

Chasse et dynamique des populations de grands ongulés

Résistance des populations à la chasse

Christophe Bonenfant
Chargé de recherche au
CNRS de Lyon LBBE

François Klein
Responsable du CNERA
cervidés-sanglier de l'ONCFS

Résistance des populations à la chasse

Christophe Bonenfant & François Klein

UMR CNRS 5558 - Laboratoire Biométrie et Biologie Évolutive

ONCFS - CNERA Cervidés - sanglier

Bonjour à tous

On m'a demandé de parler de résilience des populations d'ongulés à la chasse ; en fait je vais parler plutôt de résistance des populations à la chasse.

J'espère que vous avez bien suivi les exposés de Jean-Michel Gaillard et Jean-Louis Martin parce qu'on va s'appuyer sur pas mal des concepts qu'ils ont présentés pour expliquer comment réagissent les populations d'ongulés à la pression de chasse.

La chasse, donc : vous connaissez tous, et bien mieux que moi qui ne la pratique pas.

Mais il est évident que la chasse, telle que pratiquée aujourd'hui, est un prélèvement non aléatoire des individus : soit on chasse au trophée et on choisit plutôt les mâles, soit on cible plutôt les femelles ou les jeunes. Dans tous les cas on altère la structure des populations, et on altère aussi leur système social.

La chasse représente aussi une force de sélection, une sorte de pression évolutive.

Quelles sont les conséquences biologiques de la chasse ?

Je ne prétends pas être exhaustif, mais nous allons voir les grands mécanismes qui sont mis en place.

Une des conséquences immédiates de la chasse, c'est la diminution des effectifs. Ça paraît trivial, mais rappelez-vous le modèle qu'a présenté JM Gaillard (modèle de croissance logistique généralisé) : si on laisse augmenter les populations, elles vont atteindre la capacité d'accueil du milieu et, en parallèle, on voit comment change le taux d'accroissement (r) de la population à mesure que la densité augmente, avec un maximum au-delà de $K/2$ (dans le cas du modèle logistique simplifié). [NDLR: K = capacité de charge du milieu, c'est-à-dire la densité maximale d'animaux possible dans un milieu]

En prélevant des individus on diminue la densité avec, pour conséquence directe, une augmentation du taux d'accroissement de la population.

Particularités de la chasse

Prélèvements non-aléatoires

Altération de la structure des populations

Altération du système social

Force de sélection

Quelles conséquences biologiques ?

Conséquences DDP (1)

Diminution des effectifs...

... suivie d'une **augmentation de r**

Effets de densité-dépendance : modèle logistique généralisé

N_{t+1} vs N_t graph showing logistic growth curve with carrying capacity K .

r vs N_t graph showing the relationship between growth rate and density.

Conséquences DDP (1)

Diminution des effectifs...
difficultés de contrôle accrues

Effets de densité-dépendance : modèle logistique généralisé

Autrement dit, la population réagit par le phénomène de densité-dépendance bien connu, en augmentant soit la reproduction, soit la survie, ce qui fait augmenter le taux d'accroissement de la population.

Donc on aura des difficultés de contrôle accrues à mesure qu'on va essayer de la maintenir à un niveau plus bas.

Conséquences DDP (2)

Impact de la chasse différents selon la cible des prélèvements

Mâles : limité et indirect
Mères / jeunes : variable

Exemple du cerf à La Petite Pierre

$$A = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_3 & 0 \end{bmatrix}$$

Autre effet : celui des prélèvements ciblés sur certaines catégories d'individus. Quel est l'impact de ces prélèvements différenciés sur le taux d'accroissement des populations ?

Si on prélève les mâles, il y a des impacts indirects en libérant de l'espace ou des ressources pour les individus restants, mais l'impact direct sur « r » est relativement minime.

Au contraire, le prélèvement ciblé des femelles adultes ou des jeunes a un rôle et un impact variables, qu'on a étudié sur la population de cerfs de la Petite Pierre grâce au suivi à long terme réalisé maintenant depuis une trentaine d'années.

