

# La démographie du Lièvre d'Europe et sa sensibilité à la chasse

## Evaluation par modélisation

*Première partie :  
incidence des variations des différents paramètres démographiques*

M. Benmergui



*Certains pensent que la gestion des prélèvements cynégétiques réalisés sur le Lièvre pourrait être simple et par exemple directement inspirée du plan de chasse des cervidés. Un examen du fonctionnement démographique de l'espèce montre qu'il n'en est rien. Si l'appréciation du niveau de l'effectif reproducteur au printemps reste bien l'un des éléments à prendre en compte pour une gestion durable du Lièvre, ce n'est pas le meilleur élément clé sur lequel asseoir les prélèvements cynégétiques à opérer. On est en effet contraint de tenir compte, d'une façon ou d'une autre, du caractère fluctuant de la démographie de l'espèce et plus précisément des variations de son taux annuel de production de jeunes. . .*

**Régis Péroux<sup>1</sup>, Yves Bray<sup>1</sup>,  
Bernard Mauvy<sup>1</sup>,  
André Lartiges<sup>1</sup>, Éric Marboutin<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> ONCFS, CNERA Petite Faune Sédentaire de Plaine –  
Station d'études et de recherche du Massif central.

<sup>2</sup> ONCFS, CNERA Prédateurs-Animaux Déprédateurs  
– Gières.

**L**es populations de Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) présentent des bilans annuels de reproduction très variables, à la fois d'une zone à l'autre mais aussi au cours du temps au sein d'une même zone. Dans le nord du Massif Central, par

exemple, la proportion de jeunes de l'année dans les tableaux de chasse réalisés en automne varie entre 40 % et plus de 80 % selon les secteurs géographiques et les années (Mauvy *et al.*, 1999 ; 2001). Or cette production de jeunes conditionne en grande partie à la fois les niveaux d'abondance des populations en automne et leurs tendances démographiques inter-annuelles, donc également les possibilités de les exploiter par la chasse (Marboutin & Péroux, 1995). Ainsi, davantage que l'hétérogénéité des densités de lièvres présents au printemps, l'hétérogénéité des structures d'âge des populations en automne – en premier

lieu de la proportion de jeunes de l'année – traduit des différences de bilan et de statut démographiques et, par voie de conséquence, de sensibilité aux prélèvements par la chasse. Ce constat explique sans doute également les différences de tendances d'évolution à court terme souvent observées entre populations de Lièvre voisines, parfois jusqu'au sein même d'une zone géographique d'aspect pourtant homogène. L'objet du présent travail est d'examiner l'incidence, sur les fluctuations numériques des populations de Lièvre, des variations respectives de chacun des différents paramètres démographiques qui

régissent leur fonctionnement, qu'il s'agisse de paramètres chiffrant la mortalité ou de ceux chiffrant la production de jeunes. Dans une seconde partie, on examinera les conséquences de ces variations sur la fraction d'animaux qu'il est possible de prélever chaque année au sein d'une population. Enfin, le degré de vulnérabilité d'une population de Lièvre soumise à des pressions croissantes de prélèvements par la chasse sera également évalué à l'aide de simulations.

## Le contexte de l'étude : l'état des connaissances sur la démographie du Lièvre

Comprendre les mécanismes, dans l'espoir de pouvoir ensuite identifier les causes, des différentes tendances observées au sein des populations de lièvres, fait l'objet de plusieurs des projets de recherche conduits par le CNERA « Petite faune sédentaire de plaine » de l'ONCFS au sein du programme intitulé « *Identification des facteurs de fluctuation et de régulation des populations de Lièvre d'Europe* ». Cette recherche passe en priorité par l'examen de la résultante des variations de chacun des paramètres démographiques de l'espèce. Ce n'est en effet qu'après avoir mieux cerné la nature et l'ampleur de ces différentes variations et surtout leurs incidences respectives sur les populations qu'il devient possible d'évaluer leurs implications dans la définition des principes de gestion des prélèvements cynégétiques opérés sur l'espèce.

Les informations collectées durant la première phase de ce programme de recherche, axée sur la mesure des variations, tant spatiales que temporelles, des différents paramètres chiffrant la production de jeunes chez le Lièvre, ont été présentées dans le Rapport scientifique 2000 de l'ONCFS (Mauvy *et al.*, 2001), puis dans celui de 2001 (Bray *et al.*, 2002). Ces données, issues de l'analyse d'échantillons collectés sur des animaux prélevés à la chasse, ont en particulier permis d'évaluer l'importance respective des variations de ces différents paramètres sur quatre terrains d'étude présentant des situations démographiques contrastées et ayant fait l'objet des mêmes relevés de 1993 à 1999 (Bray *et al.*, 2002). Sur l'un d'entre eux – le GIC du Val d'Allier – ont de plus été comparés les résultats enregistrés au cours de

M. Benmergui



deux périodes consécutives, l'une correspondant à une phase d'accroissement de l'effectif de la population (période 1994-1996) et l'autre à une phase de déclin de ce même effectif (période 1997-1999).

Les valeurs moyennes des principaux paramètres démographiques du Lièvre deviennent ainsi progressivement mieux connues. L'amplitude de leurs variations, à la fois dans l'espace et dans le temps, demande cependant à être explorée de façon plus complète. Les causes réelles de la plupart de ces variations restent quant à elles quasi inconnues, et c'est donc surtout leur identification qui nécessite d'autres recherches.

