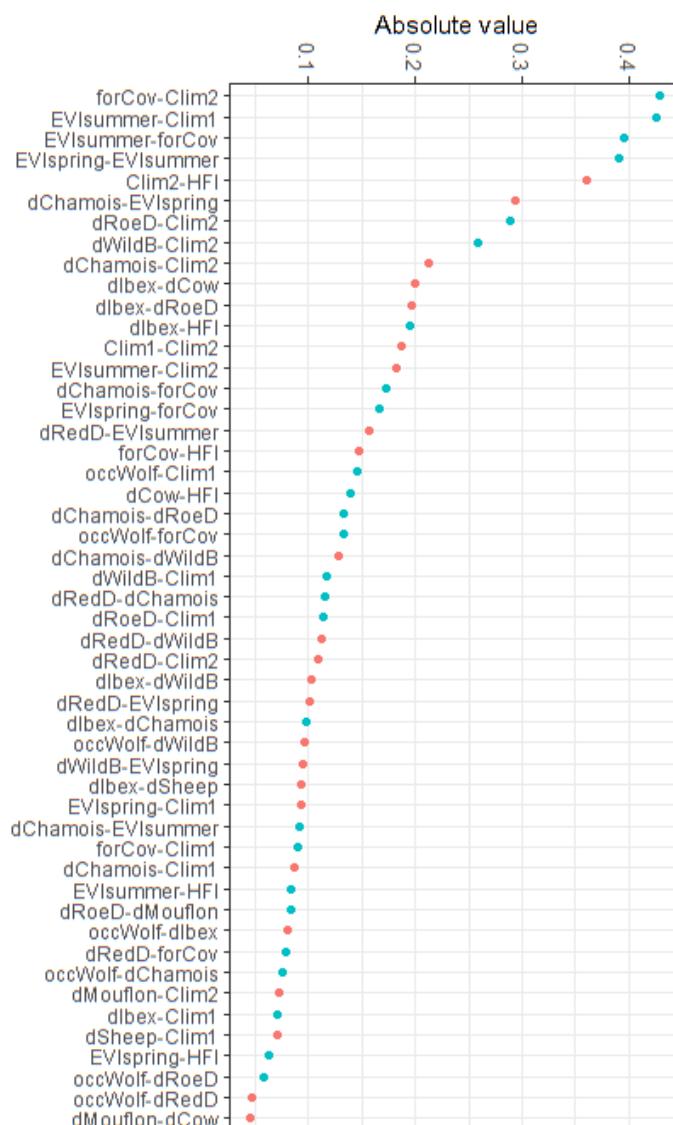
S6 - MGM results (1km, 10km)

Variable codes:

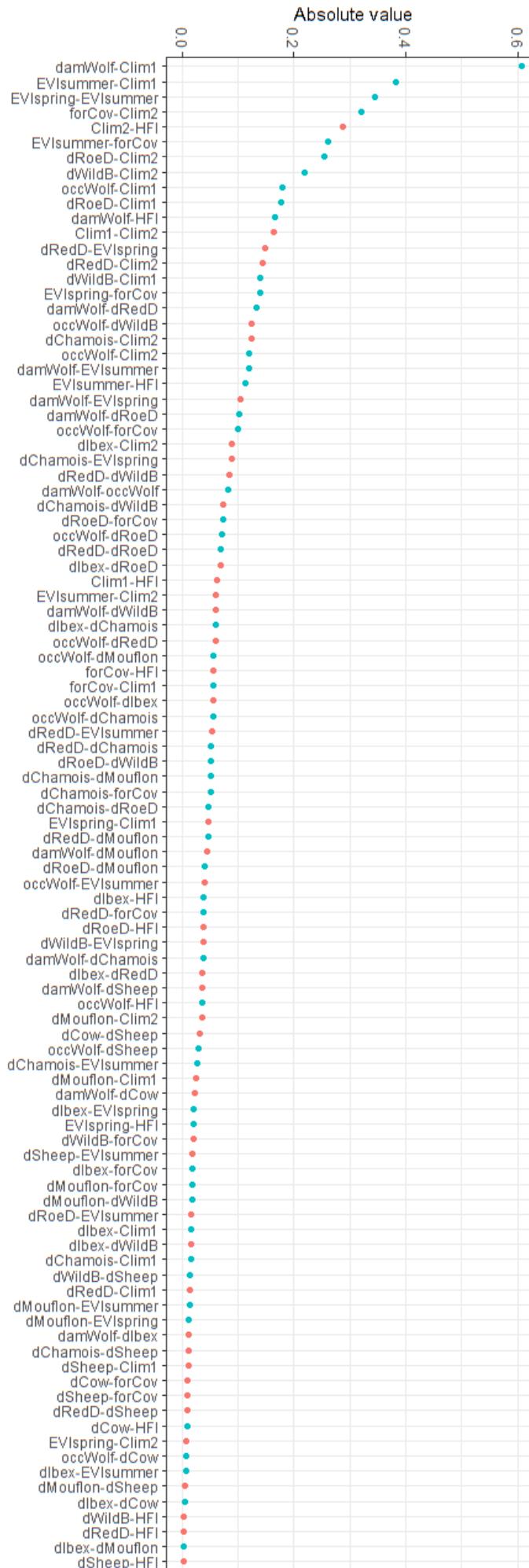
1) damWolf: wolf attacks. 2) occWolf: wolf occupancy. 3) dIbex: ibex density. 4) dRedD: red deer density. 5) dChamois: chamois density. 6) dRoeD: roe deer density. 7) dMouflon: mouflon density. 8) dWildB: wild boar density. 9) dCow: cows and horses density. 10) dSheep: sheeps and goats density. 11) EVI_{spring}: spring EVI. 12) EVI_{summer}: summer EVI. 13) forCov: forest cover percentage. 14) Clim1: first axis of climate PCA. 15) Clim2: second axis of climate PCA. 16) HFI: human footprint index.

S6a. Sorting of partial correlations (absolute values)

10km:



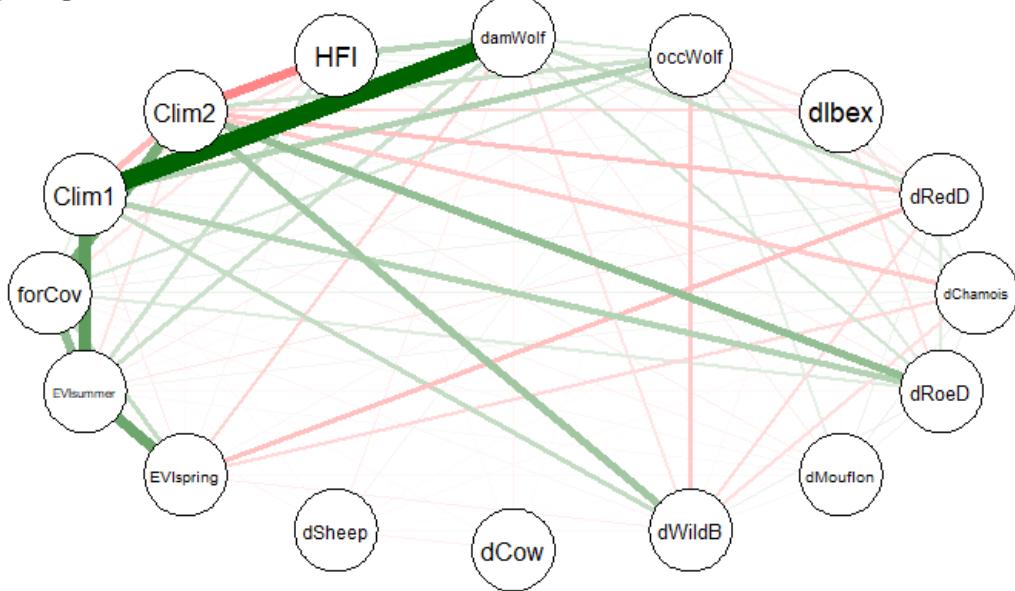
1 km:



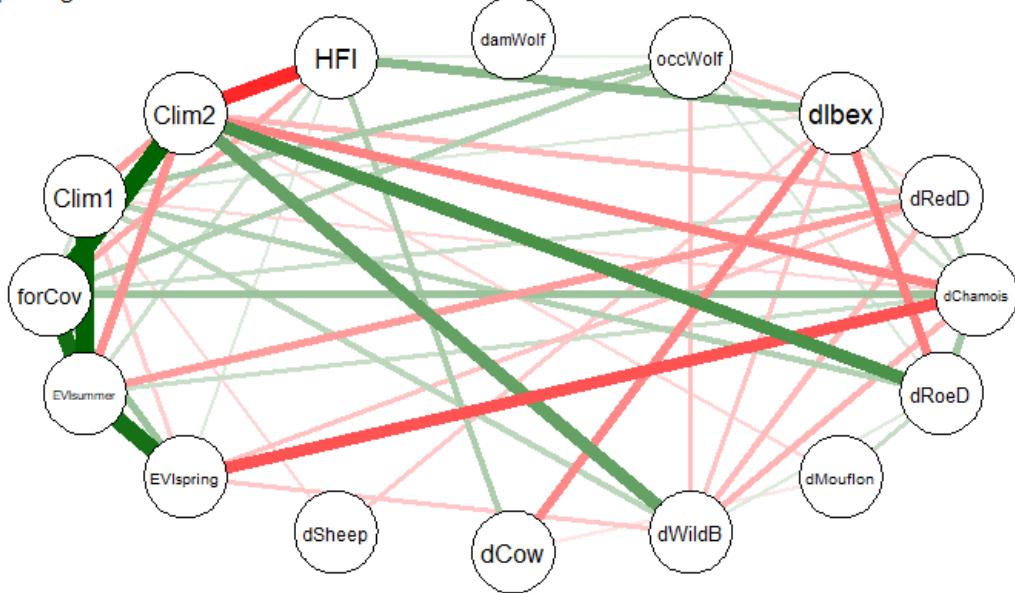
S6b. Maps of partial correlations

Top: 1km, bottom: 10km.

Interspe Ungulates - All Zones - NPN



Interspe Ungulates - All Zones - 10km - NPN



S6c. Matrices of partial correlations

1km

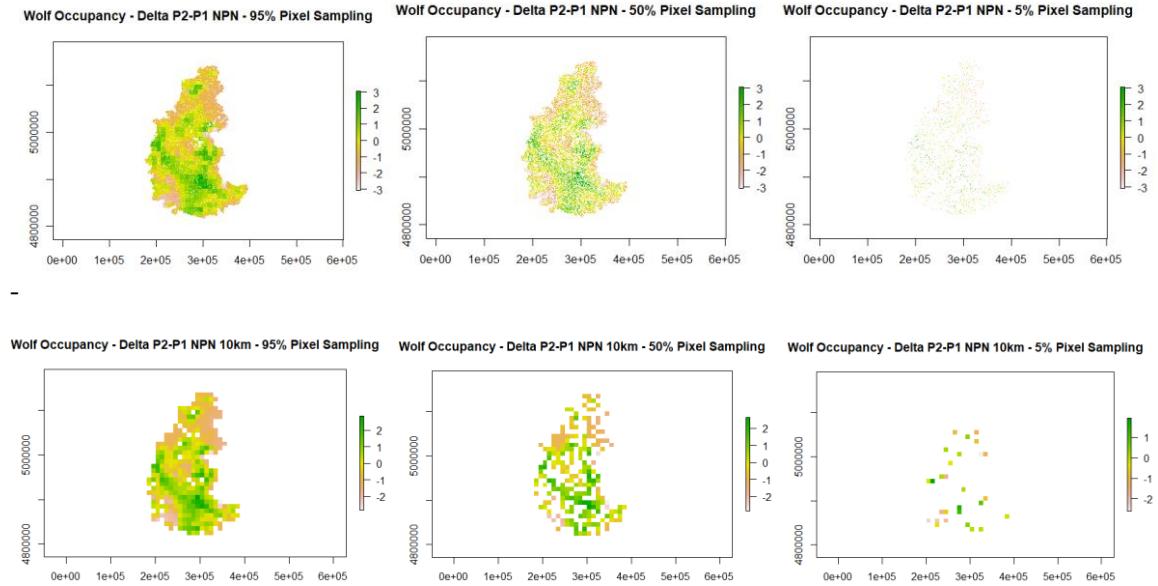
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	NA	0.083	-0.011	0.133	0.038	0.101	-0.045	-0.06	-0.023	-0.037	-0.105	0.12	NA	0.606	NA	0.167
2	0.083	NA	-0.055	-0.06	0.055	0.073	0.057	-0.125	0.008	0.029	NA	-0.04	0.101	0.18	0.121	0.036
3	-0.011	-0.055	NA	-0.036	0.06	-0.068	0.003	-0.015	0.005	NA	0.021	0.008	0.019	0.016	-0.09	0.038
4	0.133	-0.06	-0.036	NA	0.052	0.07	0.046	-0.084	NA	-0.009	-0.149	-0.054	0.039	-0.015	-0.145	-0.004
5	0.038	0.055	0.06	0.052	NA	0.048	0.052	-0.074	NA	-0.012	-0.09	0.028	0.052	0.015	-0.124	NA
6	0.101	0.073	-0.068	0.07	0.048	NA	0.04	0.052	NA	NA	NA	-0.018	0.073	0.178	0.254	-0.038
7	-0.045	0.057	0.003	0.046	0.052	0.04	NA	0.018	NA	-0.006	0.013	0.015	0.018	-0.026	-0.036	NA
8	-0.06	-0.125	-0.015	-0.084	-0.074	0.052	0.018	NA	NA	0.015	-0.038	NA	-0.021	0.141	0.218	-0.004
9	-0.023	0.008	0.005	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.031	NA	NA	-0.011	NA	NA	0.009
10	-0.037	0.029	NA	-0.009	-0.012	NA	-0.006	0.015	-0.031	NA	NA	-0.02	-0.009	-0.011	NA	NA
11	-0.105	NA	0.021	-0.149	-0.09	NA	0.013	-0.038	NA	NA	NA	0.345	0.14	-0.047	-0.009	0.021
12	0.12	-0.04	0.008	-0.054	0.028	-0.018	0.015	NA	NA	-0.02	0.345	NA	0.261	0.383	-0.061	0.114
13	NA	0.101	0.019	0.039	0.052	0.073	0.018	-0.021	-0.011	-0.009	0.14	0.261	NA	0.056	0.32	-0.056
14	0.606	0.18	0.016	-0.015	0.015	0.178	-0.026	0.141	NA	-0.011	-0.047	0.383	0.056	NA	-0.163	-0.062
15	NA	0.121	-0.09	-0.145	-0.124	0.254	-0.036	0.218	NA	NA	-0.009	-0.061	0.32	-0.163	NA	-0.289
16	0.167	0.036	0.038	-0.004	NA	-0.038	NA	-0.004	0.009	NA	0.021	0.114	-0.056	-0.062	-0.289	NA

10km

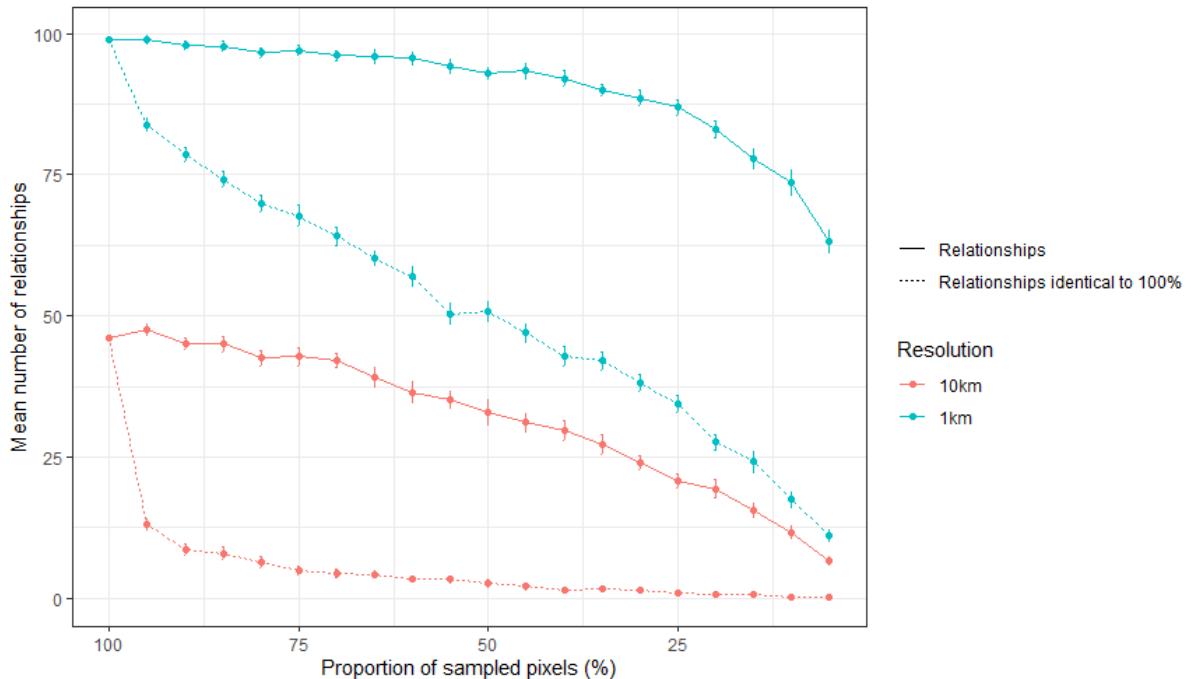
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
2	NA	NA	-0.103	NA	0.092	NA	NA	-0.121	NA	NA	NA	NA	0.153	0.172	NA	0.081
3	NA	-0.103	NA	NA	0.09	-0.202	NA	-0.1	-0.187	-0.101	NA	NA	0.063	NA	0.195	
4	NA	NA	NA	NA	0.109	NA	NA	-0.101	NA	NA	-0.088	-0.12	NA	NA	-0.075	NA
5	NA	0.092	0.09	0.109	NA	0.131	NA	-0.125	NA	NA	-0.275	0.077	0.163	-0.068	-0.204	NA
6	NA	NA	-0.202	NA	0.131	NA	0.083	NA	NA	NA	NA	NA	0.112	0.294	NA	
7	NA	NA	NA	NA	NA	0.083	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.063	NA	
8	NA	-0.121	-0.1	-0.101	-0.125	NA	NA	NA	NA	NA	-0.081	NA	NA	0.109	0.257	NA
9	NA	NA	-0.187	NA	NA	NA	NA	0.131								
10	NA	NA	-0.101	NA	NA	-0.073	NA	NA								
11	NA	NA	NA	-0.088	-0.275	NA	NA	-0.081	NA	NA	NA	0.382	0.157	-0.07	NA	NA
12	NA	NA	NA	-0.12	0.077	NA	NA	NA	NA	NA	0.382	NA	0.391	0.422	-0.179	0.081
13	NA	0.153	NA	NA	0.163	NA	NA	NA	NA	NA	0.157	0.391	NA	0.083	0.43	-0.15
14	NA	0.172	0.063	NA	-0.068	0.112	NA	0.109	NA	-0.073	-0.07	0.422	0.083	NA	-0.172	NA
15	NA	NA	NA	-0.075	-0.204	0.294	-0.063	0.257	NA	NA	NA	-0.179	0.43	-0.172	NA	-0.361
16	NA	0.081	0.195	NA	NA	NA	NA	NA	0.131	NA	NA	0.081	-0.15	NA	-0.361	NA

S7 - Sensitivity analysis: results for the MGM (1km, 10km)

-Overview of pixel samples: example for Wolf Occupancy data.



-Number of total MGM correlations (resp. correlations with values equal to full dataset's, after rounding off to 2 digits) for 1 and 10km. Error bars stand for confidence intervals at 95% (n = 30 runs for each proportion).



S8 - SEM outputs (1km, 10km)

-1km: Causalities

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate	
damWolf	occWolf	0.0886	0.0079	39774	11.1647	0.0000	- ***	
damWolf	dRedD	0.1351	0.0077	39774	17.6512	0.0000	- ***	
damWolf	dChamois	0.0420	0.0084	39774	4.9880	0.0000	- ***	
damWolf	dRoeD	0.1039	0.0099	39774	10.5102	0.0000	- ***	
damWolf	dMouflon	-0.0642	0.0101	39774	-6.3373	0.0000	- ***	
damWolf	dWildB	-0.0560	0.0084	39774	-6.6723	0.0000	- ***	
damWolf	dSheep	-0.0447	0.0074	39774	-6.0098	0.0000	- ***	
damWolf	dCow	-0.0401	0.0106	39774	-3.7946	0.0001	- ***	
damWolf	EVI _{spring}	-0.0999	0.008	39774	-12.4422	0.0000	- ***	
damWolf	EVI _{summer}	0.1297	0.0094	39774	13.7888	0.0000	- ***	
damWolf	forCov	0.0859	0.009	39774	9.5841	0.0000	- ***	
damWolf	Clim1	0.6043	0.0091	39774	66.4749	0.0000	- ***	
damWolf	Clim2	-0.1042	0.0153	39774	-6.8064	0.0000	- ***	
damWolf	HFI	0.1649	0.0083	39774	19.9094	0.0000	- ***	
occWolf	dChamois	0.0627	0.0052	39778	12.0637	0.0000	0.0584 ***	
occWolf	dRoeD	0.0716	0.0053	39778	13.6341	0.0000	0.0717 ***	
occWolf	dMouflon	0.0839	0.0077	39778	10.8356	0.0000	0.0518 ***	
occWolf	dCow	0.0153	0.0075	39778	2.0292	0.0424	0.0097 *	
occWolf	dSheep	0.0391	0.0065	39778	6.0342	0.0000	0.0287 ***	
occWolf	EVI _{summer}	-0.0434	0.0057	39778	-7.6200	0.0000	-0.0435 ***	
occWolf	forCov	0.1180	0.0057	39778	20.8078	0.0000	0.1182 ***	
occWolf	Clim1	0.1875	0.0055	39778	34.1728	0.0000	0.1878 ***	
occWolf	Clim2	0.1293	0.0058	39778	22.1755	0.0000	0.1295 ***	
occWolf	HFI	0.0379	0.0052	39778	7.3427	0.0000	0.038 ***	
dIbex	occWolf	-0.0305	0.0028	39782	-10.9493	0.0000	-0.0556 ***	
dIbex	EVI _{spring}	0.0143	0.003	39782	4.7113	0.0000	0.0261 ***	
dIbex	EVI _{summer}	0.0094	0.0032	39782	2.9324	0.0034	0.0171 **	
dIbex	forCov	0.0112	0.0033	39782	3.4300	0.0006	0.0204 ***	
dIbex	Clim2	-0.0782	0.0032	39782	-24.7305	0.0000	-0.1425 ***	
dIbex	HFI	0.0246	0.0029	39782	8.3818	0.0000	0.0449 ***	
dChamois	dSheep	-0.0180	0.0062	39782	-2.8841	0.0039	-0.0142 **	
dChamois	EVI _{spring}	-0.1016	0.0051	39782	-19.7910	0.0000	-0.1093 ***	
dChamois	EVI _{summer}	0.0285	0.0058	39782	4.8936	0.0000	0.0307 ***	
dChamois	forCov	0.0779	0.0055	39782	14.2521	0.0000	0.0839 ***	
dChamois	Clim1	0.0274	0.0052	39782	5.3007	0.0000	0.0294 ***	
dChamois	Clim2	-0.1616	0.005	39782	-32.1383	0.0000	-0.174 ***	
dRedD	occWolf	-0.0341	0.0047	39781	-7.2622	0.0000	-0.0367 ***	
dRedD	dSheep	-0.0172	0.0061	39781	-2.8120	0.0049	-0.0136 **	
dRedD	EVI _{spring}	-0.1589	0.005	39781	-31.5415	0.0000	-0.1711 ***	
dRedD	EVI _{summer}	-0.0611	0.0057	39781	-10.6770	0.0000	-0.0658 ***	
dRedD	forCov	0.0560	0.0054	39781	10.3645	0.0000	0.0603 ***	
dRedD	Clim1	-0.0106	0.0052	39781	-2.0514	0.0402	-0.0114 *	
dRedD	Clim2	-0.1706	0.005	39781	-34.3172	0.0000	-0.1837 ***	

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate
dRoeD	EVIspring	-0.0228	0.0051	39782	-4.4627	0.0000	-0.0228 ***
dRoeD	EVIsummer	-0.0283	0.0058	39782	-4.8446	0.0000	-0.0283 ***
dRoeD	forCov	0.0954	0.0054	39782	17.5261	0.0000	0.0955 ***
dRoeD	Clim1	0.2165	0.0051	39782	42.0940	0.0000	0.2165 ***
dRoeD	Clim2	0.3018	0.0053	39782	57.0182	0.0000	0.3019 ***
dRoeD	HFI	-0.0384	0.0049	39782	-7.7725	0.0000	-0.0384 ***
dMouflon	EVIsummer	0.0067	0.0034	39785	2.0042	0.0451	0.0109 *
dMouflon	forCov	0.0250	0.0036	39785	6.8471	0.0000	0.0405 ***
dMouflon	Clim2	-0.0231	0.0034	39785	-6.8062	0.0000	-0.0374 ***
dwildB	occWolf	-0.1227	0.005	39782	-24.7087	0.0000	-0.1226 ***
dwildB	dSheep	0.0251	0.0065	39782	3.8750	0.0001	0.0184 ***
dwildB	EVIspring	-0.0228	0.005	39782	-4.6029	0.0000	-0.0228 ***
dwildB	forCov	-0.0315	0.0055	39782	-5.7034	0.0000	-0.0315 ***
dwildB	Clim1	0.1639	0.005	39782	32.7082	0.0000	0.1639 ***
dwildB	Clim2	0.3093	0.0052	39782	59.2766	0.0000	0.3093 ***
EVIspring	dSheep	-0.0154	0.0067	39784	-2.2937	0.0218	-0.0113 *
EVIspring	Clim1	0.1545	0.0049	39784	31.2977	0.0000	0.1545 ***
EVIspring	Clim2	0.0905	0.0053	39784	17.0187	0.0000	0.0905 ***
EVIspring	HFI	0.0685	0.0053	39784	12.8909	0.0000	0.0685 ***
EVIsummer	dSheep	-0.0320	0.006	39784	-5.2909	0.0000	-0.0235 ***
EVIsummer	Clim1	0.4551	0.0044	39784	102.5847	0.0000	0.4551 ***
EVIsummer	Clim2	0.0512	0.0048	39784	10.7136	0.0000	0.0512 ***
EVIsummer	HFI	0.1162	0.0048	39784	24.3284	0.0000	0.1162 ***
forCov	dSheep	-0.0221	0.0061	39783	-3.6237	0.0003	-0.0162 ***
forCov	dCow	-0.0190	0.0071	39783	-2.6778	0.0074	-0.012 **
forCov	Clim1	0.2350	0.0045	39783	52.4906	0.0000	0.235 ***
forCov	Clim2	0.3856	0.0048	39783	79.9458	0.0000	0.3856 ***
forCov	HFI	-0.0096	0.0048	39783	-2.0003	0.0455	-0.0096 *

-1km: Correlated errors

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate
~~damWolf	~~dIbex	-0.0018		- 39789	-0.3648	0.3576	-0.0018
~~dIbex	~~dRedD	-0.0375		- 39789	-7.4908	0.0000	-0.0375 ***
~~dIbex	~~dChamois	0.0569		- 39789	11.3614	0.0000	0.0569 ***
~~dIbex	~~dRoeD	-0.0695		- 39789	-13.8896	0.0000	-0.0695 ***
~~dIbex	~~dMouflon	0.0023		- 39789	0.4670	0.3202	0.0023
~~dIbex	~~dwildB	-0.0204		- 39789	-4.0780	0.0000	-0.0204 ***
~~dIbex	~~dCow	0.0068		- 74587	1.8439	0.0326	0.0068 *
~~dIbex	~~Clim1	-0.0834		- 74587	-22.8502	0.0000	-0.0834 ***
~~dRedD	~~dChamois	0.0638		- 39789	12.7458	0.0000	0.0638 ***
~~dRedD	~~dRoeD	0.0747		- 39789	14.9385	0.0000	0.0747 ***
~~dRedD	~~dMouflon	0.0514		- 39789	10.2597	0.0000	0.0514 ***
~~dRedD	~~dwildB	-0.0849		- 39789	-16.9944	0.0000	-0.0849 ***
~~dRedD	~~HFI	0.0777		- 74587	21.2751	0.0000	0.0777 ***
~~dChamois	~~dRoeD	0.0536		- 39789	10.6991	0.0000	0.0536 ***
~~dChamois	~~dMouflon	0.0610		- 39789	12.1820	0.0000	0.061 ***
~~dChamois	~~dwildB	-0.0775		- 39789	-15.4962	0.0000	-0.0775 ***
~~dRoeD	~~dMouflon	0.0526		- 39789	10.4971	0.0000	0.0526 ***
~~dRoeD	~~dwildB	0.0440		- 39789	8.7756	0.0000	0.044 ***
~~dMouflon	~~dwildB	0.0137		- 39789	2.7297	0.0032	0.0137 **
~~dMouflon	~~dSheep	0.0040		- 74587	1.0912	0.1376	0.004
~~dMouflon	~~EVIspring	0.0029		- 39789	0.5754	0.2825	0.0029
~~dMouflon	~~Clim1	0.0373		- 74587	10.1852	0.0000	0.0373 ***
~~dwildB	~~HFI	-0.0916		- 74587	-25.1144	0.0000	-0.0916 ***
~~dCow	~~dSheep	-0.0339		- 39787	-6.7621	0.0000	-0.0339 ***
~~dCow	~~HFI	0.0140		- 39787	2.7946	0.0052	0.014 **
~~dSheep	~~Clim1	-0.0236		- 39787	-4.7058	0.0000	-0.0236 ***
~~EVIspring	~~EVIsummer	0.4090		- 39789	89.3944	0.0000	0.409 ***
~~EVIspring	~~forCov	0.2504		- 39789	51.5823	0.0000	0.2504 ***
~~EVIsummer	~~forCov	0.3322		- 39789	70.2479	0.0000	0.3322 ***
~~Clim1	~~Clim2	-0.0219		- 39787	-4.3763	0.0000	-0.0219 ***
~~HFI	~~Clim1	-0.0079		- 39787	-1.5808	0.1139	-0.0079
~~HFI	~~Clim2	-0.3723		- 39787	-80.0131	0.0000	-0.3723 ***

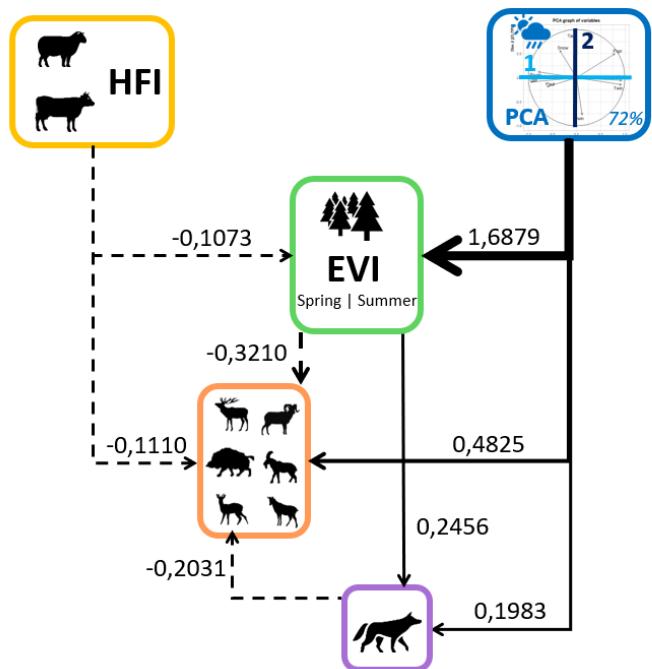
-10km: Causalities

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate
occWolf	forCov	0.0296	0.0059	402	5.0008	0.0000	0.2456 ***
occWolf	Clim1	0.0291	0.0072	402	4.0380	0.0001	0.1983 ***
dIbex	dSheep	-0.0195	0.0047	400	-4.1270	0.0000	-0.1862 ***
dIbex	dCow	-0.0180	0.0066	400	-2.7457	0.0063	-0.1256 **
dIbex	Clim2	-0.0005	1e-04	400	-4.4592	0.0000	-0.2628 ***
dIbex	HFI	0.0001	0	400	3.0007	0.0029	0.1778 **
dRedD	EVIspring	0.0000	0	400	-4.6877	0.0000	-0.2589 ***
dRedD	EVIsummer	0.0000	0	400	-3.9720	0.0001	-0.2563 ***
dRedD	forCov	0.0003	1e-04	400	3.3291	0.0010	0.2316 ***
dRedD	Clim2	-0.0006	1e-04	400	-4.7514	0.0000	-0.2823 ***
dChamois	EVIspring	0.0000	0	401	-7.3906	0.0000	-0.3601 ***
dChamois	forCov	0.0009	2e-04	401	5.5324	0.0000	0.3227 ***
dChamois	Clim2	-0.0020	3e-04	401	-7.6980	0.0000	-0.4188 ***
dRoeD	Clim1	0.0002	0	402	5.5558	0.0000	0.2397 ***
dRoeD	Clim2	0.0005	1e-04	402	10.2083	0.0000	0.4405 ***
dMouflon	dSheep	-0.0123	0.0059	403	-2.0842	0.0378	-0.1033 *
dwildB	occwolf	-0.0026	6e-04	400	-4.5965	0.0000	-0.2031 ***
dwildB	dSheep	0.0191	0.0064	400	2.9564	0.0033	0.1263 **
dwildB	Clim1	0.0005	1e-04	400	6.0989	0.0000	0.2710 ***
dwildB	Clim2	0.0013	1e-04	400	11.6538	0.0000	0.4952 ***
EVIspring	Clim1	12.7418	2.4849	403	5.1277	0.0000	0.2475 ***
EVIsummer	Clim1	58.4215	3.5613	403	16.4046	0.0000	0.6328 ***
forCov	HFI	-0.0575	0.0267	401	-2.1520	0.0320	-0.1073 *
forCov	Clim1	0.3932	0.0464	401	8.4695	0.0000	0.3230 ***
forCov	Clim2	0.8371	0.0861	401	9.7222	0.0000	0.4846 ***

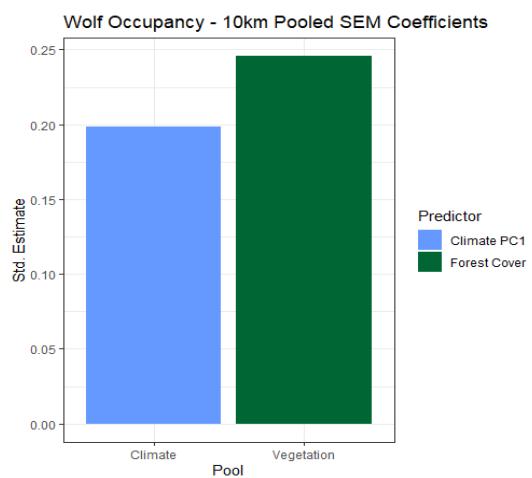
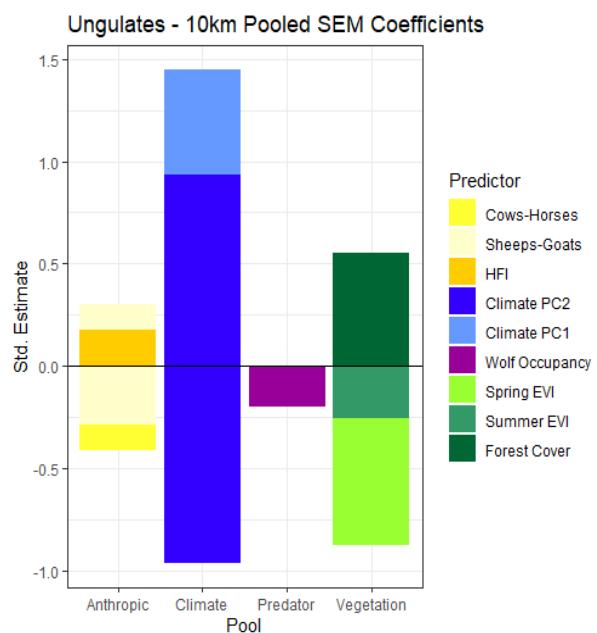
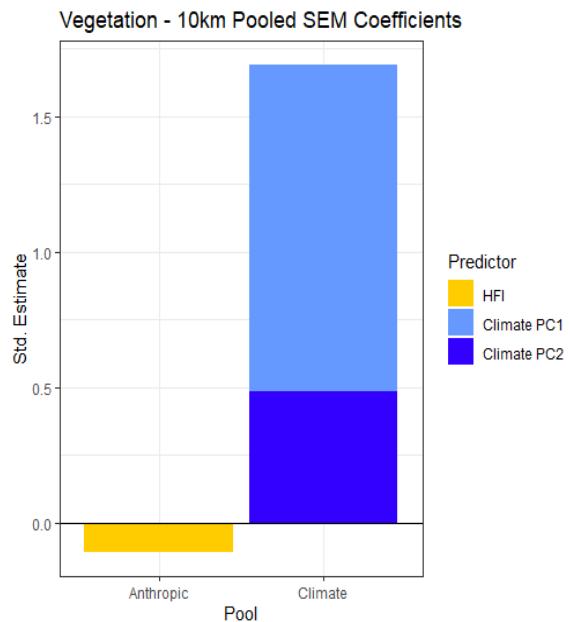
-10km: Correlated errors

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	DF	Crit.Value	P.Value	Std.Estimate
~~occWolf	~~dChamois	0.0895		- 405	1.8008	0.0362	0.0895 *
~~occWolf	~~HFI	0.4713		- 750	14.6041	0.0000	0.4713 ***
~~dIbex	~~occWolf	-0.1057		- 405	-2.1316	0.0168	-0.1057 *
~~dIbex	~~dChamois	-0.0221		- 405	-0.4433	0.3289	-0.0221
~~dIbex	~~dRoeD	-0.1195		- 405	-2.4130	0.0081	-0.1195 **
~~dIbex	~~dwildB	-0.0366		- 405	-0.7336	0.2318	-0.0366
~~dIbex	~~Clim1	-0.0917		- 750	-2.5155	0.0060	-0.0917 **
~~dRedD	~~occWolf	-0.1021		- 405	-2.0569	0.0202	-0.1021 *
~~dRedD	~~dChamois	0.0803		- 405	1.6144	0.0536	0.0803
~~dRedD	~~dwildB	-0.1144		- 405	-2.3096	0.0107	-0.1144 *
~~dRoeD	~~dMouflon	0.1091		- 405	2.2013	0.0141	0.1091 *
~~dChamois	~~dRoeD	0.1544		- 405	3.1336	0.0009	0.1544 ***
~~dChamois	~~dwildB	-0.1411		- 405	-2.8583	0.0022	-0.1411 **
~~dChamois	~~EVIsummer	0.0310		- 405	0.6218	0.2672	0.0310
~~dChamois	~~Clim1	-0.1476		- 750	-4.0797	0.0000	-0.1476 ***
~~dMouflon	~~Clim2	-0.1466		- 750	-4.0494	0.0000	-0.1466 ***
~~dwildB	~~EVIspring	-0.0603		- 405	-1.2103	0.1134	-0.0603
~~dCow	~~HFI	0.1686		- 403	3.4344	0.0007	0.1686 ***
~~dSheep	~~Clim1	-0.1849		- 403	-3.7770	0.0002	-0.1849 ***
~~EVIspring	~~EVIsummer	0.5392		- 405	12.8354	0.0000	0.5392 ***
~~EVIspring	~~forCov	0.3383		- 405	7.2076	0.0000	0.3383 ***
~~EVIsummer	~~forCov	0.5317		- 405	12.5869	0.0000	0.5317 ***
~~EVIsummer	~~Clim2	-0.2544		- 750	-7.1900	0.0000	-0.2544 ***
~~EVIsummer	~~HFI	-0.0243		- 750	-0.6643	0.2534	-0.0243
~~Clim1	~~Clim2	0.0000		- 403	0.0000	1.0000	0.0000
~~HFI	~~Clim2	-0.6439		- 403	-16.8925	0.0000	-0.6439 ***

S9 - SEM pathways obtained at 10km

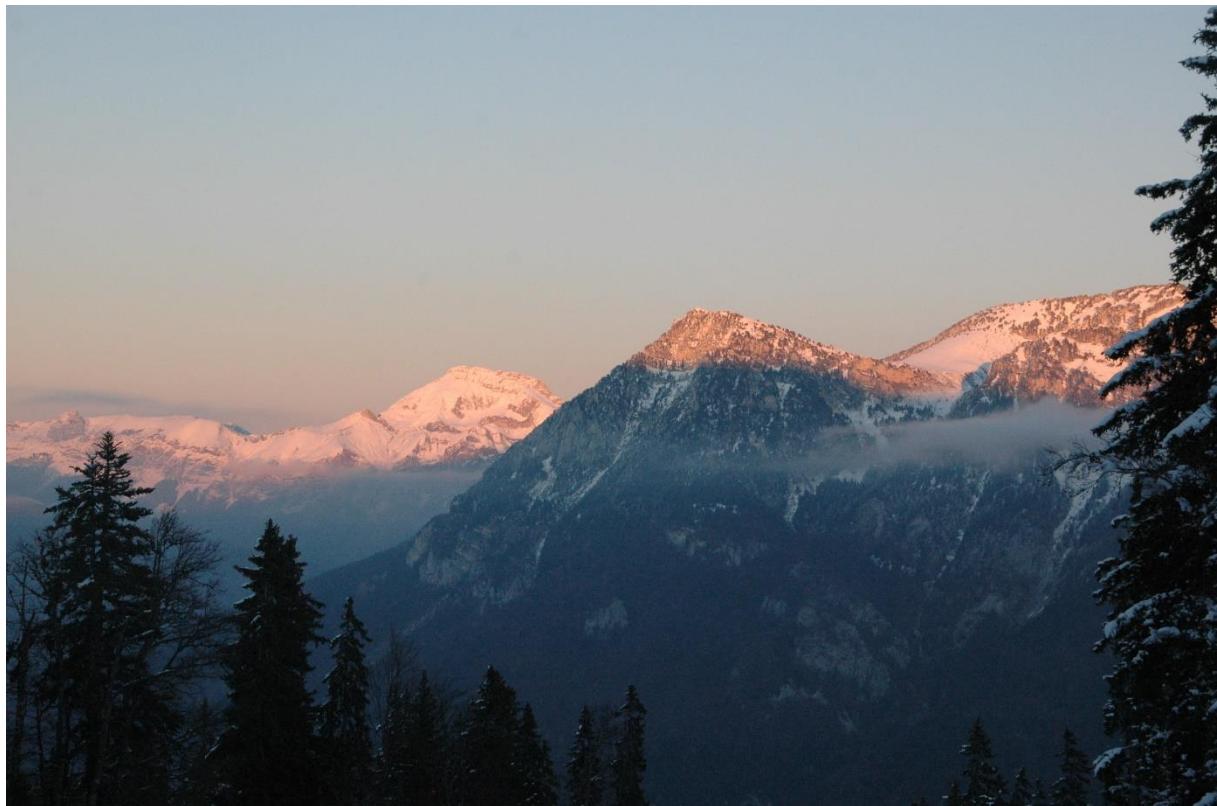


S10 - SEM effects at 10km (direct, indirect)



Chapitre 3

Quel avenir pour le sauvage ? Modélisation prospective des relations chamois-végétation dans le massif des Bauges



« Aujourd’hui, les aires protégées sont des refuges, mais si nous relevons le défi de la reconnexion et que nous réussissons à penser autrement nos villes et nos campagnes, elles deviendront les sources du réensauvagement du monde. »

- MARIS, *La part sauvage du monde*

I. Préambule

Les relations entre ongulés sauvages et végétation sont aussi complexes dans leurs aspects théoriques que centrales dans la théorie qui fonde le réensauvagement trophique. Leurs interactions avec les activités humaines (chasse, sylviculture, tourisme...), dépendantes d'effets *bottom-up* (climat) comme *top-down* (prédatation), sous-tendent les socio-écosystèmes des Alpes françaises ; prédire leur évolution future se heurte à nombre d'incertitudes, qui sont au cœur des préoccupations des gestionnaires d'espaces protégés. L'article suivant constitue ainsi une avancée pour la prédiction des rétroactions plantes-herbivores en contexte de changement climatique, en même temps qu'une contribution à la prospective territoriale sur un massif représentatif de la hausse de fréquentation humaine comme de la recolonisation par le loup. Nous avons choisi d'engager ce travail avec l'OFB et le Parc naturel régional (PNR) du Massif des Bauges, forts tous deux d'un long historique de partenariats pour la recherche sur les ongulés sauvages et leur environnement.

Pour cela, nous avons d'abord construit un nouveau cadre de modélisation, en couplant deux modèles mécanistes pour représenter les interactions entre végétation (FATE-HD) et populations de chamois (RangeShifter). La simulation de leurs dynamiques conjointes à l'horizon 2050 a ensuite été déclinée selon trois scénarios de gestion contrastés, co-construits avec l'OFB et le PNR lors d'un atelier participatif. Nos projections mettent notamment en évidence la forte sensibilité des effectifs de chamois à l'évolution du climat, via la qualité de son habitat, et à l'intensité de ses prélèvements ; la végétation semble en retour peu affectée par les variations d'abondance de l'herbivore. L'article démontre l'efficacité de notre dispositif de modélisation pour explorer à fine échelle des questions écologiques fondamentales liées au réensauvagement, comme l'importance relative des relations plantes-herbivores dans les dynamiques de paysage, comme pour comprendre l'effet de différentes modalités de gestion de la faune sauvage en montagne.

II. Article à soumettre dans *Journal of Applied Ecology*

Combining dynamic range modelling with realistic land use scenarios to better simulate wild mountain ungulate response to environmental changes

Emmanuel Faure^{1,2} | Maya Guéguen¹ | Anne Loison¹ | Mathieu Garel³ | Pascal Marchand⁴ | Sandra Lavorel¹ | Wilfried Thuiller¹

¹ Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA - Laboratoire d'Ecologie Alpine, F-38000 Grenoble, France

²AgroParisTech, Cirad, CNRS, EHESS, Ecole des PontsParisTech, CIRED - Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Developpement, F-94130 Nogent-sur-Marne, France

³Office Français de la Biodiversité, DRAS, Service Anthropisation et Fonctionnement des Écosystèmes Terrestres, F-38610 Gières, France

⁴Office Français de la Biodiversité, DRAS, Service Anthropisation et Fonctionnement des Écosystèmes Terrestres, F-34990 Juvignac, France

Correspondence

Emmanuel Faure

emmanuel.faure@agroparistech.fr

Abstract

Climate change and local human activities directly impact mountain megafauna and vegetation, and have the potential to reshape trophic interactions like herbivory. This calls for integrative models, able to predict changes in plant-herbivore communities and addressing managers needs. Here, to account explicitly for the herbivory feedback relating ungulates and vegetation, we combine two dynamic range models, FATE-HD and RangeShifter, to simulate simultaneous trends in vegetation cover and in populations of a mountain ungulate, chamois (*Rupicapra rupicapra*), in the French Prealps. We combined two climate trajectories, RCP4.5 and RCP8.5, with three participatory management scenarios integrating managers' knowledge and views by 2050.

Our models simulate each of both chamois and vegetation trajectories, and successfully capture the herbivory feedback. We demonstrate how this innovative coupling enables testing ecological hypotheses, related to herbivory impacts on vegetation successions and joint effects of climate and management on the plant-herbivore relationship. Indeed, simulations show that

integrating the diminishing quality of chamois habitat affects the ungulate's abundance, while the occupancy of simulated plant functional groups (PFGs) remains unaffected by the model coupling.

Our results suggest few to no effect of one wild ungulate's herbivory on vegetation successions, which reciprocally play an important role to shape chamois habitat quality. While management scenarios show few contrasts on vegetation successions, they allow managers to distinguish the best options for chamois populations in the face of different futures marked by climate change. Finally, disentangling the six pressures contained in each scenario proves direct harvests by predation or hunting to overpass husbandry, forestry, tourism or artificialization in their detrimental effect on chamois abundance. Hence, our modelling framework presents great potential to unravel respective effects of climate and land-use on herbivory relationships at the landscape scale.

Introduction

Among the main drivers of worldwide biodiversity loss (Monastersky 2014), climate change threatens mountain ecosystems at all trophic levels (Lurgi et al 2012, Schmeller et al 2022). With rising temperatures, vegetation communities shift phenology and composition (Vitasse et al 2021, Evangelista et al 2016), while animal populations tend to move upwards (Aublet et al 2009, Chen et al 2011). Species-level impacts in turn affect inter-specific interactions: changes in composition of plant communities can reduce access to highly nutritional resources for large herbivores (Pettorelli et al 2007, Garel et al 2011), which in return may shift their range (Büntgen et al 2017), modifying herbivory patterns and possibly vegetation successions (Schütz et al 2003, Tanentzap et al 2009). Prioritising thermal comfort may also bring ungulates to reduce their foraging activity in favour of resting bouts, thereby reducing their daily food intake and energy budget (Aublet et al 2009, Bourgoin et al 2011). Finally, wild ungulates with a grazer diet tend to select large open areas, dominated by grass-rich vegetation and high-visibility habitats near escape terrain; hence, higher temperatures may force mountain ungulates to seek forest shadow at the expense of optimal food consumption (van Beest et al 2012, Marchand et al 2015).

