

Quel impact du renard sur la démographie du lièvre d'Europe ?

Distinguer les effets de la prédation par le renard des autres facteurs de l'environnement



JÉRÔME LETTY^{1*},
GUILLAUME SOUCHAY^{1**},
BRUNO BAUDOUX², YVES BRAY^{1****},
YVES LÉONARD¹, BERNARD MAUVY^{1****},
THIBAUT MENDOZA²,
RÉGIS PÉROUX^{1(†)},
SANDRINE RUETTE³,
CHRISTOPHE URBANIAK⁴,
JEAN-SÉBASTIEN GUITTON^{1**}

¹ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Petite faune sédentaire – Juvignac*, Nantes**, Birieux***, Clermont-Ferrand****.

² Fédération départementale des chasseurs de l'Aube – La Rivière-de-Corps.

³ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Prédateurs-animaux déprédateurs – Birieux.

⁴ Fédération régionale des chasseurs de Champagne-Ardenne – Châlons-en-Champagne.

⁰ Adresse actuelle : ONCFS, Délégation régionale Occitanie, Service départemental de l'Aveyron – Rodez.

Contact : jerome.letty@oncfs.gouv.fr

La question de l'impact réel de la prédation sur les populations de petit gibier reste largement débattue, aussi bien dans la communauté scientifique que parmi les gestionnaires de la nature. Mais comment distinguer l'effet de la prédation des autres facteurs (habitat, météorologie, etc.) ? Le renard est suspecté d'être le prédateur ayant l'impact le plus fort sur la dynamique de population du lièvre d'Europe. Pour étudier cet impact, nous avons modifié expérimentalement l'abondance du renard sur deux zones de l'Aube, alternativement, et observé les effets de ces changements sur la dynamique de population du lièvre.

Une étude expérimentale grandeur nature

Il est difficile d'évaluer l'impact de la prédation du renard sur la démographie du lièvre sans le confondre avec les effets d'autres facteurs de l'environnement (maladies, météorologie, autres prédateurs) ou de l'activité humaine (agriculture, chasse...) qui agissent en même temps.

Pour tenter de résoudre ce problème, l'ONCFS, en partenariat avec la FDC de l'Aube et la FRC de Champagne-Ardenne, a mis en place une étude expérimentale lors de laquelle l'intensité des prélèvements de renards a été modifiée alternativement sur deux zones similaires de l'Aube (*figure 1*). Le principe est le suivant : augmenter le

prélèvement de renards sur une zone et garder une gestion ordinaire sur l'autre zone, puis inverser les gestions sur les deux zones à mi-étude. Cela permet de prendre en compte à la fois les variations naturelles de la dynamique de population du lièvre et l'effet du changement de gestion du renard, et de vérifier si cette gestion produit les mêmes effets dans les deux zones.

La zone d'étude

La zone d'étude s'étend au sud-est de Troyes, à la jonction entre la Champagne humide à l'ouest et les plateaux calcaires et vignobles du Barrois à l'est. Cette zone correspond à deux groupements d'intérêt cynégétique (GIC) créés autour de la gestion

du lièvre d'Europe, le Barrois (235 km²) et la Sarce (213 km²), séparés par la Seine (figure 1).

L'habitat est majoritairement constitué de milieux agricoles (71 %) entrecoupés de secteurs boisés et autres milieux naturels (25 %). Chaque GIC a été subdivisé en deux secteurs pour tenir compte de discontinuités géographiques locales. Nous avons ainsi divisé le plateau du Barrois en deux secteurs de part et d'autre de l'autoroute A5 (B-nord : 117 km² ; B-sud : 118 km²). Dans la Sarce, nous avons distingué la partie nord correspondant à l'extrémité de la plaine de Troyes le long de la Seine (S-nord : 67 km²) de la zone de plateau (S-sud : 145 km²). La partie nord de la Sarce apparaît en fait assez différente des trois autres secteurs, qui sont plutôt constitués de plateaux et de coteaux.

Une limitation intensive du renard

Des moyens importants

Il a été demandé aux chasseurs et piégeurs d'intensifier leur effort de prélèvement de renards, alternativement sur les deux GIC : d'abord dans le Barrois de février 2006 à janvier 2009, puis dans la Sarce de février 2009 à janvier 2012 ; les prélèvements étant maintenus le reste du temps à un niveau « habituel ».

