

Faune sauvage

le bulletin technique & juridique de l'Office national
de la chasse et de la faune sauvage



Office National
de la Chasse
et de la Faune Sauvage

► Connaissance & gestion des espèces

Surveillance et gestion d'un foyer de **brucellose** chez le **bouquetin**

p. 11

► Dossier

La prédation du loup
sur les ongulés sauvages :
impacts directs et indirects

p. 21



► Connaissance
& gestion des habitats

Lapin : estimer la régression
et la fragmentation
des habitats

p. 43

► Chasse & droit

Le régime dérogatoire
à la conservation
des espèces protégées

p. 50



► Nouvelles des réseaux

Réseau Oiseaux de passage
Retour sur la saison 2014

p. 57

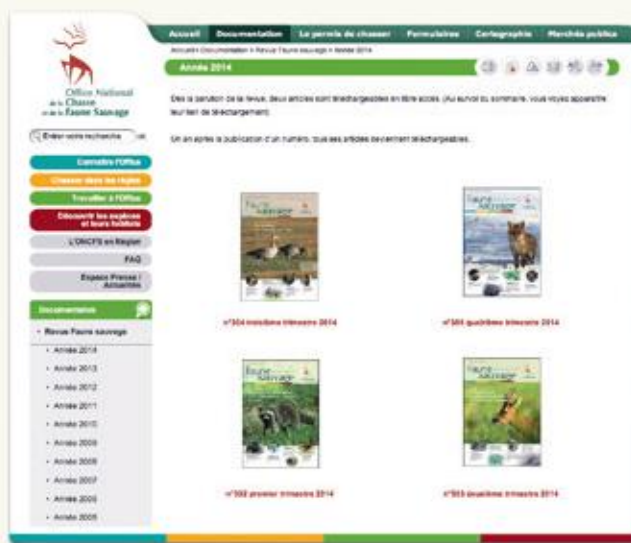




Découvrez aussi

- Les actualités nationales et régionales...
- Les pages des réseaux de correspondants
- Les rubriques Études et Recherche...

Et les précédents numéros de **Faune sauvage**...



Inscrivez-vous à la lettre d'information sur www.oncfs.gouv.fr



Faune sauvage N° 306 – 1^{er} trimestre 2015 – parution mars 2015

le bulletin technique & juridique de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage
ONCFS – Mission communication – 85 bis avenue de Wagram – 75017 Paris – Tél. : 01 44 15 17 10 – Fax : 01 47 63 79 13

Directeur de la publication : Jean-Pierre Poly

Rédacteur en chef : Richard Rouxel (richard.rouxel@oncfs.gouv.fr)

Comité de rédaction : Antoine Derieux, Yves Ferrand, David Gaillardon, Dominique Gamon, Éric Hansen, Christelle Gobbe, Pierre Migot, Richard Rouxel, Gérard Ruven, Jean-Michel Soubieux

Service abonnement : Tél. : 01 44 15 17 06 – Fax : 01 47 63 79 13 – abonnement-faunesauvage@oncfs.gouv.fr

Vente au numéro : Service documentation – BP 20 – 78612 Le Perray-en-Yvelines

Tél. : 01 30 46 60 25 – Fax : 01 30 46 60 99 – doc@oncfs.gouv.fr

Prix : 5,60 € ttc le numéro (pays tiers : 6,00 € ttc)

Remise de 25 % à partir de 30 exemplaires, participation aux frais de port de 10 € de 30 à moins de 100 exemplaires et 20 € au-delà.

Conception et réalisation : CHROMATIQUES ÉDITIONS – 47 av. du Docteur Netter – 75012 Paris – www.chromatiques.fr
Impression : Jouve – Imprimé sur papier issu de forêts durablement gérées et par un imprimeur certifié Imprim'Vert.

ISSN 1626-6641 – Dépôt légal : mars 2015

La reproduction partielle ou totale des articles de ce bulletin est subordonnée à l'autorisation du directeur de la publication.

Toute reproduction devra mentionner la source « Faune sauvage, bulletin de l'ONCFS ».

Le comité de rédaction remercie les auteurs, les photographes et les lecteurs pour leur contribution.

Éditorial

La grande faune de montagne se porte bien, même si elle est soumise à de multiples pressions



Jean-Pierre Poly,
Directeur général

Depuis plusieurs décennies, l'essor des populations d'ongulés sauvages est tangible aussi dans les zones de montagne. Que ce soit grâce aux réintroductions ou à la généralisation du plan de chasse pour les ongulés, l'ensemble de ces espèces est en nette progression en montagne où plusieurs d'entre elles (chamois, mouflon, bouquetin, mais aussi cerf, chevreuil et sanglier) peuvent maintenant cohabiter sur un même territoire. Si ce développement connaît un plafond naturel avec le processus de densité-dépendance, il se heurte également à un certain nombre de pressions émergentes, souvent en interaction et pour la plupart en lien avec les activités humaines.

Les aléas climatiques par exemple, qu'ils soient dus ou non au réchauffement planétaire, agissent sous différentes formes. Les accidents climatiques d'envergure, comme les importantes chutes de neige hivernales enregistrées ces dernières années

surexploitation des alpages restants par les troupeaux d'ovins et accroître à la fois la compétition pour les ressources alimentaires et les risques de transmission de maladies aux ongulés sauvages, qui peuvent ensuite jouer le rôle de réservoir. La découverte récente d'un foyer actif de brucellose dans la population de bouquetins du massif du Bargy (Haute-Savoie) a souligné l'importance de cette surveillance sanitaire.

Par ailleurs, les activités récréatives de plein air se sont fortement développées ces dernières années en milieu montagnard, en se diversifiant. Que ce soit en hiver ou pendant le reste de l'année, sur terre ou dans les airs, la pression est de plus en plus forte jusqu'à dans les zones les plus reculées. Face aux dérangements occasionnés, les animaux qui doivent augmenter leur temps de vigilance et la fréquence de leur fuite au détriment de leur alimentation perdent du poids, ce qui peut les rendre plus sensibles aux maladies et par suite au risque de mortalité.

« Grâce aux suivis mis en place depuis plus de trente ans en montagne, l'ONCFS évalue l'impact des maladies sur les populations étudiées. »

ou les sécheresses estivales, provoquent des mortalités importantes chez des espèces comme le chamois, le mouflon ou le chevreuil. Ce réchauffement favorise aussi l'arrivée en altitude de certains vecteurs d'agents pathogènes comme les tiques, qui peuvent transmettre de nouvelles maladies non détectées jusque-là.

Grâce aux suivis mis en place depuis plus de trente ans sur des territoires d'étude et de recherche dédiés en montagne, l'ONCFS conduit une veille sanitaire de la faune sauvage et évalue l'impact des différentes maladies sur la dynamique des populations étudiées. La fermeture des milieux, suite à la déprise agricole, peut conduire à une

Enfin, l'accroissement des ongulés sauvages en montagne et leur diversité ont probablement favorisé le retour des grands prédateurs dans nos massifs, avec le lynx qui est bien présent dans le Jura et le loup, arrivé d'Italie en 1992 par le Mercantour et qui a colonisé très rapidement le massif alpin. L'impact de ce dernier sur les populations d'ongulés sauvages a fait l'objet de nombreuses interrogations, auxquelles l'ONCFS, en partenariat avec le CNRS et certaines FDC, a répondu par des études mises en place depuis plusieurs années. Le dossier au sommaire de ce numéro en présente les premiers résultats.

Bonne lecture. ●

Sommaire

page 4



Connaissance & gestion des espèces

Dérangements par le tourisme et la chasse : quelles réponses du mouflon ?

Bilan de suivis par colliers GPS dans le massif du Caroux-Espinouse (34)

Dans cette étude, 66 mouflons équipés de colliers GPS ont été suivis pour quantifier l'influence respective du tourisme (principalement la randonnée) et de la chasse sur les comportements spatio-temporels de l'espèce. Pour ce faire, deux secteurs chassés aux pressions touristiques contrastées ont été opposés à la RNCFS du Caroux-Espinouse où la chasse est interdite et le tourisme fortement limité. Il apparaît que les réponses des mouflons sont modulées en fonction du niveau de risque, le tourisme engendrant une réponse moins forte que la chasse, et qu'elles peuvent se manifester par des mécanismes compensatoires nocturnes. Ces résultats sont discutés en termes de gestion.

P. Marchand, C. Itty, J. Duhayer,
M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray,



page 11



Connaissance & gestion des espèces

Surveillance et gestion d'un foyer de brucellose chez le bouquetin dans le massif du Bargy (Haute-Savoie)

Suite à la découverte d'un foyer de brucellose dans une exploitation bovine du massif du Bargy, qui a engendré deux cas de contamination humaine par consommation de fromage au lait cru, une enquête épidémiologique a été réalisée dans les populations d'ongulés sauvages, afin d'identifier l'origine potentielle de cette contamination. C'est ainsi qu'un important réservoir de la maladie, limité au massif du Bargy, a été mis à jour chez le bouquetin. L'ONCFS est en charge des études sanitaires et populationnelles destinées à fournir les éléments éco-épidémiologiques pour gérer cette situation.

J. Hars, A. Vaniscotte, Y. Game, C. Toïgo, A. Depecker,
B. Garin-Bastuji



Dossier

page 21



La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects

C. Anceau, J.-P. Bergeon, X. Tardy, G. Caratti,
G. Millisher, D. Siméon, A. Morand, A. Loison,
J.-M. Gaillard, A. Houstin, C. Duchamp, Q. Richard,
C. Toïgo, D. Maillard

Introduction

L'impact des prédateurs sur les espèces chassables :

un sujet plus que jamais d'actualité – p.22

I – Les ongulés sauvages sous la dent du loup :

quel impact de la prédation sur la survie ? – p.24

Les études menées jusqu'ici sur la dynamique des populations d'ongulés l'ont été en absence de prédateur. Aujourd'hui, la présence du loup sur notre territoire est un élément nouveau à prendre en considération pour comprendre comment la prédation interagit avec les autres facteurs influençant le fonctionnement des populations de proies. C'est l'un des objectifs que s'est fixé le programme prédateur-proies (PPP), en comparant le fonctionnement de peuplements d'ongulés en présence (massif du Mercantour) et absence (massif des Bauges) du loup, à partir d'ongulés équipés de colliers VHF et de loups portant des colliers GPS.