Soulignons enfin que, pour certains de ces paramètres, les lacunes dans les connaissances actuelles affectent encore la valeur même du paramètre et que leurs éventuelles conséquences sont peut-être ainsi non négligeables :

- Le taux de survie des lièvres adultes (hors prélèvements par la chasse) paraît relativement moins variable que les paramètres déterminant la production de jeunes (Marboutin & Péroux, 1995 ; Marboutin & Hansen, 1998), mais seulement en l'absence d'événement épizootique remarquable. Or les épizooties, tantôt assez bénignes, tantôt nettement plus meurtrières, sont en fait extrêmement fréquentes chez le Lièvre, et les taux de survie n'ont jamais fait l'objet d'étude sous ces dernières conditions...

- Le taux de dispersion juvénile, c'est-à-dire la proportion des jeunes lièvres qui quittent totalement leur lieu de naissance au cours de leurs premiers mois pour

s'installer de loin en loin, n'a fait l'objet que de très rares études (Bray, 1998 ; Bray *et al.*, 2005). Ce taux peut être quantitativement important (mesuré à 45 % dans une première étude), mais sa variabilité est encore inconnue alors que la gamme des situations démographiques et sociales rencontrées chez le Lièvre paraît pourtant large. Une nouvelle étude portant sur ce paramètre et ses causes de variation est ainsi en cours.

- Le taux de survie des juvéniles, entre leur naissance et l'automne qui suit, n'a jamais pu être mesuré de façon directe mais simplement évalué en se basant sur des hypothèses et approximations (Pépin, 1989) ou, pour le moins, estimé de façon indirecte (Bray *et al.*, 2002). Les taux de survie ainsi obtenus sont donc qualifiés d'apparents, puisqu'ils correspondent à la résultante de la survie juvénile réelle et d'un éventuel différentiel de dispersion entre zones proches (différences entre les taux de juvéniles entrant et sortant de chaque zone considérée).

## Intégrer les connaissances dans un modèle de simulation démographique

Bien qu'encore limitées, ces améliorations progressives de nos connaissances sur la valeur moyenne prise par les différents paramètres démographiques chez le Lièvre, et plus partiellement sur leur variabilité respective, ont rendu possible la construction d'un premier modèle de simulation démographique spécialement adapté à cette espèce

### Encadré 1 – Qu'est-ce qu'un modèle de simulation démographique ?

C'est simplement une procédure de calcul – difficilement utilisable sans ordinateur car généralement un peu complexe (calcul matriciel) – qui, partant de l'effectif présent au sein d'une population à un instant donné, permet de calculer ce que devient, *en moyenne*, cet effectif lors d'un temps suivant. Ces modèles rendent ainsi compte de la croissance d'une population à des intervalles de temps régulièrement espacés, c'est-à-dire selon un *pas de temps* bien défini. Ce pas de temps doit bien sûr avoir une forte signification biologique et l'on prend ainsi l'année pour les espèces présentant un cycle biologique annuel, avec une seule nouvelle génération chaque année, comme c'est le cas de l'immense majorité des espèces gibier.

Les modèles démographiques intègrent simultanément différents types d'informations :

- des informations sur l'état de la population à un instant donné, ce sont les *entrées* du modèle : les effectifs d'animaux présents dans les différentes classes de sexe et d'âge, telles que le biologiste étudiant l'espèce concernée juge pertinent de les définir. Ces différentes classes retenues sont alors dénommées « *compartiments* » du modèle ;
- des informations correspondant aux taux de passage des individus de certains compartiments vers d'autres, soit au cours d'un même pas de temps soit lors du saut vers le pas de temps suivant ; ainsi que des informations correspondant aux taux auxquels certains individus, au contraire, se maintiennent dans certains mêmes compartiments, toujours soit au cours d'un même pas de temps soit lors du saut vers le pas de temps suivant ; et enfin, des informations correspondant aux taux auxquels de nouveaux individus sont introduits dans certains compartiments au cours de chaque pas de temps. Tous ces taux constituent les paramètres du modèle, ou *paramètres démographiques* ;
- et, éventuellement, car ce n'est pas indispensable dans tout modèle, des informations sur la façon dont chacun de ces paramètres varie, soit au cours du temps, soit selon d'autres variables caractérisant l'environnement ou des particularités de certains groupes d'individus. Ces informations peuvent par exemple correspondre à des *lois de probabilité*, définissant les fréquences auxquelles un paramètre prend chacune de ses différentes classes de valeurs de façon aléatoire, ou encore à des fonctions, dites *fonctions de freinage*, définissant la façon dont la valeur d'un paramètre diminue au fur et mesure que l'effectif au sein de certains compartiments augmente (on parle dans ce cas de « *densité-dépendance* »).

Concernant les paramètres, lorsqu'il s'agit de taux auxquels les individus se maintiennent dans un même compartiment (typiquement le taux annuel de survie des adultes au sein de la dernière classe d'âge distinguée) ou bien encore de taux de passage entre des compartiments représentant des statuts démographiques proches (par exemple taux de passage d'une classe « jeune adulte » à la classe d'âge supérieure), on parle de *paramètres de maintenance* puisqu'ils ne concernent pas un renouvellement des individus mais simplement leur taux de persistance dans la population. Inversement, lorsqu'il s'agit de paramètres caractérisant l'apparition de nouveaux individus, on parle de *paramètres de recrutement*. Parmi ces derniers, et pour les catégories d'animaux qui nous préoccupent, on en distingue classiquement trois types :

- les proportions de femelles effectivement reproductrices (= taux de passage d'un compartiment « femelles de la classe d'âge n » à un compartiment « femelles de la classe d'âge n et reproductrices ») ;
- les fécondités, correspondant aux nombres de jeunes naissant en moyenne par femelle réellement reproductrice au sein de chacune des différentes classes d'âge ;
- les taux de survie de ces juvéniles jusqu'au stade de leur passage dans la première classe d'âge supérieure.