En plus de ces modes de prélèvement classiques, des agents de l'ONCFS, de la FDC de l'Aube et des louvetiers ont été autorisés à pratiquer des tirs de nuit pour garantir une efficacité optimale de la limitation intensive du renard. Les opérations de tir de nuit ont été suspendues de janvier à mi-février pour ne pas perturber les comptages. Ces importants moyens mobilisés sont supérieurs à ce qui est habituellement pratiqué, mais il s'agissait ici d'obtenir une nette variation de l'abondance du renard.

Figure 1 Localisation des secteurs d'étude au sud-est de l'Aube.



Quantification de l'intensité des prélèvements

Lieury *et al.* (2015, 2016) ont estimé que la limitation intensive avait conduit à un prélèvement annuel moyen de 1,30 renard/km²/an, tandis que l'effort « habituel » de régulation était de 0,46 renard/km²/an, pour des densités hivernales habituellement comprises entre 0,5 et 1 renard/km². Mais un même effort de limitation peut avoir un impact variable selon le niveau de la population de renards. Cet effort se traduit par un nombre total de renards prélevés que nous avons ramené à la population présente en hiver, pour estimer l'intensité de prélèvement par secteur.

En période de limitation intensive, l'intensité de prélèvement a varié entre 150 % et 500 % de la population de renards présente en février, et entre 30 % et 200 % en période normale. L'intensité de prélèvement du renard est restée relativement forte dans le Barrois même lors de la période normale, probablement du fait de la motivation des piégeurs locaux. Les niveaux de prélèvement étaient la plupart du temps suffisamment forts pour empêcher la croissance de la population (Lieury *et al.* 2015, 2016)¹.

¹ Le taux de prélèvement calculé par Lieury *et al.* prend en compte une estimation du nombre de jeunes renards nés en avril.

▼ Vue de la zone d'étude.



Estimation des paramètres démographiques du lièvre et du renard

Chaque année, les densités de renards et de lièvres ont été estimées grâce aux comptages nocturnes au phare réalisés entre fin janvier et début février (au moins 3 répétitions sur 193 points). Le nombre d'animaux ainsi que leurs distances d'observation ont été relevés à chaque point, permettant d'estimer la densité de chaque espèce avec les modèles dits de *Distance sampling* (Lieury *et al.*, 2016). Les densités de renards ont été calculées à l'échelle du GIC pour obtenir des estimations robustes. Elles sont passées sous le seuil de 0,5 renard/km² dans le Barrois suite à la limitation intensive et ont augmenté à partir de 2009 (*figure 2A*). Dans la Sarce, la densité est restée stable autour de 0,7 renard/km² avant la période de limitation intensive, puis elle a chuté sous le seuil de 0,5 renard/km² durant la limitation intensive entre 2009 et 2012. Les densités de renards ont augmenté dans les deux GIC après l'arrêt de l'expérience.

Les densités de lièvres ont été estimées à l'échelle du secteur suivant la même méthode. Elles sont globalement restées stables entre 5 et 10 lièvres/km², excepté dans le secteur nord de la Sarce où la densité a augmenté progressivement de 15 lièvres/km² en 2006 à 26 à 27 lièvres/km² en 2011 et 2012, atteignant même 42 lièvres/km² en 2013.

À partir des données de prélèvement cynégétique et des effectifs dénombrés en février suivant, nous avons pu estimer, par secteur, le taux d'exploitation par la chasse des populations de lièvres présentes à l'automne. Aucune modification des plans de chasse « lièvre » n'a eu lieu durant l'étude. Globalement, la pression de chasse était la moins forte dans le secteur nord de la Sarce (de 4 à 8 %) et autour de 9,5 % dans les autres secteurs (de 5 à 14 %).