Conséquences DDP (2)

Impact de la chasse différents selon la cible des prélèvements

Mâles : limité et indirect
Mères / jeunes : variable

Exemple du cerf à La Petite Pierre

Effectifs estimés par un modèle démographique

Pour $r = 0$, population contrôlée à moyen terme :

- 66 faons + 10 femelles (80/20%) → 76 animaux
- 44 faons + 17 femelles (70/30%) → 61 animaux
- 22 faons + 22 femelles (50/50%) → 44 animaux

Ces données nous ont permis de construire un modèle démographique sur lequel on a pu tester différents scénarios de prélèvement. Et on a observé que, pour contrôler la population, différents scénarios peuvent aboutir au même résultat : pour maintenir un taux d'accroissement nul, le prélèvement peut varier entre 76 et 44 animaux selon la façon dont il est ventilé entre biches et faons.

On connaît ça grâce au suivi de la Petite Pierre mais en général on n'a aucune idée des effectifs de population et du ratio mère/faon. Du coup, on travaille à l'aveugle et le fait de prélever un pourcentage plus ou moins important de biches ou faons dans la population va avoir un impact plus ou moins fort sur le taux d'accroissement.

Quoi qu'il en soit, la structuration en âge est également un frein potentiel à la possibilité de contrôle par la chasse.

Tampon démographique



Espèce	Temps de génération	Effets de la chasse
Cerf élaphe	7-9 ans	(-)
Sanglier	2-4 ans	(-)
Chevreuril	4-6 ans	(-)

Temps de génération : vitesse du cycle de vie (âge moyen de mère au moment des naissances)

Chasse → réduction du temps de génération

Dernier effet direct : en tuant des animaux qui étaient censés vivre plus longtemps, on raccourcit le temps de génération des populations. La chasse impacte le temps de génération, qui est la vitesse du cycle de vie des individus : plus le temps de génération est court, plus la dynamique est rapide et plus le taux d'accroissement peut être élevé. Il y a co-variation entre temps de génération et taux d'accroissement.

Le temps de génération varie de 7 à 9 ans chez le cerf, de 2 à 4 ans chez le sanglier et de 4 à 6 ans chez le chevreuil, et chaque fois la chasse tend à réduire le temps de génération.

Temps de génération court
→ r moins sensible à la survie adulte
Réduction des capacités de contrôle par les prélèvements adultes

Tampon démographique



Relation mathématique $s(i,j) = f(T)FC$

Temps de génération court
→ r moins sensible à la survie adulte
Réduction des capacités de contrôle par les prélèvements adultes

Pourquoi je vous dis tout ça ?

Parce que les modèles démographiques de fonctionnement des populations de grands mammifères permettent de déterminer le lien entre le temps de génération et la sensibilité du taux d'accroissement (r) à la survie adulte (figure). La survie adulte peut être modulée par la chasse : si on augmente la mortalité (adulte) due à la chasse, on diminue le temps de génération. Et quand le temps de génération diminue, il se produit une diminution de la sensibilité des populations à cette mortalité adulte.

En d'autres termes, quand on chasse, on rend la population moins sensible au prélèvement des biches ou chevrettes adultes ; elle est un peu moins sensible que lorsqu'elle est en plus forte densité ou qu'elle « tourne » moins vite, en l'absence de chasse.

Une fois encore, la réponse démographique de la population à la chasse va réduire de façon sensible les capacités de contrôle par le prélèvement des adultes.

La chasse induit aussi des changements au niveau phénotypique, c'est-à-dire au niveau individuel.

Adaptations phénotypiques



Sélection de viabilité (critères de sélection)

pêche (taille des morues)
chasse (tailles de cornes)

Réponses **micro-évolutives** rapides (10-15 ans)

Elle crée ce qu'on appelle une sélection induite, qui va permettre à certains individus de vivre plus ou moins longtemps en fonction de critères phénotypiques. C'est quelque chose qui est assez général et qui a été mis en évidence, par exemple, avec la taille des morues dans l'Atlantique Nord : cette taille diminue au fil du temps depuis une vingtaine d'années et on a pu relier ça au prélèvement par les pêcheries et à la taille des mailles des filets.

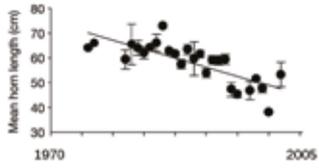
Autre exemple plus proche de ce qui nous intéresse ici : le changement de la taille des cornes chez le mouflon au Canada. On a observé leur diminution au cours du temps, liée à la pression de chasse sur les mâles.