II – Quel impact des prédateurs sur la vigilance des ongulés de montagne ?

Cas du chamois et du mouflon – p.30

On sait à présent que les comportements d'évitement de la prédation ont des effets indirects importants sur la dynamique de population des proies, du fait des coûts énergétiques engendrés. Afin d'avoir une compréhension globale de cette relation prédateur-proies, un second volet du PPP a porté sur le comportement de vigilance des chamois et des mouflons, en comparant des situations de pression de prédation par le loup très contrastées : dans

le Mercantour au cours de périodes avec différentes intensités de présence du loup, mais où chasse et tourisme sont faibles, et dans les Bauges, en absence du loup mais avec une fréquentation touristique et une pression de chasse importantes.



page 37



Connaissance & gestion des espèces

Évolution des populations de renards en FranceAnalyse des suivis réalisés
par comptages nocturnes (2004-2013)

Les suivis des populations de renards par comptages nocturnes aux phares peuvent constituer des indicateurs fiables de leur évolution. Ces suivis sont souvent mis en place sur le terrain par les FDC. En collaboration avec la FNC, une enquête nationale a été réalisée en 2013 auprès de ces dernières ; l'objectif était de collecter des données de comptages sur un ensemble de territoires bien identifiés, afin d'estimer les tendances d'évolution des effectifs de cette espèce. Une analyse sur dix ans révèle une très légère augmentation des indices kilométriques d'abondance (IKA) et une stabilité moyenne des densités.

S. Ruette, N. Lieury, M. Albaret, J.-P. Arnauduc, S. Devillard



page 43



Connaissance & gestion des habitats

Estimer la régression et la fragmentation des habitats favorables au lapin de garenne

Étude en région méditerranéenne

Un déclin global du lapin de garenne est observé en France depuis plusieurs décennies. En plus de l'impact récurrent des épidémies virales, les habitats semblent avoir joué un rôle majeur aussi dans ce déclin en devenant globalement moins favorables pour l'espèce. À partir d'un modèle de zonage, leur évolution récente a été mesurée à l'échelle d'un département, l'Hérault, ainsi que le degré de fragmentation des populations. Outre une meilleure perception de l'échelle à laquelle cette fragmentation semble avoir un impact sur les populations de lapins, cette étude permet de mieux visualiser les possibilités de gestion et de développement de l'espèce.

J. Letty, M. Sellier, F. Berger, N. Mathevet, S. Marchandau

page 50



Chasse & droit

Le régime dérogatoire à la conservation des espèces protégées : éclairage réglementaire

Parce que les activités et projets indispensables à la société ou à l'environnement peuvent impacter l'état de conservation d'espèces de faune et de flore sauvages nationales vulnérables, l'octroi d'une dérogation à la protection stricte d'espèces et d'habitats est soigneusement contrôlé. Cet article fait une analyse de la réglementation en vigueur dans ce domaine.

C. Gobbe, C. Suas



page 57



Nouvelle des réseaux

**Réseau Oiseaux de passage
Retour sur la saison 2014**D. Roux, H. Lormée,
J.-M. Boutin, C. Eraud



Dérangements par le tourisme et la chasse : quelles réponses du mouflon ?

Bilan de suivis par colliers GPS dans le massif du Caroux-Espinouse (34)



▲ Marquage individuel et collier GPS, deux outils utilisés pour étudier le mouflon dans le massif du Caroux-Espinouse.

**PASCAL MARCHAND^{1,2},
CHRISTIAN ITTY³, JEANNE DUHAYER³,
MATHIEU GAREL¹, GILLES BOURGOIN⁴,
DOMINIQUE DUBRAY¹**

¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne – Juvignac.

² Laboratoire d'écologie alpine, UMR CNRS 5553 73376 Le Bourget-du-Lac.

³ ONCFS, Délégation interrégionale Auvergne-Languedoc-Roussillon, RNCFS du Caroux-Espinouse – Castanet-le-Haut.

⁴ VetAgro Sup, Laboratoire de parasitologie vétérinaire et UMR CNRS 5558, Laboratoire de biométrie et biologie évolutive 69280 Marcy-l'Etoile.

Contact : pascal.marchand@univ-savoie.fr

Le développement et la diversification des activités récréatives dans les milieux naturels, y compris protégés, pose la question de leur impact sur les populations animales. Au-delà de la fuite, réaction immédiate aux dérangements que nous avons tous un jour provoquée, comment les animaux modifient-ils leur comportement face aux activités humaines ? Réponse dans le massif du Caroux-Espinouse, où le suivi de mouflons équipés de colliers GPS a permis de mesurer les effets de la chasse et de la randonnée...

Parce que l'homme est généralement perçu comme un prédateur par la faune sauvage, les activités humaines dans les milieux naturels sont susceptibles d'engendrer des modifications du comportement animal. Les réponses à ces « dérangements » (Frid & Dill, 2002) peuvent s'avérer coûteuses en énergie, car elles privent les animaux d'une partie du temps consacré à leurs activités essentielles et/ou les contraignent à réaliser ces dernières dans des habitats ou à des moments moins favorables. À terme, c'est la dynamique des populations et la distribution des individus, de même que les relations intra- et interspécifiques, qui pourraient être affectées.

Ainsi, l'évitement des zones où la fréquentation humaine est importante, l'utilisation accrue d'habitats perçus comme plus sûrs, la réduction de l'activité et, le cas échéant, la fuite (avec des conséquences sur les mouvements) sont autant de réponses immédiates souvent manifestées par les animaux lorsque le risque de rencontres homme/faune est élevé. Mais, à l'instar des relations prédateurs-proies, ces modifications comportementales pourraient être bien plus complexes et se manifester aussi lorsque le risque est moindre. En effet, les animaux pourraient tenter de compenser les dépenses énergétiques superflues ou les occasions interrompues ou perdues de se nourrir au travers de réponses différées, par exemple durant la nuit, quand la majorité des activités humaines ont cessé.

Dans les secteurs sans grands prédateurs, l'homme reste le seul danger pour de nombreux animaux. Malgré cette apparente simplicité, des réponses différentes pourraient être observées dans les populations confrontées à des activités humaines contrastées en termes de risque réel pour l'animal. On peut notamment s'attendre à un phénomène d'habituation en présence d'activités récréatives comme la randonnée, où le risque pour l'animal est faible. Au contraire, les activités humaines engendrant un risque important pour l'animal, comme la chasse par exemple, pourraient générer des modifications comportementales plus importantes.

Enfin, si de nombreux espaces protégés ont été en grande partie créés pour soustraire les animaux à la chasse, force est de constater que d'autres activités récréatives et de loisirs s'y développent, confrontant des animaux « naïfs » à de nouvelles sources potentielles de dérangements. Dans ces conditions, les réponses observées pourraient être exacerbées, ou déclenchées à des niveaux moindres d'exposition, comparé à des individus subissant des dérangements réguliers en dehors des espaces protégés.

Dans ce contexte, la population de mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) et de sa Réserve

nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) nous est apparue comme particulièrement adaptée pour étudier la diversité des réponses comportementales, tant immédiates que différées, manifestées par un ongulé de montagne face au tourisme et à la chasse.

Le massif du Caroux-Espinouse, un laboratoire à ciel ouvert

Le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) présente des situations contrastées dans l'espace et dans le temps en termes de fréquentation touristique et de chasse (figure 1 et tableau 1), avec notamment la présence de la RNCFS. À l'intérieur de cette dernière, la chasse est interdite et seule la randonnée est autorisée sur un nombre très restreint de

chemins. Dans le reste du massif, la chasse est autorisée (le jour) de début septembre à fin février. Pendant cette période, des battues avec chiens courants sont organisées par les 27 équipes de chasse les mercredis, samedis, dimanches et jours fériés. Le sanglier est la principale espèce recherchée, mais des mouflons et des chevreuils sont aussi prélevés au cours de ces battues. Les autres jours de la semaine sont en revanche réservés à la chasse du mouflon à l'approche, organisée par l'Office national des forêts (ONF) ou le Groupement d'intérêt environnemental et cynégétique (GIEC) du Caroux-Espinouse, avec quelques binômes/trinômes de chasseurs (un guide et un ou deux chasseurs) se partageant les 17 000 hectares du massif.

Figure 1 Surfaces respectivement utilisées par les 66 mouflons suivis par colliers GPS entre 2003 et 2012 sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) : la RNCFS, le Plo des Brus et le Plateau du Caroux.

t : faible fréquentation touristique ; T : forte fréquentation touristique ; c : faible pression de chasse ; C : forte pression de chasse. Les surfaces hachurées représentent les zones où la chasse est interdite (i.e. la RNCFS et trois autres réserves adjacentes).

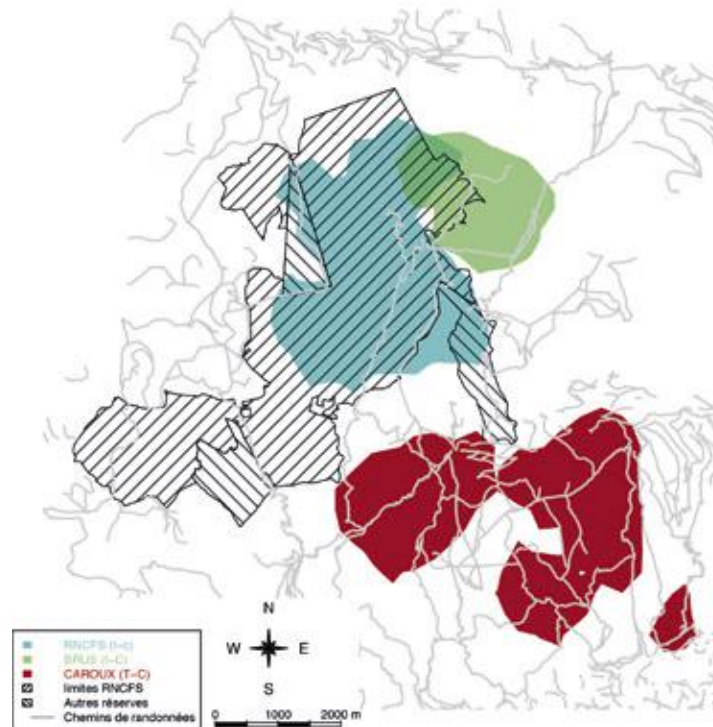


Tableau 1 Description des contrastes spatiaux et temporels qui caractérisent les activités humaines sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault).