Les résultats fournis par ces modèles – appelés « *sorties* » du modèle – sont également de plusieurs types. Outre l'effectif atteint au bout d'un nombre d'années donné, qui constitue naturellement la première de ces sorties mais qui n'est finalement pas souvent le premier objectif recherché, on accorde une attention particulière à l'examen du comportement de la population au bout d'un grand nombre de pas de temps. En effet, au bout d'un nombre suffisant de générations, les déséquilibres initiaux dus à d'éventuelles disproportions dans les nombres d'individus présents au départ dans chaque compartiment, s'atténuent et les proportions d'individus au sein des différentes classes d'âge de reproducteurs tendent vers des valeurs totalement stables (du moins lorsque les valeurs moyennes des paramètres démographiques ne varient pas elles-mêmes sensiblement). On parle alors de *structure d'âge asymptotique*. Quand cette stabilité de la structure d'âge des reproducteurs est atteinte, la population a en quelque sorte pris un « régime de croisière » et son taux d'accroissement annuel est alors lui-même devenu constant : il ne dépend plus des effectifs dans les différents compartiments mais seulement de l'ensemble des valeurs moyennes prises par les différents paramètres démographiques.

Ce taux annuel de croissance de la population, ou taux de croissance asymptotique, est également appelé *taux de multiplication annuel*. Il est noté  $\lambda$  (*lambda*) et correspond à la valeur par laquelle il faut multiplier l'effectif de la population d'une année pour obtenir son effectif l'année suivante. La valeur de  $\lambda$  caractérise ainsi le régime démographique de la population : population en phase d'accroissement ( $\lambda > 1$ ) ou au contraire population en phase de diminution ( $\lambda < 1$ ).

La durée moyenne des générations – équivalente à l'âge moyen des mères lors des naissances – est également l'une des sorties intéressantes de ces modèles, pouvant être considérée comme un résumé à elle seule du type de fonctionnement démographique développé par l'espèce.

(encadré 1). Ce modèle restera sans doute encore assez longtemps en phase d'amélioration de sa structure, au fur et à mesure de l'acquisition de connaissances nouvelles ; cependant, il permet déjà de beaucoup avancer dans la compréhension des principales variations observées dans les populations de Lièvre (encadré 2). Il permet aussi d'envisager, de façon bien plus claire et concrète, les conséquences de différents scénarios de gestion des prélèvements cynégétiques.

Un modèle démographique est censé simuler le cycle biologique annuel d'une espèce ; ses degrés de perfectionnement et de pertinence dépendent ainsi directement de la quantité d'information

biologique robuste disponible concernant les populations de cette espèce. Compte tenu des connaissances encore limitées sur les variations des paramètres démographiques du Lièvre, surtout sur leurs causes, un modèle assez simple a été retenu pour cette première phase d'étude (encadré 3).

#### Des dénombrements pour estimer les taux de prélèvement par la chasse et vérifier la fiabilité du modèle...

Quatre terrains d'étude différents ont été utilisés (voir Bray *et al.*, 2002 pour un descriptif sommaire). Des dénombre-

ments absolus des lièvres y ont été réalisés, d'une part, afin de suivre au plus près les fluctuations d'effectif au sein des populations étudiées et surtout, d'autre part, afin de pouvoir estimer chaque année *a posteriori* le taux de prélèvement cynégétique venant d'être opéré. Ces dénombrements ont été effectués à deux périodes du cycle biologique où ils étaient à la fois techniquement réalisables et les plus informatifs possibles : en mars, juste avant la montée de la végétation, et fin novembre, immédiatement après la fermeture du tir du Lièvre. Comme il fallait disposer d'une estimation absolue de la densité, au moins pour les dénombrements réalisés à la fermeture de la chasse, la méthode utilisée a

été celle du « *Spotlight point transect sampling* », associant la technique des *Échantillonnages par points* à l'aide d'un projecteur à une estimation de la densité à l'aide d'un modèle de *Distance sampling* (Péroux et al., 1997). De tels dénombrements absolus n'ont toutefois été mis en œuvre que sur deux des quatre terrains d'étude concernés : Chareil-Montord et le GIC du Val d'Allier, ce dernier étant successivement considéré au cours de deux périodes, ce qui fait donc trois ensembles de données au total.

Dans ces trois cas où l'on disposait d'une estimation de la densité de lièvres restant après chasse, le taux de prélèvement par la chasse TPC (toujours exprimé par rapport à l'effectif présent à l'ouverture de la chasse) a alors pu être estimé par le rapport suivant :

$$\text{TPC} = \frac{\text{nombre de lièvres tués par km}^2}{\text{densité de lièvres restant après chasse} + \text{nombre de lièvres tués par km}^2}$$



L. Barbier/ONCFS

## Encadré 2 – A quoi les modèles de simulation démographique servent-ils ?

Ces modèles permettent avant tout de simuler les variations d'effectifs au sein d'une population en réponse aux variations de ses différents paramètres démographiques. L'apport de ces simulations dans l'étude des fluctuations démographiques est souvent déterminant. On peut en effet « agir », de façon fictive, sur un paramètre de la population, en modifiant progressivement sa valeur ou cours d'une série d'essais successifs, et ainsi « voir » quels sont les effets produits, soit simplement sur l'effectif atteint l'année suivante, soit sur le taux de multiplication annuel de la population dans le cas où l'on veut simuler une modification durable du paramètre.