Human activities further impact megafauna at a local level: new infrastructures hinder movement of animals by fragmenting landscapes (Tucker et al 2018, Seigle-Ferrand et al 2021), while disturbances like outdoor recreation strongly affect vertebrates' behaviour (Marchand et al 2014, Courbin et al 2022). Conversely, recovering densities of large mammals, as wild

ungulates in Europe (Milner et al 2006), can cause serious damages to agricultural or timber production (Putman 1996, Carpio et al 2020), with no sufficient population control by hunting (Valente et al 2020). These mutual threats question the future of mountain social-ecological systems, and their multifunctional management by various stakeholders (Irauscheck et al 2017, van Beeck Calkoen et al 2020). Regeneration of Alpine forests exemplifies this ambivalence: unsuitable temperature regimes and wild ungulate browsing hamper growth of mountain tree species, essential for forestry and natural risk regulation (Didion et al 2011, Champagne et al 2021), yet spontaneous forest growth on extensive to abandoned pastures is perceived as problematic for grassland biodiversity (Laiolo et al 2004) and traditional activities (MacDonald et al 2000).

In such situations, ecological modelling holds great potential to help managers make informed decisions in the face of an uncertain future (Mengist et al 2020). Recent modelling advances prove extremely useful to tackle such issues (Norberg et al 2019, Schuwirth et al 2019). Species distribution models (SDMs) have for instance helped project the future range of timber species (Pecchi et al 2019) or large predators (Louvrier et al 2020). However, these models worked in a static way: by assuming equilibrium in species ranges, they neglected key factors such as landscape dynamics or demographic processes (Zurell et al 2009, Franklin 2010). To overcome this limitation, dynamic models—that explicitly account for such mechanisms—have been developed, e.g. to study range shifts in multiple species (RangeShifter, Bocedi et al 2014), or vegetation successions (FATE-HD, Boulanget et al 2014a).

However, most of these models omit trophic interactions, and thus fail to represent the full realised niche of the focus species (Poggia et al 2021). Such a gap hinders the understanding of herbivory mechanisms: a few models integrate climate change to map wild ungulates' impact on mosaic landscapes (Schulze et al 2018), or conversely predict shifts in ungulate distribution with changing resources (Thuiller et al 2018), but none represents the two-way feedback between ungulate demography and vegetation dynamics. Finally, despite the growing transformation of modern ecosystems, managers' expectations and knowledge are not always incorporated in modelling projects (Schuwirth et al 2019). This creates a need for mechanistic, integrated study designs, conveying biological realism with reciprocal herbivory feedback, and in a spatially-explicit way to suit manager needs (Getz et al 2017, Schuwirth et al 2019).

Here, building on previous work by Thuiller et al (2018) in the French Alps, we propose a novel modelling framework that explicitly simulates herbivory feedback in both ways, while accounting for changes in climate and management regimes by 2050. To do so, we integrate

managers' knowledge of model parameters through participatory scenario building. We apply this exploratory framework to predict population changes for a mountain ungulate, the Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*), interacting with changing vegetation at the scale of a small mountain range by 2050. By doing so, we demonstrate its potential to answer ecological questions, at various levels of application, such as: a) how does chamois herbivory interact with vegetation successions? b) which scenarios of climate and management favour the persistence of chamois populations? c) which anthropogenic pressures most impact this vegetation-herbivory relationship?

Methods

1. Study area

The Bauges mountains, ranging from 250m to 2,217m a.s.l., cover 900km² in the northwestern French Prealps (45.69°N, 6.14°E). Surrounded by three dynamic conurbations (Chambéry, Annecy, Albertville) of ca. 480,000 inhabitants, the massif stands separate from neighbouring mountains by natural (rivers) and anthropogenic (highways) barriers. Its main land covers include forests (60%), dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and silver fir (*Abies alba*), delivering ca. 24,000 m³ wood per year ([RNPMB 2022](#)); and agricultural lands (27%), namely crops in the valleys, and grazed- or hay meadows for cattle and sheep at higher altitudes—amounting to an average density of 0.95 livestock head per ha ([Daviet et al 2013](#)). These, together with a relatively low density of inhabitants (74.4 hab/km²), shape the territory's rural identity—embodied since 1995 by the Regional Natural Park “Massif des Bauges” ([RNPMB](#)).

Along with four other species of wild ungulates (red- and roe deer, wild boar, Mediterranean mouflon), Bauges host a population of over 4,000 Alpine chamois; the species is by far the most abundant ungulate in the RNPMB. Chamois hunt is authorised throughout the massif, with a maximum 485 individuals shot each year. This regulation is reinforced in a National Game and Wildlife Reserve (NGWR), covering the highest parts of the massif (5,205 ha), and where most herds concentrate. Red foxes (*Vulpes vulpes*) and golden eagles (*Aquila chrysaetos*) exert occasional predation on chamois juveniles, along with a pack of grey wolves (*Canis lupus*) established in the Reserve in summer 2020.

2. Modelling framework

We aimed to model jointly the impact of changes in fodder spatial distribution on chamois populations, and its feedback on vegetation through herbivory pressure. For this, we combined two dynamic, spatially-explicit models representing each compartment, namely FATE-HD for

vegetation (Boulangeat et al 2014a), and RangeShifter for chamois (Bocedi et al 2014). Coupling iterations were run at a yearly time step from 2010 to 2050, and at a shared resolution of 100m. In each iteration, the herbivory feedback loop followed three distinct steps: 1) simulating new vegetation layers (FATE-HD), 2) converting these into chamois modelling inputs (point-process model, hereafter PPM), 3) simulating the new subpopulation units of chamois accordingly (RangeShifter; see Figure 1).

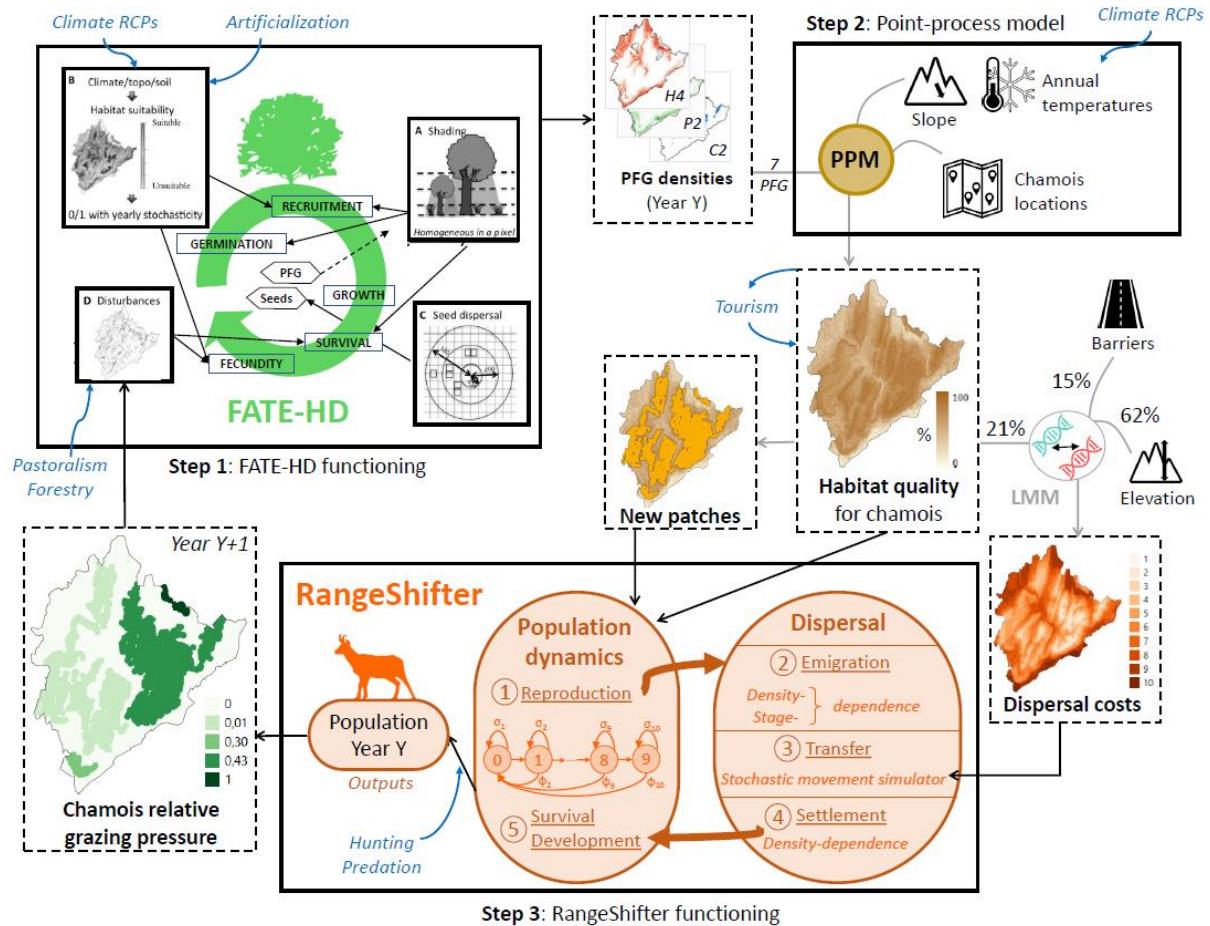


Figure 1 - General structure of model coupling (iteration on one year). PFG: plant functional group, LMM: linear mixed model. Dark, plain squares: models run at each iteration (1: FATE-HD, 2: PPM, 3: RangeShifter), as detailed in (a). Dark, dotted squares: intermediary outputs, renewed at each iteration. Blue arrows: pressure integration, as detailed in (b). Initialization steps are not represented here for means of simplification. Maps are here represented for year 1 of simulation.

a. Herbivory feedback loop

-Step 1: simulating PFG densities through FATE-HD

A dynamic vegetation model (Boulangeat et al 2014a), FATE-HD maps plant functional groups (PFGs) at the regional scale, while integrating biological processes key to plant life cycle through four separate modules (Figure 1; see Boulangeat et al 2014a for detailed functioning of

the model). The model has been successfully applied to several mountain regions of the French Alps, such as the Ecrins National Park (Boulangeat et al 2014b, Barros et al 2017) or the Bauges range itself (Thuiller et al 2018).

Here, we used a set of 16 PFGs reflecting the diversity and structure of plant species in Bauges (Thuiller et al 2018). These were obtained following two steps: 1) selecting 136 dominant plant species within both chamois diet and a regional pool of ca. 1,500 species, and 2) grouping them into PFGs through hierarchical clustering, with traits such as shade tolerance, dispersal distance, canopy height, livestock palatability, and importance in chamois' diet. Attributes for each PFG are detailed in [Supp. Mat. S1](#).

At each time step, PFG cohorts in a given pixel may grow from one vertical stratum to the next (within six) through a succession model: competition for light limits their chances of survival, depending on the abundance of upper strata. Then, a layer of habitat suitability—based on climate- and soil data—accounts for abiotic filtering, which determines the probabilities of recruitment and seed production. Such temperature layers were here updated throughout the simulation as climate changes through time according to different scenarios, following Representative Concentration Pathways (RCP) 4.5 and 8.5 (respectively “moderate” and “severe” scenarios).

Seed dispersal is modelled in FATE-HD similarly to a continuous kernel function: 50% seeds are distributed uniformly within a first circle (defined through PFG-specific distance parameters), while 49% are distributed by pairs within a second circle, and 1% randomly in a third circle. Eventually, several disturbances can be applied to remove vegetation ('kill') or stimulate its regrowth ('resprout'), according to PFG sensitivity: here we defined four disturbances, namely Mowing, Grazing (from livestock or from chamois) and Logging, with corresponding raster masks and impacts on each PFG's stages (see [Table 1](#)).

Table 1 - FATE-HD disturbance parameters for initial masks (data origin, raster values) and harvest impacts per PFG (C: chamaephyte, H: herbaceous, P: phanerophyte). PFG stages: seedlings (seed.), juveniles (juv.), adults (ad.), senescent (sen.). See [Supp. Mat. S3](#) for details on Livestock grazing and Logging mask origin.

Disturbance	Mask (2022)	Harvest impacts per PFG type
Mowing	<u>Origin</u> : expert knowledge. <u>Values</u> : binary 0/1.	C : juv. 100% killed, ad. 50% killed, sen. 100% killed. H : ad. 40% killed (50% resprout), sen. 100% killed. P : seed. 80% killed, juv. 100% killed, ad. 50% killed, sen. 100% killed.

Livestock grazing	<u>Origin</u> : product of stocking density and duration (Dobremez et al 2016). <u>Values</u> : continuous in [0;1].	C : no harvest. H : ad. 10% resprout. Larger harvest for H3-H6-H7 due to higher palatability (see Supp. Mat. S2 for details). P : seed. 100% killed.
Chamois grazing	<u>Origin</u> : chamois density. <u>Values</u> : continuous in [0;1].	C : seed. 10% killed, juv. 10% killed, ad. 10% resprout, sen. 10% resprout. H : seed. 10% killed, juv. 10% killed, ad. 10% resprout, sen. 10% resprout. P : seed. 10% killed, juv. 10% killed.
Logging	<u>Origin</u> : timber volume expected on 2016-2046, brought back to 1 year (Monnet et al 2021). <u>Values</u> : continuous in [0;0.0333].	C : juv. 100% killed, ad. 100% killed, sen. 100% killed. H : ad. 50% killed (50% resprout), sen. 100% killed. P : juv. 100% killed, ad. 100% killed, sen. 100% killed.

Before launching coupling iterations, FATE-HD was initialised separately for 2000 years with aforementioned parameters on the 88,337 pixels in Bauges. Annual seeding occurred during the first 300 years of simulation, and disturbances (livestock grazing, chamois grazing and logging) started from year 291 to 2000 on annual basis, with mowing disturbance set 3 times over initialisation (in years 290, 900 and 1500) to prevent tree colonisation over anthropogenic open areas. A layer of initial artificialization was applied as an additional mask, to define pixels where PFGs could not grow (see details in 2.b.ii.). At each time step, the layers of PFG densities obtained from FATE-HD were integrated in the next steps of the herbivory feedback loop.

- Step 2: transforming FATE-HD outputs into RangeShifter inputs

As in Thuiller et al ([2018](#)), we used a point-process model (PPM) to integrate PFG layers into a single map of habitat suitability, or “quality”, for chamois. This species distribution model predicts intensity of chamois presence (i.e., number of presences per unit area) from environmental data, and from a distribution of quadrature points ([Renner et al 2015](#)). Starting from FATE-HD initialization outputs, we calibrated the PPM with a set of 13,830 chamois spatial locations, collected from 2004 to 2018 (from yearly censuses, re-sightings of marked animals, locations of chamois fitted with GPS collars and locations of chamois killed during the hunting season; see [Thuiller et al 2018](#)). After collinearity check, only six PFGs (C2, H1, H4, H6, H7, P2) and two topo-climatic variables (slope, annual temperatures) were kept to feed the model. The resulting PPM was then run at each coupling iteration with updated PFG and

temperature layers (according to RCP); the output layer of intensity was log-transformed and divided by its maximum values, to get a 0-100% standardised raster of chamois habitat quality.

From here, new “patches”—i.e., areas of potential chamois presence—were defined at each iteration as areas of maximum habitat quality. The quality threshold for patch definition was set at 80%, so that corresponding initial patches encompassed 96% of chamois observation points. To minimise risk of omitting potential areas of chamois presence, we enlarged the obtained layer with a 500m-buffer. Finally, we kept only patches large enough to host chamois subpopulation units (*sensu* Loison et al 1999), by applying a threshold area of 150ha (adapted from Duparc et al 2019). Eventually, to fit in RangeShifter inputs, we clipped the habitat quality layer by patch extent; to account for tourism impacts on chamois habitat, we then multiplied this quality by a disturbance raster, with values lowered on both sides of the hiking trails proportional to their 2021 frequentation (Courbin et al 2022; see details in Supp. Mat. S3).

To model chamois dispersal in a fragmented mountain landscape, we also constructed a layer of dispersal costs integrating 1) habitat quality, 2) elevation and 3) barriers to dispersal (roads, rivers). At every time step, we recalculated each of these layers with adequate transformation (resp. linear negative, linear negative and monomolecular convex negative), and then updated their weighted sum (resp. 21%, 62%, 15%) with new values of habitat quality (for the origin of weights and transformation type, see Supp. Mat. S4).

These three derivatives of habitat quality (patch layer, tourism-degraded habitat quality layer, dispersal cost layer) were then used as inputs to model chamois’ demography and dispersal through Rangeshifter.

-Step 3: simulating ungulate densities through RangeShifter

RangeShifter has been developed as a spatiotemporally explicit model to understand shifts in species distributions with global changes, through the simulation of demographic and dispersal processes (Bocedi et al 2014). The model has been applied to a variety of contexts or goals, notably to inform the conservation of large mammal species, such as Eurasian lynx (Ovenden et al 2019) or Persian leopard (Bleyhl et al 2021). Here we used RangeShifter in a patch-based mode, deemed suitable for an ungulate species with subpopulation units exceeding 1-ha cells.

For ends of simplification, we considered female-only chamois populations, a reasonable assumption as the number of males is not expected to limit the reproductive output of females in this polygynous species (Loison et al 2002). One reproductive event was set per year, with no gap year before subsequent reproduction. Following RangeShifter formalism for

stage-structured populations, we further distinguished 10 life stages for chamois: the 1st stage corresponded to kids (0-12 months), the 2nd stage to yearlings (12-24 months), the 3rd to 9th stages to prime-aged individuals, and the 10th stage to senescent individuals (Loison et al 1999). Each stage was assigned a specific fecundity and survival rate; the corresponding transition matrix (see in Supp. Mat. S5) was finally provided as a parameter to the RangeShifter demography module, along with the maximum age (22).

Chamois populations in Bauges are known to experience density-dependence to some extent (Garel et al. 2011). Accordingly, we modelled their survival and fecundity to decrease with the number of individuals in each patch through a negative exponential relationship, weighted by a strength parameter $1/b$ initially estimated at 0.115; this corresponded to a maximal density of 0.13 individuals per ha, as observed in the NGWR. Intensity of density-dependence then varied in Bauges landscape proportionally to the values of habitat quality within each patch, being minimal for 100% quality.

After reproduction and survival, RangeShifter allows to model individuals' dispersal through three successive steps: emigration, transfer, and settlement. Dispersal events are rare for chamois females, except in some cases for density-dependent populations (Loison et al 1999). Hence, we parameterized emigration probability to increase exponentially with chamois density; as only chamois adults may disperse (Loison et al 1999, Loison et al 2008), we further introduced stage-dependency for emigration rates (see Table 2). After emigrating, we modelled individuals' transfer through the landscape with a Stochastic Movement Simulator (SMS). This consists in a succession of one-cell steps minimising overall cost: in each cell, individuals choose the direction of their next step according to the cost of moving to the neighbouring cell, aggregated with the cost of the cells beneath (Palmer et al 2011). At each iteration, we updated the cost layer as detailed previously, while keeping the other transfer parameters unchanged during the whole simulation (as detailed in Table 2). After taking a minimum number of steps, individuals are allowed to settle in patches, here again with a density-dependent decrease in settlement probability (see Table 2).

We ended the RangeShifter parameterization by a calibration phase. In order to match abundances observed in 2010, we simulated five years of chamois demography and dispersal starting from known values in 2005. FATE-HD was not included at this step, so that patches were kept constant throughout calibration—which seemed realistic for such a short duration, and matched initial subpopulation units defined by OFB. The abundance obtained in 2010 was 300 individuals below expectations; so, we varied each RangeShifter parameter within a $\pm 20\%$ range, and compared the three resulting trajectories between 2005 and 2010 (-20%, no variation,

+20%). This basic sensitivity analysis proved only the demographic rates, the maximum emigration probability ($D0$) and the strength parameter of density-dependence ($1/b$) to significantly affect abundance values, resp. positively, negatively and positively (Supp. Mat. S6A). As demographic rates were sourced from reliable literature, we adjusted the two other parameters values in order to match 2010 abundances, while applying a yearly removal rate of 12.5% due to hunting; this led us to set $1/b$ at a final value of 0.230, and $D0$ at 0.032 for adults (Supp. Mat. S6B).

Table 2 - RangeShifter parameters for Dispersal module. *After calibration, this value was finally set at 0.032. References from which values were taken: (a) Loison et al 1999, (b) Bleyhl et al 2021, (c) Ovenden et al 2019.

Dispersal module	Parameter name	Signification	Parameter value
Emigration	D0	Maximum emigration probability ^(a)	0 before age 3, 0.08* after
Emigration	α	Slope of density-dependence curve ^(b)	10
Emigration	β	Inflection point of density-dependence curve ^(b)	0.5
SMS	PR	Perceptual range (in steps): how many cells should be aggregated with the neighbouring cell's cost?	2
SMS	PRMethod	Method of PR calculation: how should these costs be aggregated? ^(b)	Arithmetic mean (1)
SMS	DP	Directional persistence (in steps), i.e. propensity to follow a straight line	3
SMS	MemSize	Size of memory: over how many cells should current direction be calculated to apply DP?	5
SMS	GoalType	Is there a goal in the trajectory? ^(c)	No (0)
Settlement	StageDep	Is settlement stage-dependent?	F
Settlement	DensDep	Is settlement density-dependent? ^(b)	T
Settlement	MinSteps	Minimum number of steps before settlement is allowed ^(a)	35
Settlement	MaxSteps	Maximum number of steps, after which individuals die or wait ^(a)	107
Settlement	S0	Maximum settlement probability ^(b)	1
Settlement	α_s	Slope of density-dependence curve	10
Settlement	β_s	Inflection point of density-dependence curve ^(b)	0.5

To start a RangeShifter simulation, initial numbers of individuals need to be provided for each patch and stage. Initial proportions for all stages were assessed by extracting the stable stage structure at equilibrium, obtained with the ‘popbio’ R package (Stubben and Milligan 2007) from the transition matrix. For each initial patch, we then multiplied these proportions by maximum estimations of chamois counts in 2010, after redistributing them among patches proportionally to their area of overlap with original patches (OFB 2010). Aforementioned parameterizations for demography and dispersal, along with new layers of habitat quality, costs and patches, were then combined at each iteration to run 100 replicates of RangeShifter. Population counts, as obtained after one year of RangeShifter simulation, were then manually decreased each year by applying fixed removal rates of 0.037 and 0.125, to simulate predation by wolf and hunting (respectively) (Duchamp 2014; Garel, *comm. pers.*). The obtained abundance was finally converted in chamois density, to update the corresponding disturbance mask of FATE-HD for the next iteration.

As the year 2010 was both the RangeShifter and FATE-HD entry data (resp. chamois counts and botanical surveys), we ran their coupling for 9 iterations under current climate until 2019. From 2020 on, as climate projections started to diverge, we subdivided this common baseline into two distinct simulations until 2022, following corresponding RCPs (4.5 and 8.5). At this point, we introduced four different trajectories of pressures on chamois and vegetation, following distinct 2050 scenarios as detailed hereafter.

b. Pressure trajectories

i. Participatory building of 2050 scenarios

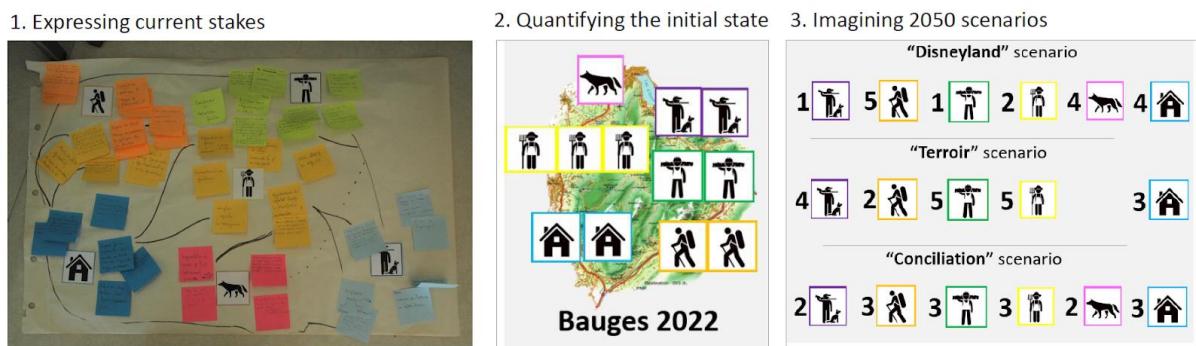


Figure 2 – Illustration of the 3-steps participatory process of scenario building. Step 1: picture taken during the workshop; each post-it note contains one participant’s perceptions of the trends and threats for each pressure on the massif. Step 2: each pressure was materialised as 0 to 3 tiles, with the tile number indicating its relative magnitude. Step 3: up to 10 tiles for each pressure were distributed among the 3 scenarios, which were named *a posteriori*.

Beside climate, management regimes are known to strongly affect animal and plant populations (Valente et al 2020; Erb et al 2018). This motivated us to build different trajectories for the six pressures: pastoralism (FATE-HD disturbance of Livestock grazing), forestry (FATE-HD disturbance of Logging), artificialization (PFG mask for FATE-HD simulations), tourism (modifier of chamois habitat quality), hunting and predation (harvests of chamois in RangeShifter).

As these pressures are interdependent, we constructed consistent scenarios of joint pressure trajectories. Knowledge of local stakeholders is crucial in such a situation to inform the relevance of modelling choices (Schuwirth et al 2019); hence, we chose to involve experts from the French Office of Biodiversity (OFB) and NRPMB in scenario construction. We ran a half-day participatory workshop, designed to stimulate collective thinking without direct influence from the research team. Participants identified the temporal horizon of 2050 as the most relevant to the management of local socio-ecosystems. Then, the process of scenario building comprised three successive steps ([Figure 2](#)):

1) *Expressing current stakes*: participants were asked to think individually of possible issues and trends ('stakes') affecting each pressure in Bauges. Their opinions were then reported collectively, in order to share a common view of the territory's present state. Key stakes included growing artificialization pressure, low social acceptance of agricultural intensification, and threats on forest regeneration due to deer browsing or climate change; other statements can be found in [Supp. Mat. S7](#).

2) *Quantifying the initial state*: participants were asked to agree on an initial number of 0 to 3 units, materialised by paper "tiles", for all six pressures (see in [Figure 2](#)). This number should reflect the magnitude of each pressure, relative both to its possible future states, and to other pressures' present states.

3) *Imagining 2050 scenarios*: participants were given a maximum 10 tiles for each pressure, and asked to distribute them among three distinct 2050 states for the massif. Each state, or "scenario", was expected to show internal consistency, plausibility as to the massif's reality, and contrast with the other scenarios. Finally, participants named each scenario reflecting its distinguishing features.

The process produced three scenarios (detailed in [Figure 2](#)). In the "Disneyland" scenario, increasing population density (due e.g. to lowland warming) would lead to increased artificialization and tourist numbers, motivated by larger wolf populations; extractive activities (forestry, husbandry) and hunting, prone to neighbourhood conflicts, would decrease accordingly. In contrast, the "Terroir" scenario represents increasing pastoral and timber

activities; to alleviate wildlife conflicts, e.g. livestock depredation or ungulate browsing (respectively), hunting pressure would increase while wolves would be culled to extinction. Finally, the “Conciliation” scenario extrapolates current trends, while following the main guidelines of the newly adopted Regional Park charter.

To convert these different levels of pressure by 2050 (illustrated in [Figure 2](#)) into RangeShifter and FATE-HD parameters, we defined distinct 2022-2050 trajectories for each combination of pressure and scenario.

ii. Parameterization of 2022-2050 trajectories

For pressures based on vegetation harvest (Pastoralism, Forestry), existing data allowed us to quantify at the massif scale the 2050 targets defined in workshop ('state' in [Table 3](#)). This allowed us to keep the relative order of magnitude between a pressure's initial- and 2050 state. Then, we constructed a 2050 spatial layer allowing to reach this quantitative state, using scenario-specific rationales defined by expert knowledge ('zonation' in [Table 3](#)). Finally, we computed intermediate layers from 2022 to 2050 using pressure-specific rules ('trajectory' in [Table 3](#)); this resulted in annual masks to update FATE-HD disturbance module at each iteration.

[Table 3](#) - Summary of quantitative state and zonation of each pressure by 2050. The last column mentions the shape of trajectories defined on 2022-2050 accordingly.

	Disneyland	Terroir	Conciliation	Trajectory
Pastoralism	<u>State:</u> -33% livestock units (LU) <u>Zonation:</u> Null density on higher or least productive pastures	<u>State:</u> +66% LU <u>Zonation:</u> Increased density on low, highly productive pastures	<u>State:</u> As 2022 <u>Zonation:</u> As 2022	Linear
Forestry	<u>State:</u> -50% timber volume per year <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> +150% timber volume per year <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> +50% timber volume per year <u>Zonation:</u> As 2022	Linear
Artificialization	<u>State:</u> +762ha artificialized <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> +379ha artificialized <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> +379ha artificialized <u>Zonation:</u> As 2022	Segmented
Tourism	<u>State:</u> Higher disturbance for high frequentations <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> As 2022 <u>Zonation:</u> As 2022	<u>State:</u> Lower disturbance for high frequentations <u>Zonation:</u> As 2022	Segmented

Hunting	<u>State</u> : -50% yearly harvest rate <u>Zonation</u> : None	<u>State</u> : +100% yearly harvest rate <u>Zonation</u> : None	<u>State</u> : As 2022 <u>Zonation</u> : As 2022	Linear
Predation	<u>State</u> : +300% yearly harvest rate <u>Zonation</u> : None	<u>State</u> : No harvest <u>Zonation</u> : -	<u>State</u> : +100% yearly harvest rate <u>Zonation</u> : None	Linear

For the Artificialization pressure, workshop-defined targets did not seem achievable in Bauges ([RNPMB, comm. pers.](#)). Hence, we rather opted for the artificialization rates proposed on 5-year periods in charter projections (Zero Net Artificialization), and doubled them for the Disneyland scenario. Thus, the pressure's iterative zonation from 2022 to 2050 was computed prior to estimating its final state ([Table 3](#)).

For the Tourism pressure, current knowledge in behavioural ecology suggests that doubled frequentation does not result in doubled disturbance for chamois, e.g. because of habituation mechanisms ([Courbin et al 2022](#)). Thus, we rather quantified each scenario's 2050 state by expert-based modifications of disturbance width, with minimum disturbance for “Conciliation” scenario (chamois habituation), and maximum disturbance for “Disneyland” scenario (disruption in chamois behaviour).

For the Harvest pressures (Hunting, Predation), 2050 values of removal rates were obtained by modifying initial values through workshop-defined rates (e.g., -50% for Hunting rate in “Disneyland” scenario). Removal rates for each year were then computed by linear interpolation between 2022 and 2050 values. No further zonation was applied to both of these pressures.

Complementary to the aforementioned scenarios, a “Business as usual” scenario (BAU) was defined by maintaining 2022 conditions for all six pressures (e.g. with a fixed mask of artificialization). Pressure layers were generated accordingly for all four scenarios from 2022 to 2050, on 1- to 5-year periods (resp. Pastoralism, Forestry; and Tourism, Artificialization). Combining these with the three climate trajectories (RCPs) led us to launch 12 sets of coupling simulations on the 2022-2050 period.

Initial and final layers for each pressure are displayed in [Figure 3](#) along corresponding trajectories, while detailed calculations of states and zonation rules can be found in [Supp. Mat. S3](#).

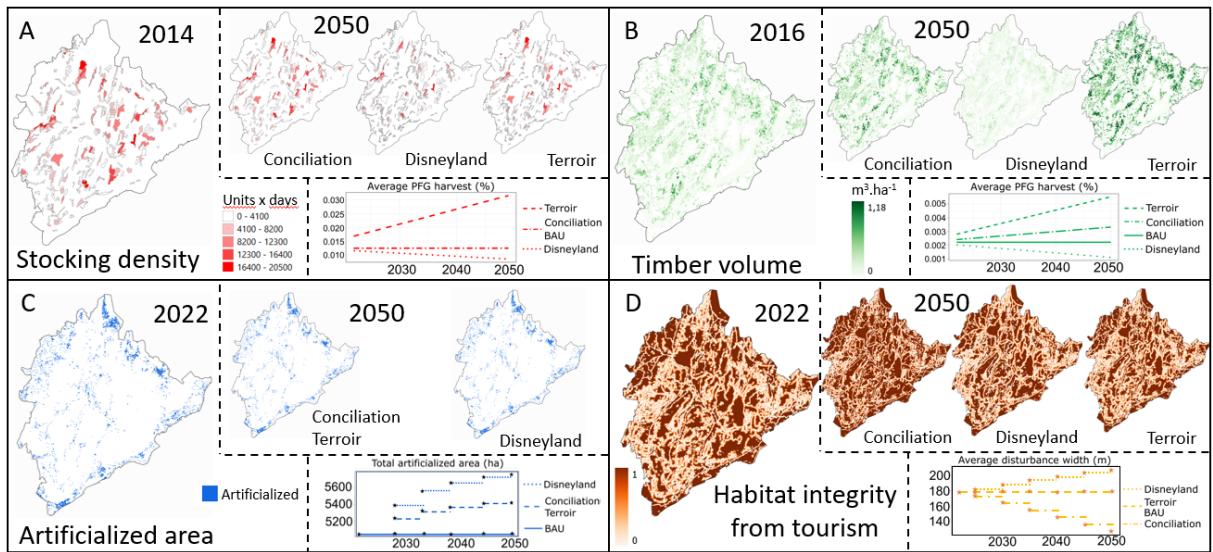


Figure 3 – Quantification and zonation of four pressures (A: pastoralism, B: forestry, C: artificialization, D: tourism). Each box shows the layer of the pressure's initial state (left panel), the layers of the 2050 scenarios (top right panel), and the trajectories in between (bottom right panel).

All simulations and transformations were performed under R version 4.1.3 ([R Core Team 2022](#)), with packages ‘RFate’ for FATE-HD ([LECA 2021](#)), ‘spatstat’ ([Baddeley and Turner 2005](#)) and ‘ecospat’ ([Broenniman et al 2022](#)) for the PPM calibration, ‘RangeShiftR’ for RangeShifter ([Malchow et al 2021](#)) and ‘rgdal’ for GIS operations ([Bivand et al 2022](#)). Remaining GIS operations were performed under QGIS version 3.22.6 ([QGIS 2022](#)).

Results

- Model spatial and temporal performances

All output variables at model equilibrium show strong spatial structuration (fig. 4). Initial forest cover, quantified by the abundance of upper-strata phanerophyte PFGs ([Supp. Mat. S10](#)), increases from lowlands to intermediate elevations, reaching maximum on mountain slopes before dropping at higher altitudes. Similarly, richness in PFGs keeps low values in large, higher-elevation areas, where generalist herbaceous and tree PFGs cannot grow ([Supp. Mat. S11](#)), while valleys and foothills concentrate most PFGs in small, clustered patches (fig. 4A). Habitat quality of chamois is best predicted by lower annual temperatures, following PPM coefficients ([Supp. Mat. S12](#)); accordingly, the initial quality layer matches altitudinal gradients, reaching maximum on mountain tops (fig. 4B). Initial patches of chamois distribution, built from upper-quality areas, thus concentrate at higher altitudes where they gather 96% of chamois observation points. They show strong overlap (60.6%) with observed areas of chamois presence, built from expert knowledge by OFB for 2010 (fig. 4C). Finally, costs to dispersal strongly reflect elevation gradients, both directly and through habitat quality

(fig. 4D), meaning that mountain ridges facilitate chamois dispersal among patches, which is conversely hindered in valleys.

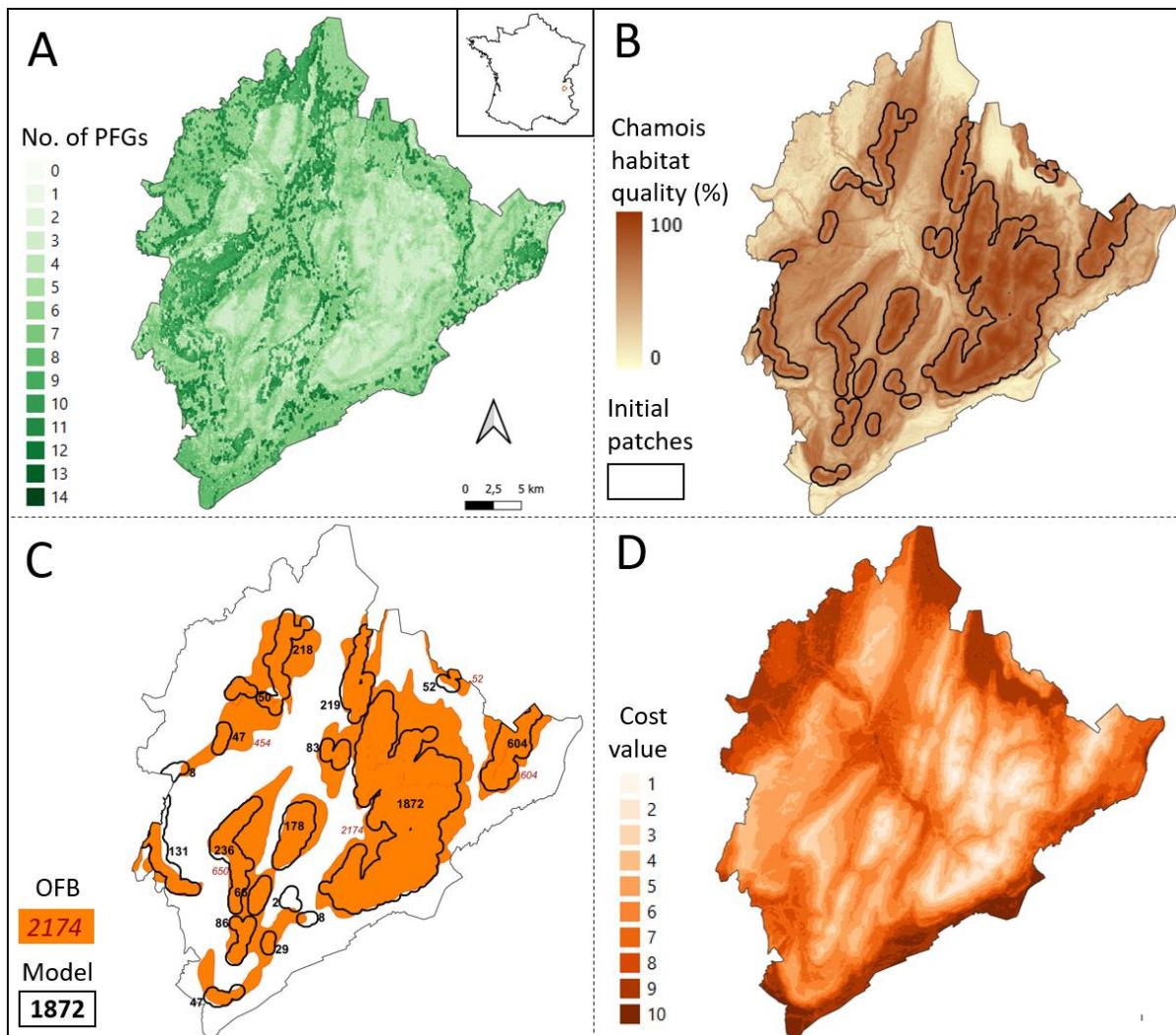


Figure 4 – Layers obtained at FATE-HD equilibrium (A), or provided to RangeShifter to initialise model coupling (B, C, D). A: richness in Plant Functional Groups (PFGs) at FATE-HD equilibrium. B: habitat quality obtained from initial PFGs through point-process model (PPM), with overlay of patches defined above 80% quality (500m buffer, min. 150ha). C: subpopulation units and counts of chamois established in 2010 by French Office of Biodiversity (OFB; orange), with overlay of initial patches and counts as provided to RangeShifter (black). D: dispersal costs for chamois, obtained by combining elevation, barriers and habitat quality layers.

Trajectories from 2010 to 2050 contrast between chamois and PFGs, although all seem to switch between two phases—from initial, monotonous variations to a stable regime later on. Thus, after a strong initial rise, most PFGs stabilise their occupancy between 0.9 and 1 from 2030 on (Supp. Mat. S11). Accordingly, their average richness increases by ca. 2 PFGs from 2010 to 2020, before reaching a plateau with few to no variation (fig. 5C). Habitat quality, after dropping in 2020 with the start of climate projections, stabilises rapidly in a stationary phase around an average 60%, despite slight interannual variability (fig. 5B). Patches of potential chamois distribution are indexed on this quality; hence, their total area keeps varying around a

stable 35,000ha, after a transitory phase of stabilisation between 2010 and 2020 ([Supp. mat. S9](#)), as does their density within patches. The same trend affects chamois abundance, which drops initially before reaching in 2030 a plateau at 2,000 individuals (fig.5A). Only forest cover shows inverted trajectory: while total forest area remains at a stable 35,500ha until 2020 before rising steadily, average abundance of forest strata shows a specific U-shaped curve, which reaches minimum around 2030 ([Supp. Mat. S10](#)).

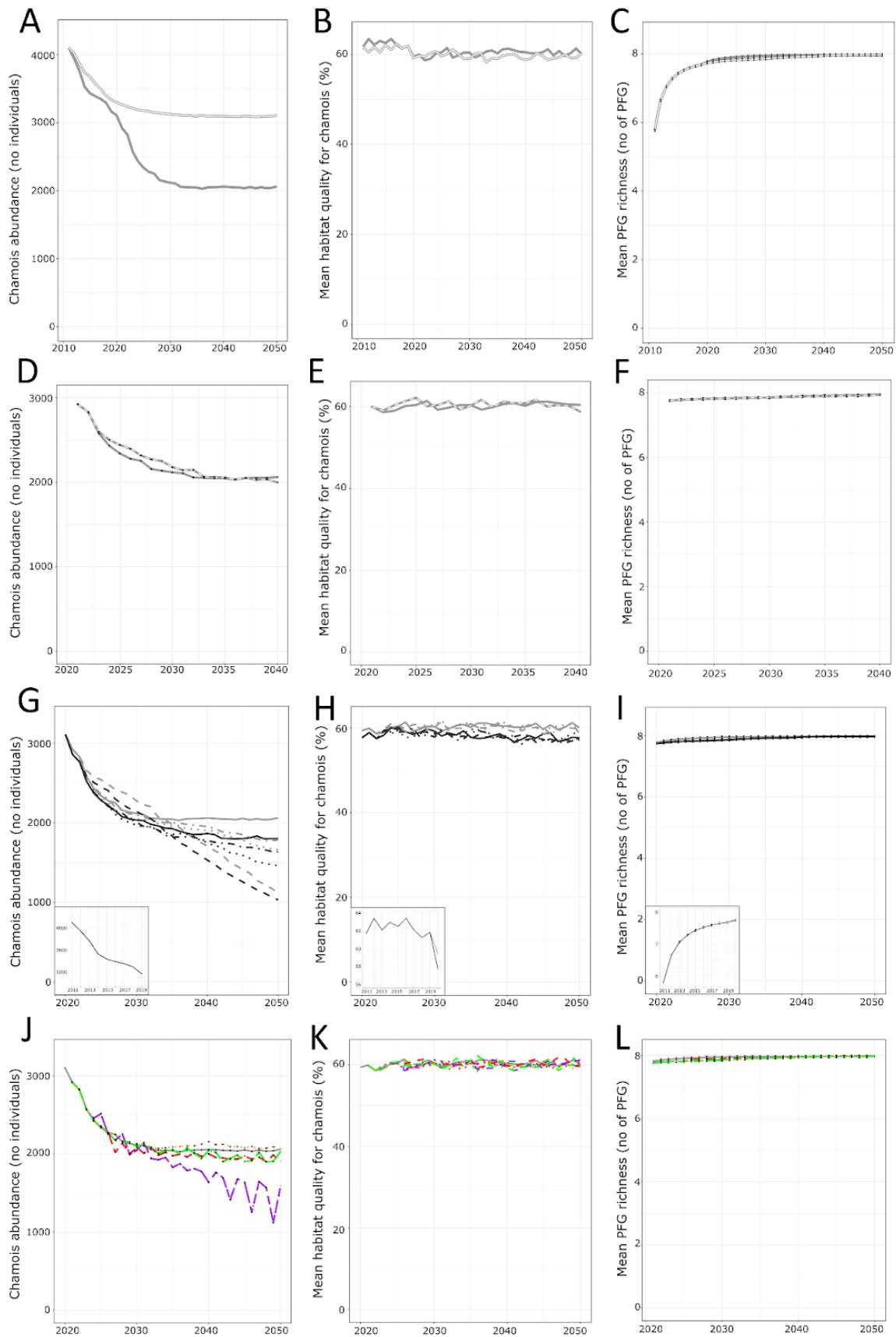


Figure 5 – Trajectories of averaged chamois abundance (A, D, G, J), habitat quality (B, E, H, K) and PFG richness (C, F, I, L) under successive coupling setups. All simulations are performed under RCP 4.5, with no specific management scenario (i.e., BAU), unless specified otherwise. A, B, C: model outputs with model coupling (solid, gray) or without model coupling (solid, white). D, E, F: model outputs with initial FATE-HD disturbance

parameters (solid, gray) or with 20% extra PFG harvest by chamois herbivory (dashed, white). G, H, I: model outputs under two distinct RCPs (gray: RCP4.5, dark gray: RCP8.5) and four management scenarios (solid: BAU, dotdash: Conciliation, dotted: Disneyland, dashed: Terroir). Lower, left panels show common trajectories for 2011-2019. J, K, L: model outputs under isolated pressures (red: livestock, green: forestry, orange: tourism, purple: harvests, gray: no pressure) introduced at various levels (solid: BAU, dotdash: Conciliation, dotted: Disneyland, dashed: Terroir). Error bars show confidence intervals at 95%.

- Potential to answer applied ecological questions

How does chamois herbivory interact with vegetation successions?

Launching FATE-HD and RangeShifter separately, compared to the coupled models' outputs (fig. 5A, B, C), can help gain information about our framework's added value. Integrating chamois herbivory earns few differences for FATE outputs: forest cover remains unaffected ([Supp. Mat. S10](#)), and no clear trend emerges either for habitat quality (fig. 5B) nor for PFG richness (fig. 5C)—although both tend to be transitorily higher under model coupling. Conversely, RangeShifter outputs differ dramatically with and without model coupling: long-term chamois abundance is lower by 1,100 individuals (ca. 35%) when accounting for vegetation changes by FATE-HD (fig. 5A).

Simple sensitivity analyses further inform on parameters critical to chamois herbivory ([Supp. Mat. S6 & S8](#); fig. 5D, E, F). Modifying RangeShifter parameters does not significantly affect the coupling's outputs ([Supp. Mat. S6A](#)); only demographic rates and density-dependence parameter correlate positively with chamois abundance (resp. negatively for maximum emigration probability). Within coupling parameters, the critical density of chamois to reach maximum grazing disturbance shows no clear effect on any model output ([Supp. Mat. S8](#)). Intensity of disturbance by chamois does not further affect FATE-HD outputs, namely PFG richness (fig. 5F) nor habitat quality (fig. 5E), yet increasing it by 20% for all PFGs does bring a significant, transitory raise in chamois abundance (fig. 5D).

Which scenarios of climate and management favor the persistence of chamois populations?

Chamois abundance is the most sensitive of both models' outputs to climate and management scenarios (fig. 5G). All point to a net decrease through time, although more pronounced for higher temperatures (RCP 8.5). Only reduced pressures (i.e. BAU management) allow abundance to stabilise by 2050, while other scenarios bring a steady decrease; this is maximal under the Terroir scenario, which overpasses climate change's impacts. Accordingly, habitat quality tends to be lower under RCP 8.5 (fig. 5H), but shows no clear effect of any management scenario; PFG richness seems unaffected by any scenarization (fig. 5I).

Which anthropogenic pressures impact chamois herbivory at most?

Integrating isolated pressures in model coupling finally helps disentangle scenarios' respective impacts on chamois and vegetation (fig. 5J, K, L). Although not confounded, the

trajectories of habitat quality under distinct pressures are too close from each other to rule out a simple stochasticity effect (fig. 5K). Until the mid-2030s, PFG richness is slightly, albeit significantly, lower under maximal impact of forestry and tourism (fig. 5L). But effects per pressure are most visible for chamois abundance (fig. 5J): maximising forestry, tourism and livestock impacts make it significantly diverge from basal trajectory, however still aligning with a plateau. Maximising harvest through combined hunting and predation, in contrast, brings a strong fluctuating decrease in abundance, which does not stabilise before 2050.

Discussion

We demonstrated the robustness and performances of a novel modelling framework to investigate herbivory feedback at landscape scale. Our model assemblage, with fine-tuned parameterization, forms a firm basis to explore ecological questions both for biological and management interests.

- A novel modelling framework for wild herbivory

Building on previous models predicting chamois intensity in Bauges ([Thuiller et al 2018](#)), we introduced the herbivore's reciprocal feedback affecting its vegetation resource. While this improves *a priori* the realism of modelled processes, our results provide further evidence of their robustness.

First, all initial modelling layers and values show internal consistency. RangeShifter predictions proved to match observed chamois abundance at the end of calibration phase (2010), while our patches successfully reflected expert-based zonation of their subpopulation units. The map of dispersal costs resulted from three input layers, with weight and preliminary transformation all matching our expectations; notably, the negative linear transformation of elevation layer confirmed previous findings from genetic distance analyses ([Roques 2021](#)). Similarly, the initial forest distribution matches expectations in Bauges, as detailed in [Thuiller et al \(2018\)](#). The elevational patterns of PFG richness simply follow areas where trees and generalist herbaceous PFGs can grow; with such overrepresentation of trees and shrub PFGs, this variable does not behave as a true diversity index, which would produce different patterns ([Niedrist et al 2009, Zimmermann et al 2010](#)).