		RNCFS	Plo des Brus	Plateau du Caroux
Tourisme* (mars-août)	Intensité	1,6	1	5,1
	Dimanche/semaine	x 2,3	x 1,8	x 2,4
Chasse (septembre-février)	Autorisée ?	Non	Oui	Oui
	Dimanche/semaine	/	Multiples battues avec chiens courants/ chasse à l'approche (maximum 4 binômes ou trinômes de chasse)	

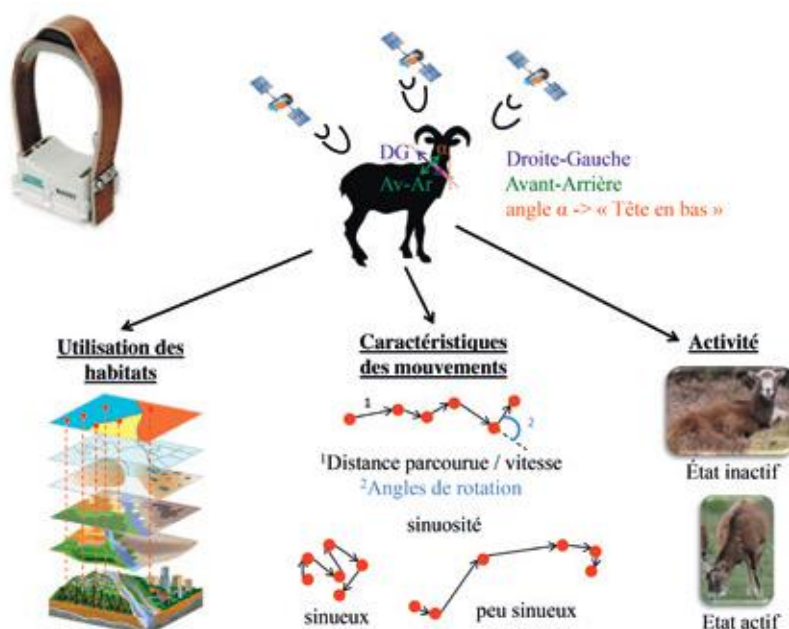
* Les résultats concernant la fréquentation touristique sont issus de Martinetto *et al.* (1998).

Le comportement de 66 mouflons passé au crible grâce aux colliers GPS

Entre 2003 et 2012, 48 femelles et 18 mâles mouflons ont été capturés sur trois secteurs contrastés : la RNCFS (fréquentation touristique faible, chasse interdite), le Plo des Brus (fréquentation touristique faible, chasse autorisée) et le plateau du Caroux (fréquentation touristique forte, chasse autorisée – **figure 1** et **tableau 1**). Ils ont été équipés de colliers GPS (**encadré 1**) programmés pour enregistrer les localisations des individus toutes les deux heures ou toutes les vingt minutes (selon les colliers), durant des périodes de 48 heures constituées d'un dimanche et d'un lundi. Ces localisations ont permis (1) de caractériser et comparer les mouvements effectués par les animaux (sinuosité) et (2) de déterminer leur utilisation d'habitats classés en fonction de leur valeur refuge et/ou alimentaire (refuge : forêts et pentes supérieures à 30° ; zones risquées : pentes inférieures à 10° ; alimentaire : landes), sur les trois secteurs. Aux différences spatiales d'intensité des activités humaines, nous avons ajouté dans l'analyse plusieurs dimensions temporelles : (1) en contrastant la période touristique, de mars à août, et la période de chasse, de septembre à février, (2) en comparant les dimanches (activités humaines intenses) par rapport aux lundis (activités humaines moins intenses) et (3) en comparant les données du jour et de la nuit grâce aux suivis toutes les vingt minutes. Enfin, des capteurs intégrés aux colliers nous ont permis de mesurer l'état actif ou inactif des animaux toutes les cinq minutes (**encadré 1**).

► Encadré 1 • Les colliers GPS au service d'une meilleure compréhension de l'écologie comportementale des grands herbivores

Les travaux de recherche sur la faune sauvage en général, et sur les grands herbivores en particulier, ont largement profité de l'avènement de la technologie satellitaire GPS au cours des dernières décennies. Ces récepteurs intégrés au collier fixé sur les animaux permettent d'enregistrer précisément leurs localisations avec une fréquence d'acquisition programmable, sur des terrains (exemple : en montagne) ou à des périodes (exemple : la nuit) pour lesquels ces suivis étaient auparavant difficiles. Ces données permettent d'étudier l'utilisation et la sélection des habitats par les animaux, ainsi que les caractéristiques de leurs mouvements (distances parcourues, vitesses, angles de rotation entre deux déplacements et sinuosité des trajets). Par ailleurs, l'association de capteurs permet d'obtenir des informations sur le comportement de l'individu suivi (en enregistrant les mouvements du cou, on peut savoir quand il est actif ou inactif) ou les conditions environnementales (exemple : température ambiante) au moment de l'enregistrement de la localisation. Pour tester l'influence des activités humaines sur le comportement des mouflons, trois variables comportementales ont été simultanément analysées dans cette étude : l'utilisation des habitats, la sinuosité des mouvements et le rythme d'activité.



Pour en savoir plus : Klein, F., Gendner, J.-P., Storms, D., Hamman, J.-L., Saïd, S., Michallet, J. & Pfaff, E. 2006. Le GPS et l'étude des ongulés sauvages. *Faune sauvage* n° 272 : 31-38.

La fuite est l'une des réponses des mouflons aux dérangements par le tourisme et la chasse, mais pas la seule.

Des dérangements limités en période touristique...

Nos analyses montrent que la fréquentation touristique a un impact limité sur le comportement des mouflons, qui ne modifient ni la sinuosité de leurs mouvements, ni leur utilisation de l'habitat entre dimanches et lundis, et ceci quels que soient le secteur ou la période de la journée (pas de différence jour/nuit – *figure 2A* et *figure 3*). Seul le rythme d'activité est modifié chez les

mouflons occupant le site le plus fréquenté (plateau du Caroux – *figure 4A*). Ils sont moins actifs entre 8h45 et 17h30 (UTC) le dimanche par rapport au lundi, et aussi plus actifs en début de nuit, de 21h à 1h (UTC).

... plus importants en période de chasse, avec des réponses immédiates mais aussi différées...

Les dérangements sont en revanche plus importants en période de chasse. À l'échelle

journalière, les mouvements des mouflons des deux secteurs chassés (Plo des Brus et plateau du Caroux – *figure 1*) sont moins sinueux le dimanche par rapport au lundi (*figure 2B*), ce qui traduit à la fois des distances parcourues plus importantes et des mouvements plus rectilignes (fuite ?). Dans l'absolu, cela représente en moyenne 300 mètres de plus parcourus les dimanches par rapport aux lundis (19 % de la valeur moyenne), soit 15 kilomètres de plus sur l'ensemble des week-ends d'une saison de chasse.

Figure 2 Variations de la sinuosité des mouvements des mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse subissant des pressions anthropiques contrastées.

t : faible fréquentation touristique ; T : forte fréquentation touristique ; c : faible pression de chasse ; C : forte pression de chasse.

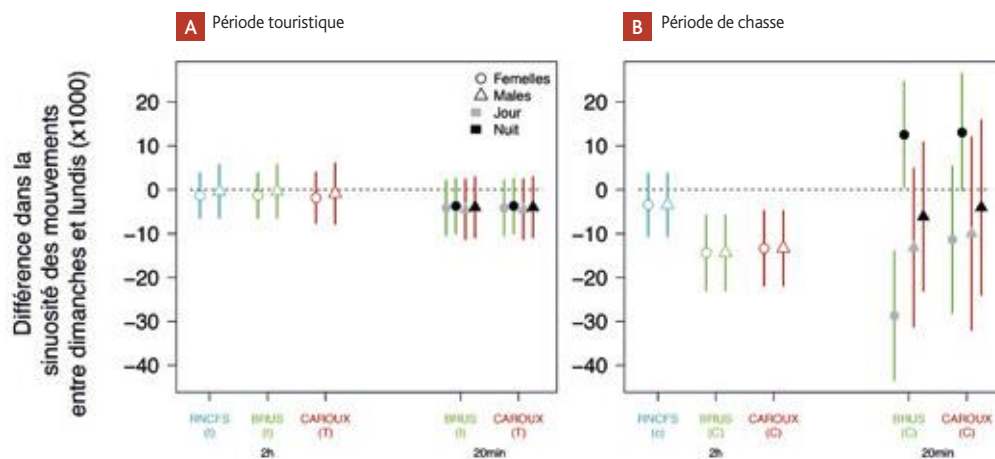
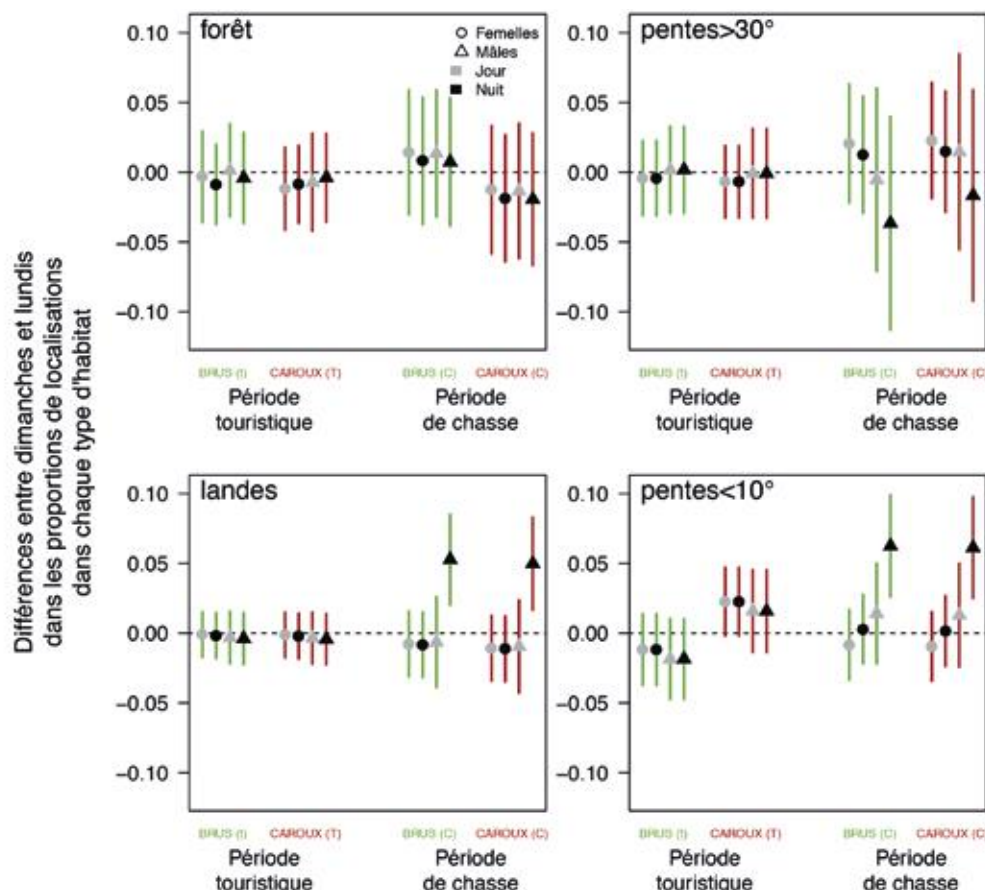


Figure 3 Variations de l'utilisation des habitats par les mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse subissant des pressions anthropiques contrastées.

t : faible fréquentation touristique ; T : forte fréquentation touristique ; c : faible pression de chasse ; C : forte pression de chasse.