Les modèles constituent donc des outils de réflexion qui, en simplifiant la réalité biologique, permettent d'appréhender l'influence des différents paramètres et aident ainsi à la compréhension des mécanismes biologiques sous-jacents.

Lorsqu'il s'agit de véritablement identifier l'influence de différents facteurs, qu'ils soient internes ou externes aux populations, des simulations ne peuvent bien entendu pas remplacer une expérimentation réelle. Mais, en fournissant une information guère accessible sans elles, ces simulations permettent de sélectionner les hypothèses paraissant les plus pertinentes et donc ensuite d'économiser beaucoup de temps et d'efforts dans la phase de recherche expérimentale proprement dite.

Les simulations démographiques permettent en particulier de réaliser des analyses de sensibilité du taux de multiplication annuel des populations (voir l'encadré 4). Il s'agit de situer l'importance relative potentielle des variations de chacun des différents paramètres démographiques sur les fluctuations d'effectif au sein des populations, cela en considérant successivement chacun de ces paramètres isolément. Cette identification des paramètres démographiques ayant un rôle majeur dans les variations d'effectif de telle ou telle population est une étape capitale et constitue un préalable à la recherche des facteurs, internes ou externes, responsables des fluctuations observées. Cette recherche est elle-même un préalable indispensable à toute mise au point de mesure tendant à améliorer la gestion des populations ou simplement de palliatif à une forte baisse constatée.

En outre, dans le cas d'une espèce gibier comme le Lièvre, qui subit une pression cynégétique relativement importante, le taux de prélèvement par la chasse constitue évidemment un paramètre très important à intégrer dans un modèle. Ce dernier permet alors également de simuler les conséquences de l'application de différents taux de prélèvement par la chasse et, ce faisant, de beaucoup mieux cerner d'une part la vulnérabilité des populations face à la chasse, d'autre part les niveaux de prélèvement que chaque population peut durablement supporter. Ces taux de prélèvement durablement supportables correspondent à des tableaux de chasse ne pouvant entraîner qu'une infime probabilité de mettre une population temporairement en danger.

L'ensemble des informations apportées par ces modèles (identification des paramètres démographiques ayant le plus fort impact sur les effectifs et résultats de l'étude de vulnérabilité face à la chasse) ont ainsi de fortes implications dans le choix des meilleurs principes de gestion des prélèvements cynégétiques opérés sur chaque espèce ou population.

Des informations très complètes sur les modèles matriciels de projection démographique et leurs différents usages peuvent être trouvées dans l'ouvrage de Caswell (2001).

Les résultats des dénombrements effectués ont par ailleurs également servi à vérifier la pertinence des résultats fournis par le modèle.

## Les taux de multiplication annuels estimés à l'aide du modèle...

Les projections à l'aide du modèle ont été effectuées de deux façons :

- d'une part séparément pour chacun des cinq cas étudiés (quatre terrains dont l'un divisé en deux périodes d'étude) en utilisant les valeurs des paramètres démographiques propres à chacun, c'est-à-dire estimées à partir de chacune des cinq séries d'échantillons indépendantes, sauf pour ce qui concerne les taux de survie des animaux adultes et subadultes, paramètres pour lesquels on ne disposait pas d'estimations propres à ces terrains et pour lesquels une valeur moyenne issue des travaux antérieurs a donc été utilisée ;
- d'autre part en utilisant pour chaque paramètre démographique la valeur moyenne calculée à partir de l'ensemble des cinq valeurs individuelles précédentes. Dans ce dernier cas, on simule ainsi la démographie d'une population fictive en quelque sorte « moyenne », au moins pour ce qui est de la zone biogéographique considérée.

### Encadré 3 – Le modèle démographique construit sur le Lièvre

Le cycle biologique annuel de l'espèce a été très simplifié. Le modèle retenu est un modèle à deux sexes, trois classes d'âge et sans densité-dépendance. Pour chaque sexe, le système comporte ainsi trois « compartiments » :

- **juvéniles** : jeunes animaux, nés durant l'année en cours, considérés dans cette classe d'âge entre leur naissance et le début de leur premier automne (= ouverture de la chasse) ;
- **sub-adultes (ou « yearlings »)** : jeunes animaux, considérés dans cette classe d'âge entre leur premier automne (juste après la chasse) et le début de leur deuxième automne (= ouverture de la chasse suivante), donc durant la fin de leur 1<sup>re</sup> année et la plus grande partie de la deuxième ;
- **adultes** : animaux ayant atteint au moins leur deuxième automne (dans la fin de leur deuxième année ou ayant plus de deux ans).

Le fait de n'avoir recours qu'à seulement trois classes d'âge suppose en particulier une stabilisation de tous les paramètres démographiques dès la fin de la deuxième année d'âge.

Parmi les paramètres de recrutement, seule la proportion de femelles réellement reproductrices et la fécondité ont été considérées différer entre les classes d'âge de femelles.

Le taux de survie juvénile correspond quant à lui au taux de survie apparent des levrauts entre leur naissance et l'ouverture de la chasse. Ce dernier est qualifié d'apparent car il inclut également le bilan d'un éventuel différentiel dans les mouvements de dispersion de types émigration et immigration entre le terrain considéré et ceux qui l'entourent.

Les valeurs utilisées pour chacun de ces paramètres sont issues des données collectées durant la première partie de ce programme de recherche (voir Bray *et al.*, 2002). Leurs valeurs moyennes, l'amplitude de leurs variations entre terrains et périodes d'étude, et les coefficients de variation correspondants (coefficients corrigés pour tenir compte des très faibles tailles d'échantillon) sont rappelés dans le tableau ci-après.