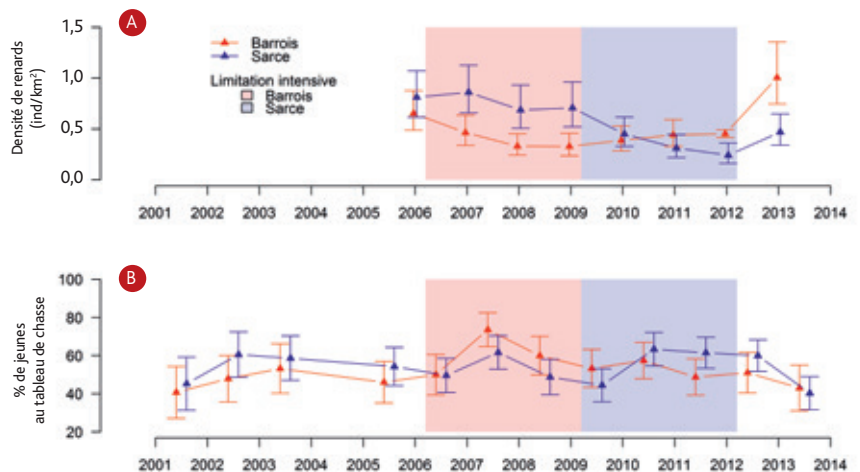
En outre, nous avons estimé la proportion de jeunes lièvres dans le tableau de chasse par la méthode de la pesée du cristallin – ce qui constitue un bon indicateur du succès reproducteur et de la survie des levrauts. Profitant de données antérieures à cette étude, nous avons pu suivre l'évolution de l'âge-ratio dans le tableau de chasse de chaque GIC entre 2001 et 2013 (données manquantes en 2004). Le pourcentage de jeunes lièvres était plus élevé dans la Sarce que dans le Barrois jusqu'en 2006 (*figure 2B*). Une inversion des courbes a eu lieu lors de la limitation intensive du renard dans le Barrois, puis une seconde inversion est intervenue lors de sa limitation intensive dans la Sarce. L'année 2013, marquée au mois de mai par de très fortes précipitations et inondations ayant pu affecter le succès reproducteur du lièvre, constitue un cas à part.



▲ Des tirs de nuit ont permis d'optimiser l'efficacité des prélèvements de renards en période de limitation intensive.

Figure 2 Évolutions par GIC des densités de renards **A** et du pourcentage de jeunes lièvres dans le tableau de chasse **B**.

Barres verticales : intervalle de confiance à 95 %.



Effet de la limitation intensive du renard sur le lièvre

Pour caractériser la réponse démographique du lièvre à la limitation intensive du renard, nous avons analysé l'effet des variations de l'intensité des prélèvements et des densités de renards induites par le protocole.

Une première analyse montre une relation positive entre le pourcentage de jeunes lièvres tués à la chasse et l'intensité des prélèvements de renards estimée entre février et septembre de la même année (pente = $0,17 \pm 0,05$, $p < 0,01$). De façon cohérente, nous avons également trouvé une relation négative entre le pourcentage de jeunes lièvres au tableau de chasse et la densité de renards en février précédent (pente = $-0,35 \pm 0,15$, $p < 0,05$ – *figure 3A*). D'autres facteurs, non mesurés

durant notre étude, influencent vraisemblablement les variations observées du pourcentage de jeunes et expliquent la dispersion des points de la *figure 3A* au-dessus ou en dessous des prédictions du modèle.

Cependant, nous n'avons trouvé aucune relation entre le taux d'accroissement des populations de lièvres d'un hiver à l'autre et l'intensité des prélèvements annuels ou l'abondance des renards (*figure 3B*).

Effet de la chasse sur l'accroissement des populations de lièvres

Les analyses montrent en revanche que la relation entre le taux d'accroissement du lièvre et son taux d'exploitation par la chasse est significative (pente = $-4,29 \pm 1,37$, $p < 0,01$ – *figure 3C*). D'après le modèle sélectionné,

un taux de prélèvement de 10 % de la population de lièvres présente à l'ouverture doit en théorie permettre de conserver l'équilibre démographique (accroissement = 0). Nos données montrent cependant que même lorsque le taux d'exploitation est inférieur à 10%, la population peut parfois décliner (*figure 3C*).