À plus fine échelle, nous observons aussi des différences entre jour et nuit, ainsi qu'entre mâles et femelles. Ces dernières effectuent des mouvements plus sinueux les nuits consécutives à une chasse intense (*figure 2B*), probablement à la recherche de nourriture autour des sites de repos-refuge utilisés la journée. La nuit, les mâles vont également à la recherche de nourriture, mais sur des sites plus risqués et aussi plus favorables (landes sur les plateaux – *figure 3*), nécessitant un déplacement depuis les zones de repos/refuge utilisées en journée.

Comme en période touristique, les mouflons des deux sexes présentent sur les deux secteurs chassés une activité réduite les jours de chasse et plus importante les nuits consécutives (*figure 4B*).

... y compris dans la RNCFS, pourtant protégée !

La chasse pratiquée autour de la RNCFS impacte aussi le rythme d'activité des mouflons en réserve (*figure 4B*), là où l'activité touristique n'a aucun effet (*figure 4A*). Par contre, contrairement aux sites chassés, aucun report sur l'activité nocturne n'est observé en réserve, suggérant un besoin moins important de compenser la baisse d'activité diurne. Cet effet de la chasse à l'intérieur de la RNCFS se retrouve sur d'autres mesures comportementales, comme le niveau de vigilance (*encadré 2*). Il suggère que la faible proportion de temps passé par les animaux en dehors de la RNCFS (moins de 9 % des localisations des individus suivis par colliers GPS pendant la période de chasse), mais aussi la petite taille (1 704 hectares), la forme et la configuration de la

RNCFS (une longue mais étroite surface couvrant une seule vallée) suffisent à les exposer à des stimuli directs ou indirects (exemples : bruits des tirs, aboiements des chiens) et à déclencher les modifications comportementales observées.

Conclusions

S'appuyant sur un suivi original par colliers GPS et sur les contrastes spatio-temporels offerts par le massif du Caroux-Espinouse en termes de fréquentation touristique et de chasse, nos analyses ont permis d'aller plus loin sur la question des dérangements de la faune sauvage par rapport aux études basées sur des dérangements expérimentaux, souvent limitées aux réponses immédiates et à une seule variable comportementale. En effet, nous avons

montré que les dérangements ne se limitent pas aux réponses immédiates manifestées par les animaux lorsque le risque de rencontre homme/faune est élevé, mais peuvent aussi s'étendre lorsque le risque a disparu sous la forme de mécanismes compensatoires nocturnes. En analysant simultanément trois variables comportementales, nous avons aussi montré que les mouflons exposés à une forte pression touristique pendant une partie de l'année et à une forte pression de chasse le reste du temps (sur le plateau du Caroux) étaient capables de moduler leur réponse en fonction de la source de dérangement et du risque associé, le tourisme engendrant une réponse moins importante que la chasse (une seule variable comportementale affectée contre trois). Ce résultat suggère que les mouflons sont capables de détecter des indices leur

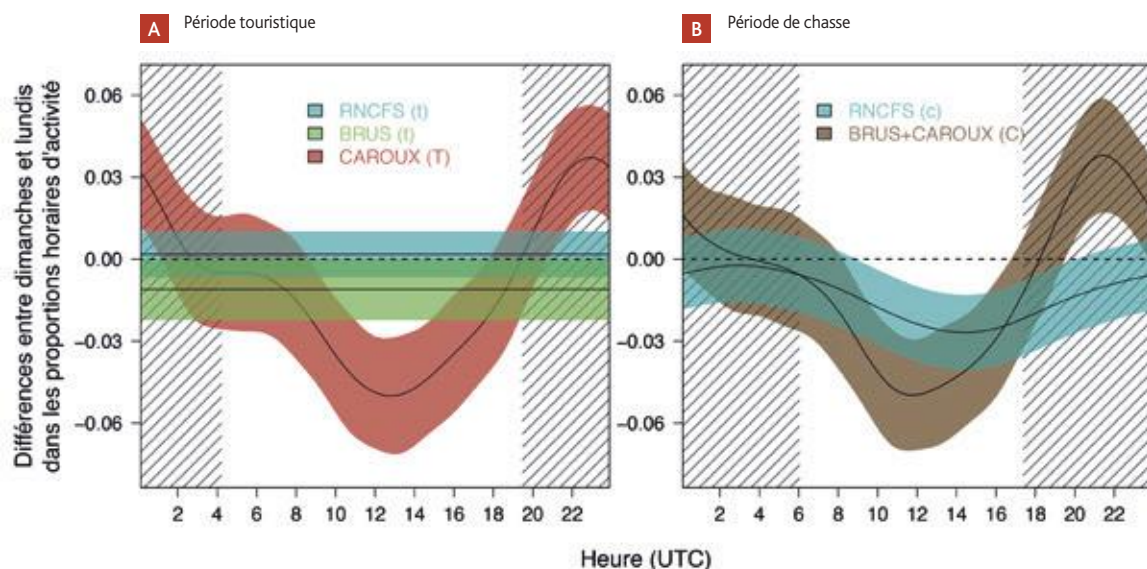


© ONCFS/piège automatique

▲ Les mouflons dérangés par le tourisme ou la chasse en journée reportent en partie leurs activités alimentaires à la nuit suivante.

Figure 4 Variations du rythme d'activité des mouflons suivis par colliers GPS sur trois secteurs du massif du Caroux-Espinouse subissant des pressions anthropiques contrastées.

t : faible fréquentation touristique ; T : forte fréquentation touristique ; c : faible pression de chasse ; C : forte pression de chasse. L'heure UTC correspond à l'heure solaire (heure réelle moins 2h en été, heure réelle moins 1h en hiver ; les hachures correspondent à la nuit).



permettant de distinguer les touristes ou la période touristique, des chasseurs ou de la période de chasse (pour cette population, voir aussi Martinetto *et al.* (2001) – voir Naylor *et al.* (2009) et Thurfjell *et al.* (2013) pour des exemples de réponses spécifiques aux activités humaines chez le wapiti et le sanglier).

En termes de gestion, ces résultats interrogent sur les conséquences énergétiques des réponses observées et leurs impacts à plus long terme sur la dynamique des populations. Dans quelle mesure, par exemple, le report nocturne de l'activité alimentaire ne se traduit-il pas par un stress – et son lot de modifications physiologiques – pour une espèce

crépusculaire chez laquelle la visibilité a été identifiée comme un paramètre clé dans les comportements anti-prédateurs (Bourgoin *et al.*, 2011 ; Benoist *et al.*, 2013) ? Une meilleure évaluation des conséquences énergétiques des réponses comportementales observées est donc la prochaine étape indispensable d'un tel travail.

Ces recherches mettent aussi en avant des solutions pour limiter les conséquences comportementales des activités touristiques, comme la fréquentation maîtrisée au sein de la RNCFS qui est probablement à l'origine de l'absence d'effets comportementaux marqués. Ce résultat est essentiel pour promouvoir le rôle des espaces protégés et plus

généralement pour l'éducation du grand public aux enjeux environnementaux.

Nous avons enfin montré que la chasse à l'approche, qui a notamment lieu les lundis dans le massif du Caroux-Espinouse (jours pris comme références dans nos analyses), implique bien moins de dérangements que la chasse en battue avec chiens courants. On pourrait donc la privilégier en période de rut alors que les coûts énergétiques sont déjà très importants pour les mâles (Apollonio *et al.*, 2011), voire plus généralement pendant la saison de raréfaction de la nourriture pour l'espèce et de besoins énergétiques importants pour les femelles en fin de gestation (fin d'hiver).

► Encadré 2 • La chasse influence aussi la vigilance des mouflons

STÉPHANIE BENOIST¹, MATHIEU GAREL¹, JEAN-MARC CUGNASSE², PIERRICK BLANCHARD³

¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne. ² ONCFS, Direction des études et de la recherche.

³ Université de Toulouse, CNRS, ENFA – UMR 5174, Laboratoire évolution et diversité biologique.

D'autres résultats montrent que le comportement des mouflons du massif du Caroux-Espinouse est aussi influencé par les activités humaines et la chasse en particulier.

Une analyse récente des facteurs influençant le comportement de vigilance des mouflons observés la journée sur cinq parcours du massif, de mars à novembre 1996, a montré que ceux des zones chassées étaient beaucoup plus vigilants que ceux occupant la RNCFS, et ceci à n'importe quel moment de l'année (période touristique ou de chasse). En moyenne, la probabilité pour qu'une femelle observée dans la RNCFS soit vigilante était

de 1,1 %, contre 11,7 % pour les femelles des zones non protégées ! Toutefois, pendant la chasse, la vigilance des mâles de la RNCFS est comparable à celle enregistrée dans les zones chassées. Ce résultat suggère que les dérangements par la chasse pourraient se faire ressentir jusqu'à l'intérieur de la réserve, même si le rut contribue probablement aussi à expliquer l'augmentation de vigilance en réserve à cette période de l'année.