#### Paramètres de recrutement

Paramètre		Valeur moyenne	Valeurs extrêmes observées	Coefficient de variation
Proportion de femelles reproductrices chez les adultes et sub-adultes		93 %	85 % à 100 %	6,1 %
Fécondité (nombre moyen de nouveaux-nés mis bas par femelle reproductrice)	femelles adultes et sub-adultes	13,4	12,2 à 15,0	8,4 %
	femelles juvéniles	4,0	(a)	(a)
Taux de survie apparent des juvéniles		22 %	14 % à 29 %	29,6 %

(a) : tailles d'échantillons trop faibles pour effectuer des estimations séparées sur les différents terrains d'étude.

Les proportions de femelles reproductrices au sein de la classe des juvéniles, c'est-à-dire celles dont la première reproduction intervient dès l'âge d'environ quatre mois au cours du premier été qui suit leur naissance, dépendent quant à elles de l'époque de naissance de ces animaux. Les valeurs de ce paramètre ont ainsi été estimées en utilisant les histogrammes de répartition des juvéniles dans cinq bimestres de naissance, après avoir déterminé l'époque de naissance de chacun à partir du poids de son cristallin. Les proportions de femelles juvéniles nées au cours de chaque bimestre ont été exprimées séparément pour chaque terrain ou période d'étude, mais la valeur de la proportion de reproductrices retenue dans chacune des classes de naissance a été la même pour tous les terrains ou périodes (les tailles des différents échantillons n'étant pas suffisantes pour des estimations séparées). Ces valeurs, calculées dans chaque classe à partir de l'ensemble des différents échantillons collectés, sont présentées dans le tableau suivant.

#### Proportions de femelles juvéniles reproductrices

Epoque de naissance des jeunes femelles	Proportion de reproductrices au cours des premiers mois suivants
Janvier-février	100 %
Mars-avril	26 %
Mai-juin	6 %
Juillet à octobre	0 %

Les paramètres de maintenance sont au nombre de quatre : taux de survie des mâles et des femelles adultes et taux de survie des mâles et des femelles sub-adultes. Les valeurs utilisées dans le modèle sont issues du travail de Marboutin & Hansen (1998) et sont rappelées dans le tableau ci-dessous.

#### Paramètres de maintenance : taux de survie annuel, hors prélèvement par la chasse

	Mâles	Femmes
<b>Sub-adultes</b>	50 %	40 %
<b>Adultes</b>	55 %	50 %

La mortalité due à la chasse a été considérée comme simplement additive à la mortalité naturelle. De plus, dans un but de simplification du modèle, le prélèvement par la chasse a été considéré comme réalisé instantanément ; ce qui signifie donc l'absence de mortalité naturelle propre à la période de chasse elle-même, dont la durée est en quelque sorte considérée comme nulle. Quelle que soit leur classe d'âge, le taux de survie de l'ensemble des animaux au moment du passage de la chasse a ainsi simplement été considéré comme égal à (1-TPC), où TPC représente le taux de prélèvement par la chasse.

Les projections à l'aide de ce modèle ont été effectuées avec le logiciel ULM (*Unified Life Models* ; Legendre & Clobert, 1995).

Le taux moyen annuel de croissance d'une population, ou taux de multiplication annuel, correspond à la valeur par laquelle il faut multiplier l'effectif présent au sein d'une population à un instant donné pour obtenir son effectif l'année suivante au même instant du cycle annuel. Ce taux annuel de multiplication est noté  $\lambda$ . Une valeur de  $\lambda$  supérieure à 1 correspond donc à une population produisant des excédents démographiques (population en phase d'accroissement, au moins potentiel), alors qu'une valeur de  $\lambda$  inférieure à 1 traduit au contraire une population dont les effectifs diminuent.

Pour notre population fictive « moyenne », le taux annuel de multiplication estimé à l'aide du modèle s'élève à  $\lambda = 1,44$ , soit une population présentant une faculté d'accroissement annuel moyen de 44 %.

### ...et leur comparaison avec les taux moyens d'accroissement mesurés à partir des dénombrements

Les valeurs de  $\lambda$  calculées à l'aide du modèle séparément pour chacun des cas étudiés, en utilisant ses propres valeurs des paramètres de production de jeunes, ont été comparées avec les taux de multiplication annuels moyens

**Tableau 1 – Comparaison des taux annuels moyens de multiplication estimés à partir des résultats des dénombrements et calculés à l'aide du modèle**

Terrain d'étude	Taux annuel moyen de multiplication observé à partir des dénombrements	Taux annuel de multiplication ( $\lambda$ ) estimé à l'aide du modèle
Chareil et Montord	1,01	1,02
GIC du Val d'Allier, période 1	1,66	1,65
GIC du Val d'Allier, période 2	0,78	0,87

déduits des résultats des dénombrements. Ces taux observés ont été calculés en effectuant la moyenne des rapports successifs de la densité mesurée chaque année sur celle mesurée l'année précédente à la même époque du cycle (la méthodologie employée ainsi que les unités d'échantillonnage utilisées sont demeurées inchangées au cours du temps). Cette comparaison ne porte que sur les trois cas (correspondant à deux terrains) où des dénombrements absolus ont été effectués chaque année.

L'adéquation des résultats obtenus à l'aide de ces deux approches, parfaitement indépendantes, paraît bonne (tableau 1). Seule la valeur de  $\lambda$  estimée pour la seconde période d'étude sur le GIC du Val d'Allier apparaît légèrement supérieure au taux moyen de multiplication observé (décroissance prédite par le modèle légèrement plus lente que la

décroissance réellement observée). La pertinence du modèle semble donc satisfaisante.