Le message important, c'est qu'on peut observer des réponses micro évolutives rapides dans les populations de grands mammifères herbivores, sur un pas de temps de l'ordre de 10 à 15 ans.

Adaptations phénotypiques 

Sélection de viabilité
(critères de sélection)





Pour vous donner une idée, on a constaté chez le mouflon du Canada une diminution de la taille des cornes d'une quinzaine de cm en moyenne entre les années 70 et 2005, et on a pu démontrer que c'était une conséquence directe de la chasse au trophée. Les chasseurs prélèvent les individus dès que la corne a fait un cercle complet (*full curl*) : les individus qui y échappent (et sont ainsi « sélectionnés ») sont ceux qui ont une croissance de cornes ralentie donc des cornes plus petites pour un âge donné.

Adaptations phénotypiques 

Sélection de viabilité
(critères de sélection)



Vie plus courte, sélection



Reproduction plus précoce
Fertilité plus forte

Conséquences sur les traits d'histoire de vie

Ça c'est quelque chose d'assez visible, mais on peut se demander si la chasse impacte aussi des parties du phénotype moins visibles, comme les traits de l'histoire de vie.

On peut penser notamment à la reproduction, à la fertilité, et on a déjà quelques exemples chez les carnivores où la pression de chasse a engendré une fertilité plus importante des femelles.

Adaptations phénotypiques 

Sélection de viabilité
(critères de sélection)



Forte pression de chasse



Allocation plus importante à la reproduction

FK, exemple du sanglier

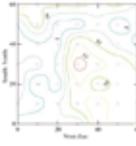
On a donc quelques exemples qui démontrent que la chasse peut avoir des conséquences sur les traits d'histoire de vie des grands mammifères et François Klein va détailler ça pour le sanglier, où il a pu être démontré des changements dans la reproduction de cette espèce, liés à la chasse.

D'une façon générale, on peut attendre qu'une forte pression de chasse, qui va diminuer la durée de vie des individus, va engendrer chez les individus qui ne sont pas prélevés une allocation plus importante à la reproduction, notamment en terme d'âge de première reproduction ou de taille des portées.

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

Changements comportementaux

Les risques liés à la prédation / chasse varient dans le temps et l'espace




Importance de l'utilisation de l'espace

Les réponses comportementales

Autre aspect important, mais souvent occulté, de la réaction des populations à la chasse : les réponses comportementales. Comme le disait Jean-Louis Martin, les grands mammifères herbivores sont des espèces proies, qui vivent dans ce qu'on appelle un « paysage de la peur ».

Si on considère un paysage tout à fait quelconque, certains endroits sont plus ou moins associés à des risques de prédation, en fonction de l'ouverture du milieu et de divers paramètres environnementaux, et on peut établir des cartes qui décrivent le paysage de la peur. En conséquence, les animaux vont adapter leur utilisation de l'espace et leur comportement de vigilance à ce paysage de la peur et être plus ou moins visibles ou faire plus ou moins de dégâts en fonction des risques de prédation.

On peut faire le parallèle avec la chasse qui génère un paysage de la peur particulier, mais ponctuel dans le temps, pour les mammifères herbivores en Europe.

Conséquence : si on modifie via la chasse le paysage de la peur on peut avoir soit une réponse « plastique » de l'animal au niveau comportemental (il va essayer de changer son utilisation de l'espace), soit un phénomène de sélection sur différents types de comportements en fonction de l'individualité des animaux.

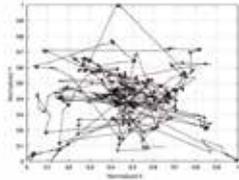
Un exemple publié récemment concerne de wapiti en Amérique du Nord. Grâce à l'utilisation de colliers GPS et d'animaux marqués suivis sur le long terme, on a pu mettre en évidence que les individus très mobiles, qui faisaient une utilisation de l'espace importante, qui faisaient des explorations, avaient un risque beaucoup plus important d'être prélevés à la chasse que les individus au comportement plus discret. En fait les chercheurs ont démontré qu'une forte mobilité spatio-temporelle était associée à une forte mortalité par la chasse.