Pour en savoir plus : cf. Benoist *et al.* (2013).



© D. Maillard/ONCFS

▲ Pendant la chasse, le niveau de vigilance des mâles en réserve est aussi élevé qu'en zone chassée. Toutefois, le rut contribue probablement aussi à expliquer cette augmentation de la vigilance.

Remerciements

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide indispensable de tous les professionnels de l'ONCFS (SD 34, J.-M. Cugnasse, E. Marty) et de nombreux stagiaires en charge des captures des mouflons, de la pose et de la récupération des colliers GPS et des suivis des individus équipés.

Le travail présenté dans **l'encadré 2** doit aussi beaucoup au GIEC et au SIVOM du Caroux-Espinouse, à G. Dalery, B. Descaves, Y. Gilbert, S. Lemmet, P. Michel, C. Vuiton, et à l'implication considérable de K. Martinetto. Cette étude a été menée sous la supervision scientifique de Daniel Maillard (ONCFS, responsable du CNERA Faune de montagne), et Anne Loison (Laboratoire d'écologie alpine, UMR CNRS 5553).

Que tous trouvent ici les remerciements qu'ils méritent ! ●

Pour en savoir plus :

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, 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.

▼ Autre conséquence de la chasse sur le comportement des femelles de mouflon : un niveau de vigilance accru.

Bibliographie

- ▶ Apollonio, M., Putman, R., Grignolio, S. & Bartos, L. 2011. Hunting seasons in relation to biological breeding seasons and the implications for the control or regulation of ungulate populations. In: *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*. Cambridge University Press, New York, USA: 80-105.
- ▶ Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.-M. & Blanchard, P. 2013. Human disturbances, habitat characteristics and social environment generate sex-specific responses in vigilance of Mediterranean mouflon. *PloS One* 8, e82960.
- ▶ Bourgoïn, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D. & Gaillard, J.-M. 2011. Daily responses of mouflon activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology* 89: 765-773.
- ▶ Frid, A. & Dill, L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6: art.11 (online).
- ▶ Martinetto, K., Cugnasse, J.-M. & Gilbert, Y. 1998. La cohabitation du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) et des touristes dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). *Gibier Faune Sauvage* 15 : 905-919.
- ▶ Martinetto, K. & Cugnasse, J.-M. 2001. Reaction distance in Mediterranean Mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) in the presence of hikers with a dog on the Caroux plateau (Hérault, France). *Revue d'Écologie* 56 : 231-242.
- ▶ Naylor, L.M., Wisdom, M.J. & Anthony, R.G. 2009. Behavioral responses of North American elk to recreational activity. *The Journal of Wildlife Management* 73: 328-338.
- ▶ Thurfjell, H., Spong, G. & Ericsson, G. 2013. Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biology* 19: 87-93.



Surveillance et gestion d'un foyer de brucellose chez le bouquetin dans le massif du Bargy (Haute-Savoie)

Alors que la France était indemne de brucellose chez les ruminants domestiques depuis 2003, après plusieurs décennies de lutte organisée et réglementée, un foyer actif de cette zoonose a été mis en évidence en 2012 dans la population de bouquetins du massif du Bargy en Haute-Savoie. L'ONCFS est en charge des études sanitaires et populationnelles destinées à fournir les éléments éco-épidémiologiques pour la gestion inédite et très complexe de ce dossier.

JEAN HARS¹, AMÉLIE VANISCOTTE¹,
YVETTE GAME², CAROLE TOÏGO³,
ALINE DEPECKER⁴, BRUNO GARIN-BASTUJ⁵

¹ ONCFS, Unité sanitaire de la faune – Gières.

² Laboratoire départemental d'analyses vétérinaires de Savoie – Chambéry.

³ ONCFS, CNERA Faune de montagne – Gières.

⁴ Direction départementale de la protection des populations de Haute-Savoie – Seynod.

⁵ Université Paris-Est, Anses, Laboratoire de santé animale, Unité Zoonoses bactériennes, LNR brucelloses/CNR des Brucella – Maisons-Alfort.
(Adresse actuelle : Université Paris-Est, Anses, Direction des affaires européennes et internationales – Maisons-Alfort).

© C. Saint-Andrieux



Le récent foyer de brucellose en Haute-Savoie

La particularité de ce foyer tient au fait que la « pelote épidémiologique » a été déroulée à l'envers : l'homme a fait office de sentinelle d'une infection en élevage bovin, lui-même contaminé à partir d'un réservoir sauvage identifié en dernier lieu (**encadré**). En effet, deux cas humains de brucellose détectés en 2012 dans la commune du Grand Bornand (sud du massif du Bargy) ont été reliés à la

consommation de fromage frais provenant d'un élevage bovin infecté (Mailles *et al.*, 2012). En Haute-Savoie, le dernier foyer observé chez des ruminants domestiques datait de 1999 sur la commune du Reposoir (nord du Bargy) : il était dû à *Brucella melitensis* bv.3, souche identique à celle isolée en 2012. Tous les élevages de la région ayant été contrôlés indemnes, la question suivante s'est alors imposée : *la faune sauvage a-t-elle pu assurer pendant plus de dix ans un relais « silencieux » entre les foyers de 1999 et de 2012 ?*

Un programme très complet...

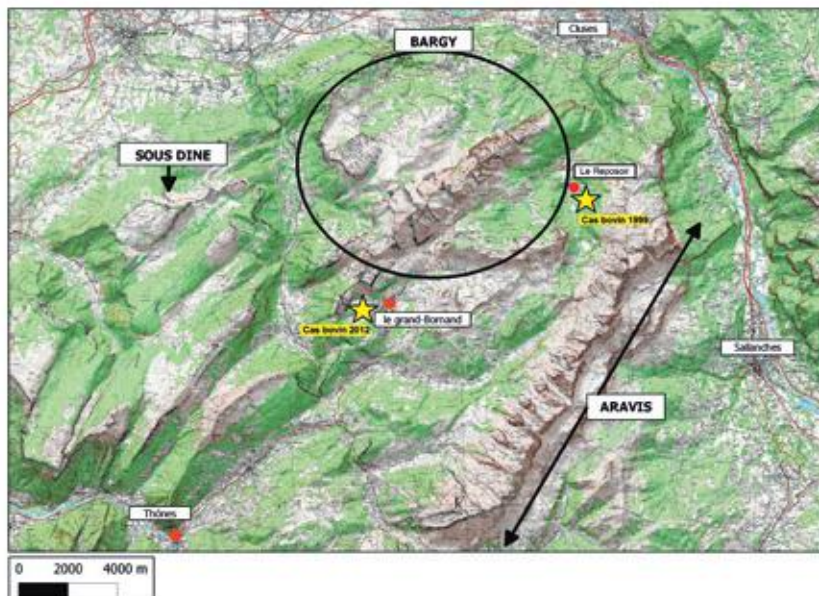
L'étude, déployée en septembre 2012 chez les ongulés sauvages du Bargy (sous-massifs d'Andey et Almet inclus) puis des massifs voisins des Aravis et de Sous-Dine (**figure 1**), a été adaptée en 2013 (Hars *et al.*, 2013) et 2014 à la situation épidémiologique. Elle comprenait un volet sanitaire et un volet populationnel.

Le volet sanitaire

Il était basé sur :

- le contrôle des chamois, cerfs et chevreuils tués à la chasse (50 à 60 individus par espèce pour chaque saison de chasse), principalement dans le Bargy, avec prélèvement systématique par les chasseurs de sang et divers organes ; dès la saison 2013-2014, l'enquête a été étendue aux chamois des Aravis ;
- le renforcement du réseau SAGIR pour la collecte et l'analyse de cadavres d'ongulés ;
- la surveillance clinique des hardes de bouquetins, espèce protégée, observables lors de tournées organisées par l'ONCFS en collaboration avec la Fédération départementale des chasseurs de Haute-Savoie (FDC 74). Les animaux suspectés d'arthrites, voire d'orchites, ont été abattus sous couvert de l'AM du 5 juin 2009 et transmis pour autopsie au Laboratoire d'analyses vétérinaires de la Savoie (LDAV 73) ;
- la capture par télé-anesthésie, des examens et des prélèvements sur un échantillon, en 2012-2013, d'au moins 60 bouquetins dans le Bargy, 60 dans les Aravis et 30 dans Sous-Dine, équilibré en sexe et classes d'âge (≤ 5 ans ; > 5 ans). En 2014, on prévoyait la capture de 70 bouquetins (35 « jeunes » et 35 « vieux »). Dans les trois massifs, tous les animaux ont été équipés de boucles auriculaires colorées et, pour plusieurs dizaines, de colliers émetteurs VHF ou GPS, afin de

Figure 1 Localisation des différents massifs concernés par l'étude.



pouvoir retrouver les animaux séropositifs pour les abattre¹ et étudier l'occupation spatiale de la population ;

- en 2014, la validation d'un test de dépistage sérologique rapide utilisable au chevet de l'animal endormi, et des prélèvements sur les animaux capturés et abattus en vue d'études génétiques projetées en 2015-2016.

Les sérums sanguins ont été traités au Laboratoire d'analyses vétérinaires de Haute-Savoie (LIDAL) en EAT² et FC³, complétés au

LNR par un test ELISA indirect (iELISA) et un test ELISA de compétition (cELISA). Les analyses bactériologiques ont été réalisées au LDAV 73 sur les rates et organes génitaux ou lésions des animaux séropositifs.

¹ Préalablement à chaque campagne de captures, une demande de dérogation d'abattage des animaux séropositifs auprès du MEDDE, portée par l'ONCFS, a fait l'objet d'un accord administratif.

² Épreuve à l'antigène tamponné ou test Rose Bengale.

³ Épreuve de fixation du complément.

► Encadré • Que sait-on sur la brucellose ?

Chez les ruminants domestiques

La brucellose est une zoonose due aux bactéries du genre *Brucella* provoquant, chez l'animal, un avortement chez la femelle et une orchite (inflammation des testicules) chez le mâle ; des arthrites sont plus rarement observées. Les ruminants sont infectés principalement par deux espèces de *Brucella* : *B. abortus*, plutôt adaptée aux bovins, et *B. melitensis*, plutôt adaptée aux ovins et caprins, et qui est la plus pathogène, y compris pour l'homme. Pour certaines *Brucella*, on distingue plusieurs sous-types appelés biovars (bv). Il a fallu trente années de lutte pour obtenir l'éradication de cette maladie réglementée (danger sanitaire de première catégorie) chez les ruminants domestiques en 2003 (Dufour *et al.*, 2013).