Les enseignements de l'étude

Pour la dynamique des populations

Cette étude confirme tout d'abord l'hypothèse selon laquelle le renard peut abaisser le succès reproducteur du lièvre. Quantitativement, le modèle suggère qu'une diminution de 50 % de la densité de renards (de 0,8 à 0,4 individu/km²) fait passer le pourcentage de jeunes lièvres de 52 % (1,1 jeune/adulte) à 58 % (1,4 jeune/adulte) en moyenne, soit une augmentation de

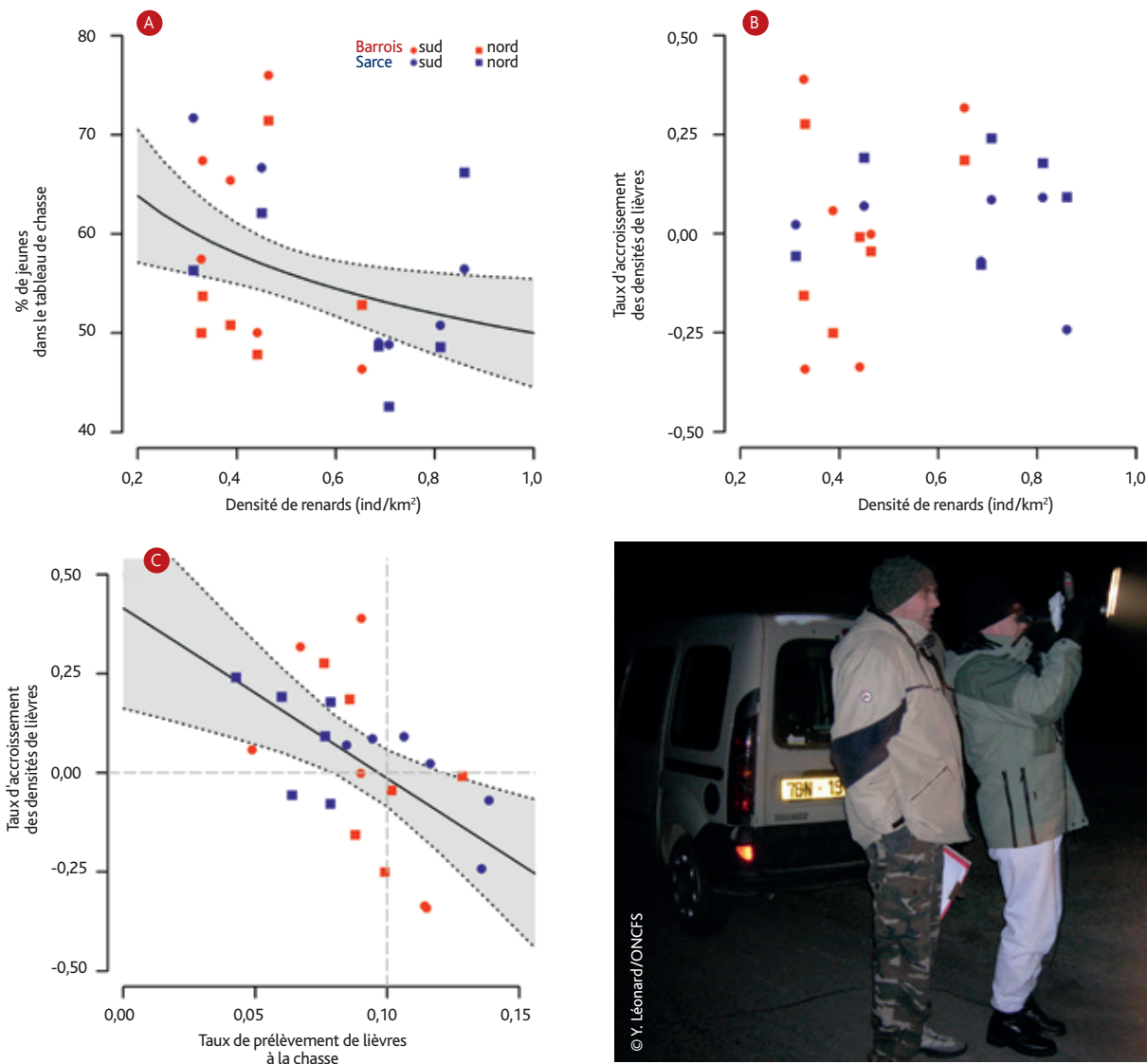
27 % du nombre de jeunes par adulte. L'impact du renard sur le succès de la reproduction s'opère vraisemblablement à travers une plus forte mortalité des levrauts de quelques jours ou quelques semaines ; mais il pourrait aussi résulter en partie de la surmortalité observée chez les jeunes lièvres de 4 à 6 mois lorsqu'ils quittent leur domaine vital de naissance (Avril *et al.*, 2012).