### Sensibilité du taux de multiplication annuel aux variations de chaque paramètre démographique

En matière d'aide à la compréhension des mécanismes démographiques, l'un des principaux intérêts des modèles est de permettre d'identifier les paramètres démographiques ayant un rôle majeur dans les variations d'effectif au sein de telle ou telle population. Il s'agit donc de situer l'importance relative potentielle des variations de chacun des différents paramètres démographiques sur les fluctuations d'effectif, en considérant isolément chacun d'eux. On étudie alors la



sensibilité du taux de multiplication annuel de la population,  $\lambda$ , aux variations respectives de chacun des paramètres démographiques.

Cette analyse, dite analyse de sensibilité, est réalisée en calculant des coefficients, appelés « coefficients d'élasticité », qui chiffrent cette sensibilité de  $\lambda$  aux variations de chaque paramètre (**encadré 4**). Un tel coefficient d'élasticité est calculé pour chacun des paramètres démographiques ; plus sa valeur est élevée, plus les variations du paramètre considéré auront potentiellement d'effet sur le devenir de la population. Ces coefficients constituent ainsi en quelque sorte des « coefficients de transmission » des variations de chaque paramètre aux variations de l'effectif. L'analyse consiste donc à comparer les coefficients d'élasticité liés aux variations des différents paramètres démographiques.

Cette analyse a été effectuée ici en utilisant les valeurs moyennes des paramètres, c'est-à-dire celles correspondant à la population fictive « moyenne ».

En complément de ces premiers coefficients d'élasticité, que l'on peut qualifier de coefficients d'élasticité « directs », des coefficients d'élasticité effectifs ont été

**Tableau 2 – Coefficients d'élasticité du taux de multiplication annuel ( $\lambda$ ) en fonction des variations de chacun des paramètres démographiques**

Paramètre	Coefficient d'élasticité « direct »	Coefficient de variation observé	Coefficient d'élasticité effectif
Taux de survie des juvéniles	0,73	29,6 %	21,6
Proportion de femelles reproductrices (adultes et sub-adultes)	0,69	6,1 %	4,2
Fécondité (femelles adultes et sub-adultes)	0,67	8,4 %	5,6
Taux de survie des sub-adultes (sexes confondus)	0,45	(a)	-
Taux de survie des adultes (sexes confondus)	0,21	(a)	-
Proportion de femelles juvéniles reproductrices	0,08	(b)	-
Fécondité des femelles juvéniles	0,05	(b)	-

(a) : trop petit nombre d'études conduites avec des méthodes robustes

(b) : tailles d'échantillons trop faibles pour des estimations séparées sur les différents terrain d'étude

estimés pour chacun des paramètres démographiques pour lesquels cela était possible (**encadré 4**). Ces coefficients effectifs intègrent de plus la variabilité réellement exprimée par chacun des paramètres démographiques. Cette variabilité a été chiffrée à l'aide du coefficient de variation de chaque paramètre, calculé à partir des cinq valeurs séparément prises

par ce paramètre sur les différents terrains ou périodes d'étude. La comparaison des valeurs relatives des coefficients d'élasticité, directs ou effectifs, calculés pour les différents paramètres, permet d'identifier le ou les paramètres démographiques ayant un rôle majeur dans les fluctuations d'effectif de la population.

Les résultats de cette étude de sensibilité sont présentés dans le **tableau 2**. Il apparaît que ce sont bien les paramètres correspondant à la production de jeunes qui sont responsables des coefficients d'élasticité « directs » les plus forts. Parmi eux, seuls les coefficients liés aux variations des paramètres caractérisant la reproduction des femelles juvéniles peuvent être considérés comme presque négligeables.

Parmi ces paramètres de production, c'est aux variations de taux de survie des juvéniles qu'est liée l'élasticité la plus forte, suivie de près par celle liée aux variations de la proportion de femelles adultes et sub-adultes réellement reproductrices, puis par celle liée aux variations de leur fécondité.

L'importance majeure du taux de survie des juvéniles apparaît en revanche très marquée lorsqu'on considère de plus ses variations réelles, et ainsi son coefficient d'élasticité effectif.

Les élasticités liées aux variations des taux de survie des sub-adultes et des adultes sont par contre beaucoup plus faibles : par exemple respectivement 1,6 fois et 3,5 fois plus faibles que l'élasticité liée aux variations du taux de survie des juvéniles. Il est cependant regrettable

#### Encadré 4 – L'analyse de sensibilité démographique

Il s'agit de chiffrer la sensibilité du taux de multiplication annuel de la population aux variations respectives de chacun des paramètres démographiques.

Cette analyse est effectuée par comparaison des coefficients d'élasticité du taux de multiplication annuel,  $\lambda$ , liés aux variations de chacun des paramètres. Ces coefficients sont calculés de telle sorte que, lorsqu'un paramètre démographique donné varie d'un facteur  $k$  %, le taux de multiplication  $\lambda$  varie quant à lui d'un facteur  $e \times k$  % ; cette valeur  $e$  correspond au coefficient d'élasticité lié aux variations du paramètre considéré (Caswell, 2001).

En d'autres termes, en considérant que tous les paramètres démographiques puissent présenter le même degré de variabilité relative, plus le coefficient d'élasticité lié aux variations d'un paramètre démographique est grand, plus ses variations auront potentiellement d'effet sur le devenir de la population.