Second, intertwined trajectories of model outputs follow our expectations from 2020 to 2050. PFG occupancy and richness stabilise rapidly around stationary values: such minute changes in vegetation matches expectations under constant management, although forest cover trajectory was less expected. Unsurprisingly, chamois habitat quality reaches a dynamic

equilibrium as well, which reflects the strong weight of both PFGs and stable topoclimatic variables in the PPM; however, its remaining interannual variability finds no simple explanation, which prevents from further interpreting this variable. Its initial drop in 2020, due to the start of climate projections, causes patch area to decrease, and in turn chamois abundance by density-dependence ([Garel et al 2011](#), [Corlatti et al 2019](#)).

Such consistency in initializations and predicted trajectories give confidence in 2050 projections, and make our model assemblage a solid basis for further investigations. Indeed, the high level of mechanistic detail for each model helps us account for most parameters conditioning plant and animal life cycles, although complex processes show here strong simplification (female-only chamois populations; no genetic variability among individuals; etc.). The easy integration of new data for model calibration, e.g. observation points for chamois in PPM, can even help improve predictions through time. Finally, we proved herbivore abundance, a simple model output, to show great sensitivity to changes in model settings; this allowed us to test ecological hypotheses, tailored to answer management concerns.

- Potential for exploring applied ecology questions

Once convinced of model coupling's validity, we successfully generated and tested several sets of parameters for FATE-HD and RangeShifter; this allowed us to explore both theoretical problematics—for instance, on the herbivore-vegetation relationship—and applied management concerns. Thus, we could formulate answers to the main questions we raised initially.

How does chamois herbivory interact with vegetation successions?

The two models we used for vegetation and ungulate life cycles, FATE-HD and RangeShifter (respectively), responded differently to their mutual assemblage. One the one hand, integrating the herbivore's grazing pressure did not modify FATE-HD's predictions; this suggests that chamois herbivory does not suffice to alter vegetation successions in their pace and patterns ([Erschbamer et al 2003](#)). This is a first step to characterise the wild ungulate's impact at the landscape scale, still poorly known in mountain context ([Loison et al 2003](#), [Erschbamer et al 2003](#)). Sensitivity analyses on coupling parameters, either by increased disturbance or reduced critical density, raised few to no effect on FATE-HD outputs; this further suggests a weak effect of chamois grazing pressure on plant life cycle, even at higher densities.

On the other hand, accounting for vegetation changes deeply modified abundance predictions for chamois. Projected trends proved more pessimistic by 2050 when coupling both

models, differing by ca. 1,000 individuals from RangeShifter standalone simulations. This result stands in line with predictions of habitat contraction at higher altitudes due to climate change, as observed by [Thuiller et al](#) (2018), and with the strong weight observed here for density-dependence parameters. Hence, we can assume that accounting for the decline in vegetation resources increased the realism of demographic predictions for their primary consumer. More surprisingly, raising the disturbance values through sensitivity analysis earned a lesser decrease in chamois abundance than did basal settings (fig. 5D); this parameter should affect FATE-HD only, but here it did not, ruling out the possibility of indirect effects on chamois. Such an effect could simply reflect a transitory regime, which seems to end by 2040, and calls for some prudence in model interpretation.

Conclusively, our results shed light on the herbivory relationship's magnitude and directionality at a massif scale. However, herbivory mechanisms remain strongly simplified here, relying on two parameters only; notably, grazing impact does not account for chamois' known preference for some PFGs, nor for the behavioural interference of seasonal domestic grazing. Going into such detail is theoretically possible under the existing state of knowledge ([Thuiller et al 2018, Mason et al 2014](#)), but needs finer-scale tuning of disturbance parameters. Even so, we cannot pretend to grasp the full extent of an ungulate's ecological impact: beyond herbivory, we did not account for effects of trampling, seed dispersal or nutrient cycling, all of which are known to affect vegetation successions ([Cumming et al 2003, Pires et al 2018, Wolf et al 2013](#)). Finally, while first introducing feedback between two trophic levels, our modelling framework still omits key ecological relationships: competition of chamois with other, sympatric wild ungulates such as red deer could be part of future multi-species Rangeshifter developments ([Ferretti et al 2015, Corlatti et al 2019](#)), while predation feedback to wolf and/or lynx demography could be introduced with simple Lotka-Volterra equations ([Vucetich et al 2011, Nedorezov et al 2016](#)). Keeping simplicity in our framework was, however, crucial to first understand internal model feedback, before introducing parameter variability through scenarization.

Which scenarios of climate and management favour the persistence of chamois populations?

As expected, both increasing temperatures and direct anthropogenic pressures lowered down the abundance of chamois in mid- and long-term. Switching from RCP 4.5 to the warmer RCP 8.5 indeed caused habitat quality to shrink, as observed by [Thuiller et al](#) (2018); diminishing patch area consequently increased density-dependence effects on chamois populations ([Garel et al 2011](#)). The impact of management scenarios grew progressively from

few management (BAU) to maximum extractive activities (Terroir); this followed the intensity of harvest pressure, which proved to be the most influential on abundance (fig. 5J).

Beyond confirming its potential for hypothesis-testing, our framework's results can directly inform the management of wild ungulate populations. First, management's detrimental impact on chamois clearly overpassed climate's in the case of Terroir scenario: accordingly, local hunting regimes keep a strong role in regulating chamois abundance, along with more uncertain predation outcomes. Then, providing contrasted scenarios can allow managers to better choose among several options: here, chamois abundance ranks comparably under Conciliation and Disneyland, suggesting comparable impact of vegetation removal and disturbance by tourism. To meet managers' needs entirely, scenario consistency could still be improved, e.g. by indexing dispersal barriers to progressing artificialization; prior to this, a full understanding of each pressures' effect was required.

Which anthropogenic pressures impact chamois herbivory at most?

Teasing apart each pressure's impact on model outputs answered our need of disentangling scenarios' outcomes. Each anthropogenic pressure, whether based on harvest or disturbance, proved to impact both models in different ways: intensified forestry significantly lowered PFG richness, potentially because of a loss in tree PFGs at lower altitudes, whereas a similar impact on chamois abundance finds no simple explanation, considering habitat quality remained equal. Livestock and tourism pressure intensities affected chamois demography as well, although in opposite ways; abundance increase under high tourism disturbance seems counter-intuitive, since lower habitat quality should enhance effects of density-dependence. Conversely, interpreting the strong effect of harvest increase is rather straightforward, since only this pressure affects abundance at each iteration; yet, hunting and predation rates vary linearly from year to year, so that inter-annual fluctuations in chamois abundance find no simple explanation.

To answer remaining uncertainties, future developments could help better integrate external pressures on chamois to our framework. Harvest pressure affects herbivore abundance the most, yet it relies on strong assumptions: no specific zonation nuances hunting nor predation rates, which are both deemed uniform on the massif due to lack of data. Hunting pressure, which concentrates around trails ([Courbin et al 2022](#)), could for instance encounter spatial restrictions around cities (Disneyland), or increased rates in productive forests (Terroir); similarly, integrating wolf sighting locations would allow prediction of current and future pack distribution ([Louvrier et al 2019](#)), leading to defining clear hunting perimeters (e.g. [Randon et](#)

al 2020). Current development of new, management-based RangeShifter modules will allow simulating wildlife-caused “damages”, and thus testing adaptive management measures throughout modelling time (Palmer 2020).

Conclusion

We proved the robustness of a novel, time-dynamic modelling framework for herbivory relationships. By investigating chamois-vegetation interactions on a small massif in the French Alps, we demonstrated its potential to answer both theoretical ecology and applied management questions. By this exploratory contribution, we hope to help decipher the complexity of changing trophic interactions in anthropized mountains, and bridge the gap between ecological modelling and local decision-making.

Acknowledgements

We are deeply indebted to the four workshop participants (W. Gaudry, C. Salomon, E. Sepulcri, A. Stucker). We are also grateful to G. Yannic for genetic distance algorithms and data; D. Zurell and G. Bocedi for their support on RangeShifter; Mov’It members, N. Courbin and E. Bruley for their advice; and J. Renaud for his help on GIS. Finally, we would like to thank the OGFH, ONF, hunters, “GIC des Bauges”, wildlife technicians (T. Chevrier, T. Amblard, J.-M. Jullien and M. Beurier), students and volunteers who contributed to collecting chamois data.

References

- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., & Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159(1), 237–247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software* 12(6), 1-42.
- Barros, C., Gue, M., Boulangeat, I., Zimmermann, N. E., Mu, T., & Thuiller, W. (2016). Extreme climate events counteract the effects of climate and land-use changes in Alpine tree lines. *Journal of Applied Ecology*, 12.
- Bivand, R., Keitt R., & Rowlingson, B. (2022). rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.5-29.
- Bleyhl, B., Ghoddousi, A., Askerov, E., Bocedi, G., Breitenmoser, U., Manvelyan, K., Palmer, S. C. F., Soofi, M., Weinberg, P., Zazanashvili, N., Shmunk, V., Zurell, D., & Kuemmerle, T. (2021). Reducing persecution is more effective for restoring large carnivores than restoring their prey. *Ecological Applications*, 31(5). <https://doi.org/10.1002/eap.2338>
- Bocedi, G., Palmer, S. C. F., Pe'er, G., Heikkinen, R. K., Matsinos, Y. G., Watts, K., & Travis, J. M. J. (2014). RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 388–396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>
- Boulangeat, I., Georges, D., & Thuiller, W. (2014a). FATE-HD: a spatially and temporally explicit integrated model for predicting vegetation structure and diversity at regional scale. *Global Change Biology*, 20(7), 2368–2378. <https://doi.org/10.1111/gcb.12466>
- Boulangeat, I., Georges, D., Dentant, C., Bonet, R., Van Es, J., Abdulhak, S., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2014b). Anticipating the spatio-temporal response of plant diversity and vegetation structure to climate and land use change in a protected area. *Ecography*, 37(12), 1230–1239. <https://doi.org/10.1111/ecog.00694>
- Bourgoin, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D., & Gaillard, J.-M. (2011). Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 89(9), 765–773. <https://doi.org/10.1139/z11-046>
- Broennimann, O., Di Cola, V., & Guisan, A. (2022). ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 3.3.
- Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J. D., Stenseth, N. C., Andrew, C., & Mysterud, A. (2017). Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere*, 8(4). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1761>

- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2020). Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Champagne, E., Raymond, P., Royo, A. A., Speed, J. D. M., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2021). A Review of Ungulate Impacts on the Success of Climate-Adapted Forest Management Strategies. *Current Forestry Reports*, 7(4), 305–320. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00148-5>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Corlatti, L., Bonardi, A., Bragalanti, N., & Pedrotti, L. (2019). Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. *Journal of Zoology*, 309(4), 241–249. <https://doi.org/10.1111/jzo.12716>
- Courbin, N., Garel, M., Marchand, P., Duparc, A., Debeffe, L., Börger, L., & Loison, A. (2022). Interacting lethal and nonlethal human activities shape complex risk tolerance behaviors in a mountain herbivore. *Ecological Applications*.
- Cumming, D. H. M., & Cumming, G. S. (2003). Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in African savannas. *Oecologia*, 134(4), 560–568. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1149-4>
- Daviet, J., Guibaud, C., & Monnet, T. (2013). Le pastoralisme dans le Parc naturel régional du Massif des Bauges. Inventaire général du patrimoine culturel Auvergne-Rhône-Alpes, 32pp.
- Didion, M., Kupferschmid, A. D., Wolf, A., & Bugmann, H. (2011). Ungulate herbivory modifies the effects of climate change on mountain forests. *Climatic Change*, 109(3–4), 647–669. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0054-4>
- Dobremez, L., Bray, F., & Borg, D. (2016). Analyser les données de l’Enquête Pastorale 2012/14 et les principales évolutions par rapport à l’Enquête de 1996/97 : Notice méthodologique, IRSTEA, 47pp.
- Duchamp, C. (2014). Impacts de la présence du loup sur les populations d’ongulés sauvages. *Grande Faune*, 144, 25–33.
- Duparc, A., Garel, M., Marchand, P., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2019). Revisiting the functional response in habitat selection for large herbivores: a matter of spatial variation in resource distribution? *Behavioral Ecology*, 30(6), 1725–1733. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz141>

- Erb, K.-H., Kastner, T., Plutzar, C., Bais, A. L. S., Carvalhais, N., Fetzel, T., Gingrich, S., Haberl, H., Lauk, C., Niedertscheider, M., Pongratz, J., Thurner, M., & Luyssaert, S. (2018). Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature*, 553(7686), 73–76. <https://doi.org/10.1038/nature25138>
- Erschbamer, B., Virtanen, R., & Nagy, R. (2003). The Impacts of Vertebrate Grazers on Vegetation in European High Mountains. In L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, & D. B. A. Thompson (Eds.), *Alpine Biodiversity in Europe* (Vol. 167, pp. 377–396). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18967-8_23
- Evangelista, A., Frate, L., Carranza, M. L., Attorre, F., Pelino, G., & Stanisci, A. (2016). Changes in composition, ecology and structure of high-mountain vegetation: a re-visitation study over 42 years. *AoB Plants*, 8, plw004. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw004>
- Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D., & Lovari, S. (2015). Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and Apennine chamois. *Behavioral Ecology*, 26(2), 550–559. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru226>
- Franklin, J. (2010). Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography: Moving beyond static species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(3), 321–330. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00641.x>
- Garel, M., Gaillard, J.-M., Jullien, J.-M., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2011). Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 1112–1117. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-056.1>
- Getz, W. M., Marshall, C. R., Carlson, C. J., Giuggioli, L., Ryan, S. J., Romañach, S. S., Boettiger, C., Chamberlain, S. D., Larsen, L., D’Odorico, P., & O’Sullivan, D. (2018). Making ecological models adequate. *Ecology Letters*, 21(2), 153–166. <https://doi.org/10.1111/ele.12893>
- Irauscheck, F., Rammer, W., & Lexer, M. J. (2017). Evaluating multifunctionality and adaptive capacity of mountain forest management alternatives under climate change in the Eastern Alps. *European Journal of Forest Research*, 136(5–6), 1051–1069. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1051-6>
- Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E., & Rolando, A. (2004). Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*, 41(2), 294–304. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00893.x>
- LECA (Laboratoire d’écologie alpine) (2021), Grenoble (38), France. URL : <https://github.com/leca-dev/RFate.git>

- Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J.-M., & Maillard, D. (2008). Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, 86(6), 588–593. <https://doi.org/10.1139/Z08-031>
- Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Jorgenson, J. T., & Jullien, J.-M. (1999). Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, 80(8), 2539–2554.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J., & Michallet, J. (2002). Demographic processes in colonizing populations of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology*, 256(2), 199–205. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000237>
- Louvrier, J., Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Chambert, T., Miller, D., Zimmermann, F., Marboutin, E., Molinari, P., Müller, O., Černe, R., & Gimenez, O. (2019). Use of ambiguous detections to improve estimates from species distribution models. *Conservation Biology*, 33(1), 185–195. <https://doi.org/10.1111/cobi.13191>
- Louvrier, J., Papaïx, J., Duchamp, C., & Gimenez, O. (2020). A mechanistic–statistical species distribution model to explain and forecast wolf (*Canis lupus*) colonization in South-Eastern France. *Spatial Statistics*, 36, 100428. <https://doi.org/10.1016/j.spasta.2020.100428>
- Lurgi, M., López, B. C., & Montoya, J. M. (2012). Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 3050–3057. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0239>
- MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., & Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59(1), 47–69. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>
- Malchow, A., Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Travis J.M., & Zurell, D. (2021). RangeShiftR: an R package for individual-based simulation of spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental change. *Ecography*.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2014). Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation*, 177, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.022>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoin, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015). Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology*, 26(2), 472–482. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru212>

- Mason, T. H. E., Stephens, P. A., Apollonio, M., & Willis, S. G. (2014). Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global Change Biology*, 20(12), 3872–3882. <https://doi.org/10.1111/gcb.12641>
- Mengist, W., Soromessa, T., & Legese, G. (2020). Ecosystem services research in mountainous regions: A systematic literature review on current knowledge and research gaps. *Science of The Total Environment*, 702, 134581. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134581>
- Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., & Stenseth, N. Chr. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors: Red deer harvesting in Europe. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 721–734. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01183.x>
- Monastersky, R. (2014). Life – a status report. *Nature*, 516, 159-162.
- Monnet, J.M., Aussenac, R., & Vallet, P. (2021). Projet Protest - Livrable 3.1B - Résultat des simulations et comparaison des scénarios. ADEME, Inrae, 29pp.
- Nedorezov, L. V. (2016). The dynamics of the lynx–hare system: an application of the Lotka–Volterra model. *Biophysics*, 61(1), 149–154. <https://doi.org/10.1134/S000635091601019X>
- Niedrist, G., Tasser, E., Lüth, C., Dalla Via, J., & Tappeiner, U. (2009). Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecology*, 202(2), 195–210. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9487-x>
- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O’Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., ... Ovaskainen, O. (2019). A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89(3). <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>
- Ovenden, T. S., Palmer, S. C. F., Travis, J. M. J., & Healey, J. R. (2019). Improving reintroduction success in large carnivores through individual-based modelling: How to reintroduce Eurasian lynx (*Lynx lynx*) to Scotland. *Biological Conservation*, 234, 140–153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.035>
- Palmer, S. C. F., Coulon, A., & Travis, J. M. J. (2011). Introducing a ‘stochastic movement simulator’ for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 258–268. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00073.x>
- Palmer, S.C.F. (2020). RS_CONTAIN – Customised version of RangeShifter 2.0 for Adaptive Management of Invasive Non-native Species. User Manual (draft), 19pp.

- Pecchi, M., Marchi, M., Burton, V., Giannetti, F., Moriondo, M., Bernetti, I., Bindi, M., & Chirici, G. (2019). Species distribution modelling to support forest management. A literature review. *Ecological Modelling*, 411, 108817. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108817>
- Pettorelli, N., Pelletier, F., Hardenberg, A. von, Festa-Bianchet, M., & Côté, S. D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. Rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88(2), 381–390. <https://doi.org/10.1890/06-0875>
- Pires, M. M., Guimarães, P. R., Galetti, M., & Jordano, P. (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41(1), 153–163. <https://doi.org/10.1111/ecog.03163>
- Poggianto, G., Münkemüller, T., Bystrova, D., Arbel, J., Clark, J. & Thuiller, W. (2021). On the interpretations of joint modelling in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 36(5), 391-401.
- Putman, R. J. (1996). Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management*, 88(1–2), 205–214. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03878-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03878-9)
- QGIS Development Team (2022). QGIS Geographic Information System, v.3.22.6.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Randon, M., Bonenfant, C., Michallet, J., Chevrier, T., Toïgo, C., Gaillard, J., & Valeix, M. (2020). Population responses of roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves. *Population Ecology*, 62(2), 244–257. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12043>
- Renner, I. W., Elith, J., Baddeley, A., Fithian, W., Hastie, T., Phillips, S. J., Popovic, G., & Warton, D. I. (2015). Point process models for presence-only analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 366–379. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12352>
- RNPMB (Regional Natural Park of the Massif des Bauges) (2022). Projet de charte 2023-2028 du Parc naturel régional du massif des Bauges, 185pp. (in French).
- Roques, J. (2021). Disentangling the effects of landscape on the functional connectivity of the chamois as assessed by a population genomics approach. Internship report, supervised by Yannic, G., Université Savoie-Mont Blanc.
- Schmeller, D. S., Urbach, D., Bates, K., Catalan, J., Cogălniceanu, D., Fisher, M. C., Friesen, J., Fürer, L., Gaube, V., Haver, M., Jacobsen, D., Le Roux, G., Lin, Y.-P., Loyau, A., Machate, O., Mayer, A., Palomo, I., Plutzar, C., Sentenac, H., ... Ripple, W. J. (2022). Scientists' warning of threats to mountains. *Science of The Total Environment*, 853, 158611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158611>

- Schulze, K. A., Rosenthal, G., & Peringer, A. (2018). Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling*, 379, 10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.002>
- Schütz, M., Risch, A. C., Leuzinger, E., Krüsi, B. O., & Achermann, G. (2003). Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. *Forest Ecology and Management*, 181(1–2), 177–188. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00131-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00131-2)
- Schuwirth, N., Borgwardt, F., Domisch, S., Friedrichs, M., Kattwinkel, M., Kneis, D., Kuemmerlen, M., Langhans, S. D., Martínez-López, J., & Vermeiren, P. (2019). How to make ecological models useful for environmental management. *Ecological Modelling*, 411, 108784. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108784>
- Seigle-Ferrand, J., Marchand, P., Morellet, N., Gaillard, J., Hewison, A. J. M., Saïd, S., Chaval, Y., Santacreu, H., Loison, A., Yannic, G., & Garel, M. (2022). On this side of the fence: Functional responses to linear landscape features shape the home range of large herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 91(2), 443–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13633>
- Stubben, C.J. & Milligan, B.G. (2007). Estimating and Analyzing Demographic Models - Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*, 22:11.
- Tanentzap, A. J., Burrows, L. E., Lee, W. G., Nugent, G., Maxwell, J. M., & Coomes, D. A. (2009). Landscape-level vegetation recovery from herbivory: progress after four decades of invasive red deer control. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1064–1072. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01683.x>
- Thuiller, W., Guéguen, M., Bison, M., Duparc, A., Garel, M., Loison, A., Renaud, J., & Poggiaito, G. (2018). Combining point-process and landscape vegetation models to predict large herbivore distributions in space and time-A case study of *Rupicapra rupicapra*. *Diversity and Distributions*, 24(3), 352–362. <https://doi.org/10.1111/ddi.12684>
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Van Moorter, B., Alberts, S. C., ... & Mueller, T. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374), 466-469.
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., Hetherington, D., Karamanlidis, A. A., Krofel, M., Kuehl, H. S., Linnell, J. D. C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., ... Heurich, M.

(2020). Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*, 260, 110068.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>

van Beest, F. M., Van Moorter, B., & Milner, J. M. (2012). Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour*, 84(3), 723–735.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.032>

Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strelbel, N., Schmidt, B. R., Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, N. G., & Lenoir, J. (2021). Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*, 96(5), 1816–1835.
<https://doi.org/10.1111/brv.12727>

Vucetich, J. A., Hebblewhite, M., Smith, D. W., & Peterson, R. O. (2011). Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems: Predation rate and kill rate. *Journal of Animal Ecology*, 80(6), 1236–1245.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01855.x>

Wolf, A., Doughty, C. E., & Malhi, Y. (2013). Lateral Diffusion of Nutrients by Mammalian Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *PLoS ONE*, 8(8), e71352.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071352>

Zimmermann, P., Tasser, E., Leitinger, G., & Tappeiner, U. (2010). Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139(1–2), 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.010>

Zurell, D., Jeltsch, F., Dormann, C. F., & Schröder, B. (2009). Static species distribution models in dynamically changing systems: how good can predictions really be? *Ecography*, 32(5), 733–744. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05810.x>

Supplementary materials

S1. Attributes of 16 PFGs, taken from Thuiller et al (2018).

PFGs description. PFG classification identified two chamaephyte groups (C1-C2), eight herbaceous groups (H1-H8) and six phanerophyte groups (P1-P6). The species list is given for each group.

PFG	Species list
C1	<i>Clematis vitalba, Cornus sanguinea, Crataegus monogyna, Hedera helix, Ligustrum vulgare, Lonicera xylosteum, Rubus fruticosus.</i>
C2	<i>Arctostaphylos uva-ursi, Helianthemum nummularium, Polygala chamaebuxus, Rhododendron ferrugineum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea.</i>
H1	<i>Ajuga reptans, Briza media, Bromus erectus, Carex panicea, Filipendula ulmaria, Gagea villosa, Geranium robertianum, Gymnadenia conopsea, Leontodon hispidus, Polygonum viviparum, Potentilla erecta, Salvia pratensis, Sanguisorba minor, Teucrium chamaedrys.</i>
H2	<i>Anthoxanthum odoratum, Astrantia major, Carex sempervirens, Festuca rubra, Geranium sylvaticum, Heracleum sphondylium, Knautia arvensis, Nardus stricta, Onobrychis montana, Phyteuma orbiculare, Pimpinella major, Rhinanthus alectorolophus, Rumex arifolius, Silene dioica, Trollius europaeus.</i>
H3	<i>Carex ferruginea, Gentiana lutea, Leucanthemum adustum, Plantago atrata, Rumex pseudodalpinus, Sesleria caerulea, Trifolium badium.</i>
H4	<i>Brachypodium rupestre, Cirsium palustre, Lysimachia vulgaris, Mentha aquatica, Origanum vulgare, Phragmites australis, Solidago gigantea.</i>
H5	<i>Arnica montana, Campanula rhomboidalis, Carduus defloratus, Centaurea uniflora, Chaerophyllum hirsutum, Deschampsia flexuosa, Epilobium angustifolium, Gentiana purpurea, Globularia nudicaulis, Homogyne alpina, Hypericum richeri, Juncus filiformis, Knautia dipsacifolia, Laserpitium latifolium, Linum alpinum, Luzula sieberi, Pulsatilla alpina, Ranunculus tuberosus, Sempervivum tectorum, Serratula tinctoria, Traunsteinera globosa, Valeriana montana.</i>
H6	<i>Aruncus dioicus, Athyrium filix-femina, Cardamine pentaphyllos, Dryopteris filix-mas, Galium odoratum, Hieracium murorum, Hordelymus europaeus, Lamium galeobdolon, Melica uniflora, Mercurialis perennis, Phyteuma spicatum, Prenanthes purpurea, Saxifraga rotundifolia.</i>
H7	<i>Anthyllis vulneraria, Campanula rotundifolia, Carex elata, Dactylis glomerata, Deschampsia cespitosa, Euphorbia cyparissias, Fragaria vesca, Hippocratea comosa, Holcus lanatus, Lathyrus pratensis, Linum catharticum, Lotus corniculatus, Plantago lanceolata, Trifolium pratense, Urtica dioica.</i>
H8	<i>Carex flacca, Carex sylvatica, Listera ovata, Thymus serpyllum.</i>
P1	<i>Acer campestre, Sorbus aria, Sorbus aucuparia.</i>

P2	<i>Corylus avellana, Juniperus communis, Sambucus nigra, Sorbus chamaemespilus, Viburnum lantana.</i>
P3	<i>Abies alba, Acer pseudoplatanus.</i>
P4	<i>Fagus sylvatica, Picea abies.</i>
P5	<i>Alnus alnobetula.</i>
P6	<i>Fraxinus excelsior.</i>

PFG classification traits values. Traits values were attributed to each group using the mean across species for continuous traits and the majority class for ordinal values, after removing outlier species. The three life forms classes are P=Phanerophytes, C=Chamaephytes, and H=Herbaceous. There are seven dispersal classes with increasing median distance (Short: 0.1-2m; Medium: 40-100m; Long: 400-500m). Light classes increase with decreasing shade tolerance. Plant height is given in cm. Palatability (forage value for cattle) ranges from 0 (not grazed) to 9 (grazed, with high nutritional value). Diet preference for chamois from 1 (not important in chamois diet) to 5 (really important in chamois diet). Habitat represents climatic niche in 3 categories (C=collinean; M=mountainous; S=subalpine) that can be represented at the same time depending on the preferences of the species within the PFGs.

PFG	Growth form	Dispersal distance	Light preference	Height (cm)	Palatability	Diet preference	Habitat
C1	C	Medium (5)	Any (3)	217	1	4	C-M
C2	C	Medium (4)	Any (3)	21	1	5	M-S
H1	H	Medium (4)	Full light (4)	20	2	4	C-M-S
H2	H	Long (7)	Full light (4)	37	3	3	M-S
H3	H	Long (6)	Full light (4)	35	4	4	S
H4	H	Medium (4)	Full light (4)	98	1	2	C
H5	H	Short (3)	Any (3)	34	2	2	S
H6	H	Short (3)	Shade (2)	49	5	2	M
H7	H	Long (7)	Full light (4)	23	6	4	C-M
H8	H	Long (6)	Any (3)	42	3	1	M
P1	P	Long (6)	Any (3)	1167	1	4	M
P2	P	Long (6)	Any (3)	248	1	4	C-M-S

P3	P	Medium (4)	Shade (2)	2000	1	2	M
P4	P	Long (6)	Shade (2)	2500	1	1	M
P5	P	Short (3)	Full light (5)	300	3	4	S
P6	P	Medium (5)	Any (3)	2000	1	1	C-M

S2. Detailed parameterization of PFG disturbances.

PFG response stages: seedlings (1), juveniles (2), adults (3), senescent (4).

- C1, C2:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	0	0	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	10	0	1	10
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	5	0	0	10
	Resprouting	0	0	1	0
4	Killed	10	0	0	10
	Resprouting	0	0	1	0

- H1, H2, H5, H8:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	0	0	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	0	0	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	4	0	0	5
	Resprouting	5	1	1	5
4	Killed	10	0	0	10
	Resprouting	0	0	1	0

- H3, H6:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	0	1	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	0	1	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	4	0	0	5
	Resprouting	5	9	1	5
4	Killed	10	1	0	10
	Resprouting	0	5	1	0

- H4:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	0	0	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	0	0	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	4	0	0	5
	Resprouting	5	0	1	5
4	Killed	10	0	0	10
	Resprouting	0	0	1	0

- H7:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	0	5	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	0	5	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	4	0	0	5
	Resprouting	5	10	1	5
4	Killed	10	1	0	10
	Resprouting	0	5	1	0

- P1, P2, P3, P4, P5, P6:

Response stage	Killed / Resprouting	Mowing	Pastoralism (cattle grazing)	Chamois (wild grazing)	Timber
1	Killed	8	10	1	0
	Resprouting	0	0	0	0
2	Killed	10	0	1	10
	Resprouting	0	0	0	0
3	Killed	10	0	0	10
	Resprouting	0	0	0	0
4	Killed	10	0	0	10
	Resprouting	0	0	0	0

S3. Scenario parameterization per pressure type.

1. Pastoralism

- Origin of data: Pastoral survey ([Dobremez et al 2016](#)).

This spatial dataset provides estimates for, *inter alia*, livestock numbers and grazing duration within survey polygons. These differentiate into two kinds, according to management regime:

-Pastoral Units (PUs): mostly used throughout summer, these areas are grazed each year because of their high nutritional value, large surface and accessibility. Grazing duration can be quantified precisely by the difference between dates of herd arrival and departure.

-Pastoral Zones (PZs): generally situated at lower elevations, these can be used in any season (especially spring and autumn), but intermittently among years, depending on weather and economic conditions. Hence their grazing duration is considered less reliable.

- Data processing:

For each PU and PZ, livestock counts per species at 15th July were standardized and summed using Livestock Units (LU), with following conversion rates: Dairy Cow (1 LU), Non-Dairy Cow (0.85), Horse or Donkey (0.8), Heifer (0.7), Goat (0.17), Sheep (0.15). We then multiplied polygon LUs by their grazing duration (estimated at 150 days for PZs), to estimate annual livestock counts, earning a total 1.25M LU.day in Bauges. Eventually, livestock annual density was obtained by dividing these counts by polygon area (LU.d.m⁻²).

According to the scenario, two 2050 states were then defined:

-Extensive (Disneyland): high-elevation PZs (especially on dry aspects) were considered at higher risk of abandonment due to their lower accessibility. We simulated abandonment for those polygons by setting their livestock annual density to 0 for 2050; as this didn't suffice to reach the extensification target (-33% LUs), we further assumed abandonment to occur in the least productive PUs. Hence, PUs under a threshold density (estimated at 0.089 LU.d.m⁻², accounting for 31% of PU polygons) were also set to 0 in order to reach the 2050 target.

-Intensive (Terroir): low-elevation, wet PZs were considered as prone to intensification. Hence, we fixed density of those polygons at the maximum encountered on the massif (0.11 LU.d.m⁻²). However, the associated increase in LU.d exceeded the +66% intensification target. Thus, we estimated at 1.221 the factor by which to divide this maximum density, so that setting these polygons' density to 0.094 LU.d.m⁻² reached the intensification target at the massif scale.

For 2050 and 2014 values, we rasterized polygons and divided them by the maximum value encountered on the massif, in order to earn 0-1 rasters of relative annual livestock density.

- Trajectories to 2050:

Increase or decrease in density was considered linear on 2014-2050.

Hence, for each raster cell of *Disneyland* and *Terroir* scenarios, we computed the yearly marginal variation in relative density by dividing the 2050-2014 delta by 36. FATE-HD yearly disturbance masks were then earned by progressively adding marginal variations to the 2014 raster. 2050 values for *Conciliation* and *Business as usual* scenarios were deemed equal to 2014's.

- Integration in FATE-HD: at each iteration, the disturbance mask for Grazing was replaced by the corresponding year's Pastoralism mask.

Synthesis:

	Conciliation	Disneyland	Terroir	Business as usual
Magnitude of change by 2050	No change	-33% LUs	+66% LUs	No change
Quantitative targets for 2050	2014 value	Loss of 418,000 LU.d	Gain of 836,000 LU.d	2014 value
Zonation	2014 pastoral units (PUs) & zones (PZs)	-Abandonment of high-elevation PZs: 223,000 LU.d -Abandonment of the 31% least productive PUs (< 0.089 LU.d.m ⁻²): 197,000 LU.d	Intensification of low-elevation, non-dry PZs (up to 0.094 LU.d.m ⁻²)	2014 PUs & PZs

2. Forestry

- Origin of data: PROTEST project ([Monnet et al 2021](#)).

This project provides, *inter alia*, rasters of timber volume under various scenarios from 2016 to 2046 in Bauges. Hereafter we refer solely to the PTR (patrimonialization) scenario, which assumes constant production on the 2016-2046 period.

- Data processing:

Absolute volumes of total timber (m³.ha⁻¹) on the 2016-2046 period were first divided by their maximum value on the massif, so to obtain 0-1 cells (with value 1 corresponding to 100% harvest, i.e. 1 clearcutting event in 30 years). To construct a FATE-HD disturbance map for 2016, we then brought these rasters down to annual values by dividing them by 30.

Three alternative 2050 states were then defined, according to the scenario:

-Extensive (Disneyland): all cell values were multiplied by 0.5.

-Boosted (Conciliation): all cell values were multiplied by 1.5 (with an upper limit of 1).

-Intensive (Terroir): all cell values were multiplied by 2.5 (with an upper limit of 1).

Thus, we kept 2016 relative distribution of volumes between cells.

- Trajectories to 2050:

Increase or decrease in timber volume was again considered linear on 2016-2050.

Hence, as for Pastoralism, we computed the yearly marginal variation in harvest by dividing the 2050-2016 delta by 34. FATE-HD yearly disturbance masks were then earned by progressively adding marginal variations to the 2016 raster.

- Integration in FATE-HD: at each iteration, the disturbance mask for Forestry was replaced by the corresponding year's Forestry mask.

Synthesis:

	Conciliation	Disneyland	Terroir	Business as usual
Quantitative targets for 2050	+50% volume	-50% volume	+150% volume	2016 value
Zonation	2016 relative zonation	2016 relative zonation	2016 relative zonation	2016 relative zonation

3. Artificialization

- Origin of data: regional Observatory of Surfaces at Municipality scale ([OSCOM AuRA 2016](#)) for the map of 2013 urban areas; national Observatory of Space Consumption ([Cerema 2022](#)) for the statistics of 2013-2019 artificialization; charter of the Regional Nature Park of the Bauges Massif ([RNPMB 2022](#)) for expected trends in 2022-2049 artificialization; forest extent ([IGN 2022](#)).
- Data processing for 2022:

To reconstruct the alleged extent of 2022 urban areas, we first assessed the total area artificialized per municipality between 2013 and 2022, by 1) summing the areas artificialized yearly from 2013 to 2019 ([Cerema 2022](#)), and 2) extrapolating them to 2019-2022 with the 2013-2019 mean annual artificialization rate. Then, we randomly sampled the corresponding, rounded number of 1ha-cells in artificialization buffers, centred in each chief-place; those were defined as disks of various radii (500m for villages, 750m for local polarities, 1000m for larger

cities), cropped with not-constructible areas (nature cores, forests) and cells already built in 2013, including roads ([OSCOM AuRA 2016](#)).

- Trajectories to 2050:

Increasing the urban extent by the orders of magnitude defined in workshop (+50% for *Conciliation and Terroir*, +100% for *Disneyland*) was deemed unrealistic by expert knowledge (R. Girard, comm. pers.).

Hence, we defined two different 2022-2050 trajectories, while keeping the relative difference between scenarios:

-Zero Net Artificialization by 2050 (*Conciliation, Terroir*): decreasing amounts of artificialized areas were distributed among municipalities ([RNPMB 2022](#)) in successive periods (2023-2028, 2029-2033, 2034-2038, 2039-2044, 2045-2049), and rounded at hectare. For each period, we then repeated the sampling procedure of 1-ha new urban pixels, after cropping the areas urbanized in the previous period from the artificialization buffer.

-Heavy artificialization (*Disneyland*): the same procedure was applied from 2023 to 2049, however doubling the areas expected to be artificialized in each period before rounding.

- Integration in FATE-HD: at the first iteration of a new period, the overall model mask was replaced by the artificialized areas corresponding to this period.

Synthesis:

	Conciliation	Disneyland	Terroir	Business as usual
Magnitude of change by 2050	+50% artificialization	+100% artificialization	+50% artificialization	No change
Quantitative changes by 2050	+379ha	+762ha	+379ha	2022 value
Zonation	2022 map with periodic sampling	2022 map with doubled periodic sampling	2022 map with periodic sampling	2022 map

4. Tourism

- Origin of data: visitation map for Bauges ([Pauti 2021](#)), road network ([IGN 2022](#)).
- Data processing for 2022:

We first reconstructed a map of roads and paths for Bauges by collating shapefiles of road network ([IGN 2022](#)), “Grande Randonnée” hiking trails, and smaller paths (excluding forest roads). Then, we intersected these with a polygonised raster of tourist visitation (visits.d⁻

¹), extrapolated itself from STRAVA© detections ([Pauti 2021](#)). Distinct distances of Chamois disturbance were assigned to resulting path sections, according to the tercile in visitation numbers: 260m for the lowest visitation values, 180m for intermediate values, 100m for the highest values (adapted from [Courbin et al 2022](#)). These distances were then used as widths to define buffers around each path section (flat shape, oblique angle). Eventually, we computed a distance raster from the initial network of roads and paths, and clipped it with the disturbance buffer. This resulted in a narrowed distance raster, which we standardised to 0-1 values after dividing by the maximum distance encountered (260m), and filled with value 1 between buffers.

- Trajectories to 2050:

According to the scenario, two alternative 2050 states were then defined for tourism:

-Increased (Conciliation): the disturbance widths were replaced in path sections by 180m (lowest tercile of visitations) and 100m (upper terciles), to reflect Chamois habituation to higher tourist visitations.

-Intensive (Disneyland): the disturbance widths were replaced by 100m (lowest tercile of visitations) and 260m (upper terciles), since intense visitation can induce behaviours similar to lower visitations for Chamois (N. Courbin, comm. pers.).

Then, we divided the 2050-2022 delta in disturbance widths by the total modelling duration (28 years), to infer the marginal variation in width for each simulation year. Eventually, we built on these marginal width variations to construct intermediate buffers for each 5-year period between 2025 and 2045, and infer corresponding 0-1 rasters.

- Integration in model coupling: in order to degrade habitat quality of Chamois proportionally to path proximity, at each iteration we multiplied the new habitat quality map by the 0-1 raster of the corresponding 5-year period.

Synthesis:

	Conciliation	Disneyland	Terroir	Business as usual
Magnitude of change by 2050	+50% visitations	+150% visitations	No change	No change
Quantitative changes by 2050	Average disturbance width: 135m	Average disturbance width: 205m	No change	No change
Zonation	New buffer	New buffer	2022 buffer	2022 buffer

Attached references

- Cerema (2022). Les indicateurs de l'artificialisation – description. Version au 19/07/2022. 4pp.
- Courbin, N., Garel, M., Marchand, P., Duparc, A., Debeffe, L., Börger, L., & Loison, A. (2022) Interacting lethal and nonlethal human activities shape complex risk tolerance behaviors in a mountain herbivore. *Ecological Applications*.
- Dobremez, L., Bray, F., & Borg, D. (2016). Analyser les données de l'Enquête Pastorale 2012/14 et les principales évolutions par rapport à l'Enquête de 1996/97 : Notice méthodologique, IRSTEA, 47pp.
- IGN (2022). BD TOPO ® – Version 3.0 – Descriptif de contenu. 389 pp.
- Monnet, J.M., Aussénac, R., & Vallet, P. (2021). Projet Protest - Livrable 3.1B - Résultat des simulations et comparaison des scénarios. ADEME, Inrae, 29pp.
- OSCOM AuRA (Observatoire des surfaces à l'échelle communale en Auvergne-Rhône-Alpes) (2016). Nomenclature de 1^{er} niveau – Guide d'utilisation. DREAL AuRA, 14pp.
- Pauti, T. (2021). Rapport d'enquête et analyse spatiale sur les conflits d'usage dans les forêts du massif des Bauges. Internship report, supervised by Salomon, C. & Tiberghien, B., Natural Regional Park of the Massif des Bauges.
- RNPMB (Regional Natural Park of the Massif des Bauges) (2022). Projet de charte 2023-2028 du Parc naturel régional du massif des Bauges, 185pp. (in French).

S4. Detailed construction of the cost map for chamois dispersal.

-General overview

Genetic data have been sampled in Bauges for 330 chamois males and females, which allowed calculating genetic distance among pairs of individuals. Here, we assumed that genetic distance between two individuals varied proportionally to their mutual isolation by landscape features (Manel et al 2003), which in turn increased with measures of their geographical distance (Storfer et al 2007). Hence, we determined the relative contribution to genetic distance for three landscape covariates: natural and anthropogenic barriers (Tucker et al 2018), measured by the total area of roads and rivers per pixel; elevation (Festa-Bianchet and Côté 2008), averaged for each pixel and expressed in metres a.s.l.; and FATE-generated habitat quality, expressed in %. Value for each covariate was taken at the same point where chamois individuals were sampled for genetic distance measurement.

-Covariate transformation

For each covariate raster, we computed seven modified rasters, using the following transformations: inverse Ricker, linear negative, linear positive, negative monomolecular convex, negative monomolecular concave, positive monomolecular convex, positive monomolecular concave. Then, using a linear mixed model, we determined which transformed raster correlated the most with measures of genetic distance. Thus, we identified negative monomolecular convex, negative linear and negative linear as the “best” transformations for barriers, elevation and habitat quality, respectively.

-Covariate weight

Eventually, we incorporated the transformed values of each covariate (as determined above) in a new linear mixed model, against explaining values of genetic distance. Then, we estimated the relative weight of each covariate in chamois dispersal cost as the share of each transformed covariate in model’s R, namely 15%, 62% and 21% for barriers, elevation and habitat quality.

Attached references

- Festa-Bianchet, M., & Côté, S. D. (2012). *Mountain goats: ecology, behavior, and conservation of an alpine ungulate*. Island Press.
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 189–197.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)

- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., & Waits, L. P. (2007). Putting the ‘landscape’ in landscape genetics. *Heredity*, 98(3), 128–142. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800917>
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Van Moorter, B., Alberts, S. C., ... & Mueller, T. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374), 466-469.

S5. Detailed parameterization of chamois demography in RangeShifter.

Transition matrix:

0	0.2	0.78	0.82	0.88	1	1	0.86	0.86	0.5
0.68	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.85	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.96	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.86	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0.89	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.69	0.8

Origin of the data:

Crampe et al 2002

Crampe et al 2006

Crampe, unpubl.

Garel, comm. Pers.

Pioz et al 2008

Attached references

Crampe, J.-P., Gaillard, J.-M., & Loison, A. (2002). L'enneigement hivernal : un facteur de variation du recrutement chez l'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology*, 80(7), 1306–1312. <https://doi.org/10.1139/z02-092>

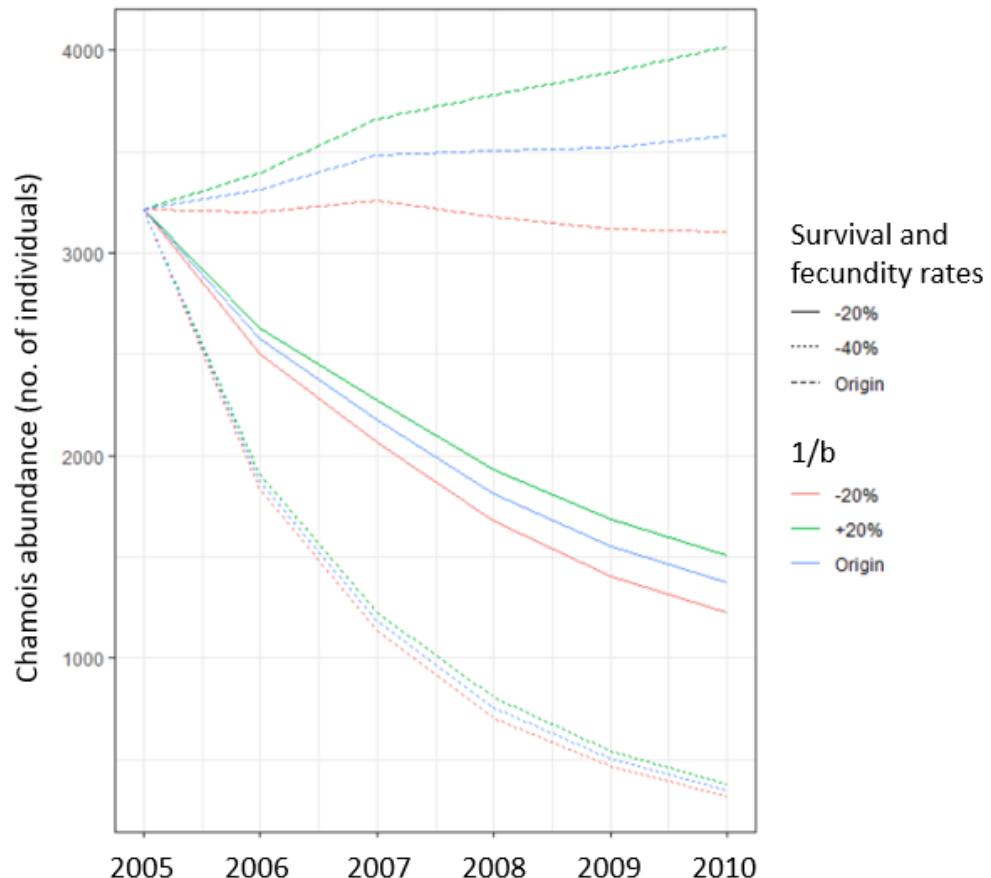
Crampe, J.-P., Loison, A., Gaillard, J.-M., Florence, É., Caens, P., & Appolinaire, J. (2006). Patrons de reproduction des femelles d'isard (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) dans une population non chassée et conséquences démographiques. *Canadian Journal of Zoology*, 84(9), 1263–1268. <https://doi.org/10.1139/z06-123>

Pioz, M., Loison, A., Gauthier, D., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., & Gilot-Fromont, E. (2008). Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia*, 155(4), 691–704. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0942-5>

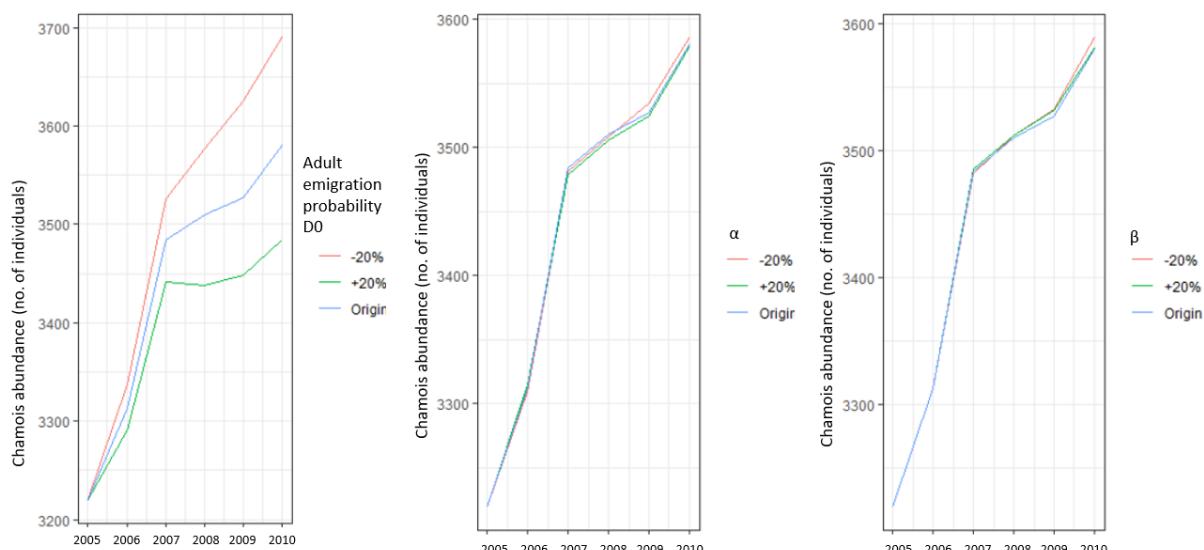
S6. RangeShifter parameter calibration.

A- Sensitivity analysis.