Cela revient à créer de facto une pression de sélection en faveur des animaux très discrets... Donc les animaux sont de plus en plus difficiles à chasser : ils vont rester dans leur coin, utiliser des milieux fermés et éviter les sorties sur des espaces qu'ils ne connaissent pas et dans lesquels ils ne pourront pas se réfugier.

Là encore, cette sélection va rendre la population d'autant plus résistante à la chasse que l'effet de la chasse aura sélectionné des animaux plus discrets.

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

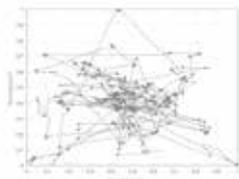
Changements comportementaux


Forte mobilité
→ forte mortalité par la chasse

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

Changements comportementaux


Sélection pour les animaux les moins mobiles et les plus discrets

Animaux plus difficiles à chasser

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage 

« Ghost of predator past »

Histoire évolutive des Ongulés



Mécanismes biologiques freine les objectifs de contrôle

Quantifier les effets

Forte résistance à la chasse

Pour résumer le message, en plein accord avec ce qu'ont dit Jean-Michel Gaillard et Jean-Louis Martin, ce sont des espèces qui ont évolué avec le fantôme des prédateurs. Aujourd'hui on n'en a plus; en Europe en tout cas on ne voit plus beaucoup de prédateurs : ils sont sur le retour mais on fait comme s'ils n'existaient pas. Or les mammifères herbivores ont évolué depuis très longtemps avec des forces de sélection liées à la prédation et qui vont donc essayer coûte que coûte d'être résistantes à toute forme de mortalité extrinsèque liée à la prédation. Donc on peut s'attendre à ce qu'ils aient les mêmes réponses biologiques vis-à-vis de la chasse.

De par leur histoire évolutive, les grands mammifères herbivores vont avoir à tous les niveaux (populationnel, individuel ou comportemental) une réponse biologique à la chasse qui va à l'encontre des objectifs de contrôle. Cette réponse tendra à freiner au maximum la réduction d'effectif qu'on attend de la chasse : la réaction des populations consiste toujours à essayer d'augmenter au maximum le taux d'accroissement.

Et je passe le relais à François Klein, qui va illustrer ces mécanismes sur le cas du sanglier.

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

Le sanglier : un ongulé très spécial

- Espèces très sédentaire et grégaire
- Reproduction possible dès que masse corporelle a atteint le 1/3 de celle adulte (plus de 75 % chez les autres ongulés)
- Prolificité liée à la fructification forestière, elle même liée au climat
- Survies très faibles :
 - juvéniles 53%
 - mâles subadultes ou adultes 23-24%
 - femelles subadultes et adultes : 43%
- Renouvellement très rapide : durée de génération voisin de 2.5 ans (4 à 5 chez le chevreuil)



Illustration : le cas du sanglier

Pourquoi le sanglier ? Parce qu'il est très spécial par rapport aux herbivores (j'en redirai quelques mots en conclusion) mais aussi parce qu'il a fait l'objet de travaux récents encore peu connus, dont je vais vous faire part ici.

C'est une espèce très sédentaire et grégaire, qui peut se reproduire dès que la masse corporelle atteint le tiers de celle des adultes, contre 75 % chez les autres ongulés : cette capacité à se reproduire à un faible poids donc à un âge très faible est tout à fait particulière au sanglier. Sa prolificité est liée aux fructifications forestières, elles-mêmes liées au climat : les glandées, fainées et la production de châtaignes pour l'essentiel sont directement liées au fait qu'il y ait ou pas des gelées printanières.

L'espèce est aussi caractérisée par une survie faible. Sur le site d'étude d'Arc-en-Barrois, on observe 53 % de survie juvénile (probabilité pour qu'un individu qui vient de naître soit encore vivant quelques mois plus tard), 23-24 % pour les subadultes ou adultes mâles et 43 % pour les femelles. C'est extrêmement faible par comparaison avec les herbivores, dont la survie est plutôt de 90-95 % pour ce qui est des femelles subadultes et adultes.

Ce qui veut dire que le sanglier est une espèce à renouvellement extrêmement rapide : la durée de génération est de 2,5 ans contre 4 à 6 ans chez le chevreuil comme le disait Christophe (4 à 5 selon d'autres résultats), ou 6 à 8 ans chez le cerf.