Ce coefficient d'élasticité lié aux variations d'un paramètre donné est donc indépendant du niveau de variation relative réellement exprimé par ce paramètre. C'est ainsi en quelque sorte un coefficient d'élasticité « direct » ; on pourrait également le qualifier de « coefficient de transmission » des variations du paramètre aux variations de l'effectif.

En complément, pour chaque paramètre démographique, on peut en outre exprimer un coefficient d'élasticité effectif, obtenu en multipliant le coefficient d'élasticité « direct » précédemment calculé pour ce paramètre, par le coefficient de variation observé sur ce même paramètre au cours d'études de populations ou d'unités démographiques différentes (Haydon *et al.*, 1999).

Les coefficients d'élasticité effectifs rendent donc cette fois également compte de la variabilité réellement exprimée par chacun des paramètres démographiques dans les différentes situations étudiées.

Lorsque les coefficients de variation des paramètres sont calculés à partir de faibles nombres d'échantillons ou d'études – comme c'est le cas dans le présent travail – on utilise une correction des coefficients de variation en fonction du nombre de ces mesures.

La comparaison des coefficients d'élasticité liés aux variations des différents paramètres permet d'identifier le ou les paramètres démographiques ayant un rôle majeur dans les fluctuations d'effectif au sein des populations étudiées. Ce sont donc essentiellement les valeurs relatives des coefficients d'élasticité « directs » qui présentent de l'intérêt ; dans le cas des coefficients d'élasticité effectifs, ce sont même uniquement les valeurs relatives qu'il faut considérer.



que les connaissances sur les variations réelles de ces taux de survie soient très insuffisantes (et même inexistantes pour les terrains d'étude concernés ici) pour permettre d'estimer des coefficients d'élasticité effectifs, et ainsi de relativiser éventuellement ce constat. Les quelques éléments disponibles au sujet des variations de ces paramètres, surtout issus de la bibliographie (voir Marboutin & Péroux, 1995 et Marboutin & Hansen, 1998), n'incitent cependant pas à penser que leur variabilité soit souvent grande, du moins en dehors des cas de fortes épidémies.

### Sensibilité à la chasse

La réaction potentielle des populations à la mortalité additive que représentent les prélèvements cynégétiques peut être évaluée exactement de la même façon que précédemment. Le coefficient d'élasticité du taux de multiplication annuel lié aux variations du taux de prélèvement par la chasse a ainsi été également calculé. Plus exactement, c'est le coefficient d'élasticité lié au facteur représentant le taux de survie durant la chasse ( $1 - \text{TPC}$ ) qui a été exprimé (encadré 3). Son estimation n'a par ailleurs été effec-

tuée qu'à partir des trois cas pour lesquels les taux de prélèvement par la chasse ont pu être mesurés.

Ces coefficients s'élevèrent à 1 pour le coefficient d'élasticité « direct » et à 23,5 pour le coefficient d'élasticité effectif ; ces valeurs s'avèrent donc les plus fortes de toutes lorsqu'on les compare avec celles des autres paramètres (tableau 2). Le taux de prélèvement cynégétique constitue ainsi le paramètre ayant le plus fort impact potentiel (coefficient d'élasticité direct) sur le taux de multiplication des populations de lièvre. Ce résultat provient en grande partie du fait que la mortalité par la chasse intervient tout à fait à la fin du cycle biologique annuel (facteur intervenant après la reproduction et la mortalité des levrauts et affectant toutes les classes d'âge) et qu'elle est en outre, dans le cas présent, considérée comme simplement additive à la mortalité naturelle.

Ce même taux de prélèvement cynégétique s'avère également être l'un des paramètres ayant le plus fort impact réel (coefficient d'élasticité effectif), au moins pour ce qui concerne les trois cas étudiés ici. Son impact effectif est en fait alors du même ordre de grandeur que celui de la survie juvénile.

### Discussion

Le modèle démographique construit dans cette étude fournit des projections proches des évolutions réellement constatées sur les populations de Lièvre suivies à l'aide de dénombrements, et ce, bien que ce modèle ait été bâti à partir de simplifications du cycle biologique de l'espèce (seulement trois classes d'âge) ainsi qu'avec une grande parcimonie d'hypothèses :

- survies des sub-adultes et des adultes considérées comme égales entre populations et constantes (sauf lorsqu'il s'agira d'effectuer une analyse de vulnérabilité) ;
- les différentes sources de mortalité considérées comme simplement additives ;
- pas de densité-dépendance.

Il reste néanmoins prudent de souligner que ce constat de bonne concordance entre sorties du modèle et réalité n'est ici basé que sur la comparaison de trois couples de données (taux de multiplication estimé à l'aide du modèle/taux de multiplication réellement observé). Postérieurement au présent travail, d'autres données ont été collectées sur les variations des paramètres de production de

jeunes chez le Lièvre, en collaboration avec plusieurs services techniques des fédérations départementales des chasseurs. Neuf sites d'étude situés dans la région de Champagne-Ardenne ont ainsi été comparés. Ces nouvelles données viennent conforter l'impression de bonne fiabilité du modèle : dans la grande majorité de ces sites, on observe également une bonne concordance entre la valeur du taux de multiplication annuel calculé à l'aide du modèle et la tendance démographique réellement observée à partir de dénombrements effectués sur ces différentes populations. L'analyse de sensibilité démographique montre clairement la très forte incidence qu'ont, chez le Lièvre, les variations des paramètres de production, et particulièrement celles du taux de survie apparent des juvéniles entre leur naissance et le début de l'automne. Inversement, l'impact des variations des paramètres de maintenance (survies des adultes et des sub-adultes) apparaît comme potentiellement nettement moins important. Il s'agissait d'une hypothèse assez souvent avancée (Pépin, 1989 ; Marboutin & Péroux, 1995), mais en fait jusque là très peu documentée ni réellement explorée avec une démarche robuste.