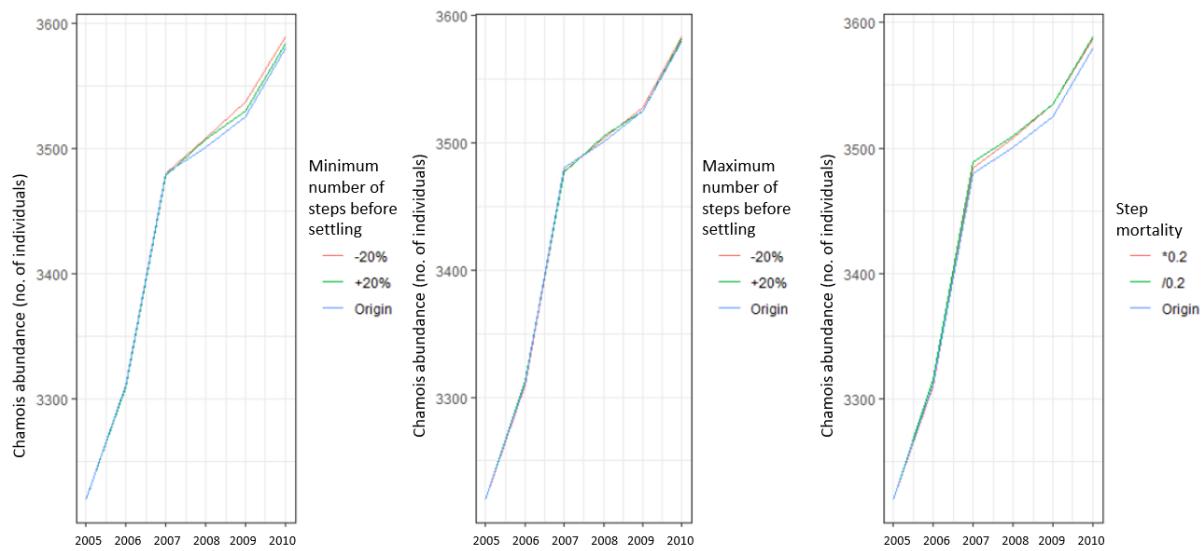
A-i. Demographic variables.



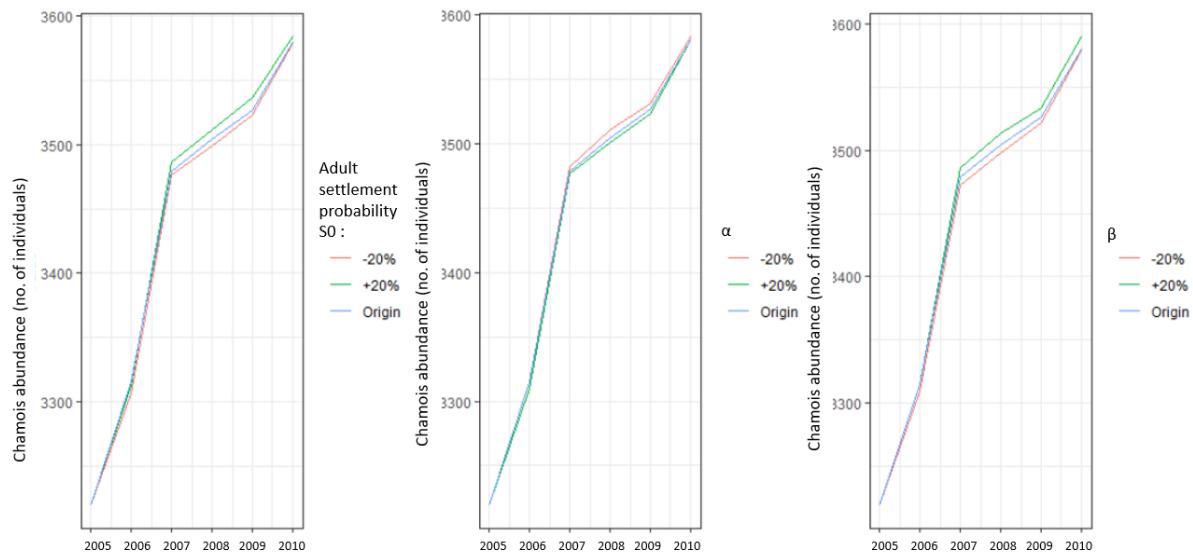
A-ii. Dispersal variables: Emigration.



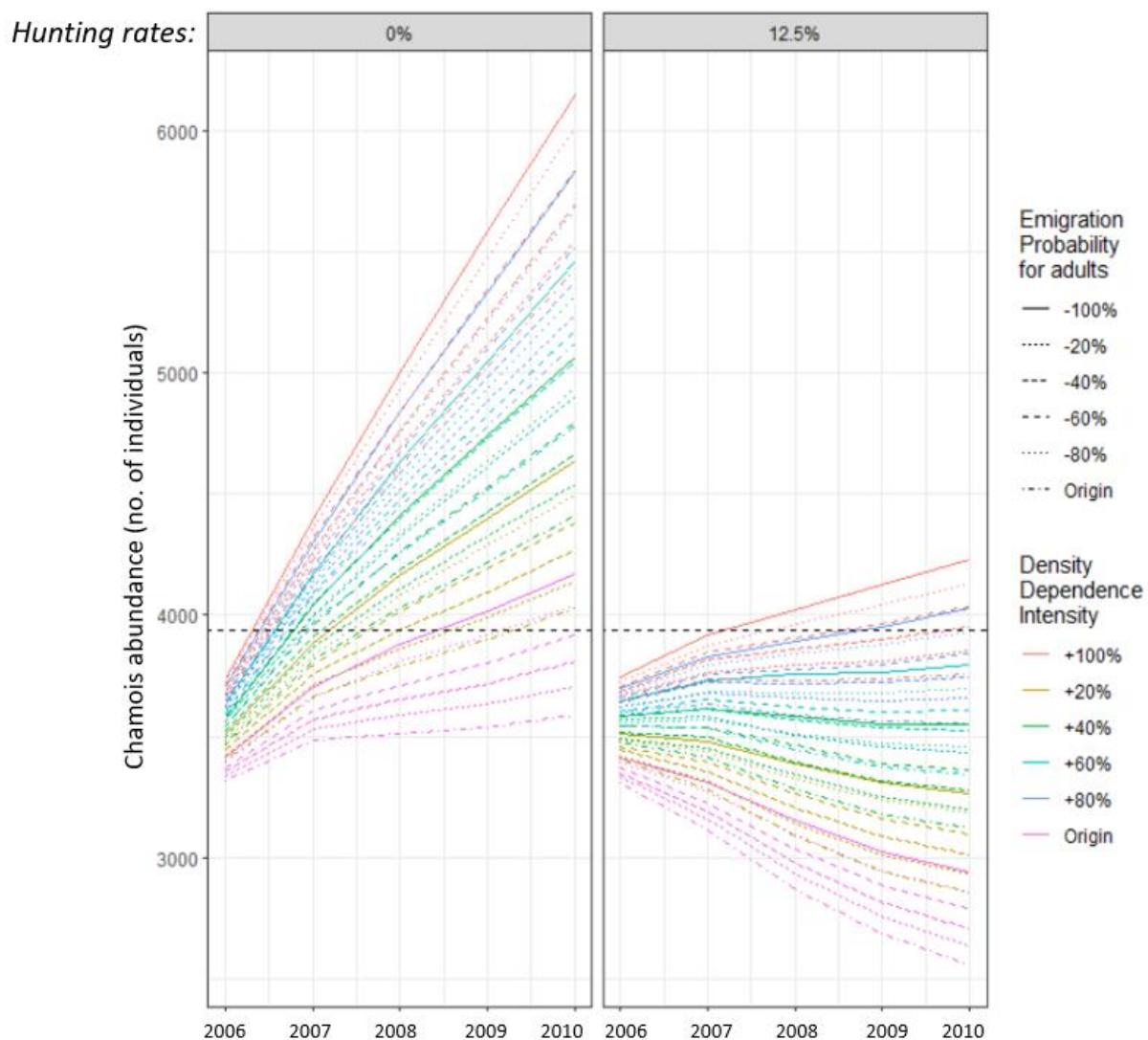
A-iii. Dispersal variables: Settlement, Transfer (step mortality).



A-iv. Dispersal variables: Settlement.



B- Calibration of 1/b and D0.



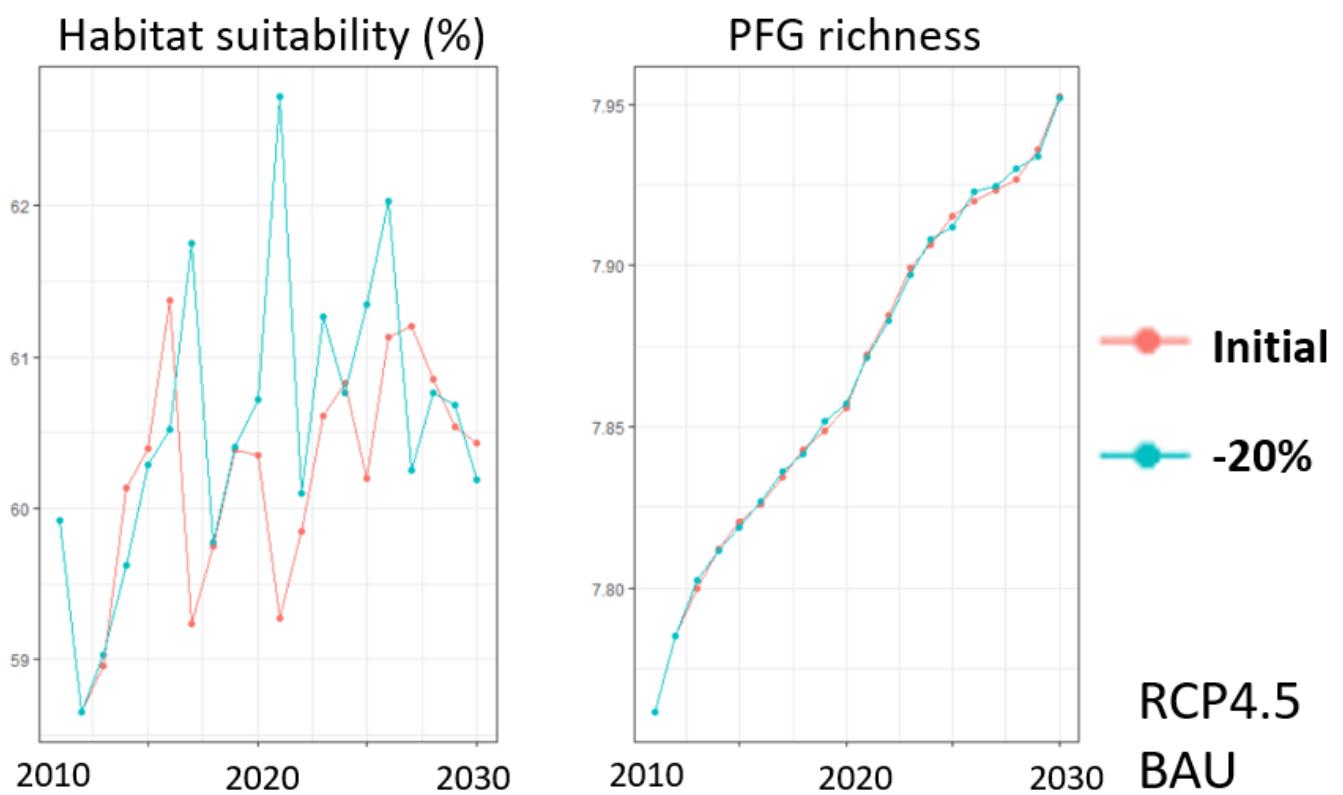
S7. Stakes expressed for the Bauges by workshop participants (28/01/22).

Pressure	Stake
Artificialization [1]	Growing land pressure: well regulated by local urban plans (PLU) and zero net artificialization targets (ZAN), but increase in the price of surfaces and houses
Artificialization [1]	Increasing risk of dormitory villages / second homes
Artificialization [2]	More settlements (more urbanised areas), urban sprawl
Artificialization [2]	More traffic or public transportation development
Artificialization [3]	Change in the profile of massif dwellers (migratory flow coming from urban areas?) -> new consumption and habitat modes
Artificialization [4]	-Land pressure increases -Real estate prices -Social diversity
Pastoralism [1]	Enlargement of livestock farms → intensification → abandonment
Pastoralism [3]	Phenomenon of pastoral land abandonment (pastures and intermediate areas) if agricultural systems keep evolving as today?
Pastoralism [1]	Preserving land → urbanisation → competition for land
Pastoralism [1]	Climate change and <u>hazards</u> → secure production by equipment
Pastoralism [1]	Generational renewal
Pastoralism [1]	Collective tools in difficulty
Pastoralism [1]	Agricultural employment → accommodation?
Pastoralism [1]	Cohabitation and sharing land between traditional agriculture and new productions
Pastoralism [2]	More diversity in crops? Or in types of agricultural activities?
Pastoralism [3]	Ability to adapt to changes in consumption patterns? (quality chains, diversification, meat and dairy products)
Pastoralism [4]	-Accounting for biodiversity stakes -Social acceptability of current agricultural practices -Adapting to global changes -Developing short supply chains ("circuits courts")
Pastoralism [1]	-Societal expectations - "Agribashing" => Need for recognition → Inward-looking

Predation [2]	Health status of populations? Rise or drop in abundance?
Predation [1]	Current increase in the number of wolves... until when? -> large pantry
Predation [3]	Which mid-term population dynamics, and which possible evolutions in terms of regulation? (protected species at the European scale)
Predation [4]	-Acceptability by society -Species with specific stakes: biodiversity, nuisance to some
Hunting [2]	Change in hunting practices / patterns? (silent hunt, ...) (administrative hunt) -> higher efficacy
Hunting [2]	End of grain scattering?
Hunting [3]	If the hunter “population” is renewed: should we expect a traditional vision of hunting, or rather a change towards a more active hunt, conscient of its role on populations and ecosystems?
Hunting [1]	Decreasing number of hunters tomorrow?
Hunting [4]	-Acceptability by society -Dramatic drop in hunter number -Managing more and more ungulates -Sanitary issues
Hunting [1]	Social acceptability -> more farmers -> inhabitants -> less practitioners
Hunting [2]	Acceptability of hunting (shortening the hunting season, prohibition in some areas...)
Forestry [2]	Increase in sanitary cuts (clear cuts) (climate change-related) Increase in plantations and natural regeneration plots
Forestry [2]	Success of natural regeneration? VS climate change and VS ungulate pressure
Forestry [2]	Adapting tree species and changing stand composition (more broadleaf trees, new tree species introduced...)
Forestry [3]	Change in stands in response to climate change: can local forests adapt, or should one intervene?
Forestry [2]	Less cuts (acceptability of costs, profitability) More non-managed forests (unaccessible or in spontaneous evolution)
Forestry [3]	Ability of resource and sector to answer the demand if increasing popularity of “sustainable housing”, local resources, etc.?
Forestry [1]	Notion of ownership – need of recognition -> Negative look of society on the activity
Forestry [4]	-Forest natural regeneration -Sustainability of the forest exploitation model -Sanitary issues -Sector development -> short supply chains ≠ China, USA -Social acceptability of exploitation practices

Forestry [1]	Land fragmentation ≠ forest exploitation
Tourism [1]	- <u>Diversity</u> in practices increases - <u>Number</u> of practitioners increases
Tourism [2]	Increase in visitation (number of people) and increase in practices (increase in frequented areas and accesses)
Tourism [2]	Regulating accesses / practices? (gauge, prohibition...)
Tourism [1]	Sharing space among practitioners
Tourism [1]	Space of <u>freedom</u> Lack of knowledge of agricultural or forest activities
Tourism [2]	Profile of athletes / practitioners attached to landscapes, to the “wild” state, to “nature” (less anthropogenic)
Tourism [3]	Change in leisure activities & mountain sports, towards “consuming spaces / landscapes”, or will we collectively achieve to change our minds towards more sustainability?
Tourism [4]	-Increase in visitation -Fad after the end of lockdown? -Raising user’s awareness of the impact of their practices

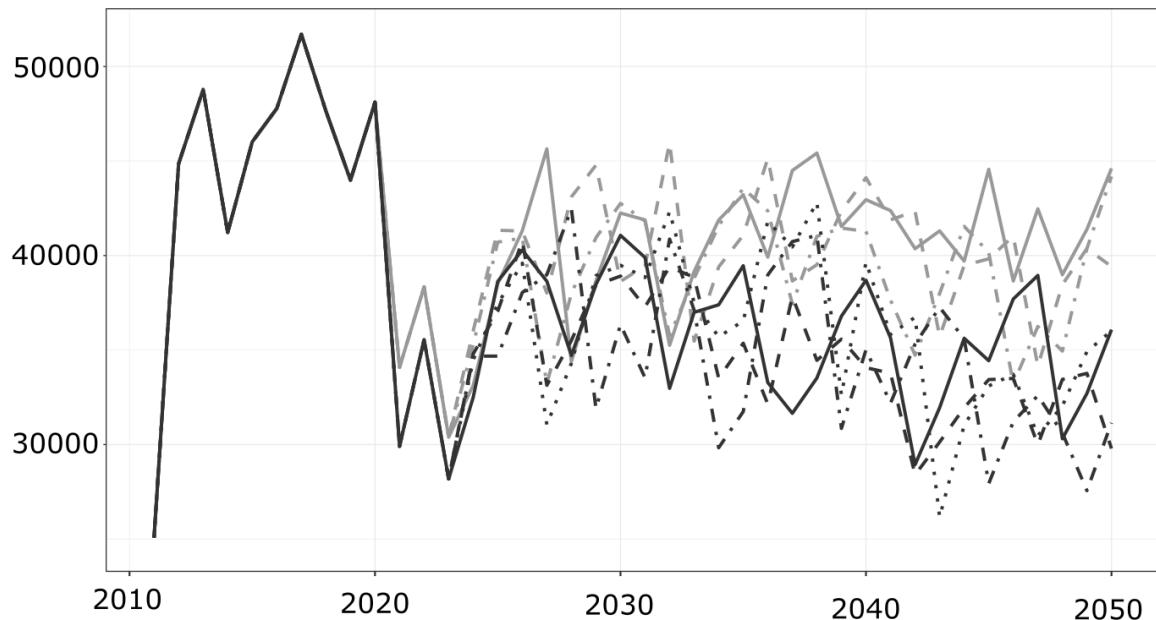
S8. Critical chamois density for maximum grazing disturbance.



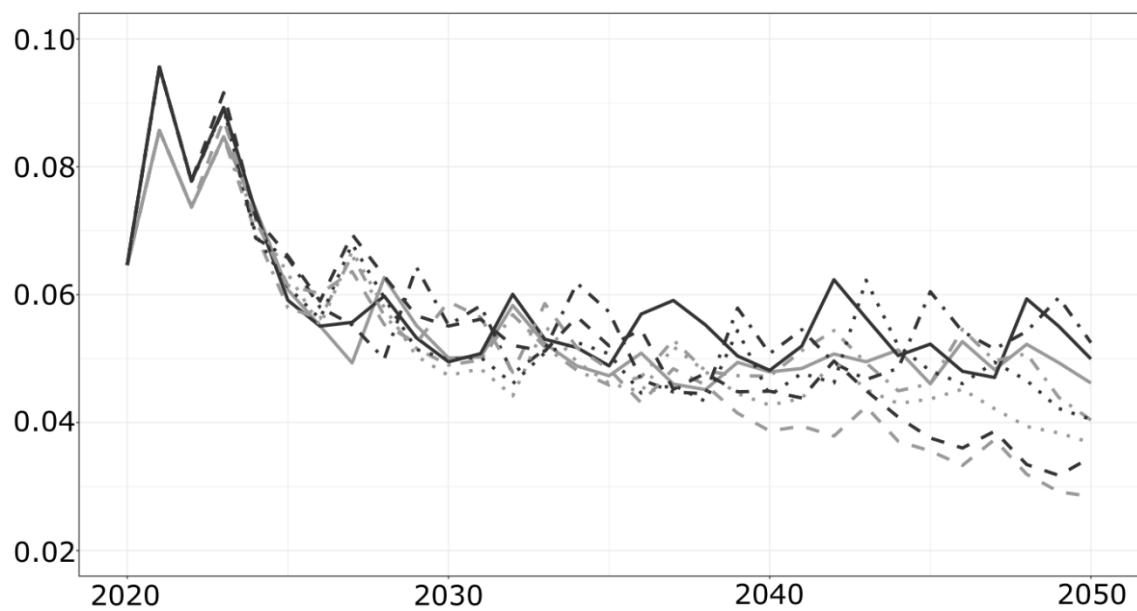
S9. Complementary RangeShifter outputs for chamois (occupancy, density).

Graphs show model outputs under two distinct RCPs (gray: RCP4.5, dark gray: RCP8.5) and four management scenarios (solid: BAU, dotdash: Conciliation, dotted: Disneyland, dashed: Terroir).

Occupancy:

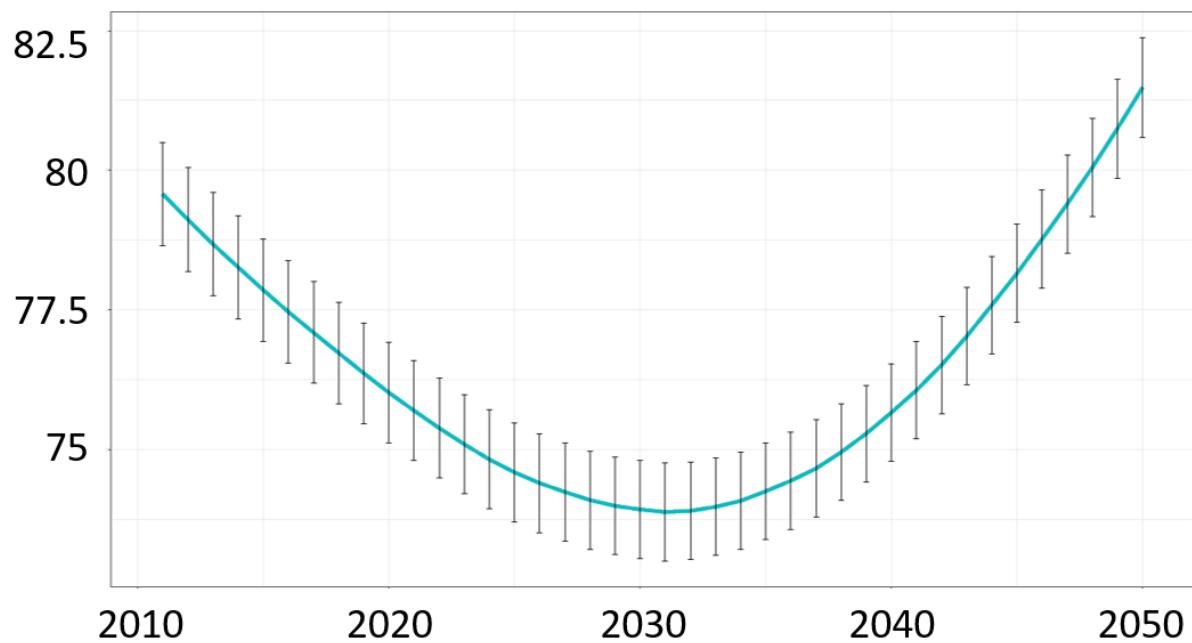


Density:



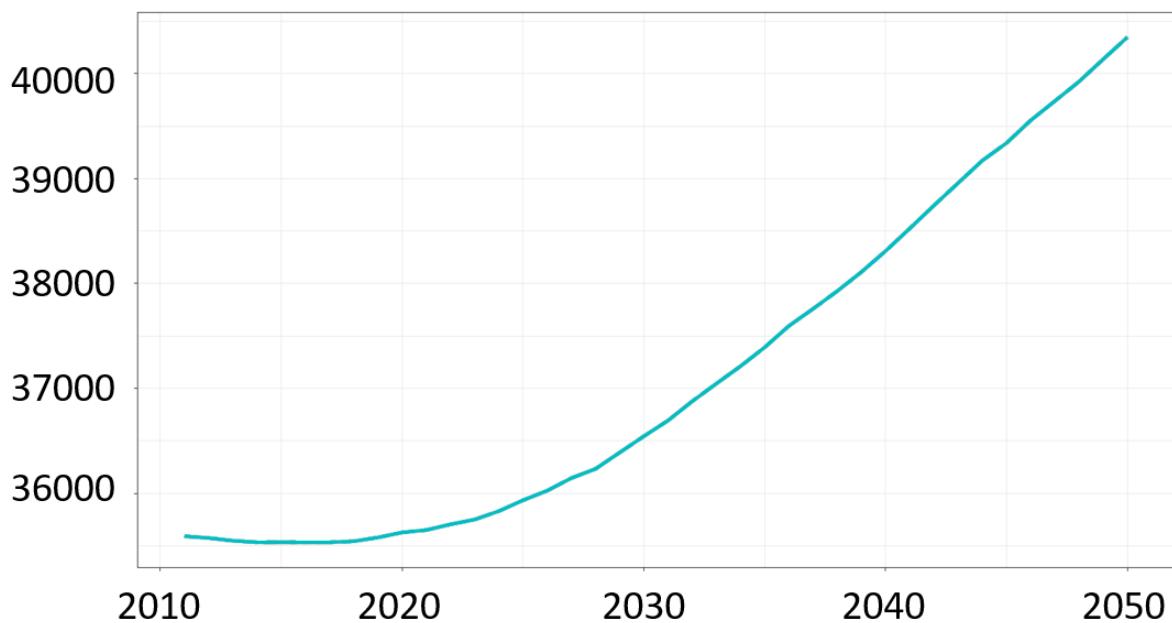
S10. FATE-HD outputs for forest cover (mean value, total area).

A. Forest cover mean value (%).



Curves are overlayed for all management and climate scenarios.

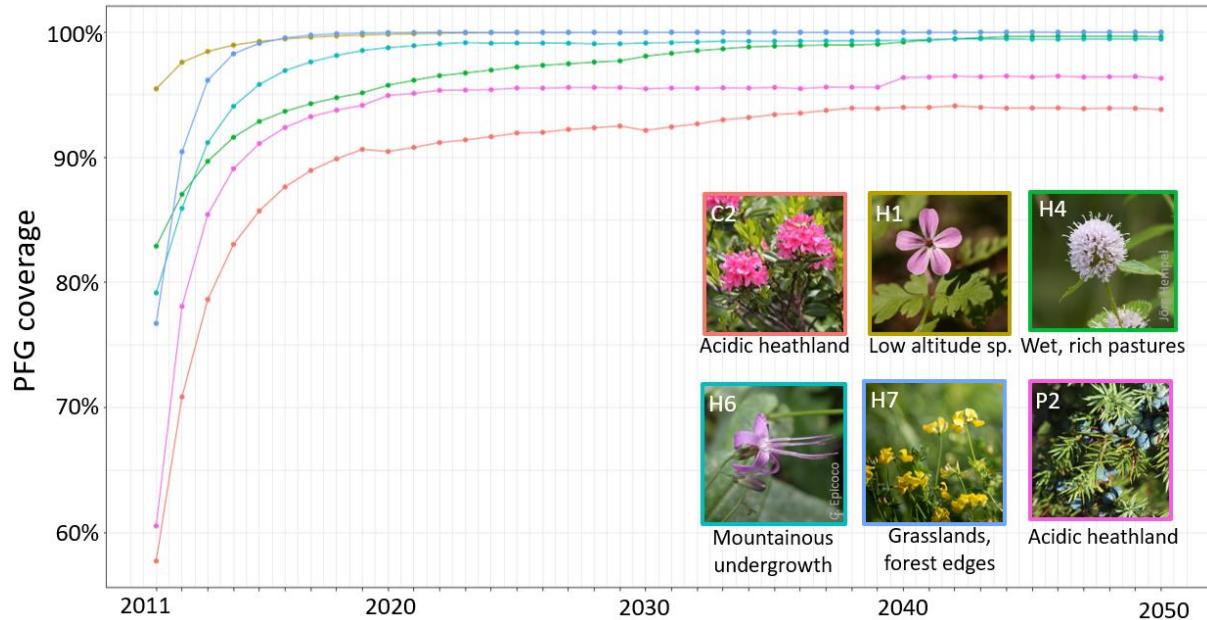
B. Forest cover total area (ha).



Curves are overlayed for all management and climate scenarios.

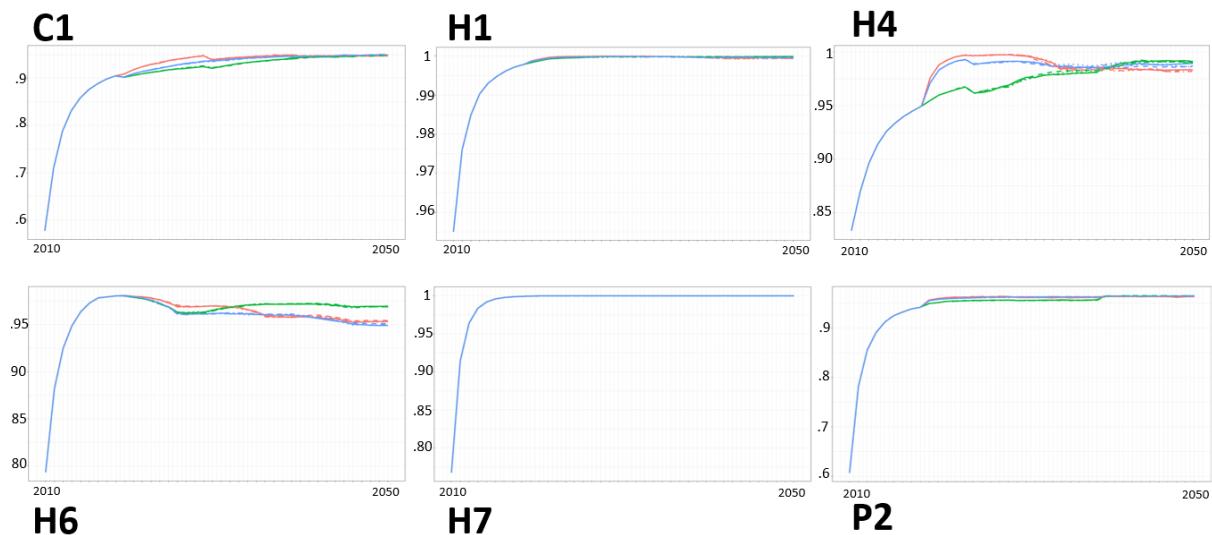
S11. FATE-HD outputs for PFG occupancy.

A. PFG occupancy (FATE-HD only).



B. PFG occupancy (FATE-HD coupled with RangeShifter, compared across scenarios).

Green: RCP 4.5, blue: RCP 8.5, red: RCP 2.6 (*finally not considered*).

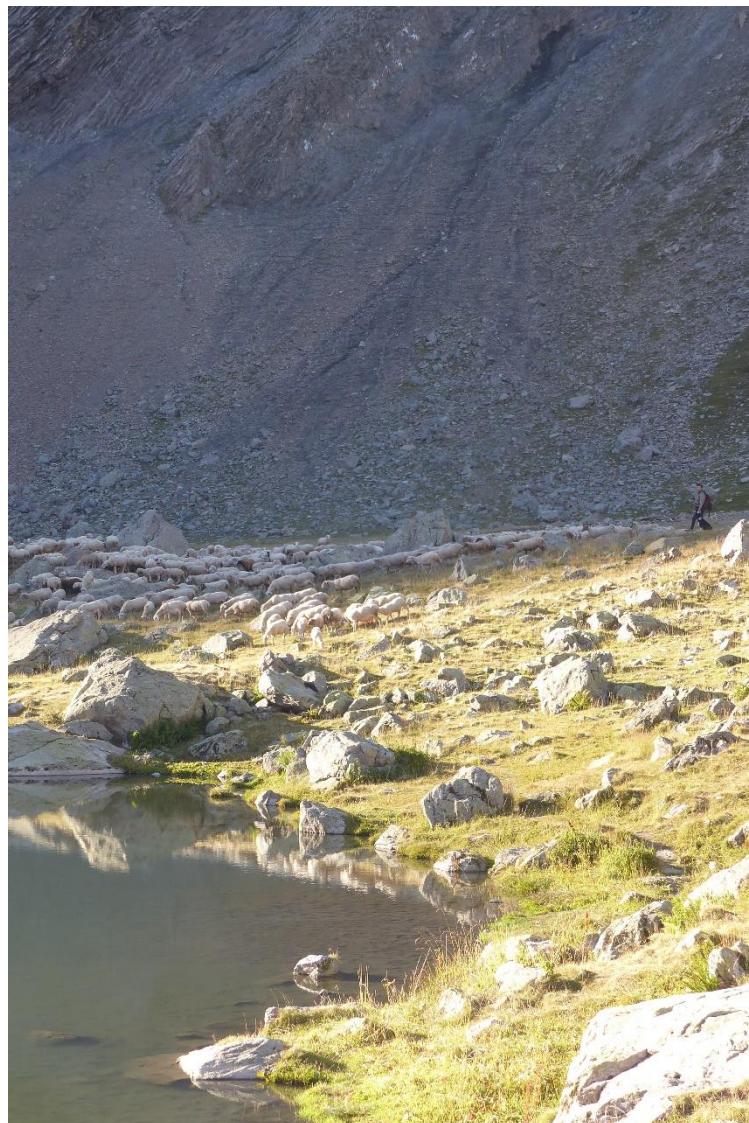


S12. PPM coefficients.

Covariate ID	Covariate	Coefficient value
Intercept	-	-4.0966
V1	Temperatures	-0.2314
V2	Temperatures^2	0.0007
V4	Temperatures * Slope	0.0029
V5	Slope^2	-0.0010
V10	PFG H1	-0.0518
V11	Temperatures * H1	0.0014
V19	H1 * H4	-0.0003
V22	Temperatures * H6	0.1139
V23	Slope * H6	-0.0014
V24	C2 * H6	0.0005
V25	H1 * H6	-0.0018
V26	H4 * H6	0.0256
V29	Temperatures * H7	-0.0007

Chapitre 4

Mettre en œuvre et comprendre le réensauvagement : quel appui de la science économique ?



« *Le retour à la nature est souvent décrit et traité comme une ressource économique. [...] Il existe en effet un aspect économique à la question – une maisonnette au bord d'un lac de pêche, ou un simple affût au bord d'un étang peuvent coûter aussi cher que toute la ferme voisine. [...] Il semble donc opportun d'isoler ces composantes et d'examiner les caractéristiques ou propriétés distinctes de chacune.* »

- LEOPOLD, *Almanach d'un comté des sables*

Page précédente : troupeau de moutons dans le Parc national des Ecrins.

I. Préambule

L'étude des relations tri-trophiques en milieu peu anthropisé est cruciale pour éclairer les motivations écologiques du réensauvagement. Cependant, les projets qui s'en réclament ne peuvent être mis en œuvre sans connaissance préalable des coûts et bénéfices associés ; pour cela, il importe de savoir quel soutien la discipline économique peut apporter à leur évaluation. C'est donc à l'analyse des incidences et déterminants économiques du réensauvagement que s'attache l'article suivant. Le traitement général de ces questions dans la littérature sur le réensauvagement est en effet un prérequis à la mobilisation de ce cadre disciplinaire dans un cadre localisé comme celui des Alpes françaises.

Notre revue systématique de 257 articles, tirés de la littérature académique anglophone, révèle une évocation fréquente de l'économie (40% des références liées au réensauvagement), en contraste avec la très faible part d'articles qui sont entièrement consacrés à « l'économie du réensauvagement » (*rewilding economy*). Essentiellement issues d'Europe, les études s'attachent majoritairement à évoquer le contexte économique des projets de réensauvagement (déprise agro-pastorale, systèmes de financement, etc.) et/ou leurs conséquences (création de richesse dans le tourisme, conflits avec l'agriculture, etc.). En revanche, très peu mentionnent d'éléments chiffrés, et seulement 20 les quantifient par eux-mêmes. Cet ensemble hétérogène nous semble en-deçà des attentes d'évaluation économique du réensauvagement, du moins pour espérer le faire entrer dans le champ des politiques publiques. Il montre le besoin de faire auparavant émerger le champ académique d'une « économie du réensauvagement » (*rewilding economics*), qui dépasse les divisions éthiques et disciplinaires pour approfondir notamment les questions de planification, de faisabilité et d'équité que soulève le concept.

II. Article à soumettre dans *Ambio*

The Missing Economics of Rewilding

Emmanuel Faure^{1,2,*} | Harold Levrel² | Fabien Quétier³

¹Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS - Univ. Grenoble Alpes - Univ. Savoie Mont-Blanc, Grenoble, France

²Université Paris-Saclay, Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Développement, AgroParisTech - Cirad - CNRS - EHESS - Ecole des PontsParisTech, Nogent-sur-Marne, France

³Rewilding Europe, Nijmegen, The Netherlands

*corresponding author: emmanuel.faure@agroparistech.fr

Abstract

Rewilding, a concept often defined as an open-ended approach to ecological restoration that aims to establish self-sustaining ecosystems, has gained much interest in recent conservation science and practice. The economic dimensions of rewilding remain understudied, despite repeated calls for research, and we find that synthetic or programmatic contributions to the scientific literature are still missing. Here, we mined Scopus and Web of Science databases through a systematic review, looking for “rewilding” with various economic terms in English language papers in peer-reviewed journals. We then screened out a 257 references-rich corpus with 10 variables, including the position of rewilding regarding positive and negative economic effects in specific sectors, and geographical or ecological foci. Our corpus amounts to ca. 40% of overall rewilding literature in past years, with a clear emphasis on European study sites and economic consequences of rewilding initiatives. We find that tourism and hunting benefit from rewilding, e.g., through higher income and employment rates, although very few studies properly quantify these. Conversely, most authors find rewilding harms farming, which is threatened by abandonment and wildlife damages, raising interest in potential EU subsidy regimes. Altogether, we highlight the surprising paucity of rewilding literature truly focusing on economics and/or providing detailed quantification—with remarkable exceptions. While rewilding’s ecological relevance is no longer in question, demonstrating its economic sustainability will undoubtedly help scaling up. Thus, we advise rewilders to systematically measure and report investments and outcomes of rewilding initiatives, and to adopt common standards for cost and benefit assessments.

Introduction

Economics, along biophysical sciences, are key to understanding biodiversity loss (Otero et al. 2020) and supporting action to mitigate and reverse it (Vadrot et al. 2018). Economic knowledge may for instance help highlight nature's contributions to people (Garcia-Jimenez et al. 2021; Cabral et al., 2016; Levrel et al., 2017), design cost-effective agri-environment schemes (Andrello et al., 2018; Ansell et al 2016; Drechsler et al. 2017), inform nature-positive land use planning (Drechsler et al. 2022; Tardieu et al., 2021), or assess transactions costs associated with conservation policies (Scemama et Levrel, 2019). Henceforth, economic studies have long been contributing to the fields of conservation (Perrings et al., 1995; van Kooten 1998; Duke et al. 2013; Ando and Langpap 2018) and ecological restoration (Aronson et al. 2010; BenDor et al. 2015; Rohr et al. 2018).

Since the early 2000s, the concept of rewilding has boomed within conservation literature (Lorimer et al. 2015, Perino et al. 2019), both for academia (Gordon et al. 2021) and the practitioner community (Barraud and Périgord 2013). Numerous definitions coexist. We adopt, for this paper, the following one: “rewilding projects emphasize and promote the autonomy of ecological processes that are unplanned or spontaneous. ‘Wildness’ is understood not as the absence of people, but in terms of nonhuman agency, which can be embraced and promoted without vilifying human activities. In contrast to efforts that establish highly managed ecosystems, which might still be described as restoration projects, rewilding specifies practices explicitly aimed at a ‘controlled decontrolling’ (Keulartz, 2012) to promote the agency of nonhuman biophysical processes dimension” (Hall, 2019, p. 301). Notwithstanding this definition, several practical approaches to rewilding diverge: “passive rewilding” proposes no human intervention prior to ecosystem recovery (Navarro and Pereira 2012), while “trophic rewilding” relies on species re-introductions to put ecosystems on a preferred trajectory (Svenning et al. 2019). They both represent a paradigm shift relative to traditional conservation and restoration approaches, at least in Europe, by setting aside management targets in favor of an “open-ended” approach (Hughes et al. 2012, Svenning 2020). Accordingly, rewilding represents a strong shift from traditional schemes conditioned to benefit particular taxa or species assemblages (Jepson 2016), such as the European nature Directives.

From a social and an economic point of view, rewilding means renouncing to fully control ecological dynamics and shape ecosystems, which is what humans have strived to do from the beginning of the Holocene in agrarian and industrial societies, all over the world. Controlling and shaping ecosystems to achieve our goals is what humans also do to conserve species,

habitats or landscapes. Taking a step back and giving space to non-human beings to shape their environment may carry more civilizational and symbolic changes in our relations to non-humans than a simple restoration and conservation paradigm shift. These changes and shifts have economic consequences, both from a scientific and practical point of view. Yet, as far as we know, no synthetic study on the economics of rewilding has been published. To help fill these gaps we carried out a systematic review of the rewilding literature in order to address the following questions:

- What is the state of the art in rewilding research regarding economic topics?
- What is the recent evolution of publications crossing rewilding and economic issues?
- How does the academic literature on rewilding deal with economics?

Methods

Synthesizing existing literature on a given field of knowledge is a crucial step to inform ongoing research and subsequent policies ([Roberts et al 2006](#)). In order to minimise bias and make our work reproducible, we conducted a systematic review ([Haddaway et al 2018](#)).

We wished to understand how scientific literature on rewilding approached economic matters. Hence, we first mined the Scopus database, thereby limiting our study to peer-reviewed papers, while allowing for full-text queries. In this first query, we looked for articles containing “rewild*” or “re-wild*” in abstract, title and keywords (ATK) on the one hand ([Gordon et al 2021](#)), and on the other hand “econom*” in their full text⁶. In this screening phase, we retained only English-language papers from peer-reviewed journals (and not book chapters). We then noticed numerous omissions, possibly due to the Scopus research engine ([Krauskopf 2019](#)). To maximise comprehensiveness of our corpus, we thus performed two complementation queries, in Web of Science and Scopus respectively, using following keywords: 1) “econom*” in ATK and “rewild*” in ATK, 2) “rewild*” or “re-wild*” in ATK, and “cost*” or “benefit*” or “financ*” or “monet*” or “business” or “market*” or “pric*” or “neoliberal*” or “privat*” or “capital*” or “commod*” in full texts⁷, based on a list of search terms established by [Smessaert et al \(2020\)](#). In the latter, we manually filtered for references containing “econom*” in the main

⁶ Query code: (TITLE-ABS-KEY (re-wild*)) OR TITLE-ABS-KEY (rewild*)) AND (TITLE-ABS-KEY (cost*)) OR TITLE-ABS-KEY (benefit*)) OR ALL(econom*)).

⁷ Query code: (TITLE-ABS-KEY (re-wild*)) OR TITLE-ABS-KEY (rewild*)) AND (ALL (financ*) OR ALL (monet*) OR ALL(business) OR ALL (market*) OR ALL (pric*) OR ALL (neoliberal*) OR ALL (privat*) OR ALL (capital*) OR ALL (commod*)).

text. Databases were browsed on 18th February and 08th April 2022 for first and complementary queries, respectively.

To select relevant contributions, we then pruned our database by excluding papers that fell in two categories: 1) containing ‘rewild*’ or ‘re-wild*’ in ATK and not main text, 2) using query keywords with another meaning than targeted (e.g. “rewilding” not used as in ecological dynamic or “economic benefits” defined without any link to economic topics, only ecological ones). Metadata were manually extracted for each research entry (year, first authorship, journal, title). Finally, we classified the resulting literature using a set of 10 attributes (Table 1).

Table 1: variables extracted from papers.

List of variables (ID)				
Paper type (1)	opinion	case study		
Geographical scale (2)	country	continent	global	
Importance of rewilding dimension (3)	marginal	partial	central	
Importance of economic dimension (4)	marginal	partial	central	
Position of economic activities towards rewilding (5)	cause	consequence	both	unrelated
Economic approach (6)	activity	tool	theory	
Emphasis put on rewilding’s positive economic outcomes (7)	+	++	+++	
Economic sectors affected positively (8)	list			
Emphasis put on rewilding’s negative economic outcomes (9)	-	--	---	
Economic indicators (10)	wealth	employment	investments	costs

We also attempted to give a score regarding how the rewilding issue and the economic dimensions were taken into account in these papers in order to know if they are ‘marginal’ or ‘of first importance’ for the paper. Concretely if the economic dimension or the rewilding issue were found a few times only in the papers they are considered as ‘marginal’, meaning that the paper doesn’t really address the economic and/or the rewilding questions; ‘partial’ if there is a significant place for these issues (e.g., whole section, scenarios explicitly based on these issues, etc.); ‘central’ if it framed the whole paper. The economic outcomes of rewilding, when mentioned in the paper, were categorized in six levels (respectively + / ++ / +++ and - / -- / ---

). Finally, specific attention was provided to quantitative evaluations of economic inputs or outputs of rewilding, as reported below.

Results

The first Scopus query revealed 258 peer-reviewed publications, among which very few referred to 'economics' (18) or 'economy' (51) (Supp. Mat. S1). Complementation queries brought in 22 (Web of Science) and 59 (additional Scopus keywords) references; this raised our corpus up to 339 entries. We excluded 36 papers using 'rewilding' in their keywords without further use in the main text. We removed 46 references mostly dealing with non-ecological uses of 'rewilding' (e.g. for human diet, plant crops, etc.). This brought our selection down to 257 papers, listed in *Supplementary materials*, of which 59.1% are based on case studies and 40.9% of opinions.

The yearly number of papers increased steadily from 2015 onwards, a few years after the increase in the overall scientific literature about rewilding (Figure 1). Thus, by 2021, 40% of overall rewilding publications cover both economic and rewilding-related topics.

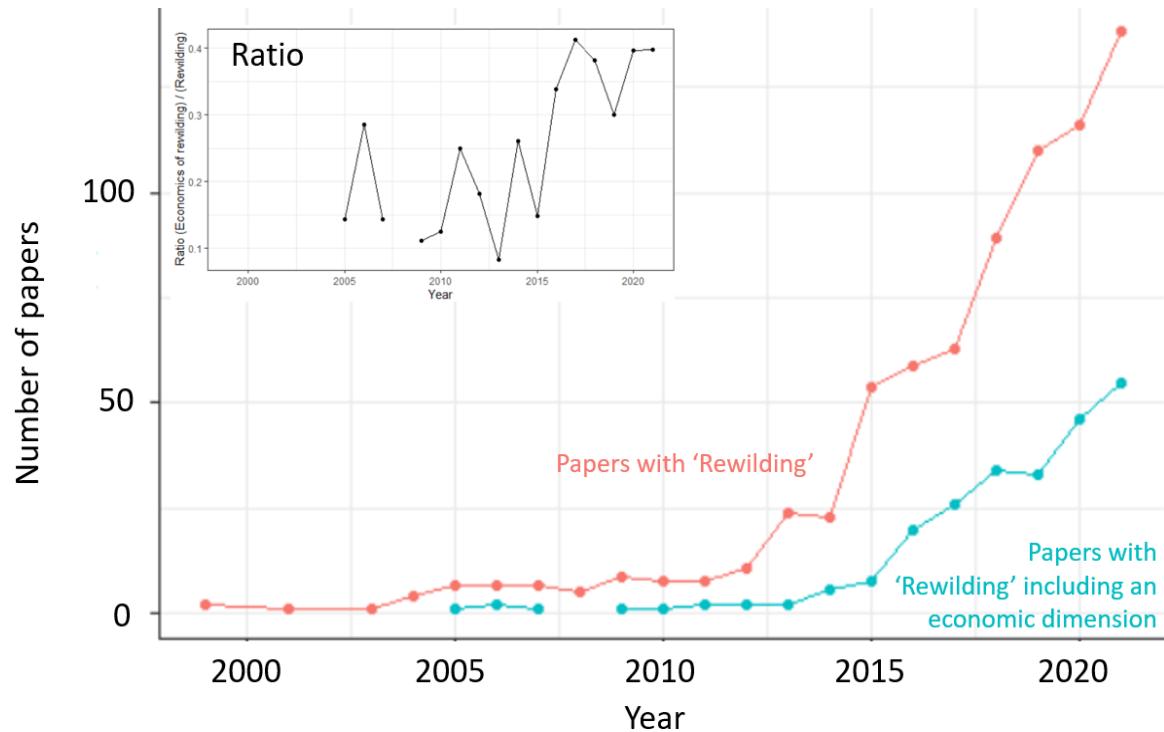


Figure 1: Number of English-language papers included in the review (Scopus and Web of Science queries; blue curve) and number of English-written references including 'rewild*' or 're-wild*' in their abstract, title or keywords (Scopus query, including book chapters; red curve). Top left panel shows ratio between the former and the latter.

Geographically speaking, Europe hosts the vast majority of study sites from papers addressing rewilding and economics (Figure 2), mostly thanks to case studies located in the UK (35 sites)

and in the Mediterranean Basin (16 sites for Spain, 10 for Italy). Other continents host study sites at a much lower extent, but in equal proportions, ranging from 4 studies (Australia and oceanic islands) to 12 (South America). Almost all studies refer to inland ecosystems (freshwater or terrestrial), with virtually no mention of marine rewilding (but see Van Katwijk et al., 2021).