Chez l'homme

Lorsqu'elle touche l'être humain, la brucellose, encore appelée fièvre de Malte, est une maladie très sérieuse causant une fièvre ondulante sudoro-algique et pouvant être à l'origine de complications, principalement ostéo-articulaires, cardiaques et neurologiques. La contamination se fait, soit par contact avec des animaux infectés (en général dans un cadre professionnel), soit par consommation de produits à base de lait cru.

Chez les ongulés de montagne

Chez le chamois (*Rupicapra rupicapra*), plusieurs cas ou foyers de brucellose ont été observés dans les Hautes-Alpes et en Savoie dans les années 1980-2000 (Gauthier *et al.*, 1998 ; Hars &



© D. Gauthier

▲ Orchite caséo-calcaire avec foyers de nécrose et de ramollissement chez un chamois infecté par *B. melitensis*.

Garin-Bastuji, 2013). Dans chaque foyer, un ou plusieurs chamois ont été retrouvés atteints d'une brucellose clinique au stade final, avec des orchites systématiques chez les mâles, des polyarthrites, voire des atteintes généralisées. Dans tous les cas, les chamois se sont contaminés en alpage à partir de troupeaux ovins-caprins ou bovins infectés, mais une fois la source de contamination domestique supprimée, la maladie semble s'être éteinte naturellement.

Chez le bouquetin, la brucellose n'avait jamais été décrite en France jusqu'en 2012 en Haute-Savoie, alors que plusieurs centaines d'animaux ont été testées lors des programmes de suivi et translocations réalisés dans le Parc national de la Vanoise ($n = 645$) et les réserves de l'ONCFS ($n = 725$) – (P. Gibert & D. Gauthier, com. pers.). Quelques bouquetins brucelliques ont été observés dans les années 1990 et 2000 en Italie, dans le Parc national du Grand Paradis, mais sans création d'un réservoir de la maladie (Ferroglia *et al.*, 1998).

Le volet populationnel

Il avait pour but de déterminer les paramètres démographiques, les déplacements et l'occupation spatiale des populations de bouquetins. Il comprenait :

- une estimation des effectifs par des survols en hélicoptère des trois massifs en avril 2013 ;
- le parcours de sept itinéraires pédestres (IP) répétés en été tous les quinze jours sur le Bargy, afin de localiser, dénombrer et identifier (sexe, classe d'âge, marques) les bouquetins ;
- l'observation d'un échantillon de pâtures (n = 9) de mi-juin à mi-août selon le protocole pâture-centré de Richomme *et al.* (2006) – « scans » visuels à intervalles réguliers durant trois jours consécutifs – afin d'estimer les taux de contacts directs (présence simultanée et rapprochée) et indirects (succession sur le même site) entre les animaux domestiques et les bouquetins ;
- le suivi télémétrique de 24 bouquetins équipés de colliers GPS et de 69 autres équipés de colliers VHF (**tableau 1**). Le suivi VHF (et GPS) a permis d'identifier d'éventuels déplacements entre massifs. Des relevés mensuels ont été réalisés à partir de points accessibles en voiture ou à pied et complétés par des survols en avion. Les colliers GPS ont été paramétrés pour collecter une position/heure.



© J. Hars/ONCFS

▲ Bouquetin télé-anesthésié dans le massif du Bargy, équipé d'un collier émetteur GPS et de boucles auriculaires.

Tableau 1 Effectif total des individus marqués et équipés.

	Captures	Morts séro+	Morts accidents	Total équipés séro-négatifs	VHF	GPS	Boucles seules
Bargy 2013	77	29	5	43	13	19	11
Bargy 2014	61	30	1	30	19	4	7
Bargy	138	59	6	73	32	23	18
Aravis	60		5	55	27	1	27
Sous-Digne	30		2	28	10		18
Total	228	59	13	156	69	24	63



▲ Une logistique importante a été déployée pour estimer les effectifs de bouquetins présents sur les trois massifs et suivre leurs déplacements.

Résultats

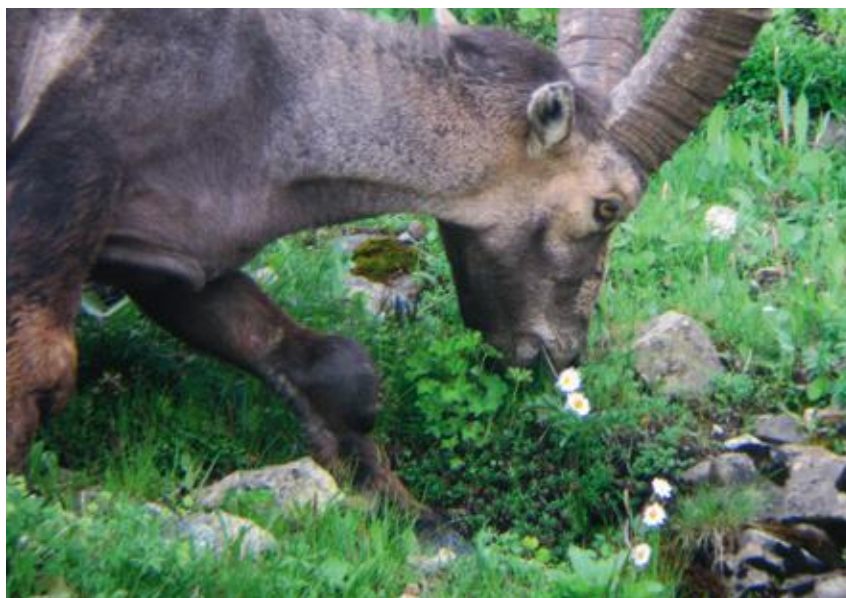
Un réservoir sauvage rapidement identifié

Dès le 16 septembre 2012, une femelle de chamois tuée sur la commune du Reposoir et porteuse d'arthrites s'est avérée brucellique. Mais au bilan de la saison de chasse 2012-2013, ce fut le seul chamois infecté sur 55 testés, tandis que les 30 cerfs et les 44 chevreuils testés étaient négatifs.

Le 9 octobre 2012, deux bouquetins mâles, qui avaient été repérés quelques jours auparavant – car porteurs d'arthrites – par des agents de l'ONCFS, ont été capturés puis abattus car ils étaient séropositifs. Les analyses ont permis d'isoler *Brucella melitensis* bv.3 à partir de nombreux organes, attestant d'une brucellose très étendue et très évoluée avec excrétion de *Brucella*. Ce sont ces découvertes qui ont déclenché une campagne de captures de bouquetins de grande ampleur dès l'automne 2012, avec poursuite au printemps 2013.

Ainsi, 77 bouquetins ont été capturés de manière aléatoire dans le Bargy et la séroprévalence apparente s'est avérée être de 38 %. En revanche, la séroprévalence apparente était nulle dans les massifs adjacents, ceci permettant de les considérer comme « présumés » indemnes (tableau 2).

On constate que toutes les classes d'âge étaient touchées hormis les 3-4 ans (figure 2A). Une très nette césure de séroprévalence est observée, statistiquement significative, entre les animaux > 5 ans (56 % ; la séroprévalence atteignant 72 % chez les femelles) et les animaux ≤ 5 ans (15 %) – (figure 3A). Parallèlement aux captures, 10 bouquetins cliniquement suspects (porteurs d'arthrites) ont été repérés en 2013 dans le massif du Bargy dont 8 ont été abattus.



© S. Anselme-Martin/ONCFS

▲ Bouquetin porteur d'une arthrite brucellique dans le massif du Bargy en 2012.

Figure 2 Proportion de bouquetins détectés séropositifs par classe d'âge suite aux captures dans le massif du Bargy en 2012-2013 (A) et 2014 (B).



Tableau 2 Bilan des captures et des opérations de surveillance clinique renforcée réalisées sur les bouquetins en 2012 et 2013 en Haute-Savoie.

Massif	Année	Abattages suspects cliniques	Captures aléatoires				
			Séropositifs				Nombre d'animaux morts accidentellement avant abattage
			Réalisé	Nombre	Taux de séropositifs % [IC 95 %]	Nombre d'animaux abattus	
Bargy	Fin 2012	2	22	10	45 %	9	1
Bargy-Andey (Almet)	2013	6	55	19	35 %	17	2
Total Bargy	2012-2013	8	77	29	38 % [28,2-47,8]	26	3
Aravis		0	60	0	0 % [0-5]	0	0
Sous-Dine		0	30	0	0 % [0-8]	0	0

Sur 37 bouquetins autopsiés au LDAH 73, *B. melitensis* bv.3 a été isolée sur 16 animaux à partir de treize sites ganglionnaires ou organiques dont plusieurs indicateurs d'une excrétion potentielle (urine, prépuce, testicule, vagin...).

Toutes les souches de *B. melitensis* bv.3 isolées depuis 1999 dans le massif du Bargy chez les animaux domestiques, chez l'homme et dans la faune sauvage appartiennent au même clone génotypique ; ce qui permet d'affirmer l'existence d'un lien épidémiologique très étroit entre les différents cas.

Une population vieillissante....

Les survols par hélicoptère ont permis d'observer au printemps 2013 un nombre maximal de 417 individus sur l'ensemble des trois massifs dont 252 sur le Bargy.

Lors du parcours des IP, 273 animaux ont été observés en moyenne [194-349]. Ces effectifs ont été corrigés en prenant en compte la proportion d'animaux marqués (moyenne : 50 % ; écart-type : 14 %). La méthode dite *Mark-resight* implémentée dans le programme MARK (McClintock *et al.*, 2009) a permis d'estimer l'effectif à 567 individus (IC 95 % : [487-660]).

La structure en âge de la population a été établie à partir des effectifs de mâles observés lors des IP, dont on peut estimer l'âge grâce aux cornes. En 2013, on a observé une pyramide des âges caractéristique d'une population vieillissante : les individus ≥ 5 ans représentaient 68 % [63-72] de l'échantillon observé en moyenne sur les 8 relevés (figure 4A).

Enfin, un maximum de 23 % de femelles suitées a été observé (figure 5), suggérant un fort déficit en recrutement.