Cependant, pour assez faible que puisse paraître, en valeur relative, l'incidence des variations des paramètres de survie des adultes et sub-adultes, elle n'en est pas pour autant négligeable. Au moins dans un contexte général de suivi de la santé des populations, la plus faible incidence démographique relative de ces paramètres ne doit surtout pas conduire à un désintéressement à leur égard. Dans certains cas (épizooties...), ils viennent en effet à varier avec une forte amplitude, si bien que leur impact peut parfois devenir tout à fait déterminant, au moins sur la tendance de variation de la population à court terme.

Sur le gradient classique opposant les espèces à courte et à forte longévité, le Lièvre semble donc occuper une position un peu intermédiaire. Cependant, tel que cela apparaît clairement dans cette étude, son type de fonctionnement démographique le rapproche bien davantage des autres espèces de petits gibiers que de mammifères plus grands, tels que les cervidés par exemple. Les principes de gestion des prélèvements opérés sur ces ongulés, qui sont surtout basés en général sur un suivi des varia-

tions de l'effectif reproducteur (ou sur des indicateurs reflétant ces variations), ne peuvent ainsi guère être appliqués au cas du Lièvre, dont les variations du stock de reproducteurs ne présente au contraire pas la plus grande importance démographique, du moins évidemment tant que l'on reste en deçà de certaines limites. En revanche, dans le cas de cette espèce, il serait très hasardeux de ne tenir aucun compte des importantes variations spatio-temporelles, au minimum potentielles, de la production annuelle de jeunes.

En résumé, comme plusieurs études antérieures l'avaient suggéré, les populations de lièvres sont effectivement bien davantage sous la dépendance des variations du succès de leur reproduction que sous celle des facteurs affectant la survie des reproducteurs. Ce constat a bien sûr des implications directes très importantes sur les principes de gestion à appliquer à l'espèce.

Une régulation rationnelle des prélèvements cynégétiques revêt par ailleurs un caractère particulièrement important chez cette espèce puisque l'impact, tant potentiel que réel, du taux d'exploitation par la chasse apparaît comme relativement crucial dans sa démographie.

L'estimation des taux de prélèvement supportables par les populations de Lièvre, ainsi que les implications du type de dynamique des populations développé par l'espèce sur les principes de gestion permettant d'aboutir à une exploitation cynégétique durable de ses populations, feront l'objet de la deuxième partie de cet article qui sera publiée dans un prochain numéro.

## Bibliographie

- Bray, Y. 1998. Vers une meilleure connaissance des flux démographiques chez le Lièvre d'Europe. Mémoire de DSER, Université de Bourgogne, Dijon, France. 1-85.
- Bray, Y., Marboutin, E., Péroux, R. & Mauvy, B. 2002. Variabilité du bilan de la reproduction chez le Lièvre d'Europe : parts respectives de la fécondité des hases et de la survie des levrauts. *Rapport scientifique 2001 ONCFS* : 16-23.
- Bray, Y., Marboutin, E., Mauvy, B. & Péroux, R. 2005. La dispersion natale chez le Lièvre d'Europe : mise en évi-

dence et quantification du phénomène. *Rapport scientifique 2004 ONCFS* : 42-49.

- Caswell, H. 2001. *Matrix population models - Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Inc., Sunderland, MA.
  - Haydon, D.T., Gillis, E.A., Stefan, C.I. & Krebs, C.J. 1999. Biases in the estimation of the demographic parameters of a snowshoe hare population. *J. Anim. Ecol.* 68 : 501-512.
  - Legendre, S. & Clobert, J. 1995. ULM a software for conservation and evolutionary biologists (free download from www.snvjussieu.fr). *J. Appl. Stat.* 22 : 817-834.
  - Marboutin, E. & Péroux, R. 1995. Survival pattern of European hare in a decreasing population. *J. Appl. Ecol.* 32 : 809-816.
  - Marboutin, E. & Hansen, K. 1998. Survival rates in a non harvested brown hare population. *J. Wildl. Manag.* 62 : 772-779.
  - Mauvy, B., Péroux, R., Marboutin, E., Bray, Y. & Lartiges, A. 1999. Breeding success in European hare (*Lepus europaeus*) populations : what about space and time-related patterns ? *Proceedings of IUGB XXIV, Thessaloniki, Greece* : 438-452.
  - Mauvy, B., Péroux, R., Marboutin, E. & Lartiges, A. 2001. Variabilité du bilan annuel de la reproduction au sein des populations de Lièvre d'Europe ou comment les variations sont-elles structurées dans l'espace et le temps ? *Rapport scientifique 2000 ONCFS* : 18-21.
  - Pépin, D. 1989. Variation in survival of brown hare leverets from different farmland areas in the Paris basin. *J. Appl. Ecol.* 26 : 13-23.
  - Péroux, R., Mauvy, B., Lartiges, A., Bray, Y. & Marboutin, E. 1997. Point transect sampling : a new approach to estimate densities or abundance of European hares. *Game & Wildl. Sc.* 14 : 525-529.
- Pour en savoir plus...**
- Le présent travail a été publié dans la revue scientifique internationale *Journal of Applied Ecology* sous la référence suivante : Marboutin, E., Bray, Y., Péroux, R., Mauvy, B. & Lartiges, A. 2003. Population dynamics in European hare : breeding parameters and sustainable harvest rates. *J. Appl. Ecol.* 40 : 580-591. ■