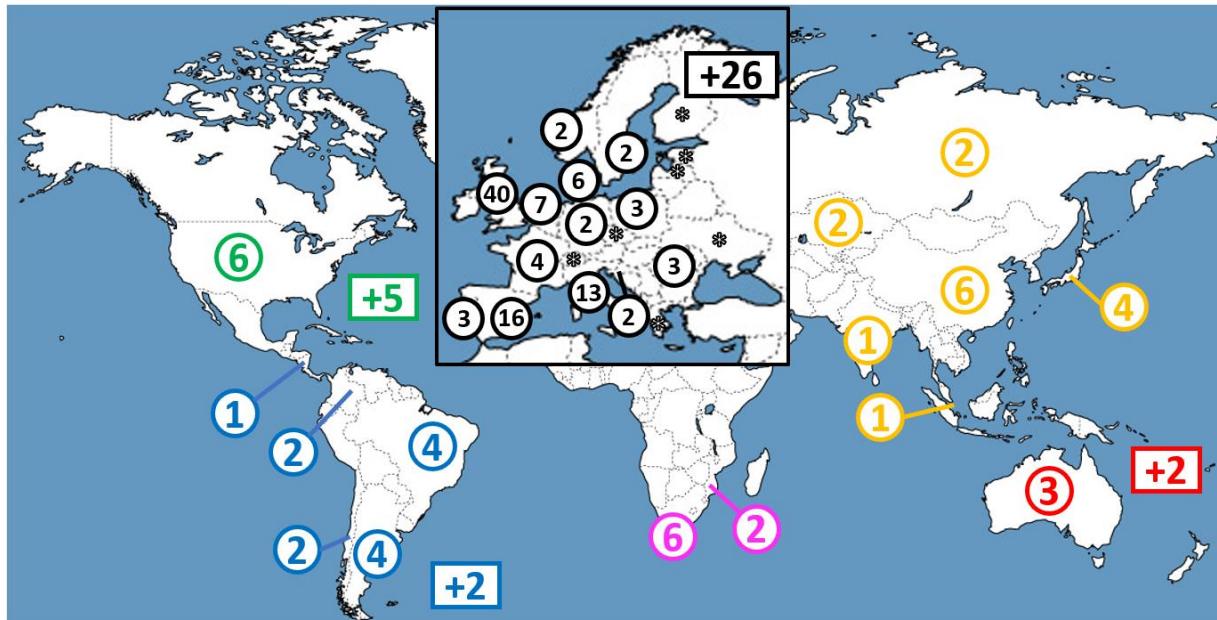


Figure 2: Number of study sites per country (circles) or continent (squares) in 196 spatially-explicit papers (including 44 opinion papers). Black: Europe (136 study sites), orange: Asia (16), blue: Latin America (15), green: North America (11), pink: Africa (8), red: Pacific islands and Indian Ocean (5). Asterisks in Europe means that there is one site mentioned in this country. An additional 18 papers cover larger scales (transcontinental to global) (not mentioned in this map).

Very few papers focus simultaneously on rewilding and economic dimensions (Figure 3), with 11 only giving a ‘central’ place to both issues. Conversely, a majority of papers give a marginal position to economic matters, generally mentioning the word once or twice (e.g., with ‘socio-economic concerns’). Of these, 44 references give rewilding an equally marginal importance.

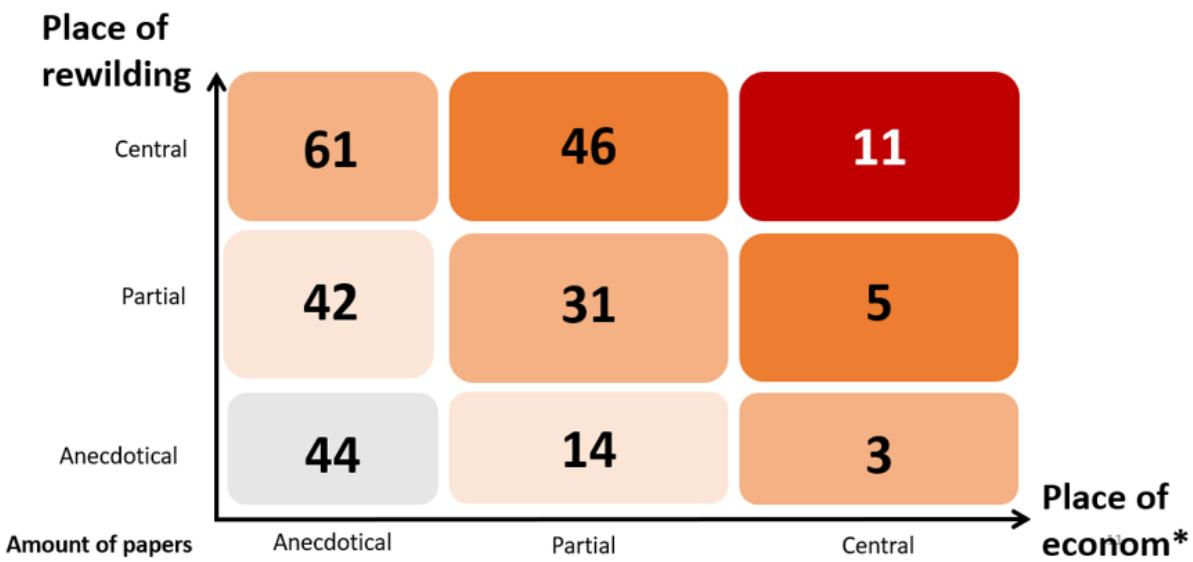


Figure 3: Centrality graph for rewilding / economic issues.

Within the remaining 213 papers (257 minus 44), few rely on economic theory (such as neoclassical economics, environmental economics, etc.) (5.06%) and/or mention economic tools (like taxes, cap and trade schemes, etc.) (10.5%). Most publications mention economic activities (sectors, projects, etc.), sometimes using indicators such as wealth (10.5%) and employment (5.45%). A significant share of the papers sample present economic drivers of passive rewilding (20.2%). Among them, 19.8% also mention the economic consequences of rewilding projects or dynamics while 27.2% are only focused on the consequences, with no mention of the economic causes of the rewilding (Table 1). Among the papers mentioning the economic consequences of the rewilding, half report only positive economic consequences with benefits for the tourism sector (24.5%) and to a lesser extent for hunting or farming activities (Table 2). An equal proportion of papers highlight negative outcomes (Table 1), however, often along positive ones (13.2%), due to human-wildlife conflicts or expected loss of employment.

Table 2: Main results of the analysis. Variables can have several values (*) and/or none (†), so that shares may sum above 100%, or below (the remaining being NA), respectively.

Attribute	Values (% of references, n=257)
Position of economy towards rewilding	Cause (20.2%) Consequence (27.2%) Both (19.8%) Unrelated (22.8%)

Economic approach ^{*,†}	Study-based (78.2%) Theory-based (5.06%) Instrument-based (10.5%)
Positive economic outcomes for rewilding [†]	+ (23.0%) ++ (10.5%) +++ (1.17%)
Economic sectors affected positively ^{*,†}	Tourism & Recreation (24.5%) Hunting & Wild meat sale (6.22%) Agriculture (2.72%) Management & Engineering (1.16%) Forestry (<1%) Fisheries (<1%)
Negative economic outcomes for rewilding ^{*,†}	- (17.1%) -- (2.72%) --- (0%)
Economic indicator ^{*,†}	Wealth (10.5%) Employment (5.45%) Investments (4.67%) Costs (4.67%)

Among 47 references mentioning tangible indicators of rewilding's economic causes and consequences on economic activities, only 20 papers quantify these properly, and half of these by quoting other studies (Table 3). They provide a vast diversity of values, both in terms of employment and monetary assessments, which cover costs (e.g., loss of livestock) and benefits (meat sales, income from visitors, etc.) as well as investments (for restoration, reintroductions, etc.) and avoided costs (e.g., fewer accidents due to vehicle collisions). This makes the aggregation of values into meaningful cost-benefit averages very difficult. Most studies either focus on large mammal species, usually ungulates or predators, or on specific ecosystems (wetlands, forests, etc.); they rarely cover both (i.e., refer to trophic rewilding). Governance is generally dependent on non-profit organizations (NGOs, foundations, etc.) or public entities (state agencies, protected areas).

Table 3: Economic indicators used in rewilding projects. NP: national park. (*): evaluation quoted from other reference(s).

Study object (species / habitat)	Location (country)	Indicator	Value	Reference
Fictive markets (ex-ante analyses)				
Reintroduction (<i>Lynx lynx</i>)	Lake District NP (UK)	Economic benefit over Cumbria*	£48.1M	Neilson (2019)
Reintroduction (<i>Lynx lynx</i>)	Lake District NP (UK)	Economic benefit over Cumbria*	£48.1M	Neilson (2019)
Reintroduction (<i>Lynx lynx</i>)	Lake District NP (UK)	Net economic benefit per household*	£78.98	Neilson (2019)
Reintroduction (<i>Lynx lynx</i>)	Lake District NP (UK)	Existence value per household*	£18.50	Neilson (2019)
Ecosystem restoration (Woodland, Bog)	(UK)	Cost*	£1.9 G	Selwyn (2021)
Reintroduction (<i>Bison bison</i> / Meadow)	Rosebud (USA)	Net profit (surplus bison)	\$300k-\$400k/y	Shamon et al (2022)
Reintroduction (<i>Castor fiber</i>)	(Scotland)	Worth to the local economy*	£2M	Brown et al (2011)
Ecosystem restoration (Rivers)	Border Meuse (The Netherlands)	Implementation cost	€550M	Jepson et al (2018)
Grazing with wild large herbivores (Wood- pasture)	Rebild Forest (Denmark)	Economic rent	\$217/y/ha	Schou et al (2020)
Grazing with wild large herbivores (Wood- pasture)	Nørlund Plantation (Denmark)	Economic rent	\$109/y/ha	Schou et al (2020)
Grazing with wild large herbivores (Wood- pasture)	Saltbæk Bay (Denmark)	Economic rent	\$95/y/ha	Schou et al (2020)
Grazing with wild large herbivores (Wood- pasture)	Mols Hills (Denmark)	Economic rent	\$150/y/ha	Schou et al (2020)
Observed transactions or markets (ex-post analyses): goods and services				
Reintroduction (<i>Canis lupus</i>)	Yellowstone NP (USA)	Total economic and social benefits*	\$6M-\$9M/y	Donlan et al (2006)
Reintroduction (<i>Canis lupus</i>)	Yellowstone NP (USA)	Cost to society*	\$0.5M- \$0.9M/y	Donlan et al (2006)
Reintroduction (<i>Bison bison</i> / Meadow)	Fort Belknap (USA)	Hunting license (non-tribal)	\$2k-\$7.5k	Shamon et al (2022)
Reintroduction (<i>Bison bison</i> / Meadow)	Fort Peck (USA)	Overall cost of a hunt	\$2.5k-\$5k	Shamon et al (2022)
Ecosystem restoration (Wetlands)	Kempen-Broek (The Netherlands)	Funding	€33.5M- €34.5M	Jepson et al (2018)

Study object (species / habitat)	Location (country)	Indicator	Value	Reference
Loans to rewilding-related enterprises	(Europe)	Turnover*	€1M	Jepson et al (2018)
Reintroductions, Ecosystem restoration (Wetlands)	Iberá NP (Argentina)	Investment*	1,5GPesos	Pettersson and De Carvalho (2021)
Wildlife tourism	(Finland)	Charge for high quality viewing opportunities*	€120-270	Bone (2018)
Wildlife tourism	(Sweden)	Charge for high quality viewing opportunities*	€200	Bone (2018)
Reintroduction (<i>Canis lupus</i>)	Yellowstone NP (USA)	Increase in visitor spending in the local economy*	\$35.5M	Bone (2018)
Reintroduction (Carnivores and herbivores)	Madikwe Game Reserve (South Africa)	Cost*	\$3M	Pringle (2017)
Using urban vacant land as "wilderness" (Forest)	Knoxville Urban Wilderness (USA)	Economic benefit*	\$8M/y	Zefferman et al (2018)
Deconstructing urban fabric (Coastal)	Saler's Devesa (Spain)	Total amount invested in rewilding action	€53.4M	Miralles I Garcia and Martinez Llorens (2020)
Reinvigorating disturbance regime (<i>Sus scrofa</i> / Forest)	Alladale Wilderness Reserve (Scotland)	Cost of using wild boar as a ground preparation tool	£184-£1961/ha	Sandom et al (2013)
Reintroduction (<i>Dasyprocta leporina</i> / Forest)	Tijuca National Park (Brasil)	Cost for releasing animals in the wild and monitoring the population*	\$6300/y	Fernandez et al (2017)
Reintroduction (<i>Panthera pardus</i>)	Eastern Cape Province (South Africa)	Estimated loss (Ostrich depredation)	\$10.5k-\$13.9k	Banasiak et al (2021)
Reintroduction (<i>Panthera pardus</i>)	Eastern Cape Province (South Africa)	Estimated financial loss (Goat depredation)	\$5.7k	Banasiak et al (2021)
Reintroduction (<i>Acynonyx jubatus</i>)	Eastern Cape Province (South Africa)	Total value lost (Sheep depredation)	\$3.2k	Banasiak et al (2021)
Observed transactions or markets (ex-post analyses): Credits				
Partial rewilding schemes (Groves)	Andalusia (Spain)	Willingness to accept	€833/y/ha	Granado-Diaz et al (2022)
Complete rewilding schemes (Groves)	Andalusia (Spain)	Willingness to accept	€1187/y/ha	Granado-Diaz et al (2022)
Loans to rewilding-related enterprises	(Europe)	New jobs*	22	Jepson et al (2018)

Study object (species / habitat)	Location (country)	Indicator	Value	Reference
Spontaneous comeback, Reintroduction (<i>Canis lupus</i>)	(Europe)	Compensation, Preventive measures*	€4.15M	Navarro and Pereira (2012)
Functioning of NGO (Rewilding Argentina)	(Argentina)	Annual NGO income	\$19.7k	Jimenez and Basurto (2022)
Spontaneous comeback, Reintroduction (<i>Sus scrofa</i>)	La Spezia Province (Italy)	Total allocation to farmers who have sustained damage (2007-2010)	€214k	Hearn et al (2014)
Spontaneous comeback, Reintroduction (<i>Sus scrofa</i>)	La Spezia Province (Italy)	Financial aid for protective measures (2007-2010)	€273k	Hearn et al (2014)
Ecosystem restoration (Rivers)	(Denmark)	Participant WTP for wild marshes	96.00 €	Giergiczny et al (2021)
Ecosystem restoration (Rivers)	(Germany)	Participant WTP for wild marshes	88.00 €	Giergiczny et al (2021)
Ecosystem restoration (Rivers)	(Poland)	Participant WTP for wild marshes	106.00 €	Giergiczny et al (2021)
Observed transactions or markets (ex-post analyses): Jobs				
Reintroductions, Ecosystem restoration (Rivers)	Gelderse Poort (The Netherlands)	New jobs*	200	Jepson et al (2018)
Functioning of NGO (Rewilding Argentina)	(Argentina)	NGO employees	116	Jimenez and Basurto (2022)

A few papers further provide economic quantification, for rewilding initiatives or situations, in a wide variety of geographical and ecological contexts (Box 1). Their minimal share in the overall corpus (7.8%) questions the very robustness of economic assertions provided in the remaining 237 references, often without reference to existing data. Surprisingly, quantitative indicators such as ecosystem services (Navarro and Pereira, 2012) or nature's contributions to people (Pascual-Rico et al., 2021) are often evoked, but rarely quantified. Such a fragile basis isn't surprising for a conservation topic, with e.g., remarkably few references gathered by De Groot et al. (2013) on the 'economics of restoration', and thus limited quantification (but see BenDor et al., 2015). Alternatively, economic data underlying our corpus may stem from studies that don't use the term rewilding (at least in abstracts, as queried here), or from reports in the gray literature, both overlooked here (but see for instance Newton et al. 2021 and Rewilding UK 2019). This is supported by the high proportion of quotations among quantifications reported in Table 2. Only half of papers show self-created values.

Box 1 – Quantifying the economics of rewilding: four contrasted case studies

Few studies from the scientific literature go as far as quantifying themselves rewilding economic inputs and outputs, either through interviews, modeling, or experiments. Hence, robust monetary assessments are precious and deserve careful attention.

Sandom et al. (2013) investigated introduced Wild Boars (*Sus scrofa*) in Scottish heathlands (1), to compare their potential for enhancing forest regeneration with mechanical options (£60-£350/ha). Rooting by Wild Boar needs higher investment (£184-£1,961/ha/individual) due to fixed costs (e.g. fencing and transport), however, with co-benefits (e.g. tourism or regulating services) and possible optimization.

Using contingent valuation methods, Granado-Diaz et al. (2022) assessed farmers' willingness to accept (WTA) rewilding schemes in mountain olive groves of Andalusia (2). WTAs for sustainable farming practices (833€/ha/year) and for complete cessation of harvests (1187€/hectare/year) increase with farm yield (i.e. opportunity costs), but could be lowered through diversification (e.g. ecotourism).

Schou et al. (2020) performed ex-ante private cost-benefit analyses in four Danish reserves (3), to compare agricultural and forest production with alternative scenarios (year-round grazing, rewilding). All management options yield negative economic rent, highlighting the need for subsidies; in two sites, the switch to rewilding outperforms the baseline by lowering opportunity costs.

In the Northern Great Plains of the USA (4), Shamon et al. (2022) gather evidence of the ecological and economic opportunity to restore American Bison (*Bison bison*) populations. In four Native Americans reservations, operating costs are offset through the sale of culled individuals (ca. \$750-\$1,000/bison/year), hunting licenses (\$2,000-\$7,500/year) and trophy auctions (over \$5,000).

These studies are somehow representative of the overall rewilding literature. Two involve wild ungulates widely recognized as ecosystem engineers (1,4), while the two others focus on switching from agricultural to rewilding land use models, providing several alternative scenarios (2,3). All three European studies, while remaining theoretical, compare rewilding potential with alternative management options for landowners and/or managers (1,2,3). Thus, they rightfully claim to fuel design of future subsidy regimes, either at the national (1) or European (2,3) scale.



From top to bottom, left to right: (1) Wild boar in Alladale Wilderness Reserve, Scotland, UK (credits: Alladale Wilderness Reserve); (2) Mountain olive groves in Los Pedroches, Cordoba Province, Spain (credits: Rafa Sánchez); (3) Marshes around Saltbæk Bay, Western Zealand, Denmark (credits: SemiAquaticLife); (4) Buffalos in Fort Belknap Reservation, Montana, USA (credits: Fort Belknap Community Economic Development Corporation).

Discussion

While our review omits gray literature and publications in other languages than English, it offers an unprecedented appraisal of the economic dimensions of rewilding in the peer-reviewed English-language literature. Through selected variables and careful screening, we attempt to synthesize the major trends provided by this corpus of literature and illustrate the economic scope of studies that explicitly refer to rewilding, although they don't always define it. We cannot, however, pretend to inform the general literature on the economics of rewilding as this would have required retrieving publications that cover initiatives that could be defined as rewilding but were not labeled in this way by their authors, either because they occurred prior to the term's adoption (e.g. economic analyses of wildlife comeback such as the Yellowstone wolf reintroduction - [Soulé and Noss 1998](#)), or use different terminology such as 'passive restoration' ([Rohr et al. 2018](#)) or even rural abandonment ([Gellrich et al 2007](#)). This is very difficult, if not impossible, considering the vast plurality (and even "fuzziness") of rewilding definitions ([Gould et al., 2019](#)). While some ecologists highlight that rewilding is a "new, poorly defined term that has the potential to replace well-established scientific practice" ([Gould et al. 2019, p.258](#)), it seems to us the socio-economic implications of the concept and its practice deserve particular attention given the role given to non-human agency. Our review is a first step in that direction and we discuss our findings below.

Literature content: what economic knowledge does the rewilding literature provide?

The share of papers on rewilding that address economic aspects has increased sharply in recent years, reaching 40% of the overall rewilding literature. This proportion stands remarkably high, at least compared to the neighboring field of "restoration economics" (Iftekhar and Polyakov 2021).

This result is very surprising since the concept of rewilding can be considered to be opposed to what is widely labelled as "economic development". Indeed, mainstream theories of economic development are based on expanding access to (and/or control over) natural resources and phenomena to achieve human goals. Similarly, the idea of "wilderness" stands opposite to that of "civilization", at least since the 17th century enlightenment. This counterintuitive result can be explained by two main hypotheses. The first is that rewilding's open-ended unpredictability and systemic dimensions, as opposed to classical ecological restoration, may call for studies overpassing disciplinary boundaries, beyond ecological sciences. The second is that rewilding's theoretical opposition with economic development and civilizational norms generates more

concern and opposition than restoration, which has driven more authors to consider its economic (and social and political) dimensions. This is compounded by the fact that restoration initiatives typically aim for landscape-level changes (e.g., the home range of large mammal species) which would affect many different sectors already using these landscapes.

These trends hide a high proportion of rewilding studies that only focus marginally on economics. Less than 8% of the reviewed papers give economics a central position. The growth in publications that refer to economics or the economy appears to owe more to box-ticking in opinion or ecological case studies than a stabilized or even emerging field of research. This “sprinkling” of economics is moreover based on a wide array of approaches, ranging from the economic roots of the land abandonment to the econometric modeling of rewilding impacts. Some deep trends emerge in our corpus, and a few papers do investigate the economics of rewilding more seriously, either looking at financing mechanisms ([Jepson 2022](#)) or at detailed consequences ([Donlan et al. 2006](#), [Pettersson and de Carvalho 2020](#)).

In spite of the above, rewilding is often presented as congruent with economic development ([Navarro and Pereira 2012](#), [Van der Zanden et al. 2017](#), [Gowdy 2020](#), [Martin et al. 2021](#)), rather than opposed to it ([Dolton-Thornton 2021](#)). Nearly half of studies refer to the economic rationale of rewilding, especially in rural Europe where demographic decline and agricultural abandonment have been pervasive over past decades, due to a variety of local and global socio-economic drivers ([Navarro and Pereira 2012](#), [Ceausu et al. 2015](#), [Pieck 2019](#)). Depending on definitions, these trends are themselves depicted as a form of (passive) rewilding ([Cortes-Avizanda et al. 2016](#), [Novak et al. 2020](#)), or as its prerequisite only ([Lorimer and Driessen 2016](#), [Quintas-Soriano et al. 2022](#)). Among its most noteworthy processes, passive rewilding includes forest regrowth ([Sangüesa-Barreda et al. 2020](#)) and/or large mammal comeback ([Hinojosa et al. 2018](#)). Authors alternatively defend neutral ([Cortes-Avizanda et al. 2016](#), [Meyfroidt et al. 2016](#), [Baumann et al. 2020](#), [Latocha 2020](#)), favorable (e.g., [Pellis 2019](#)) or critical positions (e.g., [Krauß and Olwig 2018](#), [Garcia-Ruiz et al. 2020](#)) onto this phenomenon.

Several economic sectors show downstream benefits from rewilding, among which tourism earns the most dedicated studies ([Hall 2019](#), [Clark and Nyaupane 2020](#)). Quite straightforwardly, restored populations of charismatic mammals indeed generate employment through increases in visitor numbers, as observed in Yellowstone ([Donlan et al. 2006](#)) or Swiss ([Perino et al. 2019](#)) National Parks. Wildlife-based tourism ([Acha and Newing 2015](#)) may help limit economic decline in rural regions, either by attracting exterior sponsorship ([Jones and Comfort 2020](#), [Pettersson and de Carvalho 2020](#)), or by complementing ([Brook 2018](#)) and

stabilizing (Hoogendoorn et al. 2018) local incomes. Accordingly, numerous studies present rewilding-based tourism as a way to improve (Lehmann 2021) or “rejuvenate” (Tanasescu 2017) local economies, even in urban environments (Kaae et al. 2019). Nature-based tourism appears to be central in new “nature-based economies” promoted by rewilders (Jepson et al. 2018).

Except in Scotland (Deary and Warren 2017), hunting also prevails as a rewilding co-benefit (Pascual-Rico et al. 2020). Restoring megafauna, e.g., deer (Louys et al. 2014), camelids (Lindon and Root-Bernstein 2015) or predators (Lennox et al. 2018) could indeed help fill the demand for wild meat (Speed et al. 2019) and/or trophy hunting (Schweiger and Svenning 2020). Some authors further associate people’s raising interest for wild food in forests (Wiersum 2017, Frei et al. 2020) with complementary economic outcomes for rewilding. As an example, hunting motivated farm conversion to game ranches in South Africa (Cromsigt et al. 2018), or wild boar releases in northern Italy (Hearn et al. 2014) — also raising tensions with agricultural production.

Rewilding’s relationship to agriculture appears more complex throughout the literature. Some authors point their intrinsic compatibility (Hall 2018) and synergies (Hall and Bunce 2019), insisting on benefits such as pest control by predators (Sweeney et al. 2019), carrion removal by scavengers (Delgado-Gonzalez et al. 2022), or meat production from semi-wild grazers (Gordon et al. 2021). The vast majority of studies, however, highlight strong tensions between farming and rewilding (Barnaud and Couix 2020, Schmitz et al. 2021), relating to the land sharing – land sparing debate (Merckx and Pereira 2014). At small scales, large mammal comeback may indeed threaten farm viability, either through direct losses from predation (Doherty and Ritchie 2017, Lennox et al. 2018) or crop damages (Hearn et al. 2014, Subalusky et al. 2021), or indirectly through the need to prevent them, e.g. with fencing (Keulartz 2016). Wildlife conflicts and harsh economic conditions fuel the fear of a vicious circle of abandonment (Nattrass et al. 2020), which would threaten the very existence of some traditional practices (Schmitz et al. 2021) and the landscapes they contribute to shaping (Garcia-Ruiz et al. 2020). As a result, local communities regularly express distrust towards rewilding, either for its distance to their interests (Deary and Warren 2019), or conversely for its doubtful economic promises (Van der Zanden et al. 2017, Vasile 2018, Barnaud and Couix 2020). This social and economic context regularly stands as the limiting factor for implementing and up-scaling rewilding (Lorimer et al. 2015, Lawton 2018, Rippa 2021).

European rewilders often discuss the key role of agricultural subsidies (Ayres 2013, Ceausu et al. 2015, Schou et al. 2020), which they perceive both as major funding opportunities (Merckx and Pereira 2014), and as adverse policies when supporting extensive (Merckx and Pereira 2014, Lorimer et al. 2015) or intensive (Segar et al. 2021) farming practices. Recent publications identify the post-2020 Common Agricultural Policy (CAP) as an opportunity to deploy new nature-friendly subsidies in the European Union (Recio et al. 2020), as in post-Brexit UK (Thomas 2022), without reaching consensus as to their design: they could support small-scale intensification (Merckx and Pereira 2014) or year-round grazing (Schou et al. 2020), and help farmers coexist with predators (Hinojosa et al. 2018) or conversely help to limit further rewilding (Lasanta 2019).

Tourism opportunities and threats to agriculture resume the overall dichotomy in the literature as to rewilding's economic outcomes, often contrasted in single papers (Lasanta 2019, Coz and Young 2020, Bruno et al. 2021, Pascual-Rico et al. 2021, Subalusky et al. 2021). For other economic issues (e.g. wildlife-car collisions or wildfire risks), rewilding may stand alternatively as a driver (Pascual-Rico et al. 2021, Kiziridis et al. 2022) or a hindrance (Neilson 2019, Rouet-Leduc et al. 2021), depending on the focal species or processes. Such balance helps explain why policymakers hesitate as to the best management option for abandoned landscapes (Lasanta et al. 2015). Interestingly, Spain and the UK, two European countries concentrating most reviewed studies – engage in distinct approaches towards this duality. While Spain faces spontaneous wildlife comeback following extensive “passive rewilding” (Pascual-Rico et al. 2020, Schmitz et al. 2021), British stakeholders commit more and more to “active” rewilding through willful abandonment of farming and large (semi-wild) mammal introductions (Johnson and Greenwood 2019, Coz and Young 2020). Finally, costs and uncertainties may reduce the interest in rewilding by landowners (Toledo et al. 2011, Klaar and Carver 2020) and risk-mitigating sectors called upon as investors such as banks and insurers (Root-Bernstein et al. 2017). This contributes to making funding a critical issue for rewilding (Zamboni et al. 2017, Jepson et al. 2018), as often in conservation.

Theoretical and practical obstacles for rewilding economics

The relative paucity of the field of ‘rewilding economics’ may stem from the research communities involved. The rewilding concept emerged recently, developing quickly from 1998 onwards (Jørgensen 2015): it may simply be a matter of time for it to move beyond the conservation community both in academia and among practitioners, and so for its economic

dimension to attain maturity. But its emphasis on giving up management targets (although debated, see [Gross 2014](#)) also diverges profoundly from the nature of economics (*oikos nomos*). Such unsolved epistemic incompatibility may have further delayed appropriation of the rewilding concept by social scientists.

In the same vein, etymologically, the ‘wild’ is something uncultivated, untamed, undomesticated, uncontrolled, that is “not worked by man”. Therefore, rewilding goes against shaping nature to humans’ will and needs, and against what has been guiding most human societies since the neolithic revolution (~12 000 years ago). This is even more radical than advocating for “degrowth”, which questions a key goal of mainstream economic policies that has been dominant for only 300 years!

The geographical bias in our corpus reinforces this conjecture. North America, although hosting a majority of trophic rewilding studies ([Svenning et al. 2016](#)), stands here largely underrepresented as compared to Europe. Yet, rewilding was invented in the USA around the “Cores, Corridors and Carnivores” tryptic (following [Soulé and Noss 1998](#)), thus relying on vast areas of wilderness with few to no human activities. Apart from early developments of “Pleistocene rewilding” ([Donlan et al. 2006](#)), this didn’t trigger a critical need to identify wildlife-based economic opportunities (‘benefits’), nor the necessity to prevent possible conflicts (“costs”), e.g. with farming (notwithstanding the existing predation on livestock, see [Clark and Nyaupane 2020](#)). In contrast, within highly anthropogenic landscapes, European reframing of rewilding in the 2010s ([Barraud and Périgord 2013](#), [Barnaud and Couix 2020](#)) had no choice but to account for people’s livelihoods and local economies, either as a justification for rewilding ([Navarro and Pereira 2012](#)), or as potential conflicting activities ([Schmitz et al. 2021](#)). This probably prevented previous economic advances on parallel topics in North America, as happened around the “economics of restoration” ([Blignaut et al. 2014](#), [BenDor et al. 2015](#)), from supporting the emergence of related discipline around rewilding in Europe. The continent’s high human density and intense competition for land, with several studies counted several times because they spanned multiple countries, completes the explanation for Europe’s over-representation in our dataset.

Further explanations may be found in the rewilding concept itself, both in its semiology and ethical basis. First, authors regularly point out ([Pettorelli et al. 2018](#), [Holmes et al. 2019](#)) and criticize ([Nogués-Bravo et al. 2016](#)) its plurality of definitions, which makes it a “plastic” ([Jørgensen 2015](#)) or even “fuzzy” ([Hayward et al. 2019](#)) term. Accordingly, rewilding can be hard to distinguish from some kinds of restoration ([Van der Zanden et al. 2017](#)), or simple land

abandonment, revealing opposing views and contradictions among its advocates (Gross 2014). Such discrepancies may prevent the emergence of a unified literature, as suggested e.g., by our first and second exclusion criteria: numerous “stowaway papers” used rewilding in their keywords only, presumably because of its trendiness, while its polysemy brought out-of-scope papers arguing e.g., for “rewilding our diet” or “rewilding crops”. Reasonable hope lies in IUCN’s past and present work to build a consensus definition for rewilding (Pettorelli, *comm. pers.*), paving the way for its extension e.g., in the economic, social and cultural realms.

Second, ethical divides common to many conservation topics affect rewilding as well. Its initial emphasis on nature’s intrinsic values (Soulé and Noss 1998, Hintz 2007) conflicted indeed with the utilitarian basis of economics (Carver 2016), including the concept of ecosystem services (Daily 1997). This has limited anthropocentric views, and thus economic literature, about rewilding (Brown 2011, Lorimer and Driessen 2016). Accordingly, the early focus of European rewilding proponents of ecosystem services (Navarro and Pereira 2012), although unfollowed, earned fierce critiques in academia (Dempsey 2021), which in turn claimed e.g., for a “wild and biodiverse” approach (Genes et al. 2019). Sometimes criticized as misanthropic by local communities (Deary and Warren 2019), this view raised in turn proposals of livestock-based “rewilding lite” approaches with touristic and agricultural co-benefits, as opposed to “rewilding max” (Gordon et al. 2021).

Besides, many condemn rewilding as a figure of “ecomodernism” (Lorimer and Driessen 2016), “neoliberal natures” (Neilson 2019), “privatization of nature” (Koninx 2018), “neoliberal capitalism” (Peeren 2019), or “environmental financialization” (Vasile 2018). Although common in ecological economics, such critiques focus on rewilding’s claimed cost efficiency (Hansen et al. 2010, Sandom et al. 2013, Brown et al. 2018, Konvička et al. 2021), which opens avenues for reductions in subsidies (Lorimer and Driessen 2014) and conservation investments (Lorimer et al. 2015), or for market-based economies (Vasile 2018). Even rewilding advocates perceive the “market-based” economic approach to conservation, which came to be in the 1980s, as foreign to rewilding, which emerged in the 2010s (Jepson 2019, Macé 2014, Murray 2017). Some nuanced views point a difference between rewilding proponents that support capitalism (e.g., through the use of carbon credits to scale-up rewilding) and those that oppose it (e.g. using private lands for public enjoyment and public goods) (Selwyn 2021). In the UK, Wynne-Jones et al. (2020) point to the risk of a schism between market oriented rewilders and those that adopt a “more-than-economic” vision.

Finally, some key questions emerge throughout literature for future economic research and action, in order to successfully implement and scale-up rewilding. They can be grouped into three topics:

- **Planning:** how to overcome rewilding’s intrinsic open-endedness when accounting for costs and benefits? Under which framework should one quantify its inputs and outputs, as compared to other approaches such as conservation and restoration planning?
- **Feasibility:** are “nature-based economies” truly feasible in modern societies, given land ownership structures (private property) and the multi-level governance of wildlife and ecosystems (roles and responsibilities for management, liabilities for damage, etc.), and the democratic empowerment of stakeholders with conflicting views (human rights)?
- **Equity:** how to guarantee a fair distribution of rewilding costs and benefits among local communities and other stakeholders, considering they often have diverging interests and expectations?

Conclusion

Our study helps unveil the content of over 250 references on economics and rewilding. Although this represents a high proportion of total rewilding references, only a few papers truly deal with rewilding economics. In our opinion, such paucity and discrepancy of approaches do not suffice to fulfill the gaps identified earlier within rewilding academic literature ([Lorimer et al. 2015](#), [Pettorelli et al. 2018](#)). While some studies evoke the socio-economic context in which rewilding takes place, a majority of authors prefer to depict the economic outcomes of rewilding instead. Mostly European, these studies highlight benefits of wildlife comeback through tourism or hunting, and propose to resolve possible conflicts with agriculture through new subsidy regimes. Only a few studies quantify such outcomes properly in economic terms.

Such paucity is surprising as interest in rewilding grows ([Svenning et al. 2016](#), [Pettorelli et al. 2018](#)), powered by money-constrained organizations such as NGOs ([Jones and Comfort 2020](#), [Pettersson et al. 2021](#)) and public agencies ([Miralles I Garcia and Martinez Llorens 2020](#)). Among them, Rewilding Europe has made livelihood benefits from rewilding a core component of its strategy ([Rewilding Europe 2021](#)). It also seems paradoxical, considering the inter- ([Swanson et al. 2021](#)) and transdisciplinary ([Carver et al. 2021](#)) dimensions of the rewilding concept. Besides, such a literature gap may threaten the very credibility of rewilding potential as the basis for “nature-based economies” ([Jepson et al. 2018](#), [Segar et al. 2021](#)) that would

shift local economies from farming to nature tourism, especially in remote areas (Lorimer et al. 2015, Neilson 2019). A weak evidence base could prevent rewilding business models from emerging, spreading and going to scale (Jepson et al. 2018).

The potential benefits of rewilding initiatives, and their corollary costs of human-wildlife conflicts (Svenning et al. 2016, Recio et al. 2020), should motivate tailored studies of rewilding economic inputs and outputs. This has brought many authors — whether promoting (Pettorelli et al. 2018) or vilifying (Nogues-Bravo et al. 2016) the very concept — to call for proper economic assessments of rewilding initiatives (Brown et al. 2011, Lorimer et al. 2015, Ockendon et al. 2018, Trouwborst 2021). Our findings can only underline the importance of carrying out such assessments and for rewilding initiatives to properly quantify their economic outcomes (e.g., for jobs, incomes).

References

- Acha, A., Newing, H.S., 2015. Cork Oak Landscapes, Promised or Compromised Lands? A Case Study of a Traditional Cultural Landscape in Southern Spain. *Hum Ecol* 43, 601–611. <https://doi.org/10.1007/s10745-015-9768-7>
- Ando, A.W., Langpap, C., 2018. The Economics of Species Conservation 27.
- Ansell, D., Freudenberger, D., Munro, N., Gibbons, P., 2016. The cost-effectiveness of agri-environment schemes for biodiversity conservation: A quantitative review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 225, 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.04.008>
- Aronson, J., Blignaut, J.N., Milton, S.J., Le Maitre, D., Esler, K.J., Limouzin, A., Fontaine, C., de Wit, M.P., Mugido, W., Prinsloo, P., van der Elst, L., Lederer, N., 2010. Are Socioeconomic Benefits of Restoration Adequately Quantified? A Meta-analysis of Recent Papers (2000-2008) in Restoration Ecology and 12 Other Scientific Journals. *Restoration Ecology* 18, 143–154. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00638.x>
- Banasiak, N.M., Hayward, M.W., Kerley, G.I.H., 2021. Emerging Human–Carnivore Conflict Following Large Carnivore Reintroductions Highlights the Need to Lift Baselines. *African Journal of Wildlife Research* 51. <https://doi.org/10.3957/056.051.0136>
- Barnaud, C., Couix, N., 2020. The multifunctionality of mountain farming: Social constructions and local negotiations behind an apparent consensus. *Journal of Rural Studies* 73, 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2019.11.012>
- Barnaud, C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., McKee, A., Reyes, J., Sirami, C., Eastwood, A., 2021. Is forest regeneration good for

- biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate. *Environmental Science & Policy* 120, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2021.02.012>
- Barraud, R., Périgord, M., n.d. Rewilding Europe: A Renewal of Natural Heritage-making? 17.
- Baumann, M., Kamp, J., Pötzschner, F., Bleyhl, B., Dara, A., Hankerson, B., Prishchepov, A.V., Schierhorn, F., Müller, D., Hölzel, N., Krämer, R., Urazaliyev, R., Kuemmerle, T., 2020. Declining human pressure and opportunities for rewilding in the steppes of Eurasia. *Divers Distrib* 26, 1058–1070. <https://doi.org/10.1111/ddi.13110>
- BenDor, T., Lester, T.W., Livengood, A., Davis, A., Yonavjak, L., 2015. Estimating the Size and Impact of the Ecological Restoration Economy. *PLoS ONE* 10, e0128339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128339>
- Blignaut, J., Aronson, J., de Wit, M., 2014. The economics of restoration: looking back and leaping forward: The economics of restoration. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1322, 35–47. <https://doi.org/10.1111/nyas.12451>
- Bone, J., 2018. Rediscovering the ‘Noble Savage’: The Rewilding Movement and the Re-Enchantment of the Scottish Highlands. *Scottish Affairs* 27, 465–485. <https://doi.org/10.3366/scot.2018.0258>
- Brook, I., 2018. Restoring or Re-storying the Lake District: Applying Responsive Cohesion to a Current Problem Situation. *environ values* 27, 427–445. <https://doi.org/10.3197/096327118X15251686827750>
- Brown, A.G., Lespez, L., Sear, D.A., Macaire, J.-J., Houben, P., Klimek, K., Brazier, R.E., Van Oost, K., Pears, B., 2018. Natural vs anthropogenic streams in Europe: History, ecology and implications for restoration, river-rewilding and riverine ecosystem services. *Earth-Science Reviews* 180, 185–205. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.02.001>
- Brown, C., Mcmorran, R., Price, M.F., 2011. Rewilding – A New Paradigm for Nature Conservation in Scotland? *Scottish Geographical Journal* 127, 288–314. <https://doi.org/10.1080/14702541.2012.666261>
- Bruno, D., Sorando, R., Álvarez-Farizo, B., Castellano, C., Céspedes, V., Gallardo, B., Jiménez, J.J., López, M.V., López-Flores, R., Moret-Fernández, D., Navarro, E., Picazo, F., Sevilla-Callejo, M., Tormo, J., Vidal-Macua, J.J., Nicolau, J.M., Comín, F.A., 2021. Depopulation impacts on ecosystem services in Mediterranean rural areas. *Ecosystem Services* 52, 101369. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101369>
- Calleja, J.A., Escolà, M., Carvalho, J., Forcadell, J.M., Serrano, E., Bartolomé, J., 2019. Cattle Grazing Fails to Control Shrub Encroachment in Mediterranean Landscapes. *Rangeland Ecology & Management* 72, 803–811. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2019.04.005>

- Carver, S., Convery, I., Hawkins, S., Beyers, R., Eagle, A., Kun, Z., Van Maanen, E., Cao, Y., Fisher, M., Edwards, S.R., Nelson, C., Gann, G.D., Shurter, S., Aguilar, K., Andrade, A., Ripple, W.J., Davis, J., Sinclair, A., Bekoff, M., Noss, R., Foreman, D., Pettersson, H., Root-Bernstein, M., Svenning, J., Taylor, P., Wynne-Jones, S., Featherstone, A.W., Fløjgaard, C., Stanley-Price, M., Navarro, L.M., Aykroyd, T., Parfitt, A., Soulé, M., 2021. Guiding principles for rewilding. *Conservation Biology* 35, 1882–1893. <https://doi.org/10.1111/cobi.13730>
- Ceauşu, S., Hofmann, M., Navarro, L.M., Carver, S., Verburg, P.H., Pereira, H.M., 2015. Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology* 29, 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/cobi.12533>
- Clark, C., Nyaupane, G.P., 2020. Connecting landscape-scale ecological restoration and tourism: stakeholder perspectives in the great plains of North America. *Journal of Sustainable Tourism* 1–19. <https://doi.org/10.1080/09669582.2020.1801698>
- Cortés-Avizanda, A., Blanco, G., DeVault, T.L., Markandya, A., Virani, M.Z., Brandt, J., Donázar, J.A., 2016. Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Front Ecol Environ* 14, 191–199. <https://doi.org/10.1002/fee.1257>
- Costanza, R., Limburg, K., n.d. ITThe value of the world's ecosystem 8.
- Coz, D.M., Young, J.C., 2020. Conflicts over wildlife conservation: Learning from the reintroduction of beavers in Scotland. *People and Nature* 2, 406–419. <https://doi.org/10.1002/pan3.10076>
- Cromsigt, J.P.G.M., te Beest, M., Kerley, G.I.H., Landman, M., le Roux, E., Smith, F.A., 2018. Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy? *Phil. Trans. R. Soc. B* 373, 20170440. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0440>
- Deary, H., Warren, C.R., 2019. Trajectories of rewilding: A taxonomy of wildland management. *Journal of Environmental Planning and Management* 62, 466–491. <https://doi.org/10.1080/09640568.2018.1425134>
- Dempsey, B., 2021. Understanding conflicting views in conservation: An analysis of England. *Land Use Policy* 104, 105362. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2021.105362>
- Doherty, T.S., Ritchie, E.G., 2017. Stop Jumping the Gun: A Call for Evidence-Based Invasive Predator Management: Rethinking invasive predator management. *CONSERVATION LETTERS* 10, 15–22. <https://doi.org/10.1111/conl.12251>
- Dolton-Thornton, N., 2021. Rewilding and repeopling in Scotland: Large-scale land managers' perspectives and practices. *Journal of Rural Studies* 86, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2021.05.010>

- Drechsler, M., 2022. The hitchhiker's guide to generic ecological-economic modelling of land-use-based biodiversity conservation policies. *Ecological Modelling* 22.
- Drechsler, M., Johst, K., Wätzold, F., 2017. The cost-effective length of contracts for payments to compensate land owners for biodiversity conservation measures. *Biological Conservation* 207, 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.01.014>
- Duke, J.M., 2013. Cost-effective conservation planning: Lessons from economics. *Journal of Environmental Management* 8.
- Fernandez, F.A.S., Rheingantz, M.L., Genes, L., Kenup, C.F., Galliez, M., Cezimbra, T., Cid, B., Macedo, L., Araujo, B.B.A., Moraes, B.S., Monjeau, A., Pires, A.S., 2017. Rewilding the Atlantic Forest: Restoring the fauna and ecological interactions of a protected area. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15, 308–314. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.09.004>
- Frei, T., Derks, J., Rodríguez Fernández-Blanco, C., Winkel, G., 2020. Narrating abandoned land: Perceptions of natural forest regrowth in Southwestern Europe. *Land Use Policy* 99, 105034. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.105034>
- García-Jiménez, R., 2021. Economic valuation of non-material contributions to people provided by avian scavengers: Harmonizing conservation and wildlife-based tourism. *Ecological Economics* 9.
- García-Ruiz, J.M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., Álvarez-Farizo, B., 2020. Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land Use Policy* 99, 104850. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104850>
- Garrido, P., Edenuis, L., Mikusiński, G., Skarin, A., Jansson, A., Thulin, C.-G., 2021. Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio* 50, 101–112. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01320-0>
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., & Zimmermann, N. E. (2007). Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1–4), 93–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.001>
- Genes, L., Svenning, J.-C., Pires, A.S., Fernandez, F.A.S., 2019. Why we should let rewilding be wild and biodiverse. *Biodivers Conserv* 28, 1285–1289. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01707-w>
- Gordon, I.J., Manning, A.D., Navarro, L.M., Rouet-Leduc, J., 2021a. Domestic Livestock and Rewilding: Are They Mutually Exclusive? *Front. Sustain. Food Syst.* 5, 550410. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.550410>

- Gordon, I.J., Pérez-Barbería, F.J., Manning, A.D., 2021b. Rewilding Lite: Using Traditional Domestic Livestock to Achieve Rewilding Outcomes. *Sustainability* 13, 3347. <https://doi.org/10.3390/su13063347>
- Gowdy, J., 2020. Our hunter-gatherer future: Climate change, agriculture and uncivilization. *Futures* 115, 102488. <https://doi.org/10.1016/j.futures.2019.102488>
- Granado-Díaz, R., Villanueva, A.J., Gómez-Limón, J.A., 2022. Willingness to accept for rewilding farmland in environmentally sensitive areas. *Land Use Policy* 116, 106052. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2022.106052>
- Gross, M., 2014. How wild do you want to go? *Current Biology* 24, R1067–R1070. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.066>
- Haddaway, N.R., Macura, B., Whaley, P., Pullin, A.S., 2018. ROSES RepOrting standards for Systematic Evidence Syntheses: pro forma, flow-diagram and descriptive summary of the plan and conduct of environmental systematic reviews and systematic maps. *Environ Evid* 7, 7. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0121-7>
- Hall, C.M., 2019. Tourism and rewilding: an introduction – definition, issues and review. *Journal of Ecotourism* 18, 297–308. <https://doi.org/10.1080/14724049.2019.1689988>
- Hall, S.J.G., 2018. A novel agroecosystem: Beef production in abandoned farmland as a multifunctional alternative to rewilding. *Agricultural Systems* 167, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.agrsy.2018.08.009>
- Hall, S.J.G., Bunce, R.G.H., 2019. The use of cattle *Bos taurus* for restoring and maintaining holarctic landscapes: Conclusions from a long-term study (1946–2017) in northern England. *Ecol Evol* 9, 5859–5869. <https://doi.org/10.1002/ece3.5169>
- Hansen, D.M., Donlan, C.J., Griffiths, C.J., Campbell, K.J., 2010. Ecological history and latent conservation potential: large and giant tortoises as a model for taxon substitutions. *Ecography* no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06305.x>
- Heagney, E.C., Kovac, M., Fountain, J., Conner, N., 2015. Socio-economic benefits from protected areas in southeastern Australia. *Conservation Biology* 29, 1647–1657. <https://doi.org/10.1111/cobi.12554>
- Hearn, R., Watkins, C., Balzaretti, R., 2014. The cultural and land use implications of the reappearance of the wild boar in North West Italy: A case study of the Val di Vara. *Journal of Rural Studies* 36, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2014.06.004>
- Hinojosa, L., Lambin, E.F., Mzoughi, N., Napoléone, C., 2018. Constraints to farming in the Mediterranean Alps: Reconciling environmental and agricultural policies. *Land Use Policy* 75, 726–733. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.11.047>