Pas de déplacements entre les massifs

De mai à octobre 2013, aucun des 69 individus équipés de VHF sur le Bargy, les Aravis et Sous-Digne (tableau 1) n'a effectué de déplacement entre massifs. Il en est de même sur toute la période de suivi pour les 24 bouquetins équipés de GPS (figure 6). Mais des trajectoires ont été enregistrées sur l'Almet, massif se situant entre le Bargy central et les Aravis, considéré comme un corridor potentiel entre ces deux massifs (figure 6).

Figure 3 Répartition de la séroprévalence en fonction du sexe et de l'âge des bouquetins du Bargy (et intervalle de confiance à 95 %) en 2012-2013 (A) et 2014 (B).

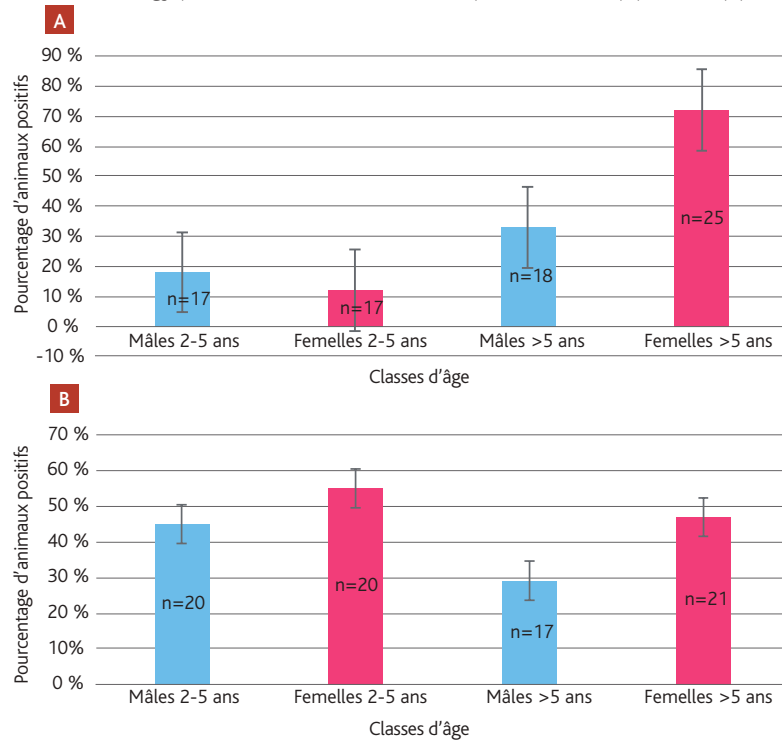


Figure 4 Effectifs par classe d'âge pour l'échantillon de mâles observés lors des IP de 2013 (A) et 2014 (B).

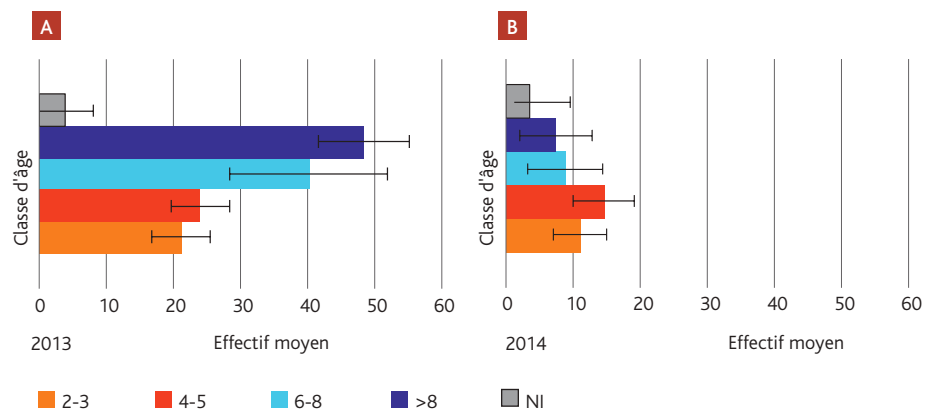
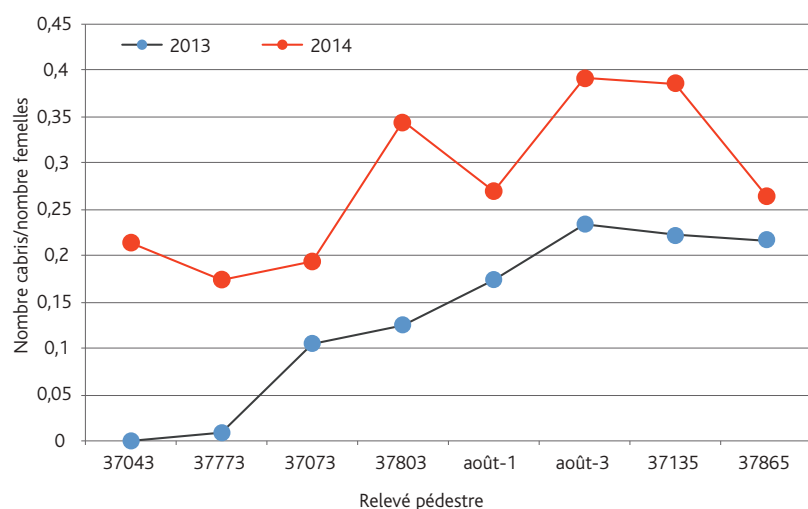


Figure 5 Indice de reproduction estimé pour chaque relevé pédestre en 2013 et 2014.



Les bouquetins fréquentent davantage les pâtures jusqu'à mi-juin...

La fréquentation des pâtures a été décrite par l'analyse des localisations des colliers GPS et par le nombre d'individus observés lors des IP. Les tendances temporelles des fréquences d'utilisation ont été modélisées à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM), avec le temps et le sexe comme variables explicatives et l'individu comme variable aléatoire. L'ensemble des animaux a fréquenté préférentiellement les pâtures (au maximum 33 % de leur temps) jusqu'à la mi-juin, période supposée des avortements (fin avril à mi-juin – *figure 7*). À partir de mi-juin, la fréquentation des pâtures chute pour devenir quasi nulle ($< 0,1$) à la mi-juillet. Les tendances diffèrent entre mâles et femelles, mais surtout entre individus (*figure 7*). À l'échelle de la population, le nombre d'individus fréquentant les pâtures varie en fonction du temps comme les tendances individuelles de fréquentation (données GPS). En outre, les femelles ont été davantage observées dans les pâtures que les mâles début juin (*figure 8A*).

... Mais la fréquentation des pâtures et les contacts domestiques/sauvages sont très variables au sein du massif

Sur les 32 pâtures d'estive du massif, 17 ont été fréquentées par les bouquetins plus ou moins intensément et particulièrement La Colombière (*figure 9*). Parmi les 9 pâtures observées précisément au cours de l'été, 2 ont été le lieu de contacts directs entre bouquetins et cheptels domestiques (Col des Annes et Chalet Neuf) et des contacts indirects ont été observés sur La Colombière et Samance/Buclon. Les taux de contact, même pour les plus élevés (3,8 % en direct et 18,6 % en indirect), restent comparables à ceux observés dans d'autres massifs (Richomme *et al.*, 2006). On note qu'aucun contact n'a été observé sur l'alpage de La Culaz correspondant à l'exploitation du foyer bovin de 2012. Aussi, alors qu'aucun contact n'a été observé dans la zone de La Cha, le nombre important de localisations GPS et d'individus y ayant été observés suggère des contacts au moins indirects dans cette zone. Cela souligne l'importance, pour l'estimation du risque de transmission, de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle de l'exposition que nous apporte le suivi des populations sur l'ensemble de la période à risque.

Figure 6 Aire de distribution et localisations (1 localisation/heure) pour les animaux équipés de colliers GPS sur le massif du Bargy avant ($n = 19$ individus) et après ($n = 19$ individus) les abattages d'octobre 2013.

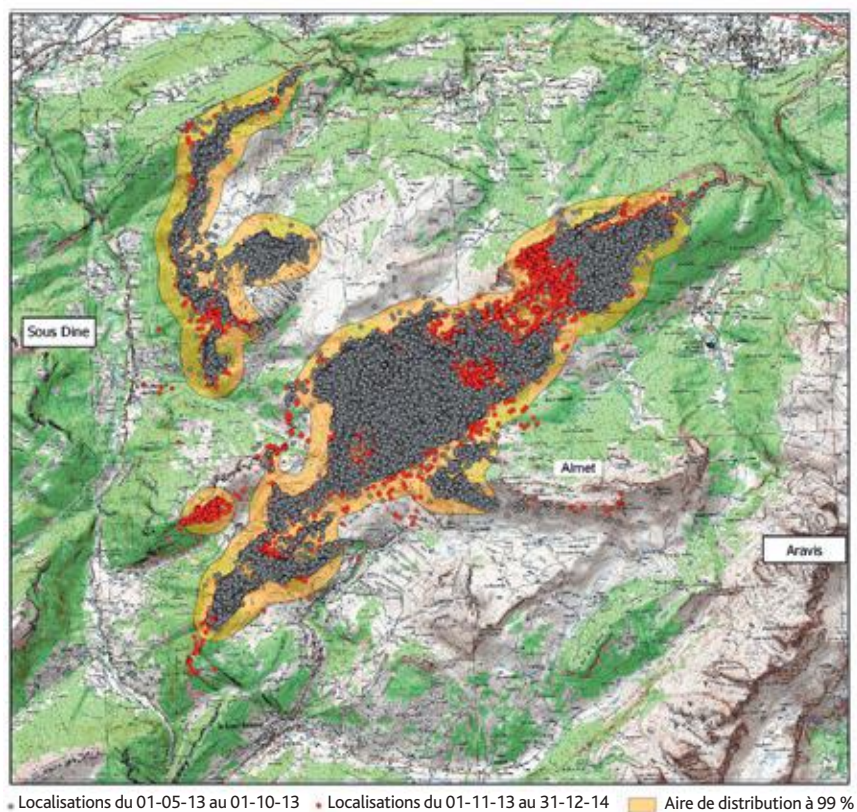
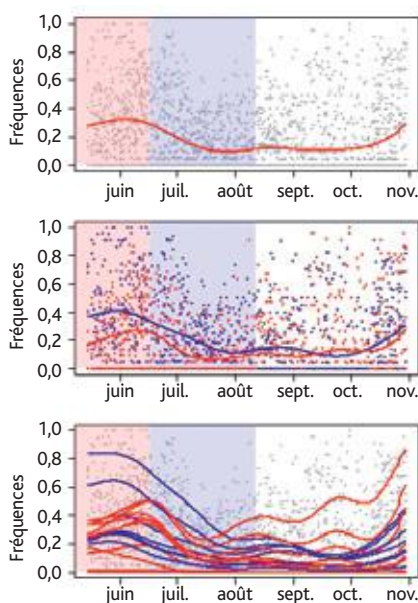


Figure 7 Tendances temporelles des fréquences d'utilisation pour les individus équipés du 15-05-13 au 01-11-13.