En revanche, comme déjà documenté pour d'autres proies du renard (Stahl & Migot, 1993 ; Côté & Sutherland, 1997), les analyses ne mettent pas en évidence de lien significatif entre son abondance et le taux d'accroissement de la population de lièvres. D'autres études, à l'inverse, suggèrent que le renard contribue, de manière plus ou moins importante, à limiter le développement des populations de lièvres (Lindström *et al.*, 1994 ; Panek *et al.*, 2006 ; Wincenz, 2009 ; Knauer *et al.*, 2010 ; Reynolds *et al.*, 2010). L'impact du renard varie donc vraisemblablement selon les conditions

environnementales (type d'habitat, proies alternatives, densités respectives du renard et du lièvre).

Le taux d'accroissement du lièvre semble en réalité plus nettement déterminé par l'intensité du prélèvement par la chasse. Un taux de prélèvement supérieur à 10 % est associé à une diminution des populations de lièvres dans la majorité des cas. Alors que les modèles de dynamique des populations suggèrent que la densité de lièvres dépend principalement des paramètres de recrutement (fécondité et survie juvénile - Marboutin *et al.*, 2003), cette étude montre que le taux d'accroissement est plutôt sensible au niveau du prélèvement par la chasse et suggère donc que la survie automnale des adultes et subadultes pourrait jouer un rôle déterminant. Ces résultats ouvrent des questions importantes qui orienteront les prochains travaux sur la dynamique de l'espèce.

Figure 3 Relations entre variables démographiques du lièvre et différents facteurs de régulation : pourcentage de jeunes lièvres au tableau de chasse en fonction de la densité de renards en février (A) ; taux d'accroissement des densités de lièvres en fonction de la densité de renards (B) ou du taux de prélèvement de lièvres à la chasse (C).
Les symboles correspondent aux observations par secteur, les courbes aux prédictions moyennes des modèles et les zones grisées aux gammes de ces prédictions ; aucun lien significatif entre les variables en B.



▲ Des comptages nocturnes aux phares réalisés annuellement ont permis de suivre l'évolution des densités de renards et de lièvres au cours de l'étude.

Pour la gestion du lièvre

En matière de gestion, cette expérience a tout d'abord montré qu'il fallait un investissement très important pour voir un effet des opérations de contrôle sur les populations de renards. Quand l'objectif est de baisser les densités, un tel effort est nécessaire compte tenu des mécanismes importants d'immigration présents chez le renard, qui lui permettent de compenser de forts prélèvements et de revenir rapidement à la « normale » dès la fin des prélèvements (Lieury *et al.*, 2015, 2016). En ajoutant à cela le coût financier important de l'achat du matériel et de la sollicitation des acteurs humains, ce mode de limitation ne peut pas être adopté à long terme pour la gestion courante du renard. L'objectif de notre étude n'était d'ailleurs pas de tester une méthode de gestion, mais de pouvoir quantifier l'impact démographique sur le lièvre d'une baisse de l'abondance du renard.

Pour la gestion à long terme du lièvre, limiter de manière intensive les renards semble donc ne pouvoir être qu'une solution temporaire permettant de soutenir de manière transitoire son succès reproducteur. Dès lors que l'objectif est davantage de réduire la mortalité des levrauts que de baisser durablement la densité de renards, il est possible que l'effort de limitation doive plutôt se concentrer au printemps et en été. Quoi qu'il en soit, dans une perspective de gestion durable visant à renforcer les densités de lièvres, notre étude montre que ces prélèvements intensifs de renards devront nécessairement s'accompagner d'une limitation du taux de prélèvement de lièvres à la chasse.