- Hintz, J., 2007. Some Political Problems for Rewilding Nature. *Ethics, Place & Environment* 10, 177–216. <https://doi.org/10.1080/13668790701344774>
- Hoogendoorn, G., Meintjes, D., Kelso, C., Fitchett, J., 2019. Tourism as an incentive for rewilding: the conversion from cattle to game farms in Limpopo province, South Africa. *Journal of Ecotourism* 18, 309–315. <https://doi.org/10.1080/14724049.2018.1502297>
- Hristov, J., Clough, Y., Sahlin, U., Smith, H.G., Stjernman, M., Olsson, O., Sahrbacher, A., Brady, M.V., 2020. Impacts of the EU's Common Agricultural Policy "Greening" Reform on Agricultural Development, Biodiversity, and Ecosystem Services. *Applied Economic Perspectives and Policy* 42, 716–738. <https://doi.org/10.1002/aapp.13037>
- Hughes, F.M.R., Adams, W.M., Stroh, P.A., 2012. When is Openendedness Desirable in Restoration Projects? *Restoration Ecology* 5.
- Iftekhar, M.S., Polyakov, M., 2021. Economics of Ecological Restoration, in: Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.751>
- Jepson, P., 2019. Recoverable Earth: a twenty-first century environmental narrative. *Ambio* 48, 123–130. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1065-4>
- Jepson, P., 2016. A rewilding agenda for Europe: creating a network of experimental reserves. *Ecography* 39, ecog.01602. <https://doi.org/10.1111/ecog.01602>
- Jepson, P., Schepers, F., Helmer, W., 2018. Governing with nature: a European perspective on putting rewilding principles into practice. *Phil. Trans. R. Soc. B* 373, 20170434. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0434>
- Jepson, P.R., 2022. To capitalise on the Decade of Ecosystem Restoration, we need institutional redesign to empower advances in restoration ecology and rewilding. *People and Nature* pan3.10320. <https://doi.org/10.1002/pan3.10320>
- Jiménez, I., Basurto, X., 2022. An organizational framework for effective conservation organizations. *Biological Conservation* 267, 109471. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109471>
- Johnson, R., Greenwood, S., 2020. Assessing the ecological feasibility of reintroducing the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) to southern Scotland, England and Wales. *Biodivers Conserv* 29, 771–797. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01909-2>
- Jones, P., Comfort, D., 2020a. A commentary on rewilding in Europe. *J Public Affairs* 20. <https://doi.org/10.1002/pa.2071>
- Jones, P., Comfort, D., 2020b. A commentary on rewilding in Europe. *J Public Affairs* 20. <https://doi.org/10.1002/pa.2071>

- Jordan, N.R., Smith, B.P., Appleby, R.G., Eeden, L.M., Webster, H.S., 2020. Addressing inequality and intolerance in human–wildlife coexistence. *Conservation Biology* 34, 803–810. <https://doi.org/10.1111/cobi.13471>
- Jørgensen, D., 2015. Rethinking rewilding. *Geoforum* 65, 482–488. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.11.016>
- Josh Donlan, C., Berger, J., Bock, C.E., Bock, J.H., Burney, D.A., Estes, J.A., Foreman, D., Martin, P.S., Roemer, G.W., Smith, F.A., Soulé, M.E., Greene, H.W., 2006. Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation. *The American Naturalist* 168, 660–681. <https://doi.org/10.1086/508027>
- Kaae, B.C., Holm, J., Caspersen, O.H., Gulsrud, N.M., 2019. Nature Park Amager – examining the transition from urban wasteland to a rewilded ecotourism destination. *Journal of Ecotourism* 18, 348–367. <https://doi.org/10.1080/14724049.2019.1601729>
- Keesstra, S., Nunes, J., Novara, A., Finger, D., Avelar, D., Kalantari, Z., Cerdà, A., 2018. The superior effect of nature based solutions in land management for enhancing ecosystem services. *Science of The Total Environment* 610–611, 997–1009. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.077>
- Kiziridis, D.A., Mastrogiovanni, A., Pleniou, M., Karadimou, E., Tsiftsis, S., Xystrakis, F., Tsiripidis, I., 2022. Acceleration and Relocation of Abandonment in a Mediterranean Mountainous Landscape: Drivers, Consequences, and Management Implications. *Land* 11, 406. <https://doi.org/10.3390/land11030406>
- Klaar, M.J., Carver, S., Kay, P., 2020. Land management in a post-Brexit UK : An opportunity for integrated catchment management to deliver multiple benefits? *WIREs Water* 7. <https://doi.org/10.1002/wat2.1479>
- Koninx, F., 2019. Ecotourism and rewilding: the case of Swedish Lapland. *Journal of Ecotourism* 18, 332–347. <https://doi.org/10.1080/14724049.2018.1538227>
- Konvička, M., Ričl, D., Vodičková, V., Beneš, J., Jirků, M., 2021. Restoring a butterfly hot spot by large ungulates refaunation: the case of the Milovice military training range, Czech Republic. *BMC Ecol Evo* 21, 73. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01804-x>
- Krauskopf, E., 2019. Missing documents in Scopus: the case of the journal *Enfermeria Nefrologica*. *Scientometrics* 119, 543–547. <https://doi.org/10.1007/s11192-019-03040-z>
- Krauß, W., Olwig, K.R., 2018. Special issue on pastoral landscapes caught between abandonment, rewilding and agro-environmental management. Is there an alternative future? *Landscape Research* 43, 1015–1020. <https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1503844>

- Lara-Pulido, J.A., Mojica, Á., Bruner, A., Guevara-Sanginés, A., Simon, C., Vásquez-Lavin, F., González-Baca, C., Infanzón, M.J., 2021. A Business Case for Marine Protected Areas: Economic Valuation of the Reef Attributes of Cozumel Island. *Sustainability* 13, 4307. <https://doi.org/10.3390/su13084307>
- Lasanta, T., 2019. Gestión activa frente a matorralización: buscando el equilibrio entre conservación y explotación en montaña. *CIG* 45, 423. <https://doi.org/10.18172/cig.3726>
- Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Arnáez, J., 2015. Managing abandoned farmland to control the impact of re-vegetation on the environment. The state of the art in Europe. *Environmental Science & Policy* 52, 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.05.012>
- Latocha, A., 2020. Modern transformation of deserted settlements in the Sudetes Mountains, SW Poland. *GeoScape* 14, 80–95. <https://doi.org/10.2478/geosc-2020-0008>
- Lawton, G., 2018. The call of rewilding. *New Scientist* 240, 34–38. [https://doi.org/10.1016/S0262-4079\(18\)31848-7](https://doi.org/10.1016/S0262-4079(18)31848-7)
- Lehmann, S., 2021. Growing Biodiverse Urban Futures: Renaturalization and Rewilding as Strategies to Strengthen Urban Resilience. *Sustainability* 13, 2932. <https://doi.org/10.3390/su13052932>
- Lennox, R.J., Gallagher, A.J., Ritchie, E.G., Cooke, S.J., 2018. Evaluating the efficacy of predator removal in a conflict-prone world. *Biological Conservation* 224, 277–289. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.003>
- Lindon, A., Root-Bernstein, M., 2015. Phoenix flagships: Conservation values and guanaco reintroduction in an anthropogenic landscape. *Ambio* 44, 458–471. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0608-6>
- Lorimer, J., Driessen, C., 2016. From “Nazi Cows” to Cosmopolitan “Ecological Engineers”: Specifying Rewilding Through a History of Heck Cattle. *Annals of the American Association of Geographers* 106, 631–652. <https://doi.org/10.1080/00045608.2015.1115332>
- Lorimer, J., Driessen, C., 2014. Wild experiments at the Oostvaardersplassen: rethinking environmentalism in the Anthropocene. *Trans Inst Br Geogr* 39, 169–181. <https://doi.org/10.1111/tran.12030>
- Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., Kirby, K.J., 2015. Rewilding: Science, Practice, and Politics. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 40, 39–62. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021406>
- Louys, J., Corlett, R.T., Price, G.J., Hawkins, S., Piper, P.J., 2014. Rewilding the tropics, and other conservation translocations strategies in the tropical Asia-Pacific region. *Ecol Evol* 4, 4380–4398. <https://doi.org/10.1002/ece3.1287>

- Marland, P., 2020. Rewilding, Wilding, and the New Georgic in Contemporary Nature Writing. *Green Letters* 24, 421–436. <https://doi.org/10.1080/14688417.2021.1948438>
- Martin, A., Fischer, A., McMorran, R., Smith, M., 2021. Taming rewilding - from the ecological to the social: How rewilding discourse in Scotland has come to include people. *Land Use Policy* 111, 105677. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2021.105677>
- Merckx, T., Pereira, H.M., 2015. Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding. *Basic and Applied Ecology* 16, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.12.003>
- Meyfroidt, P., Schierhorn, F., Prishchepov, A.V., Müller, D., Kuemmerle, T., 2016. Drivers, constraints and trade-offs associated with recultivating abandoned cropland in Russia, Ukraine and Kazakhstan. *Global Environmental Change* 37, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.01.003>
- Miralles I Garcia, J.L., Martínez Llorens, F., 2020. REWILDING URBAN AREAS TO MAINTAIN ECOSYSTEM SERVICES AND ECOLOGICAL TOURISM: THE CASE OF SALER'S DEVESA, VALÈNCIA, SPAIN. Presented at the SUSTAINABLE TOURISM 2020, pp. 177–189. <https://doi.org/10.2495/ST200151>
- Monbiot, G., 2013. *Feral: searching for enchantment on the frontiers of rewilding*, 1. publ. ed. Allen Lane, London.
- Murray, M., 2017. Wild pathways of inclusive conservation. *Biological Conservation* 214, 206–212. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.028>
- Nattrass, N., Conradie, B., Stephens, J., Drouilly, M., 2020. Culling recolonizing mesopredators increases livestock losses: Evidence from the South African Karoo. *Ambio* 49, 1222–1231. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01260-4>
- Navarro, L.M., Pereira, H.M., 2012. Rewilding Abandoned Landscapes in Europe. *Ecosystems* 15, 900–912. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9558-7>
- Neilson, A., 2021. Disenchanted Natures: A Critical Analysis of the Contested Plan to Reintroduce the Eurasian Lynx into the Lake District National Park. *Capitalism Nature Socialism* 32, 107–125. <https://doi.org/10.1080/10455752.2019.1680717>
- Newton, A.C., Evans, P.M., Watson, S.C.L., Ridding, L.E., Brand, S., McCracken, M., Gosal, A.S., Bullock, James.M., 2021. Ecological restoration of agricultural land can improve its contribution to economic development. *PLoS ONE* 16, e0247850. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247850>
- Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., Sanders, N.J., 2016. Rewilding is the new Pandora's box in conservation. *Current Biology* 26, R87–R91. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.044>

- Novák, T.J., Balla, D., Kamp, J., 2020. Changes in anthropogenic influence on soils across Europe 1990–2018. *Applied Geography* 124, 102294. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2020.102294>
- Ockendon, N., Thomas, D.H.L., Cortina, J., Adams, W.M., Aykroyd, T., Barov, B., Boitani, L., Bonn, A., Branquinho, C., Brombacher, M., Burrell, C., Carver, S., Crick, H.Q.P., Duguy, B., Everett, S., Fokkens, B., Fuller, R.J., Gibbons, D.W., Gokhelashvili, R., Griffin, C., Halley, D.J., Hotham, P., Hughes, F.M.R., Karamanlidis, A.A., McOwen, C.J., Miles, L., Mitchell, R., Rands, M.R.W., Roberts, J., Sandom, C.J., Spencer, J.W., ten Broeke, E., Tew, E.R., Thomas, C.D., Timoshyna, A., Unsworth, R.K.F., Warrington, S., Sutherland, W.J., 2018. One hundred priority questions for landscape restoration in Europe. *Biological Conservation* 221, 198–208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.002>
- Otero, I., Farrell, K.N., Pueyo, S., Kallis, G., Kehoe, L., Haberl, H., Plutzar, C., Hobson, P., García-Márquez, J., Rodríguez-Labajos, B., Martin, J.-L., Erb, K.-H., Schindler, S., Nielsen, J., Skorin, T., Settele, J., Essl, F., Gómez-Baggethun, E., Brotons, L., Rabitsch, W., Schneider, F., Pe'er, G., n.d. Biodiversity policy beyond economic growth 18.
- Pascual-Rico, R., Martín-López, B., Sánchez-Zapata, J.A., Morales-Reyes, Z., 2020. Scientific priorities and shepherds' perceptions of ungulate's contributions to people in rewilding landscapes. *Science of The Total Environment* 705, 135876. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135876>
- Pascual-Rico, R., Morales-Reyes, Z., Aguilera-Alcalá, N., Olszańska, A., Sebastián-González, E., Naidoo, R., Moleón, M., Lozano, J., Botella, F., von Wehrden, H., Martín-López, B., Sánchez-Zapata, J.A., 2021. Usually hated, sometimes loved: A review of wild ungulates' contributions to people. *Science of The Total Environment* 801, 149652. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149652>
- Peeren, E., 2019. The affective economies and political force of rural wildness. *Landscape Research* 44, 834–845. <https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1427706>
- Pellis, A., 2019. Reality effects of conflict avoidance in rewilding and ecotourism practices – the case of Western Iberia. *Journal of Ecotourism* 18, 316–331. <https://doi.org/10.1080/14724049.2019.1579824>
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M., Fernández, N., Bullock, J.M., Ceaușu, S., Cortés-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., Pe'er, G., Plieninger, T., Rey Benayas, J.M., Sandom, C.J., Svenning, J.-C., Wheeler, H.C., 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364, eaav5570. <https://doi.org/10.1126/science.aav5570>

- Pettersson, H.L., Carvalho, S.H.C., 2021. Rewilding and gazetting the Iberá National Park: Using an asset approach to evaluate project success. *Conservat Sci and Prac* 3. <https://doi.org/10.1111/csp2.258>
- Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P.A., Durant, S.M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C.J., Wentworth, J., du Toit, J.T., 2018. Making rewilding fit for policy. *J Appl Ecol* 55, 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13082>
- Pieck, S.K., 2020. Conserving novel ecosystems and layered landscapes along the inter-German border. *Landscape Research* 45, 346–358. <https://doi.org/10.1080/01426397.2019.1623183>
- Pringle, R.M., 2017. Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity. *Nature* 546, 91–99. <https://doi.org/10.1038/nature22902>
- Quintas-Soriano, C., Buerkert, A., Plieninger, T., 2022. Effects of land abandonment on nature contributions to people and good quality of life components in the Mediterranean region: A review. *Land Use Policy* 116, 106053. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2022.106053>
- Recio, M.R., Sand, H., Virgós, E., 2020. Promoting grazing or rewilding initiatives against rural exodus? The return of the wolf and other large carnivores must be considered. *Envir. Conserv.* 47, 269–276. <https://doi.org/10.1017/S0376892920000284>
- Rewilding Europe, 2021. Advancing rewilding in Europe – Rewilding Europe’s Strategic Plan for 2021-2030: A Summary (report, 10pp.).
- Rippa, A., 2021. Hunting, Rewilding, and Multispecies Entanglements in the Alps. *Ethnos* 1–23. <https://doi.org/10.1080/00141844.2021.1939398>
- Roberts, P.D., Stewart, G.B., Pullin, A.S., 2006. Are review articles a reliable source of evidence to support conservation and environmental management? A comparison with medicine. *Biological Conservation* 132, 409–423. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.034>
- Rohr, J.R., Bernhardt, E.S., Cadotte, M.W., Clements, W.H., n.d. The ecology and economics of restoration: when, what, where, and how to restore ecosystems. *Ecology and Society* 16.
- Root-Bernstein, M., Guerrero-Gatica, M., Piña, L., Bonacic, C., Svenning, J.-C., Jaksic, F.M., 2017. Rewilding-inspired transhumance for the restoration of semiarid silvopastoral systems in Chile. *Reg Environ Change* 17, 1381–1396. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-0981-8>
- Rouet-Leduc, J., Pe'er, G., Moreira, F., Bonn, A., Helmer, W., Shahsavani Zadeh, S.A.A., Zizka, A., van der Plas, F., 2021. Effects of large herbivores on fire regimes and wildfire mitigation. *J Appl Ecol* 58, 2690–2702. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13972>
- Sandom, C.J., Hughes, J., Macdonald, D.W., 2013. Rooting for Rewilding: Quantifying Wild Boar’s *Sus scrofa* Rooting Rate in the Scottish Highlands: Wild Boar Rooting Rate. *Restor Ecol* 21, 329–335. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00904.x>

- Sangüesa-Barreda, G., Esper, J., Büntgen, U., Camarero, J.J., Di Filippo, A., Baliva, M., Piovesan, G., 2020. Climate–human interactions contributed to historical forest recruitment dynamics in Mediterranean subalpine ecosystems. *Glob Change Biol* 26, 4988–4997. <https://doi.org/10.1111/gcb.15246>
- Schmitz, M., Arnaiz-Schmitz, C., Sarmiento-Mateos, P., 2021. High Nature Value Farming Systems and Protected Areas: Conservation Opportunities or Land Abandonment? A Study Case in the Madrid Region (Spain). *Land* 10, 721. <https://doi.org/10.3390/land10070721>
- Schou, J.S., Bladt, J., Ejrnæs, R., Thomsen, M.N., Vedel, S.E., Fløjgaard, C., 2020. Economic assessment of rewilding versus agri-environmental nature management. *Ambio* 50, 1047–1057. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01423-8>
- Schulze, K.A., Rosenthal, G., Peringer, A., 2018. Intermediate foraging large herbivores maintain semi-open habitats in wilderness landscape simulations. *Ecological Modelling* 379, 10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.04.002>
- Schweiger, A.H., Svenning, J., 2020. Analogous losses of large animals and trees, socio-ecological consequences, and an integrative framework for rewilding-based megabiota restoration. *People and Nature* 2, 29–41. <https://doi.org/10.1002/pan3.10066>
- Segar, J., Pereira, H.M., Filgueiras, R., Karamanlidis, A.A., Saavedra, D., Fernández, N., 2021. Expert-based assessment of rewilding indicates progress at site-level, yet challenges for upscaling. *Ecography* ecog.05836. <https://doi.org/10.1111/ecog.05836>
- Selwyn, B., 2021. A green new deal for agriculture: for, within, or against capitalism? *The Journal of Peasant Studies* 48, 778–806. <https://doi.org/10.1080/03066150.2020.1854740>
- Shamon, H., Cosby, O.G., Andersen, C.L., Augare, H., BearCub Stiffarm, J., Bresnan, C.E., Brock, B.L., Carlson, E., Deichmann, J.L., Epps, A., Guernsey, N., Hartway, C., Jørgensen, D., Kipp, W., Kinsey, D., Komatsu, K.J., Kunkel, K., Magnan, R., Martin, J.M., Maxwell, B.D., McShea, W.J., Mormorunni, C., Olimb, S., Rattling Hawk, M., Ready, R., Smith, R., Songer, M., Speakthunder, B., Stafne, G., Weatherwax, M., Akre, T.S., 2022. The Potential of Bison Restoration as an Ecological Approach to Future Tribal Food Sovereignty on the Northern Great Plains. *Front. Ecol. Evol.* 10, 826282. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.826282>
- Smessaert, J., Missemér, A., Levrel, H., 2020. The commodification of nature, a review in social sciences. *Ecological Economics* 172, 106624. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2020.106624>
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Kolstad, A.L., Solberg, E.J., 2019. Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time. *PLoS ONE* 14, e0217166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217166>

- Subalusky, A.L., Anderson, E.P., Jiménez, G., Post, D.M., Lopez, D.E., García-R., S., Nova León, L.J., Reátiga Parrish, J.F., Rojas, A., Solari, S., Jiménez-Segura, L.F., 2021. Potential ecological and socio-economic effects of a novel megaherbivore introduction: the hippopotamus in Colombia. *Oryx* 55, 105–113. <https://doi.org/10.1017/S0030605318001588>
- Svenning, J.-C., 2020. Rewilding should be central to global restoration efforts. *One Earth* 3, 657–660. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.11.014>
- Svenning, J.-C., Munk, M., Schweiger, A., n.d. Trophic rewilding: ecological restoration of top-down trophic interactions to promote self-regulating biodiverse ecosystems 26.
- Svenning, J.-C., Pedersen, P.B.M., Donlan, C.J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D.M., Sandel, B., Sandom, C.J., Terborgh, J.W., Vera, F.W.M., 2016. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, 898–906. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>
- Swanson, H.A., Svenning, J.-C., Saxena, A., Muscarella, R., Franklin, J., Garbelotto, M., Mathews, A.S., Saito, O., Schnitzler, A.E., Serra-Diaz, J.M., Tsing, A.L., 2021. History as grounds for interdisciplinarity: promoting sustainable woodlands via an integrative ecological and socio-cultural perspective. *One Earth* 4, 226–237. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.01.006>
- Tanasescu, M., 2017. Field Notes on the Meaning of Rewilding. *Ethics, Policy & Environment* 20, 333–349. <https://doi.org/10.1080/21550085.2017.1374053>
- Taylor, W.A., Child, M.F., Lindsey, P.A., Nicholson, S.K., Relton, C., Davies-Mostert, H.T., 2021. South Africa's private wildlife ranches protect globally significant populations of wild ungulates. *Biodivers Conserv* 30, 4111–4135. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02294-5>
- Thomas, V., 2022. Actors and actions in the discourse, policy and practice of English rewilding. *Environmental Science & Policy* 132, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2022.02.010>
- Toledo, D., Agudelo, M.S., Bentley, A.L., 2011. The Shifting of Ecological Restoration Benchmarks and Their Social Impacts: Digging Deeper into Pleistocene Re-wilding. *Restoration Ecology* 19, 564–568. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00798.x>
- Trouwborst, A., 2021. Megafauna Rewilding: Addressing Amnesia and Myopia in Biodiversity Law and Policy. *Journal of Environmental Law* 33, 639–667. <https://doi.org/10.1093/jel/eqab016>
- Vadrot, A.B.M., Rankovic, A., Lapeyre, R., Aubert, P.-M., Laurans, Y., 2018. Why are social sciences and humanities needed in the works of IPBES? A systematic review of the literature. *Innovation: The European Journal of Social Science Research* 31, S78–S100. <https://doi.org/10.1080/13511610.2018.1443799>

- van der Zanden, E.H., Verburg, P.H., Schulp, C.J.E., Verkerk, P.J., 2017. Trade-offs of European agricultural abandonment. *Land Use Policy* 62, 290–301.
<https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.01.003>
- van Katwijk, M.M., van Tussenbroek, B.I., Hanssen, S.V., Hendriks, A.J., Hanssen, L., 2021. Rewilding the Sea with Domesticated Seagrass. *BioScience* 71, 1171–1178.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biab092>
- van Kooten, G.C., 1998. Economics of conservation biology: a critical review. *Environmental Science* 13.
- Vasile, M., 2018. The Vulnerable Bison: Practices and Meanings of Rewilding in the Romanian Carpathians. *Conservat Soc* 16, 217. https://doi.org/10.4103/cs.cs_17_113
- Wiersum, K.F., 2017. New Interest in Wild Forest Products in Europe as an Expression of Biocultural Dynamics. *Hum Ecol* 45, 787–794. <https://doi.org/10.1007/s10745-017-9949-7>
- Wynne-Jones, S., Strouts, G., O’Neil, C., Sandom, C., 2020. Rewilding – Departures in Conservation Policy and Practice? an Evaluation of Developments in Britain. *Conservat Soc* 18, 89. https://doi.org/10.4103/cs.cs_19_32
- Zamboni, T., Di Martino, S., Jiménez-Pérez, I., 2017. A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina). *Perspectives in Ecology and Conservation* 15, 248–256. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.10.001>
- Zefferman, E.P., McKinney, M.L., Cianciolo, T., Fritz, B.I., 2018. Knoxville’s urban wilderness: Moving toward sustainable multifunctional management. *Urban Forestry & Urban Greening* 29, 357–366. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.09.002>

Supplementary materials: papers included in the review.

All papers were obtained from Scopus database, apart from those mentioned in blue.

Papers are classified by criterium 1 (case studies or opinion papers), then by increasing year, then by author(s) and journal by alphabetical order.

Criterium 2: Geographical scale. The whole country or continent is studied, unless specified by *.

Criterium 3 (resp. 4): Importance of rewilding dimension (resp. economic dimension). Ce: central, Ma: marginal, Pa: partial.

Criterium 5: Position of economic activities towards rewilding. Cq: consequence, Cz: cause, Bo: both. Empty cells mean that rewilding and economic activities are not explicitly related.

Criterium 6: Economic approach. Ac: activity, Th: theory, To: tool.

Criterium 7: Emphasis put on rewilding's positive economic outcomes (values taken: <NA>, +, ++, +++).

Criterium 8: Economic sectors affected positively (or activities, goods, markets...). Ag: agriculture, Cs: carbon sequestration, En: engineering, Fa: farming, Fi: fishing, Fo: forestry, He: health, Ho: honey, Hu: hunting, Me: meat, Re: recreation, To: tourism, Ur: ungulate regulation, Wo: wool.

Criterium 9: Emphasis put on rewilding's negative economic outcomes (values taken: <NA>, -, --, ---).

Criterium 10: Economic indicators. Co: costs, Ep: employment, In: investments, WI: wealth.

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Case studies</i>													
2005	HÖCHTL et al	<i>Landscape and Urban Planning</i>	“Wilderness”: what it means when it becomes a reality—a case study from the southwestern Alps	Italy*	Ma	Ma	Bo	Ac			-		
2009	FUHLENDORF et al	<i>Conservation Biology</i>	Pyric Herbivory: Rewilding Landscapes through the Recoupling of Fire and Grazing	North America	Ma	Ma							
2012	ROBBINS and MOORE	<i>cultural geographies</i>	Ecological anxiety disorder: diagnosing the politics of the Anthropocene	Indian Ocean	Pa	Ma		Th					
2013	SANDOM et al	<i>Restoration Ecology</i>	Rooting for Rewilding: Quantifying Wild Boar's <i>Sus scrofa</i> Rooting Rate in the Scottish Highlands	Scotland*	Pa	Pa	Cq	Ac	++	En, To		Co	
2014	HEARN et al	<i>Journal of Rural Studies</i>	The cultural and land use implications of the reappearance of the wild boar in North West Italy: A case study of the Val di Vara	Italy*	Ce	Pa	Bo	Ac	+	Hu	-	Co, WI	
2014	LOUYS et al	<i>Ecology and Evolution</i>	Rewilding the tropics, and other conservation translocations strategies in the tropical Asia-Pacific region	Tropical Asia-Pacific	Pa	Ma	Cq	Ac	+	Hu			
2014	REGOS et al	<i>Regional Environmental Change</i>	Rural abandoned landscapes and bird assemblages: winners and losers in the rewilding of a marginal mountain area (NW Spain)	Spain*	Ce	Ma	Cz	Ac					
2014	Van BERKEL and VERBURG	<i>Ecological Indicators</i>	Spatial quantification and valuation of cultural ecosystem services in an agricultural landscape	The Netherlands*	Pa	Ce	Cq	Ac	+				
2015	ACHA and NEWING	<i>Human Ecology</i>	Cork Oak Landscapes, Promised or Compromised Lands? A Case Study of a Traditional Cultural Landscape in Southern Spain	Spain*	Pa	Pa	Bo	Ac	+	To, Hu			
2015	CEAUSU et al	<i>Conservation Biology</i>	Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe	Europe	Ce	Pa	Cz	To				In	
2015	LASANTA et al	<i>Environmental Science and Policy</i>	Managing abandoned farmland to control the impact of re-vegetation on the environment. The state of the art in Europe	Europe	Pa	Ma	Bo	Ac	+	Fo	-		
2015	LINDON and ROOT-BERNSTEIN	<i>Ambio</i>	Phoenix flagships: Conservation values and guanaco reintroduction in an anthropogenic landscape	Chile*	Ma	Pa	Cq	Ac	+	To, Me, Wo			
2015	NAUNDRUP and SVENNING	<i>PLoS ONE</i>	A Geographic Assessment of the Global Scope for Rewilding with Wild-Living Horses (<i>Equus ferus</i>)	Global	Ce	Ma	Cz	Ac					
2016	ARTS et al	<i>Restoration Ecology</i>	Boundaries of the wolf and the wild: a conceptual examination of the relationship between rewilding and animal reintroduction	Scotland	Ce	Ma	Cq	Ac	+				
2016	BULKENS et al	<i>Journal of Environmental Planning and Management</i>	Dutch new nature: (re)landscaping the Millingerwaard	The Netherlands*	Ce	Ma	Cq	Ac					
2016	MEYFROIDT et al	<i>Global Environmental Change</i>	Drivers, constraints and trade-offs associated with recultivating abandoned cropland in Russia, Ukraine and Kazakhstan	Russia*-Kazakhstan-Ukraine	Ma	Ma	Cz	Ac					
2016	MILLIGAN et al	<i>Ecological Indicators</i>	Winners and losers in a long-term study of vegetation change at MoorHouse NNR: Effects of sheep-grazing and its removal on British upland vegetation	England*	Ma	Ma							
2016	ROOT-BERNSTEIN et al	<i>Regional Environmental Change</i>	Rewilding-inspired transhumance for the restoration of semiarid silvopastoral systems in Chile	Chile	Ce	Ma	Bo	Ac					
2016	YANG et al	<i>Scientific Reports</i>	Stepping-stones and dispersal flow: establishment of a metapopulation of Milu (<i>Elaphurus davidianus</i>) through natural re-wilding	China*	Pa	Ma							
2017	CUGUNOV S et al	<i>Silva Fennica</i>	Recovery of boreal forest soil and tree stand characteristics a century after intensive slash-and-burn cultivation	Finland*	Ma	Ma							

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2017	DEARY and WARREN	<i>Journal of Rural Studies</i>	Divergent visions of wildness and naturalness in a storied landscape: practices and discourses of rewilding in Scotland's wild places	Scotland	Ce	Ma	Cq	Ac	+	To	-		
2017	DEMBITZER	<i>Israel Journal of Ecology and Evolution</i>	The Case for Hippos in Colombia	Colombia	Ma	Ma							
2017	FERNANDEZ et al	<i>Perspectives in Ecology and Conservation</i>	Rewilding the Atlantic Forest: Restoring the fauna and ecological interactions of a protected area	Brazil*	Pa	Pa	Cz	Ac					Co
2017	FULLER et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Human activities and biodiversity opportunities in pre-industrial cultural landscapes: relevance to conservation	England	Ma	Pa		Ac					
2017	LINDSEY et al	<i>Global Ecology and Conservation</i>	Relative efforts of countries to conserve world's megafauna	Global	Pa	Pa	Bo	Ac	+	To			
2017	MILLIGAN and KRAUS-POLK	<i>Urban Planning</i>	Evolving the Evolving: Infrastructure, Place and Rewilding in the California Delta	California*	Pa	Pa	Cq	Ac					
2017	PRINGLE	<i>Nature</i>	Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity	Costa Rica, Mozambique	Ma	Pa	Bo	Ac	+	To		In	
2017	SOBRAL-SOUZA et al	<i>Perspectives in Ecology and Conservation</i>	Rewilding defaunated Atlantic Forests with tortoises to restore lost seed dispersal functions	Brazil*	Ce	Ma	Cz	Ac					Co
2017	SVENNING and FAURBY	<i>Perspectives in Ecology and Conservation</i>	Prehistoric and historic baselines for trophic rewilding in the Neotropics	Latin America	Ce	Ma	Cq	Ac			-		
2017	TANASESCU	<i>Ethics, Policy and Environment</i>	Field Notes on the Meaning of Rewilding	Romania*	Ce	Pa	Cq	Ac	+	To, Ho			
2017	THOMPSON et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Large woody debris "rewilding" rapidly restores biodiversity in riverine food webs	England*	Pa	Ma		Ac					
2017	Van Der ZANDEN et al	<i>Land Use Policy</i>	Trade-offs of European agricultural abandonment	Europe	Pa	Pa	Bo	Ac	+	To, Hu	-		
2017	WIERSUM	<i>Human Ecology</i>	New Interest in Wild Forest Products in Europe as an Expression of Biocultural Dynamics	The Netherlands	Ce	Ma	Cz	Ac					
2017	ZAMBONI et al	<i>Perspectives in Ecology and Conservation</i>	A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina)	Argentina*	Ce	Ma	Bo	Ac	+	To		In	
2017	ZELLER et al	<i>Global Ecology and Conservation</i>	Biodiversity, land use and ecosystem services—An organismic and comparative approach to different geographical regions	Europe, South Africa	Pa	Ma		Ac					
2018	BONE	<i>Scottish Affairs</i>	Rediscovering the 'Noble Savage': The Rewilding Movement and the Re-Enchantment of the Scottish Highlands	Scotland*	Ce	Pa	Cq	Ac	+	To	-	W1	
2018	BROOK	<i>Environmental Values</i>	Restoring or Re-storying the Lake District: Applying Responsive Cohesion to a Current Problem Situation	England*	Ce	Ma	Bo	Ac, To	+	To, Fa			
2018	BROWN et al	<i>Earth-Science Reviews</i>	Natural vs anthropogenic streams in Europe: History, ecology and implications for restoration, river rewilding and riverine ecosystem services	Europe	Pa	Ma	Cz	Ac					
2018	DOUBLEDAY	<i>Society & Animals</i>	Human-Tiger (Re)Negotiations: A Case Study from Sariska Tiger Reserve, India	India*	Ce	Ma		Ac					
2018	ENGEN et al	<i>Journal for Nature Conservation</i>	Assessing local acceptance of protected area management using public participation GIS (PPGIS)	Norway*	Ma	Ma		Ac					
2018	GARCIA-BARON et al	<i>Diversity and Distributions</i>	How to fit the distribution of apex scavengers into land-abandonment scenarios? The Cinereous vulture in the Mediterranean biome	Spain	Ma	Pa	Cz	Ac, To					
2018	HALL	<i>Agricultural Systems</i>	A novel agroecosystem: Beef production in abandoned farmland as a multifunctional alternative to rewilding	Estonia	Pa	Ce	Cq	Ac					
2018	HALLER and BENDER	<i>Landscape Research</i>	Among rewilding mountains: grassland conservation and abandoned settlements in the Northern Apennines	Italy*	Pa	Ma		Ac					

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2018	HINOJOSA et al	<i>Land Use Policy</i>	Constraints to farming in the Mediterranean Alps: Reconciling environmental and agricultural policies	France*	Ce	Pa	Bo	Ac, To			-		
2018	HOOGENDOORN et al	<i>Journal of Ecotourism</i>	Tourism as an incentive for rewilding: the conversion from cattle to game farms in Limpopo province, South Africa	South Africa*	Ce	Ce	Bo	Ac	++	To		Wl, In	
2018	JARVIE and SVENNIN	<i>Philosophical Transactions of the Royal Society B</i>	Using species distribution modelling to determine opportunities for trophic rewilding under future scenarios of climate change	Global	Ce	Ma							
2018	JEPSON et al	<i>Philosophical Transactions of the Royal Society B</i>	Governing with nature: a European perspective on putting rewilding principles into practice	Europe	Ce	Ce	Bo	Ac	+++	To, Fi		Wl, In, Ep	
2018	KEESSTRA et al	<i>Science of the Total Environment</i>	The superior effect of nature based solutions in land management for enhancing ecosystem services	Slovenia*	Pa	Pa	Bo	Ac	+	To	-		
2018	KONINX	<i>Journal of Ecotourism</i>	Ecotourism and rewilding: the case of Swedish Lapland	Sweden*	Ce	Ce	Cq	Ac	+	To			
2018	KOSHIDA and KATAYAMA	<i>Conservation Biology</i>	Meta-analysis of the effects of rice-field abandonment on biodiversity in Japan	Japan	Ce	Ma	Cz	Ac					
2018	LI et al	<i>Biological Conservation</i>	Rewilding cultural landscape potentially puts both avian diversity and endemism at risk: A Tibetan Plateau case study	China*	Pa	Ma	Cz	Ac					
2018	LOTH and NEWTON	<i>Journal for Nature Conservation</i>	Rewilding as a restoration strategy for lowland agricultural landscapes: stakeholder-assisted multi-criteria analysis in Dorset, UK	England*	Ce	Ma	Cz						
2018	MARTINO and MUENZEL	<i>Journal of Rural Studies</i>	The economic value of high nature value farming and the importance of the Common Agricultural Policy in sustaining income: the case study of the Natura 2000 Zarandul de Est	Romania*	Ce	Ma	Cz	Ac		To			
2018	ROOT-BERNSTEIN et al	<i>Geoforum</i>	Rewilding in practice: projects and policy	UK, The Netherlands, Denmark	Ce	Ma		Ac					
2018	VASILE	<i>Conservation & Society</i>	The Vulnerable Bison: Practices and Meanings of Rewilding in the Romanian Carpathians	Romania*	Ce	Pa	Bo	Ac	+	To	-		
2018	WYNNE-JONES et al	<i>Environmental Values</i>	Abandoning or Reimagining a Cultural Heartland? Understanding and Responding to Rewilding Conflicts in Wales - the case of the Cambrian Wildwood	Wales*	Ce	Pa	Bo	Ac	+	To	-		
2018	ZEFFERMAN et al	<i>Urban Forestry and Urban Greening</i>	Knoxville's urban wilderness: Moving toward sustainable multifunctional management	Tennessee*	Ma	Pa	Cq	Ac	++			Wl, In	
2019	BRUNORI et al	<i>Land Degradation and Development</i>	The hidden land conservation benefits of olive-based (<i>Olea europaea</i> L.) landscapes: An agroforestry investigation in the southern Mediterranean (Calabria region, Italy)	Italy*	Ma	Ma							
2019	CLANCY and WARD	<i>Conservation and Society</i>	Auto-rewilding in Post-industrial Cities: The Case of Inland Cormorants in Urban Britain	England	Ce	Ma	Cz	Ac					
2019	DEARY and WARREN	<i>Journal of Environmental Planning and Management</i>	Trajectories of rewilding: a taxonomy of wildland management	Scotland*	Ce	Pa	Cq	Ac	+	To	-		
2019	DRYGA et al	<i>Proceedings of the 2nd International Conference on Big Data Technologies</i>	Blockchain-based Wildlife Data-Management Framework for the WWF Bison Rewilding Project	Eastern Europe	Ce	Pa	Bo	Ac, To	++	To, Ag		Co	
2019	HALL and BUNCE	<i>Ecology and Evolution</i>	The use of cattle <i>Bos taurus</i> for restoring and maintaining holarctic landscapes: Conclusions from a long-term study (1946–2017) in northern England	England*	Pa	Ma	Cq	Ac	+	Ag			

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2019	HWANG and YUE	<i>Journal of Landscape Architecture</i>	Intended wildness: Utilizing spontaneous growth for biodiverse green spaces in a tropical city	Singapore	Ma	Ma	Cz	Ac					
2019	JOHNSON and GREENWOOD	<i>Biodiversity and Conservation</i>	Assessing the ecological feasibility of reintroducing the Eurasian lynx (<i>Lynx lynx</i>) to southern Scotland, England and Wales	UK*	Pa	Ma							
2019	KAAE et al	<i>Journal of Ecotourism</i>	Nature Park Amager—examining the transition from urban wasteland to a rewilded ecotourism destination	Denmark*	Ce	Ma	Cq	Ac	+	To		In	
2019	KNUDSEN et al	<i>Space and Culture</i>	Interspecies Park Life: Participatory Experiments and Micro-Utopian Landscaping to Increase Urban Biodiverse Entanglement	Denmark*	Pa	Ma							
2019	MORENO-DE-LAS-HERAS et al	<i>Geomorphology</i>	Hydro-geomorphological consequences of the abandonment of agricultural terraces in the Mediterranean region: key controlling factors and landscape stability patterns	Mediterranean Basin	Ma	Ma	Cz	Ac					
2019	MOXON	<i>City, Territory and Architecture</i>	Drawing on nature: a vision of an urban residential street adapted for biodiversity in architectural drawings	England*	Pa	Ma		Ac					
2019	PELLIS	<i>Journal of Ecotourism</i>	Reality effects of conflict avoidance in rewilding and ecotourism practices – the case of Western Iberia	Portugal*	Ce	Ma	Bo	Ac	+	To		Ep	
2019	PERINO et al	<i>Science</i>	Rewilding complex ecosystems	Swiss*	Ce	Ma	Cq	Ac	++	To, Hu		Wl	
2019	PIECK	<i>Landscape Research</i>	Conserving novel ecosystems and layered landscapes along the inter-German border	Germany*	Pa	Ma	Bo	Ac	+	To			
2019	PIOVESAN et al	<i>Anthropocene</i>	Tree growth patterns associated with extreme longevity: implications for the ecology and conservation of primeval trees in Mediterranean mountains	Italy*	Pa	Ma	Cz	Ac					
2019	REKE et al	<i>Environment Technology Resources Proceedings of the International Scientific and Practical Conference</i>	Management of Semi-Wild Large Herbivores' Grazing Sites in Latvia	Latvia	Ce	Ma	Cz	Ac					
2019	SPEED et al	<i>PLoS ONE</i>	Long-term changes in northern large herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time	Norway	Ce	Ma	Bo	Ac	+	Hu			
2019	STRONEN et al	<i>Global Ecology and Conservation</i>	Rewilding and conservation genomics: How developments in recolonization ecology and genomics can offer mutual benefits for understanding contemporary evolution	Europe	Ce	Ma	Cq	Ac				-	
2019	THERS et al	<i>PeerJ</i>	Using lidar to assess the development of structural diversity in forests undergoing passive rewilding in temperate Northern Europe	Denmark*	Ce	Ma	Cz	Ac					
2020	ANDRAS et al	<i>FEMS Microbiology Ecology</i>	Rewilding the small stuff: the effect of ecological restoration on prokaryotic communities of peatland soils	Massachusetts*	Ma	Ma		Ac					
2020	BARNAUD and COUIX	<i>Journal of Rural Studies</i>	The multifunctionality of mountain farming: Social constructions and local negotiations behind an apparent consensus	France*	Pa	Pa	Bo	Ac	+	Re	-		
2020	BAUMANN et al	<i>Diversity and Distributions</i>	Declining human pressure and opportunities for rewilding in the steppes of Eurasia	Kazakhstan*	Ce	Ma	Cz	Ac					
2020	BAVIN et al	<i>People and Nature</i>	Using Q-methodology to understand stakeholder perspectives on a carnivore translocation	Wales*	Pa	Pa		Ac					
2020	CLARK and NYAUPANE	<i>Journal of Sustainable Tourism</i>	Connecting landscape-scale ecological restoration and tourism: stakeholder perspectives in the great plains of North America	Montana*	Pa	Pa	Cq	Ac	++	To	-	Ep	
2020	COZ and YOUNG	<i>People and Nature</i>	Conflicts over wildlife conservation: Learning from the reintroduction of beavers in Scotland	Scotland *	Pa	Pa	Cq	Ac	+		-		
2020	FREI et al	<i>Land Use Policy</i>	Narrating abandoned land: Perceptions of natural forest regrowth in Southwestern Europe	France, Spain*	Pa	Ce	Bo	Ac, To	+	To	-		

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2020	GARCIA-RUIZ et al	<i>Land Use Policy</i>	Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges	Spain*	Ce	Ma	Bo	Ac			--		
2020	GUYTON et al	<i>Nature Ecology and Evolution</i>	Trophic rewilding revives biotic resistance to shrub invasion	Mozambique*	Ce	Ma		Ac					
2020	HAWKINS et al	<i>Restoration Ecology</i>	Community perspectives on the reintroduction of Eurasian lynx (<i>Lynx lynx</i>) to the UK	England*	Pa	Pa	Cq	Ac	+	To	-		
2020	LATOCHA	<i>GeoScape</i>	Modern transformation of deserted settlements in the Sudetes Mountains, SW Poland	Poland*	Pa	Pa	Cz	Ac					
2020	MARTINEZ-JAUREGUI et al	<i>Conservation Biology</i>	Addressing social attitudes toward lethal control of wildlife in national parks	Spain*	Ma	Pa		Th					
2020	MENSING et al	<i>Landscape Ecology</i>	A consilience-driven approach to land use history in relation to reconstructing forest land use legacies	Italy*	Pa	Pa	Cz	Ac					
2020	MIRALLES I GARCIA and MARTINEZ LLORENS	<i>Sustainable Tourism</i>	Rewilding urban areas to maintain ecosystem services and ecological tourism: the case of Saler's Devesa, Valencia, Spain	Spain*	Ce	Pa	Bo	To	+				Co
2020	NATTRASS et al	<i>Ambio</i>	Culling recolonizing mesopredators increases livestock losses: Evidence from the South African Karoo	South Africa*	Pa	Pa	Bo	Ac			-		
2020	NAVARRO et al	<i>Regional Environmental Change</i>	Rewilding of large herbivore communities in high elevation Puna: geographic segregation and no evidence of positive effects on peatland productivity	Argentina*	Pa	Ma							
2020	NOVAK et al	<i>Applied Geography</i>	Changes in anthropogenic influence on soils across Europe 1990–2018	Europe	Ma	Ma	Cz	Ac					
2020	O'MAHONY	<i>Conservation and Society</i>	Blurring Boundaries: Feral Rewilding, Biosecurity and Contested Wild Boar Belonging in England	England	Ce	Ma		Ac					
2020	PASCUAL-RICO et al	<i>Science of the Total Environment</i>	Scientific priorities and shepherds' perceptions of ungulate's contributions to people in rewilding landscapes	Spain	Pa	Ma	Cq	Ac	+				
2020	PEREZ et al	<i>Transactions on Ecology and the Environment</i>	Sustainable urbanization in Patagonia to address climate change and country NDCs: A case study of a mixed coastal urbanization project	Argentina*	Ma	Pa		Ac					
2020	PIZO and TONETTI	<i>The Condor</i>	Living in a fragmented world: Birds in the Atlantic Forest	Brazil	Ma	Ma		Ac					
2020	RECIO et al	<i>Environmental Conservation</i>	Promoting grazing or rewilding initiatives against rural exodus? The return of the wolf and other large carnivores must be considered	Spain*	Ce	Pa	Bo	Ac, Tos	++	Fa	-	In	
2020	SANGÜESA-BARREDA et al	<i>Global Change Biology</i>	Climate–human interactions contributed to historical forest recruitment dynamics in Mediterranean subalpine ecosystems	Mediterranean Europe*	Ma	Ma	Cz	Ac					
2020	SCHIRPKE et al	<i>Journal of Environmental Management</i>	Spatio-temporal changes in ecosystem service values: Effects of land-use changes from past to future (1860–2100)	Italy*	Pa	Ce	Bo	Ac, To			-		
2020	SCHOU et al	<i>Ambio</i>	Economic assessment of rewilding versus agri-environmental nature management	Denmark*	Ce	Ce	Bo	To	+		-	Wl	
2020	TSUNODA and ENARI	<i>Conservation Biology</i>	A strategy for wildlife management in depopulating rural areas of Japan	Japan*	Ma	Ma		Ac					
2020	WANG	<i>Frontiers in Environmental Science</i>	Wetland Governance: Contested Aspirations and Reflexive Roles of Local Professionals Toward Worlding Cities in Tai Lake Basin	China*	Ma	Ma		Ac					
2020	WARD and PRIOR	<i>Conservation and Society</i>	The Reintroduction of Beavers to Scotland: Rewilding, Biopolitics, and the Affordance of Non-human Autonomy	Scotland	Ce	Ma	Cq	Ac					
2020	WYNNE-JONES et al	<i>Conservation and Society</i>	Rewilding – Departures in Conservation Policy and Practice? An Evaluation of Developments in Britain	Britain	Ce	Pa	Cq	Ac	++	To		Wl, Ep	

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2021	ANGELI and FITZGERALD	<i>Oryx</i>	Reintroducing species when threats still exist: assessing the suitability of contemporary landscapes for island endemics	USA*	Ma	Ma							
2021	BALFOUR et al	<i>People and Nature</i>	People, nature and large herbivores in a shared landscape: A mixed-method study of the ecological and social outcomes from agriculture and conservation	England*	Pa	Pa		Ac					
2021	BANASIAK et al	<i>African Journal of Wildlife Research</i>	Emerging Human–Carnivore Conflict Following Large Carnivore Reintroductions Highlights the Need to Lift Baselines	South Africa*	Pa	Ma	Cq	Ac			-	Co	
2021	BARNAUD et al	<i>Environmental Science and Policy</i>	Is forest regeneration good for biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate	France, Spain, Scotland*	Pa	Pa	Bo	Ac			-		
2021	BAZZATO et al	<i>Forest Ecology and Management</i>	Key role of small woodlots outside forest in a Mediterranean fragmented landscape	Italy*	Ma	Ma		Ac					
2021	BODE	<i>Conservation Letters</i>	Covert rewilding: Modelling the detection of an unofficial translocation of Tasmanian devils to the Australian mainland	Australia*	Ce	Ma							
2021	BRUNO et al	<i>Ecosystem Services</i>	Depopulation impacts on ecosystem services in Mediterranean rural areas	Spain*	Pa	Pa	Bo	Ac	+	To			
2021	CAMPOS et al	<i>Science of the Total Environment</i>	Using fire to enhance rewilding when agricultural policies fail	Spain, Portugal*	Ce	Ma	Cz	Ac, To					
2021	CLANCY	<i>Urban Geography</i>	More-than-human territoriality: the contested spaces and beastly places of Canada geese in Europe's largest urban wetland	England*	Ma	Ma		Ac					
2021	DEMPSEY	<i>Land Use Policy</i>	Understanding conflicting views in conservation: An analysis of England	England	Ce	Pa	Cq	Th					
2021	DOLTON-THORNTON	<i>Journal of Rural Studies</i>	Rewilding and repeopling in Scotland: Large-scale land managers' perspectives and practices	Scotland*	Ce	Pa	Cz	Ac					
2021	ELLIS-BURNET et al	<i>Sustainability</i>	Transition and Transformation of a Rural Landscape: Abandonment and Rewilding	Slovenia*	Ma	Ma	Cz	Ac					
2021	GARRIDO et al	<i>Ambio</i>	Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows	Sweden*	Ce	Ma							
2021	GIERGICZNY et al	<i>Restoration Ecology</i>	Re-meander, rewet, rewild! Overwhelming public support for restoration of small rivers in the three Baltic Sea basin countries	Denmark, Germany, Poland*	Ma	Ce	Cz	Th					In
2021	KATAYAMA et al	<i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i>	Effects of rice-field abandonment rates on bird communities in mixed farmland–woodland landscapes in Japan	Japan*	Ma	Ma	Cz	Ac					
2021	KONVICKA et al	<i>BMC Ecology and Evolution</i>	Restoring a butterfly hot spot by large ungulates refaunaition: the case of the Milovice military training range, Czech Republic	Czech Republic*	Pa	Ma							
2021	LELLI et al	<i>Journal of Vegetation Science</i>	Long-term changes in Italian mountain forests detected by resurvey of historical vegetation data	Italy*	Pa	Ma	Cz	Ac					
2021	LOPEZ-I-GELATS et al	<i>Human Ecology</i>	Discourses on Rewilding: the Case of Feral Goats in Mallorca	Spain*	Ce	Pa	Bo	Ac	+	Hu, To			
2021	MARTIN et al	<i>Land Use Policy</i>	Taming rewilding - from the ecological to the social: How rewilding discourse in Scotland has come to include people	Scotland	Ce	Pa	Cq	Ac	++	To, Cs		Wl	
2021	MCPHERSON et al	<i>Frontiers in Ecology and Evolution</i>	Surviving the Urban Jungle: Anthropogenic Threats, Wildlife-Conflicts, and Management Recommendations for African Crowned Eagles	South Africa*	Ma	Ma							
2021	MEANEY et al	<i>Wildlife Research</i>	Rapid colonisation, breeding and successful recruitment of eastern barn owls (<i>Tyto alba delicatula</i>) using a customised wooden nest box in remnant mallee cropping areas of southern Yorke Peninsula, South Australia	Australia*	Ma	Ma							
2021	MUSTONEN et al	<i>Sustainability</i>	Return of Nimat?—Wild Reindeer as an Indicator of Evenki Biocultural Systems	Russia*	Ma	Ma		Ac					
2021	PASCUAL-RICO et al	<i>Science of the Total Environment</i>	Usually hated, sometimes loved: A review of wild ungulates' contributions to people	Global	Pa	Pa	Cq	Ac	+	To, Hu	-		