Le sanglier et la chasse

Au plan de la dynamique

- Supporte une pression de chasse exceptionnelle et s'adapte à celle-ci
- Sous forte pression de chasse durable :
 - par une puberté plus précoce
 - un système d'appariement modifié (de polygyne à promiscuité) qui perturbe les cycles naturels
 - en définitive, plus fort accroissement

Augmentation du taux d'accroissement (r)

Que se passe-t-il quand le sanglier est chassé ? Et tout d'abord quelles sont les conséquences de la chasse sur la dynamique de population ?

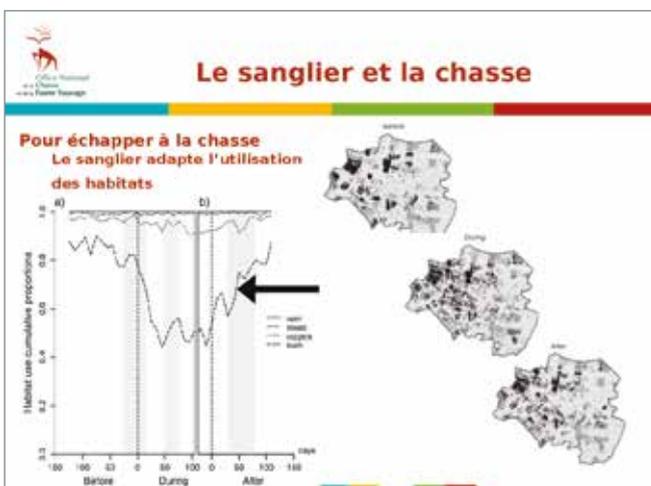
La population de sanglier supporte une pression de chasse exceptionnelle et s'y adapte. Des travaux conduits sur Arc-en-Barrois, en comparaison avec d'autres territoires (notamment italiens) sur lesquels la pression de chasse est plus faible, montrent que sous une forte pression de chasse durable, la puberté avance : l'âge de première reproduction est plus précoce. La pression de chasse est un facteur qui sélectionne les plus prolifiques à bas poids.

Par ailleurs, le système d'appariement se modifie. On dit ordinairement que le sanglier est polygyne, c'est-à-dire qu'un mâle féconde plusieurs femelles et il y a une appropriation des femelles par les mâles dominants ; or à Arc-en-Barrois on observe un système de « promiscuité », c'est-à-dire en gros que tous les mâles vont avec toutes les femelles et réciproquement.

On le mesure par des tests génétiques mais, en pratique, ça veut dire que la reproduction est complètement perturbée : au lieu d'un système très synchrone on arrive à un système totalement asynchrone (des naissances toute l'année) et, d'autre part, on observe un phénomène de très forte poly paternité. Cela signifie qu'il peut y avoir plusieurs pères pour une même portée : jusqu'à 6 pères pour une portée de 6. Il est possible, mais ce n'est pas encore prouvé, que la poly paternité soit associée à une taille de portée. C'est un résultat très provisoire, mais manifestement la modification du système d'appariement est révélatrice d'une modification sensible du comportement reproducteur du sanglier. Tout ça se traduit par un plus fort accroissement. Comme le disait Christophe Bonenfant, plus on chasse, plus le taux d'accroissement est fort, jusqu'à une certaine limite, bien sûr, et plus on a de difficulté à maintenir la population en dessous d'un certain effectif.

L'autre type de conséquences concerne l'utilisation de l'espace ; c'est illustré aussi par les travaux réalisés à Arc-en-Barrois ainsi que sur un autre site, dans le bassin genevois.

Ici, on a regardé **comment les sangliers réagissent au cours d'une saison de chasse**. Les cartes représentent une partie du territoire d'étude d'Arc-en-Barrois et les taches noires représentent une forte concentration de sangliers. Avant la chasse (carte du haut), les animaux utilisent surtout des milieux très fermés. Pendant la chasse, ils ont un comportement différent et utilisent des milieux plus ouverts. Après la chasse (en bas), ils ont tendance à se re-concentrer sur les milieux fermés de départ. Cela se traduit sur le graphique : regardez la courbe d'utilisation des milieux type fourrés (courbe fléchée) au fil du temps. Avant la chasse (à gauche), les compagnies utilisent principalement pour se baigner des remises très denses ; pendant la chasse (entre les lignes verticales en pointillé), l'utilisation de ces milieux fermés est divisée par deux au profit de milieux très ouverts puis, après la chasse, elle remonte progressivement à son niveau de départ. Ça a des conséquences pratiques énormes, car on continue à chasser les milieux fermés. À mesure que la chasse avance, on voit de moins en moins de sangliers, puisqu'ils sont partis en milieu ouvert, où on ne va pas les chercher. Donc on en tue moins et, en fin de saison, on a l'impression d'avoir tapé trop