Remerciements

Cette étude est le fruit d'un important travail mené par différents services : le Service technique de la FDC de l'Aube (C. Bazin, L. Chastragnat(†), L. Jacquard, P. Leclercq, P. Lowenstein, S. Monchatre, B. Billiout) ; les équipes Lapin et Lièvre de l'Unité Petite faune sédentaire (N. Mathevet, I. Noirard, H. Santin-Janin) ; l'équipe Renard de l'unité Prédateurs-animaux déprédateurs (M. Albaret, N. Lieury) ; le Service départemental de l'Aube (T. Migout, P. Plouviez, B. Rousselet) ; les lieutenants de l'ovèterie de l'Aube (D. Bergerat, G. Dossot, J. Haumesser). Nous remercions vivement les responsables des GIC de la Sarce et du Barrois, ainsi que tous les piégeurs, déterreurs, gardes particuliers et chasseurs bénévoles qui ont participé à cette étude. L'étude expérimentale de l'impact de la prédation du renard sur le lièvre d'Europe dans l'Aube a été soutenue financièrement par la FRC de Champagne-Ardenne, la FDC de l'Aube et l'ONCFS. ●



▲ Les résultats de cette étude suggèrent qu'en abaissant de 50 % la densité de renards sur le territoire, le nombre de jeunes lièvres par adulte augmente de 27 % en moyenne.

Bibliographie

- ▶ Avril, A., Letty, J., Pradel, R., Léonard, Y., Santin-Janin, H. & Pontier, D. 2012. A multi-event model to study stage-dependent dispersal in radio-collared hares: when hunting promotes costly transience. *Ecology* 93: 1305-1316.
- ▶ Côté, I.M. & Sutherland, W.J. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation Biology* 11: 395-405.
- ▶ Knauer, F., Küchenhoff, H. & Pilz, S. 2010. A statistical analysis of the relationship between red fox *Vulpes vulpes* and its prey species (grey partridge *Perdix perdix*, brown hare *Lepus europaeus* and rabbit *Oryctolagus cuniculus*) in Western Germany from 1958 to 1998. *Wildlife Biology* 16: 56-65.
- ▶ Lieury, N., Ruette, S., Devillard, S., Albaret, M., Drouyer, F., Baudoux, B. & Millon, A. 2015. Compensatory immigration challenges predator control: an experimental evidence-based approach improves management. *The Journal of Wildlife Management* 79: 425-434.
- ▶ Lieury, N., Ruette, S., Albaret, M., Drouyer, F., Baudoux, B., Letty, J., Urbaniac, C., Devillard, S. & Millon, A. 2016. Les prélèvements de renards limitent-ils leur densité ? La compensation par immigration, un concept-clé pour comprendre l'impact des prélèvements sur les populations de renards. *Faune sauvage* n° 310 : 10-16.
- ▶ Lindström, E.R., Andrén, H., Angelstam, P., Cederlund, G., Hornfeldt, B., Jaderberg, L., Lemnell, P.A., Martinsson, B., Skold, K. & Swenson, J.E. 1994. Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 75: 1042-1049.
- ▶ Marboutin, E., Bray, Y., Péroux, R., Mauvy, B. & Lartiges, A. 2003. Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied Ecology* 40: 580-591.
- ▶ Panek, M., Kamieniarz, R. & Bresiński, W. 2006. The effect of experimental removal of red foxes *Vulpes vulpes* on spring density of brown hares *Lepus europaeus* in western Poland. *Acta Theriologica* 51: 187-193.
- ▶ Reynolds, J.C., Stoate, C., Brockless, M.H., Aebischer, N.J. & Tapper, S.C. 2010. The consequences of predator control for brown hares (*Lepus europaeus*) on UK farmland. *European Journal of Wildlife Research* 56: 541-549.
- ▶ Stahl, P. & Migot, P. 1993. L'impact des prédateurs sur le petit gibier : une revue des enlèvements expérimentaux de prédateurs. In : *Actes du colloque Prédation et gestion des prédateurs*, Dourdan, 1-2 déc. 1992, P. Migot & P. Stahl (éd.), ONC-UNFDC, Paris : 21-35.
- ▶ Wincentz, T. 2009. Identifying causes for population decline of the brown hare (*Lepus europaeus*) in agricultural landscapes in Denmark. PhD thesis, Aarhus University, Denmark. 194 p. http://www2.dmu.dk/pub/phd_trwj.pdf.