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2021	PETTERSSON and DE CARVALHO	<i>Conservation Science and Practice</i>	Rewilding and gazetting the Iberá National Park: Using an asset approach to evaluate project success	Argentina*	Ce	Ce	Cq	Ac, To	++	To, En		Wl, In, Ep	
2021	ROUET-LEDUC et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Effects of large herbivores on fire regimes and wildfire mitigation	Global	Ma	Ma	Cz	Ac, To					
2021	SCHMITZ et al	<i>land</i>	High Nature Value Farming Systems and Protected Areas: Conservation Opportunities or Land Abandonment? A Study Case in the Madrid Region (Spain)	Spain*	Ce	Ma	Bo	Ac			--		
2021	SEGAR et al	<i>Ecography</i>	Expert-based assessment of rewilding indicates progress at site-level, yet challenges for upscaling	Europe*	Ce	Pa	Bo	Ac	++	To			
2021	SIKORSKA et al	<i>Urban Forestry and Urban Greening</i>	Intended wilderness as a Nature-based Solution: Status, identification and management of urban spontaneous vegetation in cities	Poland*	Ma	Ma	Cq	Ac	+				
2021	SOLANO et al	<i>Land Degradation and Development</i>	Characterizing historical transformation trajectories of the forest landscape in Rome's metropolitan area (Italy) for effective planning of sustainability goals	Italy*	Pa	Ma	Cz	Ac					
2021	SUBALUSKY et al	<i>Oryx</i>	Potential ecological and socio-economic effects of a novel megaherbivore introduction: the hippopotamus in Colombia	Colombia*	Pa	Pa	Cq	Ac	+	To	--		
2021	TAYLOR et al	<i>Biodiversity and Conservation</i>	South Africa's private wildlife ranches protect globally significant populations of wild ungulates	South Africa	Ma	Ma	Cz	Ac					
2021	TRENTANOVİ et al	<i>Environmental Development</i>	Contested novel ecosystems: Socio-ecological processes and evidence from Italy	Italy*	Pa	Ma	Cz	Ac					
2021	ZENG et al	<i>Biology Bulletin</i>	Identification of Release Habitat of Captive-bred Mammals Demonstrated for Giant Panda in Sichuan Province, China	China*	Pa	Ma			+				
2021	ZHANG et al	<i>Ecological Indicators</i>	Evolution and determinants of ecosystem services: insights from South China karst	China*	Ma	Ma	Cz	Ac					
2022	ALISON et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Woodland, cropland and hedgerows promote pollinator abundance in intensive grassland landscapes, with saturating benefits of flower cover	Wales	Ma	Ma		Ac					
2022	DELGADO-GONZALEZ et al	<i>Scientific Reports</i>	Apex scavengers from different European populations converge at threatened savannah landscapes	Spain-Portugal	Pa	Ma							
2022	DURRANT and ELY	<i>Land Use Policy</i>	Deliberative-analytic approaches to Ecosystem Services as a way forward for the land sparing/sharing debate	England*	Ma	Ma							
2022	GENES and DIRZO	<i>Biological Conservation</i>	Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems	Global	Ce	Ma							
2022	GRANADO-DIAZ et al	<i>Land Use Policy</i>	Willingness to accept for rewilding farmland in environmentally sensitive areas	Spain*	Ce	Ma	Cz	Ac, To			-	Wl, In	
2022	JIMENEZ and BASURTO	<i>Biological Conservation</i>	An organizational framework for effective conservation organizations	Global	Pa	Pa	Cq	Ac	+			Wl, Ep	
2022	KIZIRIDIS et al	<i>Land</i>	Acceleration and Relocation of Abandonment in a Mediterranean Mountainous Landscape: Drivers, Consequences, and Management Implication	Greece*	Ma	Pa	Cz	Ac			-		
2022	MITTELMAN et al	<i>Ecography</i>	Trophic rewilding benefits a tropical community through direct and indirect network effects	Brasil*	Pa	Ma	Cq	Ac					
2022	MONSARRAT and SVENNING	<i>Ecography</i>	Using recent baselines as benchmarks for megafauna restoration places an unfair burden on the Global South	Global	Ce	Pa	Cq	Ac	+	To			
2022	PALLOTTA et al	<i>Applied Sciences</i>	Forest Dynamic in the Italian Apennines	Italy*	Pa	Ma	Cz	Ac	+		-		
2022	QUINTERO-URIBE et al	<i>Ecography</i>	Participatory scenarios for restoring European landscapes show a plurality of nature values	Europe	Ce	Pa	Bo	Ac	+				

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2022	SHAMON et al	<i>Frontiers in Ecology and Evolution</i>	The Potential of Bison Restoration as an Ecological Approach to Future Tribal Food Sovereignty on the Northern Great Plains	USA*	Ma	Pa	Bo	Ac	++	Me, Hu, To		Wl	
2022	THOMAS	<i>Environmental Science and Policy</i>	Actors and actions in the discourse, policy and practice of English rewilding	England*	Ce	Ma	Bo	Ac					
<i>Opinion papers</i>													
2006	DONLAN et al	<i>The American Naturalist</i>	Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation	North America	Ce	Pa	Cq	Ac	++	To, Hu	-	Wl	
2006	RUBENSTEIN et al	<i>Biological Conservation</i>	Pleistocene Park: Does re-wilding North America represent sound conservation for the 21st century?	North America	Ce	Pa	Cz	Ac				In	
2007	HINTZ	<i>Ethics, Place & Environment: A Journal of Philosophy & Geography</i>	Some Political Problems for Rewilding Nature		Ce	Ma							
2010	HANSEN et al	<i>Ecoigraphy</i>	Ecological history and latent conservation potential: large and giant tortoises as a model for taxon substitutions	Global	Ce	Ma	Cq	Ac	++	To			
2011	BROWN et al	<i>Scottish Geographical Journal</i>	Rewilding – A New Paradigm for Nature Conservation in Scotland?	Scotland	Ce	Pa	Cq	Ac	+++	To, Hu		Wl, Ep	
2011	TOLEDO et al	<i>Restoration Ecology</i>	The Shifting of Ecological Restoration Benchmarks and Their Social Impacts: Digging Deeper into Pleistocene Re-wilding	North America	Ce	Pa	Bo	Ac			-		
2012	NAVARRO and PEREIRA	<i>Ecosystems</i>	Rewilding Abandoned Landscapes in Europe	Europe	Ce	Pa	Cz	Ac	++		-	Wl, Ep	
2013	AYRES	<i>Ecos</i>	The feral book - reintroducing rewilding		Ce	Ma	Cz	Ac					
2014	GROSS	<i>Current Biology</i>	How wild do you want to go?	Europe, North America	Ce	Ma	Bo	Ac	+	To, Ur			
2014	LORIMER and DRIESSEN	<i>Transactions of the Institute of British Geographers</i>	Wild experiments at the Oostvaardersplassen: rethinking environmentalism in the Anthropocene	The Netherlands*	Pa	Ma	Cq	Ac	++	To	-		
2015	BUCK	<i>Annals of the Association of American Geographers</i>	On the Possibilities of a Charming Anthropocene		Pa	Ma							
2015	LORIMER et al	<i>Annual Review of Environment and Resources</i>	Rewilding: Science, Practice, and Politics		Ce	Pa	Bo	Ac, To	++	To	-	Ep, Wl	
2015	MERCKX and PEREIRA	<i>Basic and Applied Ecology</i>	Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding	Europe	Ce	Ma	Cz	To					
2016	CARVER	<i>Ecos</i>	Rewilding... conservation and conflict		Ce	Ma		Th					
2016	CORLETT	<i>Trends in Ecology & Evolution</i>	Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World		Pa	Ma	Cz						
2016	CORTES-AVIZANDA et al	<i>Frontiers in Ecology and Environment</i>	Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies	Global	Ma	Pa	Cz	Ac					
2016	DAVIES et al	<i>Nature Conservation</i>	Informed debate on the use of fire for peatland management means acknowledging the complexity of socio-ecological systems	UK	Pa	Pa	Cz	Ac					
2016	DELIEGE	<i>Environmental Values</i>	Contact! Contact! Nature Preservation as the Preservation of Meaning		Pa	Ma		Ac					

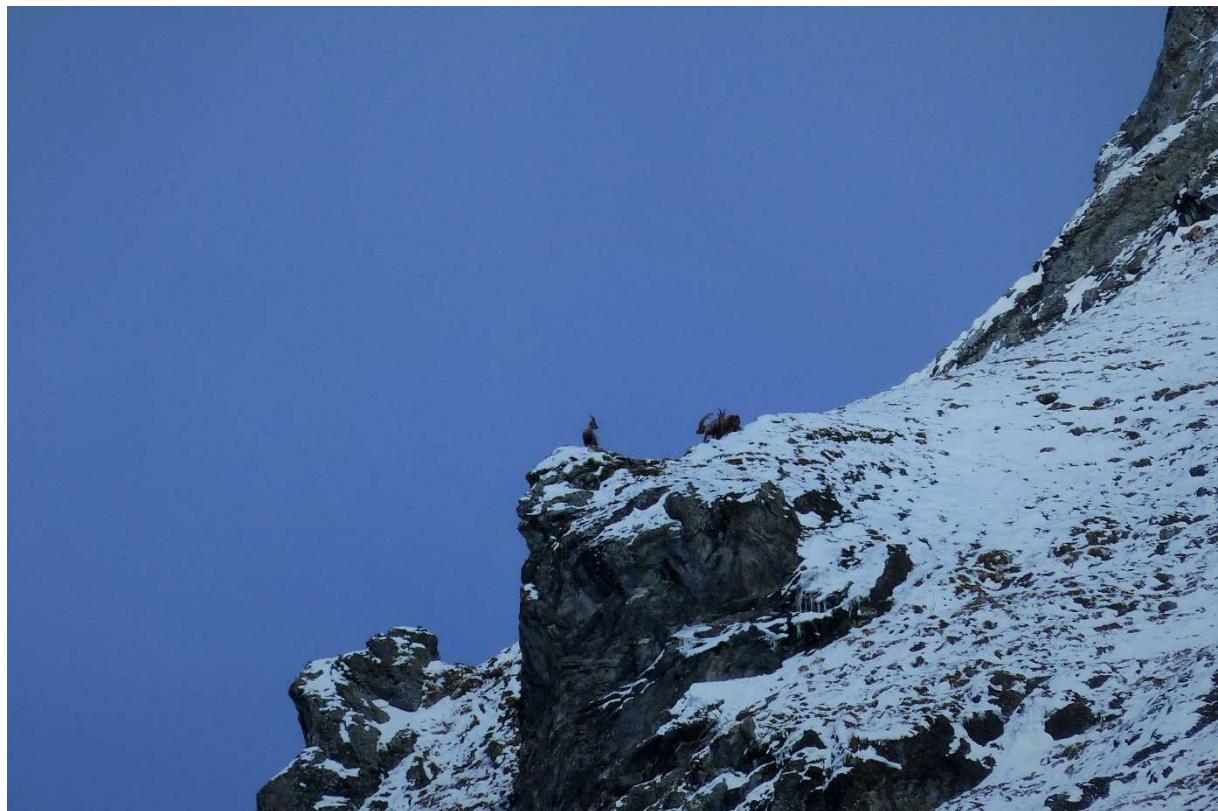
Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2016	DONAZAR et al	<i>Ardeola</i>	Roles of Raptors in a Changing World: From Flagships to Providers of Key Ecosystem Services	Mediterranean	Pa	Pa	Bo	Ac	++	To	--	Wl, Ep	
2016	JEPSON	<i>Ecography</i>	A rewilding agenda for Europe: creating a network of experimental reserves	Europe	Ce	Pa	Cq	Ac, To	++				
2016	KEULARTZ	<i>Environmental Values</i>	Future Directions for Conservation		Pa	Ma	Cq	Ac	++	To	--	Co	
2016	LORIMER and DRIESSEN	<i>Annals of the Association of American Geographers</i>	From “Nazi Cows” to Cosmopolitan “Ecological Engineers”: Specifying Rewilding Through a History of Heck Cattle	Europe	Ce	Pa	Bo	Ac, Th	+	To			
2016	NOGUES-BRAVO et al	<i>Current Biology</i>	Rewilding is the new Pandora’s box in conservation		Ce	Pa	Cz	Th, Ac					Wl
2016	OLWIG	<i>Landscape Research</i>	Virtual enclosure, ecosystem services, Landscape’s character and the ‘rewilding’ of the commons: the ‘Lake District’ case	England*	Ce	Pa		Th					
2016	ROOT-BERNSTEIN and SVENNING	<i>Journal of Arid Environments</i>	Prospects for rewilding with camelids		Ce	Ma	Cq	Ac					
2016	SANDOM	<i>Ecos</i>	Rewilding – implications for nature conservation		Ce	Ma							
2016	SVENNING et al	<i>PNAS</i>	Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research	Global	Ce	Pa	Cq	Ac	+	Re	-	Co	
2017	*NAVARRO et al	<i>Current Opinion in Environmental Sustainability</i>	Restoring degraded land: contributing to Aichi Targets 14, 15, and beyond	Global	Ma	Ma		Ac					
2017	ADAMS	<i>Progress in Human Geography</i>	Geographies of Conservation I: De-extinction and precision conservation		Ma	Pa	Cq	Ac, To		To		Co	
2017	BIERMANN and ANDERSON	<i>Geography Compass</i>	Conservation, biopolitics, and the governance of life and death		Pa	Ma							
2017	DOHERTY and RITCHIE	<i>Conservation Letters</i>	Stop Jumping the Gun: A Call for Evidence-Based Invasive Predator Management		Ma	Pa	Cq	To				-	
2017	FERNANDEZ et al	<i>Conservation Letters</i>	Rewilding: A Call for Boosting Ecological Complexity in Conservation		Ce	Ma	Cq	Ac					Co
2017	GALETTI et al	<i>Biotropica</i>	Reversing defaunation by trophic rewilding in empty forests	Americas	Ce	Pa	Cq	Ac				-	
2017	LORIMER	<i>Theory, Culture and Society</i>	Probiotic Environmentalities: Rewilding with Wolves and Worms		Ce	Pa	Cz	Ac					
2017	MURRAY	<i>Biological Conservation</i>	Wild pathways of inclusive conservation		Ce	Ma		Th, Ac					
2017	RICHARDSON	<i>Griffith Law Review</i>	Restoring layered geographies: ecology, society and time		Pa	Pa		Ac, To					
2017	ROOT-BERNSTEIN et al	<i>Perspectives in Ecology and Conservation</i>	Rewilding South America: Ten key questions	South America	Ce	Pa	Bo	Ac	+	To	-		
2018	BUNCE et al	<i>Journal of Landscape Ecology</i>	The ecology of British upland landscapes. II. The influences of policy on the current character of the uplands and the potential for change	UK	Pa	Ma		Ac					
2018	CROMSIGT et al	<i>Philosophical Transactions of the Royal Society B</i>	Trophic rewilding as a climate change mitigation strategy?	Global	Ce	Ma	Bo	Ac, To		To, Hu		Wl, Ep	
2018	DRENTHEN	<i>Environmental Values</i>	Rewilding in layered landscapes as a challenge to place identity		Ce	Ma	Cq	Ac			-		

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2018	FUHLENDORF et al	<i>Philosophical Transactions of the Royal Society B</i>	Perspectives on grassland conservation efforts: should we rewild to the past or conserve for the future?	North America	Ce	Pa	Bo	Ac	+	To			
2018	KRAUSS and OLWIG	<i>Landscape Research</i>	Special issue on pastoral landscapes caught between abandonment, rewilding and agro-environmental management. Is there an alternative future?		Pa	Pa	Bo	Ac	+	Re	--		
2018	LAWTON	<i>NewScientist</i>	The call of rewilding		Ce	Ma							
2018	LENNOX et al	<i>Biological Conservation</i>	Evaluating the efficacy of predator removal in a conflict-prone world	Global	Ma	Ce	Cq	Ac					
2018	OCKENDON et al	<i>Biological Conservation</i>	One hundred priority questions for landscape restoration in Europe	Europe	Pa	Pa	Bo	Ac, To					
2018	PETTORELLI et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Making rewilding fit for policy		Ce	Pa	Bo	Th, Ac	+	To	-		
2018	ROBIN	<i>WIREs Climate Change</i>	Environmental humanities and climate change: understanding humans geologically and other life forms ethically		Ma	Ma		Th					
2018	TORRES et al	<i>Philosophical Transactions of the Royal Society B</i>	Measuring rewilding progress		Ce	Ma	Bo						
2018	WOESTENBURG	<i>Landscape Research</i>	Heathland farm as a new commons?	The Netherlands	Ma	Ma		Ac					
2019	ADAMS	<i>Progress in Human Geography</i>	Geographies of Conservation III: Nature's Spaces		Ma	Ma	Cz	Ac					
2019	DANDY and WYNNE-JONES	<i>Forest Policy and Economics</i>	Rewilding Forestry		Ce	Ma	Cq	Ac					
2019	DE-COZAR-ESCALANTE	<i>Ethics, Policy & Environment</i>	Rewilding. A Pragmatist Vindication		Ce	Ma	Cq	Ac				-	
2019	GENES et al	<i>Biodiversity and Conservation</i>	Why we should let rewilding be wild and biodiverse		Ce	Ma	Cq						
2019	HALL	<i>Journal of Ecotourism</i>	Tourism and rewilding: an introduction – definition, issues and review		Ce	Pa	Cq	Ac	++	To			
2019	JEPSON	<i>Ambio</i>	Recoverable Earth: a twenty-first century environmental narrative		Ce	Pa	Cq	Ac, To	+				
2019	LASANTA	<i>Geographical Research Letters</i>	Active management against shrubland expansion: seeking a balance between conservation and exploitation in the mountains	Europe	Ce	Ma	Cq	Ac, To	+		--		
2019	LEIPER	<i>Geoforum</i>	The Paleo paradox: Re-wilding as a health strategy across scales in the anthropocene		Ce	Ma							
2019	NEILSON	<i>Capitalism Nature Socialism</i>	Disenchanted Natures: A Critical Analysis of the Contested Plan to Reintroduce the Eurasian Lynx into the Lake District National Park	England*	Ce	Ma	Cq	Ac	++	To, He		Wi	
2019	O'NEILL	<i>Journal of Japanese and Korean Cinema</i>	Rewilding futures: Japan's nuclear exclusion zone and post 3.11 eco-cinema	Japan*	Pa	Ma							
2019	PEEREN	<i>Landscape Research</i>	The affective economies and political force of rural wildness	The Netherlands*	Ce	Pa	Cq						
2019	ROOT-BERNSTEIN and LADLE	<i>Ecology and Evolution</i>	Ecology of a widespread large omnivore, <i>Homo sapiens</i> , and its impacts on ecosystem processes		Ma	Ma							
2019	SWEENEY et al	<i>Conservation Biology</i>	Rewilding: an Australian perspective	Australia	Ce	Ma	Cq	Ac	+	To, Ag			
2019	ZELLER and GÖTTERT	<i>Global Ecology and Conservation</i>	The relations between evolution and domestication reconsidered - Implications for systematics, ecology, and nature conservation		Ma	Ma							

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2020	ARNDS	<i>Journal of Postcolonial Writing</i>	Rewilding the world in the postcolonial age: On the nexus between cultural production and species politics		Ce	Ma	Cz	Ac					
2020	BRISTER and NEWHOUSE	<i>Environmental Ethics</i>	Not the Same Old Chestnut: Rewilding Forests with Biotechnology		Ce	Ma		Ac					
2020	COE and HOY	<i>Multimodal Technologies and Interaction</i>	Choice, Control and Computers: Empowering Wildlife in Human Care		Ma	Ma		Ac					
2020	CROSSLEY	<i>Tourism Geographies</i>	Ecological grief generates desire for environmental healing in tourism after COVID-19		Ma	Ma		Ac					
2020	GOWDY	<i>Future</i>	Our hunter-gatherer future: Climate change, agriculture and uncivilization		Pa	Pa		Th, Ac					
2020	JONES and COMFORT	<i>Journal of Public Affairs</i>	A Commentary on Rewilding in Europe	Europe	Ce	Pa	Bo	Ac	++	To, Cs, Fi		Wl, Ep	
2020	JORDAN et al	<i>Conservation Biology</i>	Addressing inequality and intolerance in human–wildlife coexistence	Global	Pa	Pa		Ac					
2020	KLAAR and CARVER	<i>Interdisciplinary Reviews: Water</i>	Land management in a post-Brexit UK: An opportunity for integrated catchment management to deliver multiple benefits?	UK	Ce	Ma	Cq	Ac, To	+		-		
2020	LEROY et al	<i>Frontiers in Sustainable Food Systems</i>	Livestock in Evolving Foodscapes and Thoughtscapes		Ma	Ma	Cq	Ac					
2020	LUCKHURST	<i>Textual Practice</i>	Brexitland's dark ecologies: new British landscape writing	UK	Pa	Ma							
2020	MARLAND	<i>Green Letters</i>	Rewilding, Wilding, and the New Georgic in Contemporary Nature Writing		Ce	Ma		Ac					
2020	OGAR et al	<i>One Earth</i>	Science Must Embrace Traditional and Indigenous Knowledge to Solve Our Biodiversity Crisis		Pa	Ma							
2020	PHILLIPS et al	<i>Journal of Design, Business and Society</i>	Designing for active engagement, enabling resilience and fostering environmental change		Ma	Ma		Ac					
2020	PRESTON	<i>Journal of Contemporary Chinese Art</i>	Forest Re-seen: From the Metropolis to the Wilderness	China	Pa	Ma							
2020	RAUM	<i>Landscape Ecology</i>	Land-use legacies of twentieth-century forestry in the UK: a perspective	UK	Ma	Ma							
2020	SCHWEIGER and SVENNING	<i>People and Nature</i>	Analogous losses of large animals and trees, socio-ecological consequences, and an integrative framework for rewilding-based megabiota restoration		Ce	Pa	Cq	Ac	++	To, Me, Fo, Hu		Wl	
2020	TAKACS	<i>Journal of Environmental Policy and Planning</i>	Whose voices count in biodiversity conservation? Ecological democracy in biodiversity offsetting, REDD+, and rewilding		Pa	Ma		Ac					
2021	BAYULKEN et al	<i>Journal of Cleaner Production</i>	How are nature based solutions helping in the greening of cities in the context of crises such as climate change and pandemics? A comprehensive review	Global	Ma	Pa		Ac					
2021	BOYCE et al	<i>Conservation Biology</i>	The need for formal reflexivity in conservation science		Ma	Ma		Ac					
2021	CARVER et al	<i>Conservation Biology</i>	Guiding principles for rewilding		Ce	Ma	Bo	Ac	+				
2021	CLANCY et al	<i>Geoforum</i>	Entanglement, autonomy and the co-production of landscapes: relational geographies for free-roaming ‘feral’ donkeys (<i>Equus asinus</i>) in a rapidly changing world	Europe	Pa	Pa		Ac					

Year	Authors	Journal	Title	Criteria									
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
2021	CONLEY	<i>10th International Conference on Digital and Interactive Arts</i>	Planetary Crop Rotation: A Space Permaculture? A Cosmic Decompiculture?		Pa	Ma		Ac					
2021	EGOH et al	<i>PLoS ONE</i>	Rewilding and restoring nature in a changing world		Ce	Pa	Cq	Ac	+				Wl, Ep
2021	GORDON et al	<i>Frontiers in Sustainable Food Systems</i>	Domestic Livestock and Rewilding: Are They Mutually Exclusive?	Europe*	Ce	Pa	Cq	Ac	++	To, Me	-	Wl	
2021	GORDON et al	<i>Sustainability</i>	Rewilding Lite: Using Traditional Domestic Livestock to Achieve Rewilding Outcomes		Ce	Pa	Cq	Ac	++	To, Me		Wl, Ep	
2021	LEHMANN	<i>Modulo Arquitectura CUC</i>	Nature in the Urban Context: Renaturalisation as an Important Dimension of Urban Resilience and Planning		Ma	Ma	Cq	Ac	+	To			
2021	LEHMANN	<i>Sustainability</i>	Growing Biodiverse Urban Futures: Renaturalization and Rewilding as Strategies to Strengthen Urban Resilience		Ce	Pa	Cq	Ac	++	To			
2021	LOVASZ et al	<i>Global Ecology and Conservation</i>	Konik, Tarpan, European wild horse: An origin story with conservation implications		Pa	Ma							
2021	MHATHUNA	<i>Scottish Affairs</i>	Traditional ecological knowledge and the relevance of Duthchas in Gaidhealtachd environmental futures	Scotland	Pa	Ma							
2021	PETTORELLI et al	<i>Journal of Applied Ecology</i>	Time to integrate global climate change and biodiversity science-policy agendas		Ma	Ma							
2021	RIPPA	<i>Ethnos: Journal of Anthropology</i>	Hunting, Rewilding, and Multispecies Entanglements in the Alps	Italy*	Ce	Ma	Cz	Ac					
2021	SELWYN	<i>The Journal of Peasant Studies</i>	A green new deal for agriculture: for, within, or against capitalism?	Europe	Pa	Ma	Cq	Ac	+	Cs		Wl	
2021	SHAO et al	<i>Landscape Architecture Frontiers</i>	The Intension and Values of Urban Wildscapes		Ma	Pa	Cz	Ac					Co
2021	SWANSON et al	<i>One Earth</i>	History as grounds for interdisciplinarity: promoting sustainable woodlands via an integrative ecological and socio-cultural perspective	Global	Pa	Pa	Cz	Ac, To					
2021	TROUWBORST	<i>Journal of Environmental Law</i>	Megafauna Rewilding: Addressing Amnesia and Myopia in Biodiversity Law and Policy		Ce	Ma		Th					
2021	VAN KATWIJK et al	<i>BioScience</i>	Rewilding the Sea with Domesticated Seagrass		Ce	Ma							
2021	VOGT	<i>Journal of Environmental Management</i>	Agricultural wilding: rewilding for agricultural landscapes through an increase in wild productive systems		Ce	Pa	Cq	Ac					
2021	WRIGLEY	<i>Journal of Political Ecology</i>	Ice and Ivory: the cryopolitics of mammoth de-extinction		Ma	Ma		Ac					
2022	JEPSON	<i>People and Nature</i>	To capitalise on the Decade of Ecosystem Restoration, we need institutional redesign to empower advances in restoration ecology and rewilding		Ce	Pa	Cq	Ac, To	+++	En			
2022	NEWSON	<i>Earth Surface Processes and Landforms</i>	'Fluvial geomorphology and environmental design': Restitution for damage, rehabilitation, restoration or rewilding?		Pa	Ma							
2022	QUINTAS-SORIANO et al	<i>Land Use Policy</i>	Effects of land abandonment on nature contributions to people and good quality of life components in the Mediterranean region: A review	Mediterranean	Pa	Pa	Bo	Ac	+		-		
2022	SCHULTE TO BÜHNE et al	<i>Ambio</i>	The policy consequences of defining rewilding		Ce	Ma	Cq	Ac	+		-		

Discussion générale



« On peut douter qu'un dualisme qui a tant servi, depuis la modernité, à affirmer la domination humaine sur la nature à travers la science et la technique, puisse, par simple renversement de la valeur des termes, être mis au service de la protection d'une nature non exploitée. »

- LARRÈRE et LARRÈRE, *Penser et agir avec la nature*

I. Synthèse et perspectives de recherche

Largement fondée sur les approches de modélisation et de synthèse bibliographique, cette thèse cherche à apporter un regard systémique sur des problématiques parfois abordées de manière isolée. La question des rapports entre faune sauvage, paysages et sociétés humaines traverse ainsi toute notre réflexion, chapitre après chapitre. Ceux-ci s'articulent autour de la problématique générale formulée en introduction :

Dans quelle mesure les trajectoires des socio-écosystèmes des Alpes françaises peuvent-elles être pensées dans les termes d'un réensauvagement ?

A. Contributions respectives des chapitres

Outre la problématique générale, chaque chapitre s'attache à répondre à une série de questions qui lui sont propres. Déjà abordées dans leurs discussions respectives, elles sont ici mises en regard les unes des autres.

Chapitre 1

Quelles sont les origines historiques et conceptuelles de la notion de réensauvagement ?

Quelles sont les inconnues et critiques qui s'y rattachent ?

Né aux Etats-Unis, où il prolonge le mythe de *wilderness* pour se concentrer sur l'idée de cascades trophiques, le concept de réensauvagement (*rewilding*) prend ensuite son essor dans les sphères académiques et militantes européennes. Celles-ci y voient un double moyen de tirer parti de la déprise des zones marginales (réensauvagement passif) et de restaurer les espèces de mégafaune et les dynamiques écologiques associées (réensauvagement trophique), en particulier *via* les ongulés sauvages. L'approche reste cependant controversée, d'une part sur le plan conceptuel (quelle définition retenir ? Comment mettre en œuvre un concept aussi peu unifié ?), et d'autre part en raison des inconnues inhérentes à sa « visée libre » (quelle plus-value écologique, et à quel horizon temporel ? Quels coûts et bénéfices en attendre ?).

Ce premier chapitre, à visée introductory, résitue la notion de réensauvagement dans le paysage de la biologie de la conservation. Un tel cadrage est motivé par la diffusion encore restreinte du concept dans la littérature académique francophone (voir cependant Locquet 2021), et les controverses qui l'entourent dans les discours des acteurs locaux. Souligner ses limites est d'ailleurs un prérequis pour examiner la pertinence du concept dans le cadre des Alpes françaises. Enfin, sa dimension systémique en fait un outil théorique de choix pour

articuler des niveaux trophiques souvent traités isolément, comme les successions de végétation, les herbivores sauvages et leurs prédateurs, que le chapitre 2 s'attache à relier par le biais de modèles phénoménologiques.

Chapitre 2

Comment analyser les corrélations croisées entre trajectoires des populations de faune sauvage et des paysages de montagne ? Quels sont leurs déterminants climatiques et anthropiques dans les Alpes françaises entre 1995 et 2015 ? Dans quelle mesure le concept de réensauvagement peut-il aider à les comprendre ?

Nous avons combiné deux modèles complémentaires pour faire émerger les corrélations partielles, puis les relations causales, entre les variables d'un système complexe qui relie faune sauvage, paysages et activités humaines dans les Alpes françaises. Les analyses montrent que la trajectoire récente d'expansion des ongulés, des prédateurs, et de l'étendue forestière doit davantage aux déterminants climatiques et à leurs interactions trophiques qu'aux facteurs anthropiques locaux. Ce bilan invalide en partie le postulat de réensauvagement du massif : la convergence entre trajectoires des trois niveaux trophiques souligne l'interconnexion des dynamiques spontanées, mais n'est pas due à un retrait des activités humaines, du moins à l'échelle du massif.

L'apport de cette approche de modélisation est triple. Premièrement, la construction des modèles s'est appuyée sur un large jeu de données standardisées, croisant vingt-trois variables ramenées à une même échelle spatiale et temporelle. Sur le plan descriptif, ce nouveau jeu de données offre un important potentiel d'approfondissement cartographique des tendances de chaque variable, liée au réensauvagement ou non, à l'échelle des Alpes françaises ou de plus petites régions. Croiser certaines variables, par exemple liées à la faune sauvage ou au couvert forestier, permettrait de construire des indicateurs de suivi du réensauvagement, et de détecter l'émergence de *hotspots* conjuguant une évolution plus rapide des variables jugées critiques (expansion des ongulés sauvages, etc.).

Deuxièmement, le cadre de modélisation phénoménologique permet d'améliorer la compréhension des dynamiques écologiques à l'œuvre dans des milieux de montagne anthropisés, par l'analyse de leurs corrélations. Notamment, prédateurs et paysages sont ici explicitement reliés via l'échelon des herbivores sauvages, souvent absents des débats publics et pourtant centraux dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres en milieu tempéré. L'hypothèse initiale de déprise dans les Alpes françaises est en revanche à nuancer : le pastoralisme se maintient, voire progresse, tandis que l'embroussaillement observé semble

largement le fait du changement climatique (et/ou de facteurs non contrôlés). Avec deux séries de points seulement, l'ensemble de ces constats reste cantonné à une époque donnée (1995-2015) : davantage de profondeur historique permettrait de généraliser les constats écologiques proposés.

Enfin, la relation entre herbivores (sauvages ou domestiques) et successions de végétation est explicitement prise en compte dans les analyses. À l'échelle du massif, leurs trajectoires trouvent une corrélation faible à nulle, sans modification substantielle des régimes alimentaires apparents au cours du temps. La part de chaque régime (*browser* ou *grazer*) dans la biomasse végétale consommée offre en revanche une piste d'approfondissement local pour des mécanismes difficilement détectables à large échelle, tels que la sélection de végétaux distincts en espèce et en maturité selon l'ongulé considéré ; c'est ce qui motive la transposition du chapitre 3 à l'échelle du massif via des modèles mécanistes.

Chapitre 3

Comment modéliser de manière dynamique les rétroactions entre végétation et populations d'un ongulé sauvage à l'échelle d'un massif ? Comment y intégrer différents scénarios de gestion des milieux naturels, et quels effets ont-ils sur les trajectoires paysagères ?

Nous avons simulé la relation complexe entre ongulé et végétation par un couplage innovant de modèles, chacun d'entre eux spécialisé sur un compartiment (RangeShifter pour le chamois, FATE-HD pour la végétation), de manière dynamique dans le temps et spatialement explicite. Si cette articulation de modèles a permis de simuler avec réalisme les processus démographiques de chaque compartiment, la représentation des mécanismes de rétroactions entre compartiments peut en revanche gagner en finesse. Nous nous sommes appuyés sur le dire d'experts (chercheurs, ingénieurs OFB, gestionnaires du Parc) à différents niveaux du processus de couplage : construction de trois scénarios réalistes et contrastés, paramétrisation de six modalités de gestion, etc. Cette double entrée de modélisation participative a permis de représenter des processus écologiques complexes, tout en prédisant plusieurs états futurs du massif afin de répondre aux problématiques des gestionnaires. Les scénarios de gestion et l'herbivorie du chamois affectent moins l'évolution des paysages que l'augmentation des températures, à la fois tendancielle et simulée via les scénarios climatiques modéré (RCP 4.5) ou sévère (8.5) ; réciproquement, l'abondance du chamois est sensible à toutes les modifications de la qualité de son habitat, par la gestion ou par le climat.

Cette étude contribue, en premier lieu, à mieux comprendre et prédire l'intensité des interactions trophiques entre ongulés sauvages et successions de végétation. Pour gagner en réalisme, il serait intéressant d'y ajouter une seconde espèce d'herbivore, par exemple le cerf élaphe (à forts enjeux de gestion sur le massif), ou le mouflon méditerranéen (pour lequel les données sont suffisantes), et de modéliser ses interactions avec le chamois. D'autre part, l'implication des partenaires gestionnaires (OFB et PNR du Massif des Bauges) à tous les stades a permis de gagner en réalisme par l'intégration du dire d'expert, autant que de mettre en lien la démarche avec les besoins locaux : elle participe à améliorer le dialogue local entre recherche et gestionnaires, par exemple *via* les cartes produites pour la scénarisation 2022-2050.

En revanche, plusieurs facteurs ont participé à réduire la part de la problématique du réensauvagement dans l'étude de l'évolution du territoire des Bauges. À rebours du reste des Alpes françaises, l'arrivée du loup est très récente dans le massif, et y suscite encore relativement peu de dégâts du fait d'un élevage majoritairement bovin. Cette tradition pastorale conduit aujourd'hui à l'intensification des pratiques, de même que pour l'exploitation forestière ; toutes deux se conjuguent à une forte fréquentation récréative du massif, au voisinage des agglomérations dynamiques du sillon alpin. Ces tendances à l'anthropisation confèrent au massif une identité peu « sauvage », expliquant peut-être pourquoi aucun scénario type « réensauvagement » n'a émergé spontanément des échanges avec les gestionnaires. Un tel scénario pourrait être constitué *a posteriori* par la combinaison des précédents ; les différentes entrées sectorielles du couplage, aujourd'hui centré sur la dimension écologique, pourraient aisément permettre d'y raccorder des modèles économiques simples pour en chiffrer les conséquences.

Chapitre 4

Que révèle la littérature académique sur les relations entre économie et réensauvagement ? Quels sont ses manques et les pistes d'approfondissement ?

La synthèse d'un corpus de 257 articles a montré que de nombreuses études académiques liées au réensauvagement évoquaient les questions économiques associées, mais que peu les approfondissaient réellement au travers d'éléments factuels. La quantification des entrées et sorties de projets, par exemple sous l'angle des coûts et bénéfices, reste donc extrêmement rare, fragilisant le postulat général d'intérêt économique du réensauvagement qui est souvent affiché. Il en ressort un besoin de standardiser les futures évaluations économiques liées au concept, et de creuser certaines questions qui manquent d'approfondissement dans la littérature sur l'économie du réensauvagement (faisabilité, planification, équité).

En interrogeant une des facettes peu explorées du réensauvagement, cette revue montre le double intérêt du concept : il constitue d'une part un champ à approfondir pour la recherche en économie, au vu des nombreuses questions qu'il soulève pour la discipline (quelle faisabilité économique réelle des projets de réensauvagement ? Quelle équité de répartition de leurs coûts et bénéfices ? etc.). D'autre part, l'action qu'il propose en faveur de la biodiversité est invoquée comme une voie robuste de restauration, bien appuyée sur le plan théorique et progressivement vérifiée par les expérimentations La bibliographie se révèle pourtant assez peu mature, peut-être à cause d'une étanchéité entre disciplines académiques : pour mieux le comprendre, l'analyse des citations mutuelles entre auteurs, et de leurs ancrages disciplinaires respectifs figurent parmi les premières perspectives. Appréhender les synergies et compromis entre économie et réensauvagement est en effet un prérequis pour diagnostiquer sa pertinence dans un contexte concret, comme celui des Alpes françaises (voir cependant [EFESE 2022](#)).

B. Réponse à la problématique générale

Problématique générale

Dans quelle mesure les trajectoires actuelles des socio-écosystèmes, dans les Alpes françaises, peuvent-elles être pensées dans les termes d'un réensauvagement ?

1. Comment mesurer des trajectoires de réensauvagement ?

Selon la plupart des définitions, le réensauvagement repose sur deux faisceaux d'éléments quantifiables : le rétablissement de dynamiques spontanées du vivant (progression des populations animales, complexification des réseaux trophiques...) et la réduction des interventions humaines (transformation des habitats, extraction de biomasse, perturbation par fréquentation...). Ces deux groupes d'indicateurs sont repris dans chacun des chapitres fondés sur une approche quantitative ; s'y ajoute le changement climatique, lui aussi d'origine anthropique, et incontournable dans l'étude des écosystèmes d'altitude. Dans le chapitre 2, rétrospectif, les effectifs de mammifères sauvages et leurs interactions mutuelles montrent une tendance nette au rétablissement sur les Alpes françaises ; cependant, cette trajectoire est découpée de l'intervention humaine, localement stable voire en expansion. Dans le chapitre 3, prospectif, aucun des trois scénarios construits ne suppose de retrait des activités humaines dans leur ensemble ; or, ces scénarios conditionnent les paramètres des modèles mobilisés, et donc *in fine* la trajectoire démographique des chamois et de leur herbivorie. Aucune des deux études

n'offre donc de mesure complète d'un réensauvagement à l'échelle de la zone d'intérêt : le retour de la mégafaune sauvage semble s'y être fait en dépit de la forte présence humaine.

Différents référentiels multicritères proposent de mesurer le réensauvagement, selon diverses approches et amplitudes spatiales. À l'échelle du site, une série d'indices quantifiant l'intégrité écologique et les forçages anthropiques peuvent être croisés pour calculer un score total de naturalité ([van Beeck Calkoen et al 2020](#)) ou de réensauvagement ([Torres et al 2018](#)). Plusieurs auteurs proposent d'agrégner de telles métriques à l'échelle régionale, dans l'espace (cartographie de potentiel pour le réensauvagement, [Ceaușu et al 2015](#)) et/ou dans le temps (trajectoires de réensauvagement, [Segar et al 2021](#)). Guetté et al ([2021](#)) combinent enfin l'intégrité biophysique, la spontanéité des processus et les continuités spatio-temporelles pour proposer une carte de naturalité à l'échelle de la France métropolitaine, où les Alpes françaises présentent les valeurs parmi les plus élevées.

Dans une optique descriptive, ces outils pourraient être mobilisés sur tout ou partie des zones d'étude selon un gradient de réensauvagement, allant de massifs remarquables par leur forte extension forestière récente (Baronnies provençales, Monges...) à des territoires marqués par l'intensification de l'élevage bovin (comme les Bauges). Croiser les résultats de tels indicateurs avec les conclusions des différents chapitres, ou avec différents zonages administratifs (espaces protégés, etc.), permettrait de confirmer ou d'infirmer la pertinence du concept de réensauvagement pour qualifier les trajectoires étudiées dans les Alpes françaises— sans préjuger de son intérêt pour leur gestion.

2. Intérêt du concept de réensauvagement pour la gouvernance des socio-écosystèmes alpins

L'intérêt du concept de réensauvagement pour qualifier les trajectoires actuelles des socio-écosystèmes alpins dépend de son appropriation par les acteurs qui participent à la gouvernance de ces territoires, dans une optique de défense du vivant ou de reconnexion des sociétés humaines à ses dynamiques. Or, la conceptualisation d'un phénomène de réensauvagement en tant que tel n'est pas partagée partout dans les Alpes françaises ; les deux territoires abordés pour l'étude du chapitre 3 contrastent singulièrement à ce titre. Dans le massif des Bauges, où finalement a eu lieu l'étude, le réensauvagement n'apparaît pas dans le discours des gestionnaires rencontrés, et aucun scénario ne le mentionne. Les dynamiques d'intensification des activités humaines (pastoralisme, sylviculture, tourisme), d'une part, et de progression de la faune sauvage (loup, ongulés de plaine) ou des broussailles d'autre part, y coexistent sans relation apparente. À l'inverse, dans le massif des Ecrins (Hautes-Alpes, Isère),

la progression du loup et des ongulés de plaine exacerbé les conflits avec les activités d'élevage traditionnelles ; la problématique d'un réensauvagement, formulé ou non en tant que tel par les gestionnaires, est si prégnante que le Parc national n'a pas souhaité s'engager dans cet exercice.

D'autres exemples locaux, au sein des Alpes françaises, attestent à l'inverse d'un intérêt grandissant pour la notion de réensauvagement. Sous l'angle institutionnel, la réserve intégrale du Lauvitel (Isère) constitue l'unique exemple de zone maintenue en libre évolution à des fins de suivi scientifique ; interdite aux visiteurs depuis 1995, des pièges photos y ont confirmé le passage de loups et d'ongulés. Dans les PNR des Baronnies provençales et du Vercors (Drôme), le retour de trois espèces de vautours a été nationalement valorisé par un rapport ad hoc de l'EFSE (EFSE 2021), généralisant son propos aux bénéfices économiques des réintroductions d'espèces sauvages pour les territoires. Enfin, l'association Rewilding France porte désormais la vision et les principes de Rewilding Europe dans l'hexagone : plusieurs initiatives locales préexistantes dans le Vercors (réintroductions, réserves biologiques intégrales...) l'ont notamment conduit à identifier ce massif, avec les territoires attenants du Diois et des Baronnies, comme terrain d'expérimentation potentiel.

La perception du phénomène de réensauvagement, et la posture qu'adoptent les acteurs pour se l'approprier ou non, varient donc largement au sein des Alpes françaises. Plusieurs facteurs peuvent les affecter : ancienneté d'arrivée des prédateurs, système de pastoralisme dans lequel ils s'intègrent (ovin, bovin), importance de ces activités dans l'économie et l'identité locales, trajectoires paysagères récentes et en cours, mode de gouvernance des socio-écosystèmes (ici Parc national ou Parc naturel régional)... L'échelle d'un massif aussi hétérogène que les Alpes paraît donc trop large pour conclure de manière univoque sur l'intérêt du concept dans la gouvernance des socio-écosystèmes régionaux. Une série d'entretiens locaux, menés en différents points des Alpes françaises avec une diversité d'acteurs, permettrait de mieux mesurer la problématisation du réensauvagement en tant que tel, et de mieux comprendre ses déterminants socio-économiques.

3. Au-delà des Alpes françaises : quelle portée des résultats ?

Centrée sur le territoire des Alpes françaises, la problématique générale de cette thèse présente un intérêt pour nombre d'autres régions confrontées à des trajectoires similaires. Il importe donc d'identifier ce qui, dans les analyses issues d'un massif seulement, puisse être valable ailleurs et sous quelles conditions.

Deux caractéristiques de notre démarche favorisent la transposabilité de ces résultats. L'originalité et la robustesse des cadres de modélisation sont la principale force des deux chapitres quantitatifs ; la généricité de ces modèles, aisés à reparamétriser, compense le caractère contextuel des données accumulées (chapitre 2) ou des scénarios (chapitre 3). D'autre part, si le massif alpin recouvre une forte hétérogénéité de contextes biophysiques, les facteurs anthropiques comptent eux aussi pour beaucoup dans la variabilité entre sites d'études ; nous avons minimisé le coût à la transposition en contrôlant explicitement la majorité d'entre eux, intégrés comme variables dans nos modèles. En creux, la question de la portée des résultats interroge donc sur ce qui, dans notre travail, fait la spécificité des Alpes françaises.

Plusieurs dynamiques écologiques sont conditionnées par le caractère montagneux de notre territoire d'étude. D'une part, les variations de relief façonnent une importante hétérogénéité spatiale, à l'origine d'autant de diversité des végétations à large échelle ([Marini et al 2008](#)). Cette dénivellation a pu prévenir l'implantation aux plus hautes altitudes de certaines espèces d'ongulés sauvages telles que le chevreuil, dépendant pour son alimentation des milieux forestiers et de leurs lisières ([Acevedo et al 2005](#)), ou le cerf élaphe – dont le comportement de fuite repose sur l'endurance à la course plutôt que sur la recherche de terrains escarpés ([Anderwald et al 2021](#)). La richesse et la densité préhistoriques en ongulés sauvages ont pu s'en trouver réduites, favorisant l'apparition d'un couvert boisé plutôt qu'en mosaïque ([Bakker et al 2016](#)). D'autre part, les conditions de températures et de précipitations à haute altitude façonnent des communautés végétales et animales spécifiques, accentuant d'autant le poids du changement climatique dans les processus écologiques qui s'y déroulent ([Rogora et al 2018](#)) – comme en attestent les chapitres 2 et 3.

Une fois intégrés ces facteurs abiotiques, méthodes comme résultats gardent un degré de généralité suffisant pour être transposés à tout autre massif de montagne, *a fortiori* sujet à un changement d'usage des sols ([Garcia-Ruiz et al 2020](#)) et/ou à un rétablissement de la mégafaune sauvage ([Vasile 2018](#)). Les chapitres 1 et 4, dénués de référence géographique, gardent également toute leur pertinence pour l'étude d'autres régions que les Alpes françaises, notamment lorsque l'écart y est grand entre naturalité potentielle et réalisée ([Ceaușu et al 2015](#), [Guetté et al 2021](#)), et les bénéfices associés significatifs pour les populations locales ([Corlett 2016](#), [Egoh et al 2021](#)).

Pour autant, l'entrée pluridisciplinaire retenue dans cette thèse est loin d'épuiser toute la richesse du concept de réensauvagement, gardant intactes les perspectives d'élargissement de la problématique sur les Alpes françaises comme ailleurs.