En termes d'écologie évolutive

Autres ongulés		Sanglier	
Réponse à faible survie	Pas de compensation	Allocation des ressources à la reproduction	Compromis survie/reproduction
Démographie pilotée par	Survie adulte	Les juvéniles	Stratégie démographique de vie courte

La sélection par la chasse a provoqué des naissances précoces en saison, maximisant le succès reproducteur

fort dans la population : on freine son tir. D'autre part, comme les mâles et les femelles ont des comportements très différents, les mâles continuant à fréquenter les milieux fermés tandis que les femelles (les compagnies) sont concernées par les milieux ouverts, on a une orientation involontaire du tir sur les mâles, qui déséquilibre le rapport des sexes. D'où peut-être aussi le résultat précédent, l'effet « promiscuité » : le rajeunissement fort de la population mâle serait à l'origine de ce comportement un peu anormal.

En termes d'écologie évolutive, si on résume ces données :

- la réponse à une faible survie est qu'il n'y a pas de compensation pour les autres ongulés (la population s'effondre), alors que chez le sanglier il y a une allocation des ressources à la reproduction (il continue à se reproduire en le faisant de plus en plus jeune) avec, en permanence, un compromis entre survie et reproduction ;
- la démographie est pilotée, chez les autres ongulés, par la survie adulte (la chasse c'est l'inverse de la survie), alors que chez le sanglier c'est par les juvéniles avec une stratégie démographique de vie courte.

Jean-Michel Gaillard avait utilisé le terme de « démographie de mésange » pour exprimer que le sanglier se reproduit au maximum, maximum, maximum... par rapport aux autres ongulés qu'on connaît.

Au final, la sélection par la chasse a provoqué des naissances précoces en saison en maximisant le succès reproducteur.

Conclusions

Plasticité du sanglier explique les difficultés de gestion
résistance à la chasse

Cerf et chevreuil
moins plastique, contrôle facilité

MAIS
impression d'une baisse d'effectifs amplifiée (paysage de la peur)

En conclusion...

Cette plasticité du sanglier, à la fois démographique et dans son utilisation de l'espace, explique en partie (mais en partie seulement) les difficultés de gestion. Globalement, le sanglier est de plus en plus difficile à chasser à mesure qu'on augmente la pression de chasse.

Le cerf et le chevreuil sont des espèces beaucoup moins plastiques, elles n'ont pas cette capacité à rajeunir la puberté et sont donc plus faciles à contrôler. Christophe Bonenfant l'a montré avec l'illustration qui comparait le niveau de prélèvement nécessaire pour stabiliser une population de cerf (population de référence connue) selon que le prélèvement est composé de 80 % de faons et 20 % de biches ou bien différemment, 50-50 biches et faons par exemple : il faut prélever plus de 70 animaux dans le premier cas et 44 dans le second. En terme d'efficacité c'est complètement différent... Et ça permet de stabiliser une population de cerf, beaucoup plus facilement qu'une population de sanglier qui a une capacité de réaction énorme.

Pour terminer, l'impression qu'on peut avoir de la baisse (ou de l'évolution) d'une population d'ongulés est extrêmement biaisée, du fait du « paysage de la peur », et de la sélection provoquée par la chasse. Quand on prélève les animaux de façon aléatoire, on prélève les plus mobiles, ceux qu'on voit le plus souvent ; donc on diminue la proportion des animaux les plus visibles et par conséquent on augmente celle des plus discrets. Donc si on ne se donne pas les moyens de suivre des indicateurs fiables qui prennent en compte d'autres paramètres, on a une impression biaisée qui fait croire à une diminution plus forte que ce qu'elle est en réalité.

Je vous remercie.