C. Limites de la démarche : de l'interdisciplinarité à la transdisciplinarité

Le concept de réensauvagement, ici mobilisé dans un cadre singulier, dépasse de loin les seules sphères écologique ou économique. Pour prétendre à l'exhaustivité, son étude demande à dépasser la pluridisciplinarité, et à viser au moins l'interdisciplinarité (Swanson et al 2021), croisant les regards de plusieurs disciplines de recherche (Huutoniemi et al 2010). Plusieurs d'entre elles, à rattacher aux humanités environnementales (Blanc et al 2017), sont régulièrement convoquées dans la littérature associée (Jørgensen et al 2015, Cloyd 2016, Robin 2018).

Par l'échelle large des processus écologiques qu'il convoque (Navarro et Pereira 2012), le réensauvagement passif renvoie directement à des problématiques d'aménagement du territoire (Carver et al 2021), à même d'intéresser la géographie (Barraud et Périgord 2013). Le cadre des Alpes françaises, concentrant une forte diversité d'ongulés sauvages et de prédateurs, suscite ainsi autour du réensauvagement l'attention de plusieurs études en cours dans la discipline (Defraiteur, en prép. ; Dehaut, en prép.). Les chapitres 2 et 3 ont ici montré tout le paradoxe d'un retour de la mégafaune sauvage survenu en dépit d'un maintien global des activités humaines, du moins à l'échelle du massif : loin de l'image de *wilderness* véhiculée par ses origines (Soulé et Noss 1998), le réensauvagement en Europe peut prendre des formes interstitielles, qu'illustre à l'extrême la fréquentation croissante des villes par la faune sauvage (Clancy et Ward 2020, Carpio et al 2020). Selon l'angle écologique choisi pour l'aborder (successions de végétation, démographie de la mégafaune...), la question de l'échelle et du périmètre géographiques à considérer sont donc de premier ordre (Perino et al 2019). Plus largement, l'évolution des paysages questionne les manières de penser et agir sur l'espace environnant (Krauß et Olwig 2018, Garcia-Ruiz et al 2020), tandis que la connectivité qui peut en découler affecte autant la mégafaune sauvage (Anadon et al 2018, Kaim et al 2019) que les activités humaines associées (Grass et al 2019). Enfin, selon l'échelle retenue, la question cruciale de l'affectation des terres entre production et préservation des dynamiques spontanées dépasse l'opposition entre *land sharing* et *land sparing*, devenue obsolète (Kremen et al 2015), pour rejoindre la problématique des intérêts de chaque acteur concerné (Barraud et Couix 2020).

En effet, faute d'organisme désigné pour porter les projets (Jepson 2022) ou de modèle juridique *ad hoc* (Trouwborst 2021), la complexité des relations entre acteurs face au réensauvagement appelle l'éclairage de la sociologie (Barraud et al 2021). Tout d'abord, mobiliser l'espace nécessaire au rétablissement de la mégafaune nécessite de faire intervenir plusieurs régimes de propriété (Pettorelli et al 2018) ; dès lors, l'équité du partage des

contraintes et des avantages entre propriétaires et riverains est à questionner (Takacs 2020). La répartition spatiale d'espèces hautement mobiles (Mathevet et Béchet 2020), autant que les flux de services écosystémiques associés (Sandom et al 2018), peuvent ainsi être à l'origine d'asymétries de pouvoir entre acteurs aux intérêts divergents (Jordan et al 2020). Plus généralement, les représentations du réensauvagement varient largement d'un milieu socioprofessionnel à l'autre (Barnaud et al 2021), motivant l'étude des perceptions mutuelles de l'ensemble des acteurs impliqués par le processus, par exemple au travers de séries d'entretiens (Holmes et al 2019, Mikołajczak et al 2021). Les outils scientifiques et techniques mobilisés dans ce cadre n'y font pas exception (Granjou et Mauz 2009) : la défiance entre organisations intéressées par la gestion du loup en France, cristallisée autour des méthodes de comptage d'individus (Bolis 2022), en offre un exemple récent. Enfin, le retour d'espèces emblématiques peut localement amener à la recomposition des rapports au « sauvage » (Mauz 2002, Mounet 2012, Maris 2018) ; la perception des non-humains est donc cruciale pour étudier l'acceptabilité du réensauvagement par les populations (Höchtl et al 2005, Behr et al 2017).

À ce titre, des tensions d'ordre ontologique continuent à entourer le concept (Jørgensen 2015). Tout d'abord, la notion même de « sauvage » s'ancre dans une ontologie naturaliste (Descola 2005), soit occidentale, qui la rend entièrement inopérante dans d'autres contextes socioculturels, et questionne sa légitimité dans un cadre prétendant à l'objectivité. Au sein d'un même contexte, comme dans le cas des Alpes françaises, cette remise en question participe à brouiller la distinction d'apparence évidente entre des catégories habituelles, comme « domestique » et « sauvage ». Plusieurs exemples réguliers d'hybridation, par exemple entre loups et chiens errants (Salvatori et al 2020) ou entre chèvres et bouquetins (Moroni et al 2022), rappellent l'impossibilité de cloisonner complètement ces catégories. Partant, et face au changement de comportement d'espèces auparavant jugées rares et farouches – deux attributs du « sauvage » (Mauz 2002), il devient difficile de définir absolument cette catégorie d'animaux ou de processus. Difficilement traduit d'une langue où *wild* n'a pas le même bagage sémantique (voir Chapitre 1), le choix du mot (*rewilding* ou réensauvagement ?) participe peut-être à freiner sa diffusion en France. L'idée même de « réensauvagement » perd alors de son caractère opérant, d'autant plus que monte en éthique environnementale la critique du dualisme entre humains et non-humains (Larrère et Larrère 2015). Le désaccord consistant à pointer ce dualisme comme l'origine des crises environnementales depuis l'âge des Modernes (Morizot 2020), ou alternativement comme simple facteur d'aggravation de dégradations indissociables de la présence humaine (Maris 2018), conditionne ainsi la divergence de postures

philosophiques face au retour du « sauvage », entre réconciliation ([Mathevet et Béchet 2020](#)) et préservation ([Maris 2018](#)).

Enfin, au-delà de l’impératif d’interdisciplinarité, étudier le réensauvagement requiert une démarche transdisciplinaire ([Carver et al 2021](#)), qui s’appuie sur l’enrichissement mutuel entre sphères académique et non-académique. Le travail de cette thèse a rappelé l’intérêt d’une concertation poussée avec les acteurs extérieurs à la recherche : les réunions régulières avec le PNR Massif des Bauges ont par exemple alimenté les modèles du chapitre 3, autant qu’elles ont suscité l’intérêt de ses gestionnaires en matière de prospective territoriale. Le travail continu avec l’OFRD et les professionnels du plaidoyer pour le réensauvagement (naturalistes français, membres de l’ONG Rewilding Europe...) a pareillement inspiré nombre des méthodes et réflexions que j’ai mobilisées dans la thèse. Le réensauvagement ne peut en effet s’étudier sans lien au « terrain » : d’une part pour les données dont se nourrit la science écologique qui le légitime ([Perino et al 2019](#)), d’autre part par la dimension empirique inhérente au concept depuis ses débuts ([Soulé et Noss 1998](#)), et enfin du fait de sa dimension militante qui rendent incontournables les acteurs non académiques ([Barraud et Périgord 2013](#)).

Face aux acteurs qui s’emparent progressivement du concept en France, l’Etat peine encore à imposer une ligne claire en matière de politiques publiques. Le peu de recherches sur le sujet en France, autant que l’actualité politique autour des tensions liées au réensauvagement dans les Alpes, ont ainsi motivé la genèse de cette thèse. Ralentie par les divergences de priorités entre acteurs qu’elle cherche à concilier, l’intervention publique serait à présent cruciale pour accompagner les questions sociales, écologiques et économiques générées par le réensauvagement.

II. Apports à l’action publique

A. Savoir : quelles connaissances est-il prioritaire d’acquérir ?

La puissance publique est prescriptive en matière d’orientation de la recherche appliquée. Parmi les questionnements identifiés sous l’angle écologique et économique, trois faisceaux thématiques intéressent la recherche académique autant qu’ils pourraient appuyer l’action des professionnels (ONG, gestionnaires d’espaces protégés, voire collectivités ou regroupements de propriétaires privés) en matière de réensauvagement.

- *Successions de végétation*

Comprendre et prédire les successions de végétation en altitude, notamment l’établissement d’un couvert arboré sur un milieu ouvert, est aussi bien une nécessité vu les surfaces concernées

(jusqu'à 300km² dans les Alpes suisses sur 2015-2035, [Price et al 2015](#)) qu'un choix stratégique pour les filières qui en dépendent (pastoralisme, sylviculture, tourisme) ([Frei et al 2020](#), [Dax et al 2021](#)). En l'absence d'herbivorie sauvage, les deux facteurs principaux d'évolution de ce couvert sont les prélevements de végétation par les humains ([Tasser et Tappeiner 2002](#)), et les effets du changement climatique ([Gottfried et al 2012](#)). Le premier est d'autant plus complexe à intégrer que l'intensité et la nature des prélevements dépendent de pratiques de gestion diversifiées (écoubage, fauche, pâture...), variant entre régions et selon les époques ([Lavorel et al 2017](#)). Sur une parcelle agricole abandonnée, la gestion passée conditionne en outre le rythme de la succession et les états atteints par la végétation ([Ritchie et Olff 1999](#), [Tasser et Tappeiner 2002](#)). Le changement climatique affecte quant à lui directement les successions, *via* les variations de régime hydrique ([Gobiet et al 2014](#)) ou la multiplication des événements extrêmes comme les incendies ([Dupire et al 2017](#)), ou indirectement en interagissant avec les pratiques de gestion : par contrecoup d'un assèchement des prairies en plaine, une surcharge de bétail peut être mise à l'estive, intensifiant la pression de pâturage en altitude.

Si l'impact des successions de végétation sur les communautés de faune sauvage et les sociétés qui en dépendent demeure largement contexte-dépendant, son évaluation revêt par ailleurs une grande importance pour les finances publiques. En effet, les politiques de soutien financier à l'élevage extensif invoquent, entre autres, le maintien des paysages ouverts et de leurs espèces patrimoniales pour justifier les montants versés ([Barraud et Périgord 2013](#), [Ceausu et al 2015](#)). Les volumes investis imposent donc, d'une part, d'enquêter sur la préférence des populations en matière de paysages-cibles (ouverts ou non, en mosaïque...), et sur leur intérêt respectif en matière de conservation ([Krauß et Olwig 2018](#), [Barnaud et al 2021](#)). D'autre part, l'analyse coût-efficacité de ces dépenses en matière paysagère pourrait aider à optimiser leur calibration, parfois critiquée pour son inefficience ([Merckx et Pereira 2014](#), [Schou et al 2020](#)). Ainsi, les premières mesures mises en place en 1992 pour lutter par le pâturage contre l'embroussaillage n'ont pas suffi à l'endiguer entièrement ([Lasanta et al 2017](#)) : la seule dent de l'animal ne suffit pas à maintenir les milieux ouverts, et doit pour cela s'accompagner d'un débroussaillage mécanique ([Lasanta 2019](#), [Inrae 2020](#)).

- *Communautés d'ongulés sauvages*

L'impact des ongulés sauvages sur les successions de végétation, et la possibilité de les réguler (par la chasse ou par battues administratives), motivent un fort intérêt pour leur écologie ([Martin et al 2020](#), [Valente et al 2020](#)). En dépit des connaissances accumulées (voir Introduction générale, Chapitre 2, Chapitre 3), le potentiel de ces espèces pour freiner les

successions de végétation – voire se substituer au pastoralisme pour le maintien des paysages ouverts – reste encore mal connu, notamment en milieu montagneux (Erschbamer et al 2003, Espunyes et al 2019). Réciproquement, l'évolution du couvert végétatif peut modifier l'intensité et la répartition de leur herbivorie, complexifiant la prédiction de la relation herbivore-végétation (Bakker et al 2016). L'installation d'exclos afin d'empêcher l'approche des ongulés sauvages, comme pratiquée en prairie de montagne dans le Parc national suisse (Haynes et al 2014), permettrait de mieux comprendre ces interactions trophiques et leurs conséquences paysagères. Les multiples interactions entre espèces d'ongulés, par exemple de compétition pour l'accès à la ressource (chamois-cerf chez Corlatti et al 2019, chevreuil-cerf chez Chirichella et al 2017, etc.), ajoutent à la complexité de leur relation aux successions de végétation : pour être opérant, le suivi par exclos devrait croiser plusieurs contextes contrastant par la composition de leur guilde d'herbivores. L'utilité des ongulés sauvages en ingénierie écologique, par exemple pour le maintien des paysages ouverts (Espunyes et al 2019), pourrait alors faire l'objet d'analyses coût-efficacité comparée à celle de l'herbivorie domestique (Schou et al 2020).

En milieu forestier, où le rôle des ongulés est mieux connu en raison de son coût économique (Martin et al 2020), les solutions de gestion peinent à émerger face à l'enjeu du déficit de régénération (Redick et Jacob 2020). Davantage de travaux en écologie des ongulés forestiers, croisant différents régimes de gestion sylvicole et cynégétique, permettraient de mieux comprendre l'origine des dégâts pour pouvoir les réduire (Loosen et al 2021). Enfin, le rôle d'autres espèces dans la régulation des ongulés sauvages, comme les prédateurs, gagnerait à être connu pour pouvoir réduire le coût humain à la limitation de leurs populations (Kuijper 2011, Pang 2017).

- *Prédateurs : l'exemple du loup*

L'importante conflictualité entre expansion du loup et activités d'élevage appelle une mobilisation forte de la recherche, tout d'abord pour mieux comprendre l'écologie du carnivore en milieu anthropisé (Kuijper et al 2016, Ausilio et al 2021). L'impact d'une prédatation accrue sur le comportement et les effectifs d'ongulés sauvages, historiquement suivi par Programme Prédateurs-Proie (Espuno 2004), pourrait notamment être étudié par le déploiement de colliers GPS et pièges photos ou caméras, croisés avec l'échantillonnage de données d'analyse de fèces (Sand et al 2005, Duchamp 2014, Dellinger et al 2018, Burton et al 2022). L'interaction entre prédateurs sympatriques, comme le loup et le lynx dans les Alpes françaises, est susceptible d'accroître leurs dégâts en synergie (Ripple et al 2014) et motive l'intégration de toutes les

espèces en présence. Enfin, le potentiel de régulation par ces prédateurs des populations d'ongulés sauvages reste incertain, notamment à proximité de proies domestiques davantage disponibles (Janeiro-Otero et al 2020, Wilkinson et al 2020).

Pour atténuer la fréquence des attaques sur les troupeaux, plusieurs pistes de gestion pourraient s'appuyer sur une meilleure compréhension de l'écologie du loup européen (Kuijper et al 2019). La relative proximité des loups aux implantations humaines, tout comme le comportement de « *surplus killing* » (consommation partielle des proies mises à mort), sont ainsi de mieux en mieux compris grâce aux avancées de l'écologie comportementale en Europe (Landry et al 2014, Vucetich et al 2012). L'hypothèse du report de prédation, selon laquelle les effectifs de proies fluctueraient par « vases communicants » face à un prédateur au régime opportuniste, a été étayée dans les Alpes italiennes (Meriggi et al 2014, Imbert et al 2016) sans équivalent côté français. Le lien complexe entre structure du paysage et risque de prédation appelle également à des études de cas localisées : le couvert ligneux favorise la dissimulation du prédateur (Wilkinson et al 2020), dont le risque d'attaque favorise en retour le délaissement puis l'embroussaillement de pâtures jugées trop exposées (Lescureux et al 2018, Inrae 2020). Enfin, l'efficacité de la politique actuelle de gestion des effectifs de loup, autant que ses risques pour le maintien d'une démographie croissante, doit faire l'objet d'approfondissements (Drouet-Hoguet et al 2020, Grente 2021). Evaluer les conséquences économiques nettes de cette progression, en coûts (indemnisation, protection) comme en bénéfices potentiels (gardiennage, tourisme de vision, baisse de mortalité routière, prévalence de borrélioses...), finira alors d'éclairer les choix de la puissance publique dans sa gestion du loup en France (Martin et al 2020, Gilbert et al 2021).

L'acquisition de ces connaissances reste conditionnée à la récolte de données *ad hoc*. Or, en dépit de leur intérêt scientifique et politique, celles-ci font défaut à l'étude de nombreuses problématiques, comme le report de prédation entre proies (régime alimentaire), l'interférence du loup dans les prélèvements cynégétiques (effort de chasse), ou l'effet comportemental de la prédation sur l'aboutissement par les ongulés (dégâts forestiers). Le déploiement de politiques ambitieuses d'acquisition de données dépend notamment des partenariats noués entre monde académique et gestionnaires de milieux naturels.

B. Savoir pour agir : comment améliorer le dialogue entre chercheurs et gestionnaires ?

Les échanges entre chercheurs et gestionnaires, gages de transdisciplinarité, sont porteurs de bénéfices mutuels : ancrage de la recherche dans la société, apport d'éléments

factuels pour asseoir les pratiques de gestion... Les approches présentées dans le chapitre 3 constituent autant de pistes pour entretenir ces échanges. L'implication des partenaires à un processus de modélisation, dès la paramétrisation et jusqu'à la restitution des résultats, augmente le réalisme des projections autant qu'il aide les gestionnaires à s'approprier leurs résultats. La construction collective de scénarios prospectifs, d'autre part, offre à tous les participants une vision systémique des liens entre trajectoires sur le territoire d'étude, qu'ils ont explicitement appréciée sur le massif des Bauges. Dans une optique interdisciplinaire, l'écologie scientifique gagnerait à s'inspirer ainsi des pratiques participatives bien ancrées dans la recherche-action en sciences sociales ([Stone-Jovicich et al 2018, Schuwirth et al 2019](#)).

Cependant, en fonction de l'espèce étudiée et de l'équilibre d'acteurs du territoire, le dialogue entre chercheurs et gestionnaires peut être menacé par l'actualité politique locale, généralement prioritaire sur la conduite de nouvelles recherches. Par exemple, dans le massif des Ecrins, la recrudescence récente d'attaques de troupeaux par le loup a fragilisé l'équilibre maintenu par le Parc avec les socio-professionnels du monde de l'élevage ; ce contexte, additionné aux programmes de recherche déjà en cours sur des thématiques connexes, a dissuadé la mise en place d'une étude comme celle présentée dans le chapitre 3. Selon les situations, l'implication de partenaires scientifiques perçus comme indépendants (universités, CNRS) pourrait permettre d'apaiser, voire dénouer les tensions entre acteurs en désaccord ; *a minima*, étudier l'équilibre politique local en amont de la prise de contact maximise les chances de nouer un partenariat fructueux.

Au niveau régional à national, l'acquisition de données liées au réensauvagement est particulièrement difficile du fait de l'absence de partage de ces dernières par leurs détenteurs. Dans le cadre de ma thèse, j'ai ainsi cherché à utiliser deux sources de données liées à la gestion des ongulés en vue d'alimenter les modèles, mais j'ai été contraint d'abandonner du fait de l'impossibilité de les récupérer.

La première concerne la quantification des effectifs de chasseurs, qui est nécessaire pour corriger les prélèvements réalisés ou attribués (tableaux de chasse) par l'évolution de l'effort de chasse, connu pour décliner dans le temps ([Imperio et al 2010](#)) : sans cette donnée, impossible d'inférer rigoureusement les effectifs de gibier à partir du nombre de prélèvements. Localement, les effectifs de chasseurs ne peuvent être tirés ni du nombre de permis délivrés (cantonné à la chasse pratiquée au sein d'un département), ni des Fédérations départementales des chasseurs (FDC) qui les tiennent secrets ; agrégés par leur Fédération nationale, les effectifs connus à l'échelle du pays ne peuvent être répartis entre communes qu'au prorata des habitants en âge de chasser. Biaisé par l'hétérogénéité des pratiques et la venue de chasseurs étrangers,

ce calcul simpliste ne laisse aucune option satisfaisante pour évaluer localement l'effort de chasse en France.

La seconde concerne les données de « dégâts » liés aux ongulés en forêt. Si les dégâts agricoles sont recensés par les FDC, tenues de rembourser leur montant aux exploitants, les dégâts sylvicoles sont plus complexes et difficiles à définir, de sorte que leurs critères d'appréciation varient d'une région à l'autre (écorçage, retournement, abrutissement...). En forêt privée, majoritaire au plan foncier, seuls les peuplements soumis à un plan de gestion durable font l'objet de constats de dégâts obligatoires, sous réserve cependant d'un manquement de la société de chasse aux objectifs de prélèvements. Dans les forêts publiques, les gestionnaires doivent renseigner l'écart entre résultats et objectifs d'exploitation ; ceux-ci varient cependant d'une forêt à l'autre, biaissant toute comparaison entre sites (e.g. visée de protection renforcée en montagne, sous-estimant les dégâts par rapport à une forêt de production). Faute de données locales consolidées, aucune centralisation nationale des dégâts liés aux ongulés en forêt n'existe donc à ce jour.

Enfin, des incompréhensions subsistent avec les scientifiques lorsque des notions empiriques qu'ils jugent insatisfaisantes, comme l'équilibre sylvo-cynégétique ([Perea et Cardoux 2019](#)), persistent dans le vocabulaire des gestionnaires ([Brossier et Pallu 2016](#)) voire des politiques publiques ([MAA 2016](#)). Leur remplacement par des métriques éprouvées, comme les indicateurs de changement écologique (ICE, [Michallet et al 2015](#)), permet localement de faire avancer le dialogue via l'intermédiaire de services technico-scientifiques comme ceux de l'OFB. Plus largement, la production de rapports institutionnels liant recherche et action publique, comme ceux de l'EFESE, améliore la diffusion de tels concepts au sein de la gestion des milieux naturels. En tout état de cause, l'équilibre sylvo-cynégétique reste employé par les services de l'Etat pour cartographier et piloter la gestion de la chasse en milieu forestier ([DRAAF Grand Est 2018](#)).

C. Agir : comment améliorer la coexistence avec la mégafaune sauvage ?

La puissance publique, tenue de concilier les intérêts des différentes parties prenantes, se contente généralement d'accompagner les dynamiques spontanées dont relève le réensauvagement (protection des prédateurs) ou de s'y opposer (soutien au pastoralisme face à l'embroussaillement), mais rarement de les encourager. Dans une optique de *statu quo*, l'augmentation des dégâts liés à la mégafaune sauvage est donc nécessairement perçue par l'Etat comme une contrainte. L'approche du réensauvagement, qui consiste à prendre comme

une opportunité le retour de la mégafaune sauvage, ou *a minima* comme un donné, constituerait donc véritable changement de paradigme pour les politiques publiques.

Une fois connues la tendance à la hausse des effectifs d'ongulés ou de prédateurs, et leurs interactions avec les activités humaines, la planification semble un outil adéquat pour aider le monde économique à s'y adapter. En fonction des filières, différents dispositifs peuvent dès lors être déployés : inciter au changement de pratiques sylvicoles (pour détourner les ongulés des essences-cibles), soutenir l'émergence d'activités dépendantes de la faune sauvage (tourisme de vision, filière viande...), limiter les usages des sols entrant directement en concurrence avec la restauration des guildes d'ongulés (stockage de carbone en forêt), etc.

En fonction des connaissances acquises et des priorités locales, des politiques publiques plus ambitieuses pourraient tirer parti des synergies entre dynamiques spontanées et activités humaines. Ainsi, à effectifs de loup et taux de gardiennage constants, l'hypothèse du report de prédation implique qu'une progression des ongulés sauvages diminue la prédation du loup sur les proies domestiques ; au voisinage de forêts peu productives (type protection contre les risques naturels en montagne), l'abondance des proies sauvages pourrait être laissée à un haut niveau par de faibles plans de chasse, afin de préserver les troupeaux des attaques de loup. Inversement, confirmer l'hypothèse de cascades trophiques *top-down* reviendrait à voir les prédateurs comme limites naturelles à la hausse des dégâts sylvicoles, donc à favoriser leur arrivée dans des secteurs forestiers à enjeux. Pour être acceptée, chacune de ces évolutions devra comporter une juste distribution des bénéfices du réensauvagement (opérations de tourisme, dégâts évités...), par exemple en réaffectant la taxe levée sur leur activité à l'indemnisation des activités qui en souffrent.

Références

- Acevedo, P., Delibes-Mateos, M., Escudero, M. A., Vicente, J., Marco, J., & Gortazar, C. (2005). Environmental constraints in the colonization sequence of roe deer (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) across the Iberian Mountains, Spain: Constraints in the colonization sequence of roe deer in Spain. *Journal of Biogeography*, 32(9), 1671–1680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01310.x>
- Anadón, J. D., Pérez-García, J. M., Pérez, I., Royo, J., & Sánchez-Zapata, J. A. (2018). Disentangling the effects of habitat, connectivity and interspecific competition in the range expansion of exotic and native ungulates. *Landscape Ecology*, 33(4), 597–608. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0622-3>
- Anderwald, P., Campell Andri, S., & Palme, R. (2021). Reflections of ecological differences? Stress responses of sympatric Alpine chamois and red deer to weather, forage quality, and human disturbance. *Ecology and Evolution*, 11(22), 15740–15753. <https://doi.org/10.1002/ece3.8235>
- Ausilio, G., Sand, H., Måansson, J., Mathisen, K. M., & Wikner, C. (2021). Ecological Effects of Wolves in Anthropogenic Landscapes: The Potential for Trophic Cascades Is Context-Dependent. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 577963. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.577963>
- Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W. M., Sandom, C. J., Asner, G. P., & Svenning, J.-C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 847–855. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502545112>
- Barnaud, C., & Couix, N. (2020). The multifunctionality of mountain farming: Social constructions and local negotiations behind an apparent consensus. *Journal of Rural Studies*, 73, 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2019.11.012>
- Barnaud, C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., McKee, A., Reyes, J., Sirami, C., & Eastwood, A. (2021). Is forest regeneration good for biodiversity? Exploring the social dimensions of an apparently ecological debate. *Environmental Science & Policy*, 120, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2021.02.012>
- Behr, D. M., Ozgul, A., & Cozzi, G. (2017). Combining human acceptance and habitat suitability in a unified socio-ecological suitability model: a case study of the wolf in Switzerland. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1919–1929. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12880>
- Blanc, G., Demeulenaere, E., & Feuerbahn, W. (dir.) (2017). Humanités environnementales, enquêtes et contre-enquêtes. Paris, France, Publications de la Sorbonne, 350 pp.

- Bolis, A. (2022). « On connaît nos meutes » : bataille de chiffres autour du nombre de loups en France. *Le Monde.fr*. Consulté le 15 octobre 2022, à l'adresse https://www.lemonde.fr/planete/article/2022/03/20/on-connait-nos-meutes-bataille-de-chiffres-autour-du-nombre-de-loups-en-france_6118304_3244.html
- Brossier, P. & Pallu, J. (2016). Le guide pratique de l'équilibre forêt-gibier – Comment établir ou rétablir un équilibre forêt-gibier. Fédération des Chasseurs des Côtes d'Armor, 80pp.
- Burton, A. C., Beirne, C., Sun, C., Granados, A., Prockto, M., Chen, C., Fennell, M., Constantinou, A., Colton, C., Tjaden-McClement, K., Fisher, J. T., & Burgar, J. (2022). Behavioral “bycatch” from camera trap surveys yields insights on prey responses to human-mediated predation risk. *Ecology and Evolution*, 12(7). <https://doi.org/10.1002/ece3.9108>
- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2020). Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, 51(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Carver, S., Convery, I., Hawkins, S., Beyers, R., Eagle, A., Kun, Z., Van Maanen, E., Cao, Y., Fisher, M., Edwards, S. R., Nelson, C., Gann, G. D., Shurter, S., Aguilar, K., Andrade, A., Ripple, W. J., Davis, J., Sinclair, A., Bekoff, M., ... Soulé, M. (2021). Guiding principles for rewilding. *Conservation Biology*, 35(6), 1882–1893. <https://doi.org/10.1111/cobi.13730>
- Ceaușu, S., Hofmann, M., Navarro, L. M., Carver, S., Verburg, P. H., & Pereira, H. M. (2015). Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology*, 29(4), 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/cobi.12533>
- Chirichella, R., Mustoni, A., & Apollonio, M. (2017). Alpine landscape and canopy cover from 1973 to 2011: are roe and red deer population dynamics linked? *Wildlife Research*, 44(7), 504. <https://doi.org/10.1071/WR16232>
- Clancy, C., & Ward, K. (2020). Auto-rewilding in Post-industrial Cities: The Case of Inland Cormorants in Urban Britain. *Conservation and Society*, 18(2), 126. https://doi.org/10.4103/cs.cs_19_71
- Cloyd, A. A. (2016). Reimagining rewilding: A response to Jørgensen, Prior, and Ward. *Geoforum*, 76, 59–62. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2016.08.013>
- Corlatti, L., Bonardi, A., Bragalanti, N., & Pedrotti, L. (2019). Long-term dynamics of Alpine ungulates suggest interspecific competition. *Journal of Zoology*, 309(4), 241–249. <https://doi.org/10.1111/jzo.12716>
- Corlett, R. T. (2016). Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6), 453–462. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.017>

- Dax, T., Schroll, K., Machold, I., Derszniak-Noirjean, M., Schuh, B., & Gaupp-Berghausen, M. (2021). Land Abandonment in Mountain Areas of the EU: An Inevitable Side Effect of Farming Modernization and Neglected Threat to Sustainable Land Use. *Land*, 10(6), 591. <https://doi.org/10.3390/land10060591>
- Defraiteur, L. (en préparation), Tourisme de nature à la découverte de la faune sauvage : une voie de diversification des territoires de moyenne montagne. Th. Géographie, Chambéry, France.
- Dehaut, S. (en préparation). Le rewilding en Europe : humains et non-humains en tension dans la redéfinition des territoires et des trajectoires écologiques. Th. Géographie, Grenoble, France.
- Dellinger, J. A., Shores, C. R., Marsh, M., Heithaus, M. R., Ripple, W. J., & Wirsing, A. J. (2018). Impacts of recolonizing gray wolves (*Canis lupus*) on survival and mortality in two sympatric ungulates. *Canadian Journal of Zoology*, 96(7), 760–768. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0282>
- Descola, P. (2005). Par-delà nature et culture. Paris, France, Gallimard, coll. « Bibliothèque des sciences humaines » ; rééd. poche, Paris, Folio, 2016, 792 pp.
- DRAAF Grand Est (Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt) (2018). Carte du zonage des secteurs identifiés au titre de l'équilibre sylvo-cynégétique – Région Grand Est.
- Drouet-Hoguet, N., Gimenez, O., & Duchamp, C. (2020). Mise à jour des effectifs et paramètres démographiques de la population de loups en France : conséquences sur la viabilité de la population à long terme. Note technique, 12pp.
- Duchamp, C. (2014). Impacts de la présence du loup sur les populations d'ongulés sauvages. *Grande Faune*, 144, 25-33.
- Dupire, S., Curt, T., & Bigot, S. (2017). Spatio-temporal trends in fire weather in the French Alps. *Science of the Total Environment*, 595, 801–817. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.027>
- FESE (Evaluation française des écosystèmes et services écosystémiques) (2021). Mettre en valeur les espèces sauvages et leurs fonctions écologiques dans les territoires - Recommandations à partir du cas de la réintroduction des vautours dans les parcs naturels régionaux du Vercors et des Baronnies provençales. La Documentation Française, 118pp.
- Egoh, B. N., Nyelele, C., Holl, K. D., Bullock, J. M., Carver, S., & Sandom, C. J. (2021). Rewilding and restoring nature in a changing world. *PLOS ONE*, 16(7), e0254249. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254249>
- Erschbamer, B., Virtanen, R., & Nagy, R. (2003). The Impacts of Vertebrate Grazers on Vegetation in European High Mountains. In L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, & D. B. A. Thompson (Eds.),

Alpine Biodiversity in Europe (Vol. 167, pp. 377–396). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-18967-8_23

Espuno, N. (2004). Impact du loup (*canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. Th. Biologie des Populations et Ecologie, Montpellier, France.

Espinues, J., Lurgi, M., Büntgen, U., Bartolomé, J., Calleja, J. A., Gálvez-Cerón, A., Peñuelas, J., Claramunt-López, B., & Serrano, E. (2019). Different effects of alpine woody plant expansion on domestic and wild ungulates. *Global Change Biology*, 25(5), 1808–1819.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14587>

Frei, T., Derks, J., Rodríguez Fernández-Blanco, C., & Winkel, G. (2020). Narrating abandoned land: Perceptions of natural forest regrowth in Southwestern Europe. *Land Use Policy*, 99, 105034. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.105034>

García-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., & Álvarez-Farizo, B. (2020). Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land Use Policy*, 99, 104850. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104850>

Gilbert, S., Carter, N., & Naidoo, R. (2021). Predation services: quantifying societal effects of predators and their prey. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(5), 292–299.
<https://doi.org/10.1002/fee.2336>

Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., & Stoffel, M. (2014). 21st century climate change in the European Alps—A review. *Science of The Total Environment*, 493, 1138–1151. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050>

Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J. L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M. R., Kazakis, G., Krajčí, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., ... Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2(2), 111–115. <https://doi.org/10.1038/nclimate1329>

Granjou, C., & Mauz, I. (2009). Quand l'identité de l'objet-frontière se construit chemin faisant: Le cas de l'estimation de l'effectif de la population de loups en France. *Revue d'anthropologie des connaissances*, 3, 1(1), 29. <https://doi.org/10.3917/rac.006.0029>

Grass, I., Loos, J., Baensch, S., Batáry, P., Librán-Embid, F., Ficiciyan, A., Klaus, F., Riechers, M., Rosa, J., Tiede, J., Udy, K., Westphal, C., Wurz, A., & Tscharntke, T. (2019). Land-sharing/-sparing connectivity landscapes for ecosystem services and biodiversity conservation. *People and Nature*, pan3.21. <https://doi.org/10.1002/pan3.21>

- Grente, O. (2021). Understanding the depredation process in grey wolf (*Canis lupus*) and its interactions with lethal measures: focus on the French Alpine Arc. Th. Biologie des Populations et Ecologie, Montpellier, France.
- Guetté, A., Carruther-Jones, J., & Carver, S.J. (2021). Projet CARTNAT – Cartographie de la naturalité, Notice technique. Comité français de l’UICN, 12pp.
- Haynes, A. G., Schütz, M., Buchmann, N., Page-Dumroese, D. S., Busse, M. D., & Risch, A. C. (2014). Linkages between grazing history and herbivore exclusion on decomposition rates in mineral soils of subalpine grasslands. *Plant and Soil*, 374(1–2), 579–591. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1905-8>
- Höchtl, F., Lehringer, S., & Konold, W. (2005). “Wilderness”: what it means when it becomes a reality—a case study from the southwestern Alps. *Landscape and Urban Planning*, 70(1–2), 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.006>
- Huutoniemi, K., Klein, J. T., Bruun, H., & Hukkinen, J. (2010). Analyzing interdisciplinarity: Typology and indicators. *Research Policy*, 39(1), 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.respol.2009.09.011>
- Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanesi, P., Randi, E., Serafini, M., Torretta, E., & Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock? *Biological Conservation*, 195, 156–168. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.003>
- Imperio, S., Ferrante, M., Grignetti, A., Santini, G., & Focardi, S. (2010). Investigating population dynamics in ungulates: Do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildlife Biology*, 16(2), 205–214. <https://doi.org/10.2981/08-051>
- Inrae – LESSEM (2020). Rapport de phase 1 – Eléments de définition et de caractérisation des zones intermédiaires et des parcours préalpins des Préalpes françaises. Projet CEPAZ, 57 pp.
- Janeiro-Otero, A., Newsome, T. M., Van Eeden, L. M., Ripple, W. J., & Dormann, C. F. (2020). Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation*, 243, 108433. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108433>
- Jepson, P. R. (2022). To capitalise on the Decade of Ecosystem Restoration, we need institutional redesign to empower advances in restoration ecology and rewilding. *People and Nature*, pan3.10320. <https://doi.org/10.1002/pan3.10320>
- Jordan, N. R., Smith, B. P., Appleby, R. G., Eeden, L. M., & Webster, H. S. (2020). Addressing inequality and intolerance in human–wildlife coexistence. *Conservation Biology*, 34(4), 803–810. <https://doi.org/10.1111/cobi.13471>
- Jørgensen, D. (2015). Rethinking rewilding. *Geoforum*, 65, 482–488. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.11.016>

- Kaim, D., Ziółkowska, E., Szwagrzyk, M., Price, B., & Kozak, J. (2019). Impact of Future Land Use Change on Large Carnivores Connectivity in the Polish Carpathians. *Land*, 8(1), 8. <https://doi.org/10.3390/land8010008>
- Krauß, W., & Olwig, K. R. (2018). Special issue on pastoral landscapes caught between abandonment, rewilding and agro-environmental management. Is there an alternative future? *Landscape Research*, 43(8), 1015–1020. <https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1503844>
- Kremen, C. (2015). Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation: Reframing the land-sparing/land-sharing debate. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355(1), 52–76. <https://doi.org/10.1111/nyas.12845>
- Kuijper, D. P. J. (2011). Lack of natural control mechanisms increases wildlife–forestry conflict in managed temperate European forest systems. *European Journal of Forest Research*, 130(6), 895–909. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0523-3>
- Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., & Cromsigt, J. P. G. M. (2016). Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161625. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1625>
- Kuijper, D. P. J., Churski, M., Trouwborst, A., Heurich, M., Smit, C., Kerley, G. I. H., & Cromsigt, J. P. G. M. (2019). Keep the wolf from the door: How to conserve wolves in Europe's human-dominated landscapes? *Biological Conservation*, 235, 102–111. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.004>
- Landry, J. M., Millischer, G., Borelli, J. L., & Lyon, G. (2014). The CanOvis project: studying internal and external factors that may influence livestock guarding dogs' efficiency against wolf predation. Preliminary results and discussion. *Carnivore Damage Prevention News*, 10, 21-30.
- Larrère, C. & Larrère, R. (2015). Penser et agir avec la nature. Une enquête philosophique. Paris, France, La Découverte.
- Lasanta, T. (2019). Active management against shrubland expansion: seeking a balance between conservation and exploitation in the mountains. *Geographical Research Letters*, 45(2), 423–440. <https://doi.org/10.18172/cig.3726>
- Lasanta, T., Arnáez, J., Pascual, N., Ruiz-Flaño, P., Errea, M. P., & Lana-Renault, N. (2017). Space–time process and drivers of land abandonment in Europe. *CATENA*, 149, 810–823. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.024>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Leitinger, G., Kohler, M., Schirpke, U., & Tappeiner, U. (2017). Historical trajectories in land use pattern and grassland ecosystem services in two European alpine

landscapes. *Regional Environmental Change*, 17(8), 2251–2264.
<https://doi.org/10.1007/s10113-017-1207-4>

Lescureux, N., Garde, L., & Meuret, M. (2018). Considering wolves as active agents in understanding stakeholder perceptions and developing management strategies. In T. Hovardas (Ed.), *Large Carnivore Conservation and Management* (1st ed., pp. 147–167). Routledge.
<https://doi.org/10.4324/9781315175454-8>

Locquet, A. (2021). Born to be wild ? Représentations du sauvage et stratégies de protection de la Wilderness en Europe. Th. Géographie, Paris.

MAA (Ministère de l'agriculture et de l'alimentation) (2016). Programme national de la forêt et du bois 2016-2026. 60pp.

Marini, L., Prosser, F., Klimek, S., & Marrs, R. H. (2008). Water-energy, land-cover and heterogeneity drivers of the distribution of plant species richness in a mountain region of the European Alps. *Journal of Biogeography*, 35(10), 1826–1839. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01924.x>

Maris, V. (2018). La part sauvage du monde. Paris, France, Seuil, Coll. Anthropocène, 259 pp.

Martin, J.L., Chamaillé-Jammes, S., & Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3), 782–801.
<https://doi.org/10.1111/brv.12587>

Mathevet, R. & Béchet, A. (2020). Politiques du flamant rose. Vers une écologie du sauvage. Marseille, France, Wildproject, Coll. Le monde qui vient, 139 pp.

Mauz, I. (2002). Gens, cornes et crocs. Relations hommes-animaux et conceptions du monde, en Vanoise, au moment de l'arrivée des loups. Th. Sciences de l'Homme et Société, ENGREF (AgroParisTech).

Merckx, T., & Pereira, H. M. (2015). Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding. *Basic and Applied Ecology*, 16(2), 95–103.
<https://doi.org/10.1016/j.baee.2014.12.003>

Meriggi, A., Dagradi, V., Dondina, O., Perversi, M., Milanesi, P., Lombardini, M., Raviglione, S., & Repossi, A. (2015). Short-term responses of wolf feeding habits to changes of wild and domestic ungulate abundance in Northern Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 27(4), 389–411. <https://doi.org/10.1080/03949370.2014.986768>

Michallet, J., Pellerin, M., Garel, M., Chevrier, T., Saïd, S., Baubet, E., Saint-Andrieux, C., Hars, J., Rossi, S., Maillard, D., & Klein, F. (2015). Vers une nouvelle gestion du grand gibier : les indicateurs de changement écologique. ONCFS, 68pp.

- Mikołajczak, K. M., Jones, N., Sandom, C. J., Wynne-Jones, S., Beardsall, A., Burgelman, S., Ellam, L., & Wheeler, H. C. (2022). Rewilding—The farmers' perspective. Perceptions and attitudinal support for rewilding among the English farming community. *People and Nature*, pan3.10376. <https://doi.org/10.1002/pan3.10376>
- Morizot, B. (2020). Raviver les braises du vivant. Un front commun. Arles, France, Actes Sud / Wildproject, Coll. Domaine du possible, 200 pp.
- Moroni, B., Brambilla, A., Rossi, L., Meneguz, P. G., Bassano, B., & Tizzani, P. (2022). Hybridization between Alpine Ibex and Domestic Goat in the Alps: A Sporadic and Localized Phenomenon? *Animals*, 12(6), 751. <https://doi.org/10.3390/ani12060751>
- Mounet, C. (2012). Conflits et reconfigurations socio-spatiales autour du sanglier : des postures générales aux arrangements locaux en territoire rural. *Economie Rurale*, Société Française d'Économie Rurale, 79-95.
- Navarro, L. M., & Pereira, H. M. (2012). Rewilding Abandoned Landscapes in Europe. *Ecosystems*, 15(6), 900–912. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9558-7>
- Pang, A. (2017). Incorporating the effect of successfully bagging big game into recreational hunting: An examination of deer, moose and elk hunting. *Journal of Forest Economics*, 28, 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.jfe.2017.04.003>
- Perea, A. & Cardoux, J.N. (2019). Restaurer l'équilibre agro-sylvo-cynégétique pour une pleine maîtrise des populations de grand gibier et de leurs dégâts à l'échelle nationale. Sénat – Assemblée nationale, 83pp.
- Perino, A., Pereira, H. M., Navarro, L. M., Fernández, N., Bullock, J. M., Ceaușu, S., Cortés-Avizanda, A., van Klink, R., Kuemmerle, T., Lomba, A., Pe'er, G., Plieninger, T., Rey Benayas, J. M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Wheeler, H. C. (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364(6438), eaav5570. <https://doi.org/10.1126/science.aav5570>
- Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P. A., Durant, S. M., Connor, B., Schulte to Bühne, H., Sandom, C. J., Wentworth, J., & du Toit, J. T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13082>
- Price, B., Kienast, F., Seidl, I., Ginzler, C., Verburg, P. H., & Bolliger, J. (2015). Future landscapes of Switzerland: Risk areas for urbanisation and land abandonment. *Applied Geography*, 57, 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2014.12.009>
- Redick, C. H., & Jacobs, D. F. (2020). Mitigation of Deer Herbivory in Temperate Hardwood Forest Regeneration: A Meta-Analysis of Research Literature. *Forests*, 11(11), 1220. <https://doi.org/10.3390/f1111220>

- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhausen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Ritchie, M. E., & Olff, H. (1999). Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. *Herbivores: between plants and predators*, 175-204.
- Robin, L. (2018). Environmental humanities and climate change: understanding humans geologically and other life forms ethically. *WIREs Climate Change*, 9(1). <https://doi.org/10.1002/wcc.499>
- Rogora, M., Frate, L., Carranza, M. L., Freppaz, M., Stanisci, A., Bertani, I., Bottarin, R., Brambilla, A., Canullo, R., Carbognani, M., Cerrato, C., Chelli, S., Cremonese, E., Cutini, M., Di Musciano, M., Erschbamer, B., Godone, D., Iocchi, M., Isabellon, M., ... Matteucci, G. (2018). Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines. *Science of The Total Environment*, 624, 1429–1442. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.155>
- Salvatori, V., Donfrancesco, V., Trouwborst, A., Boitani, L., Linnell, J. D. C., Alvares, F., Åkesson, M., Balys, V., Blanco, J. C., Chiriac, S., Cirovic, D., Groff, C., Guinot-Ghestem, M., Huber, D., Kojola, I., Kusak, J., Kutal, M., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., ... Ciucci, P. (2020). European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biological Conservation*, 248, 108525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108525>
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrèn, H., & Pedersen, H. C. (2005). Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf—ungulate ecosystems. *Wildlife Society Bulletin*, 33(3), 914–925. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[914:UGTAGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[914:UGTAGC]2.0.CO;2)
- Sandom, C. J., Dempsey, B., Bullock, D., Ely, A., Jepson, P., Jimenez-Wisler, S., Newton, A., Pettorelli, N., & Senior, R. A. (2019). Rewilding in the English uplands: Policy and practice. *Journal of Applied Ecology*, 56(2), 266–273. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13276>
- Schou, J. S., Bladt, J., Ejrnæs, R., Thomsen, M. N., Vedel, S. E., & Fløjgaard, C. (2020). Economic assessment of rewilding versus agri-environmental nature management. *Ambio*, 50(5), 1047–1057. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01423-8>
- Schuwirth, N., Borgwardt, F., Domisch, S., Friedrichs, M., Kattwinkel, M., Kneis, D., Kuemmerlen, M., Langhans, S. D., Martínez-López, J., & Vermeiren, P. (2019). How to make ecological models useful for environmental management. *Ecological Modelling*, 411, 108784. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108784>

- Segar, J., Pereira, H. M., Filgueiras, R., Karamanlidis, A. A., Saavedra, D., & Fernández, N. (2021). Expert-based assessment of rewilding indicates progress at site-level, yet challenges for upscaling. *Ecography*, 2021(4).
- Stone-Jovicich, S., Goldstein, B. E., Brown, K., Plummer, R., & Olsson, P. (2018). Expanding the contribution of the social sciences to social-ecological resilience research. *Ecology and Society*, 23(1), art41. <https://doi.org/10.5751/ES-10008-230141>
- Swanson, H. A., Svenning, J.-C., Saxena, A., Muscarella, R., Franklin, J., Garbelotto, M., Mathews, A. S., Saito, O., Schnitzler, A. E., Serra-Diaz, J. M., & Tsing, A. L. (2021). History as grounds for interdisciplinarity: promoting sustainable woodlands via an integrative ecological and socio-cultural perspective. *One Earth*, 4(2), 226–237. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.01.006>
- Takacs, D. (2020). Whose voices count in biodiversity conservation? Ecological democracy in biodiversity offsetting, REDD+, and rewilding. *Journal of Environmental Policy & Planning*, 22(1), 43–58. <https://doi.org/10.1080/1523908X.2019.1661234>
- Tasser, E., & Tappeiner, U. (2002). Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 173–184. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00547.x>
- Torres, A., Fernández, N., zu Ermgassen, S., Helmer, W., Revilla, E., Saavedra, D., Perino, A., Mimet, A., Rey-Benayas, J. M., Selva, N., Schepers, F., Svenning, J.-C., & Pereira, H. M. (2018). Measuring rewilding progress. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761), 20170433. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0433>
- Trouwborst, A. (2021). Megafauna Rewilding: Addressing Amnesia and Myopia in Biodiversity Law and Policy. *Journal of Environmental Law*, 33(3), 639–667. <https://doi.org/10.1093/jel/eqab016>
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., Hetherington, D., Karamanlidis, A. A., Krofel, M., Kuehl, H. S., Linnell, J. D. C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., ... Heurich, M. (2020). Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*, 260, 110068. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>
- Vasile, M. (2018). The Vulnerable Bison: Practices and Meanings of Rewilding in the Romanian Carpathians. *Conservation and Society*, 16(3), 217. https://doi.org/10.4103/cs.cs_17_113

Vucetich, J. A., Vucetich, L. M., & Peterson, R. O. (2012). The causes and consequences of partial prey consumption by wolves preying on moose. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 295–303. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1277-0>

Wilkinson, C. E., McInturff, A., Miller, J. R. B., Yovovich, V., Gaynor, K. M., Calhoun, K., Karandikar, H., Martin, J. V., Parker-Shames, P., Shawler, A., Van Scyooc, A., & Brashares, J. S. (2020). An ecological framework for contextualizing carnivore–livestock conflict. *Conservation Biology*, 34(4), 854–867. <https://doi.org/10.1111/cobi.13469>



« C'est à chacun d'entre nous, là où il se trouve, d'inventer et de faire prospérer les modes de conciliation et les types de pression capables de conduire à une universalité nouvelle, à la fois ouverte à toutes les composantes du monde et respectueuse de certains de leurs particularismes, dans l'espoir de conjurer l'échéance lointaine à laquelle, avec l'extinction de notre espèce, le prix de la passivité serait payé d'une autre manière : en abandonnant au cosmos une nature devenue orpheline de ses rapporteurs parce qu'ils n'avaient pas su lui concéder de véritables moyens d'expression. »

- DESCOLA, *Par-delà nature et culture*