Les prédictions obtenues par le « meilleur » modèle (Modél 5, cf. tableau) sont représentées : 1) en moyenne pour tous les individus ; 2) en moyenne pour les mâles ($n = 9$; bleu) et les femelles ($n = 10$; rouge) ; c) pour chaque individu de 2013. Les zones colorées correspondent aux périodes estimées des avortements (rouge) et des naissances (bleu). Les points représentent les observations.



	Modèle	AIC	Exp.Dev.	Δ AIC	wi
5	sex + f(date, by=sex) + E(Ind)	15707	0,47	0	1,00
3	f(date) + E(Ind)	15840	0,47	133	0,00
4	sex + f(date, by=sex)	23008	0,14	7301	0,00
2	f(date)	23608	0,11	7901	0,00
1	Null	25951	0,00	10244	0,00

Figure 8 Effectifs observés dans l'ensemble des pâtures pour chaque relevé pédestre, de juin à septembre 2013 (A) et 2014 (B) : nombre total d'individus observés (noir), nombre de mâles (bleu) et de femelles (rouge).

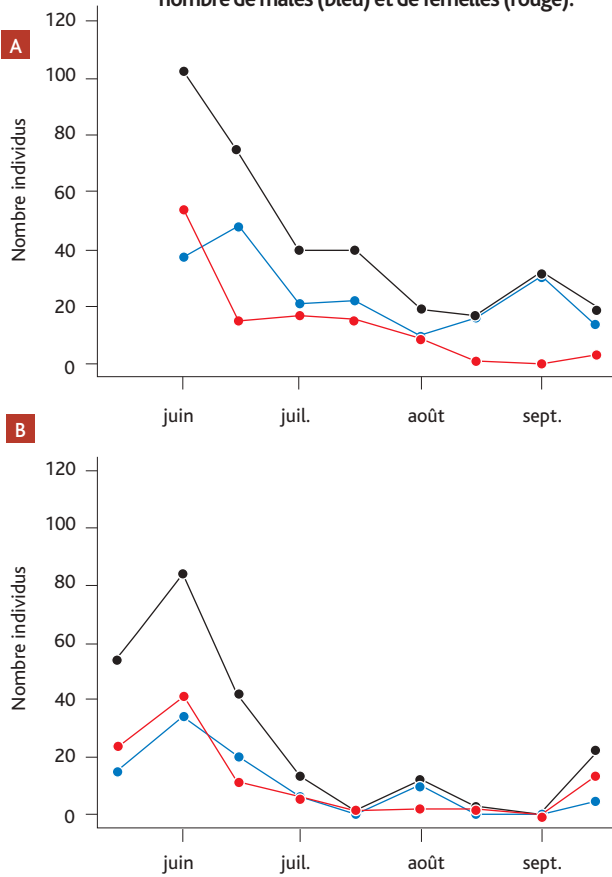
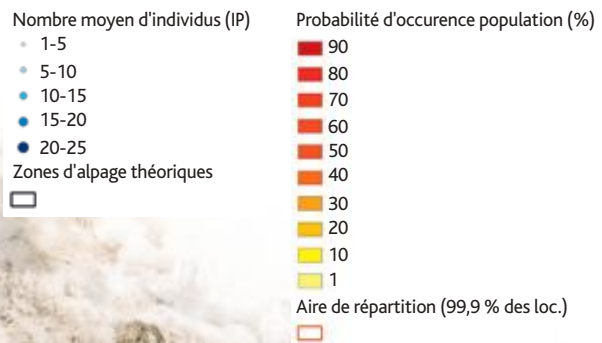
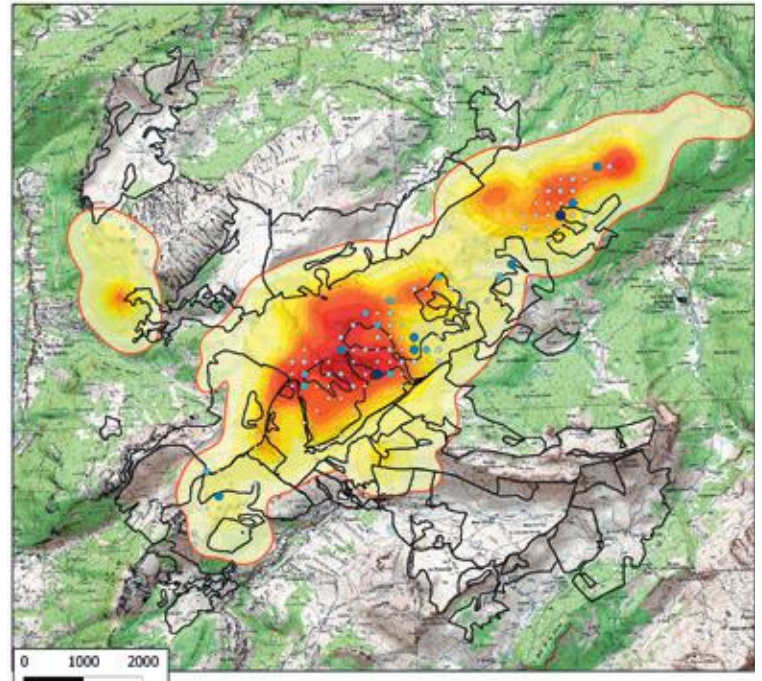


Figure 9 Fréquentation des pâtures et zones de contacts entre cheptels domestiques et bouquetins.

Fréquences d'occupations estimées à partir de l'ensemble des données GPS (fonction de lissage bivariate kernel, $h = 250$, R statistical software : plus la zone est foncée, plus elle est fréquentée par des bouquetins porteurs de colliers GPS) et du nombre moyen d'individus observés dans les pâtures au sein d'une grille de 100×100 pixels (résolution = 200 m).



▲ Scène de contact entre chèvres domestiques, chamois et bouquetins dans le massif du Bargy.

Quel était le bilan à l'automne 2013 ?

Les données sanitaires ont mis en évidence une circulation active et une présence sans doute ancienne (forte séroprévalence observée) de l'infection brucellique dans la population de bouquetins du Bargy. La réponse à la question posée a donc été donnée : un réservoir sauvage de brucellose, constitué principalement de bouquetins et limité au massif du Bargy, a sans doute assuré le relais entre les foyers domestiques de 1999 et de 2012.

La contamination chez le bouquetin se ferait très majoritairement par voie vénérienne, car les proportions d'animaux séropositifs correspondent aux animaux de plus de 5 ans participant effectivement à la reproduction. Ceci expliquerait la rareté des transmissions interspécifiques par contacts ou ingestion d'aliments souillés par des produits d'avortements de femelles bouquetins, nécessitant par ailleurs un concours de circonstances rare sur le terrain.

La population était manifestement vieillissante. Ce fonctionnement démographique n'étant pas anormal pour des populations en forte densité-dépendance, il n'est pas possible à ce jour de connaître les parts respectives que jouent dans ce phénomène les facteurs de régulation liés à la densité et la présence d'une maladie abortive telle que la brucellose. Il est par ailleurs difficile d'attribuer totalement le faible indice de reproduction à la brucellose, car en 2013 l'ensemble des populations de bouquetins suivies dans les Alpes a montré un très faible indice de reproduction (exemple : 0,32 dans Belledonne contre > 0,70 habituellement, 0,36 en Vanoise contre > 0,45 habituellement) suite à un hiver extrêmement long et enneigé.

Enfin, bien que la fréquentation des pâtures par les bouquetins soit très hétérogène, la contamination du milieu par les rejets placentaires est possible dans certaines zones, à condition que les avortements se déroulent au sein des pâtures et non pas dans les zones rocheuses de mises-bas. Une hypothèse alternative à étayer serait le transport de matières infectieuses à partir de ces zones par un relais animal tel qu'un carnivore.

Que faire ?

En été 2013, un défi a alors été lancé : *Comment gérer un foyer de brucellose, maladie réglementée et zoonose majeure, avec un réservoir sauvage identifié chez une espèce protégée, au cœur d'un bassin de production de fromage fermier au lait cru ?* On peut difficilement imaginer pire scénario.

Après une proposition d'abattage de tous les bouquetins du Bargy, il a été finalement décidé par arbitrage interministériel, en



▲ En 2013, la brucellose touchait surtout les individus de cinq ans et plus participant à la reproduction, ce qui suggère une transmission essentiellement vénérienne.

septembre 2013, un abattage partiel de la population visant à éliminer tous les bouquetins âgés de plus de cinq ans, correspondant aux classes d'âges les plus infectées. Au mois d'octobre 2013, 233 bouquetins ont été abattus en trois journées d'opérations.

Qu'est-il advenu après les abattages ?

Sur le plan sanitaire

En avril-juin 2014, sur 78 bouquetins (40 « jeunes » et 38 « vieux ») non testés en 2012-2013, 35 étaient séropositifs, soit une prévalence apparente de 44,9 % (**tableau 3**).

La quasi-totalité des classes d'âge étaient infectées, en particulier les jeunes (**figure 2B**). Vingt animaux jeunes (9 mâles et 11 femelles) sur 40 testés étaient séropositifs [prévalence apparente = 50 % - **figure 3B**]. Dans la plupart des cas, les réactions sérologiques étaient très fortes.

Par ailleurs, parmi les 10 animaux porteurs de colliers et donc séronégatifs en 2013 (8 > 5 ans et 2 < 5 ans) capturés pour changer les batteries de colliers GPS, un seul animal, un mâle âgé de cinq ans, était séropositif et présentait une double arthrite des carpes

et une orchite développées récemment, sans doute après la période de rut de décembre 2013. Ce cas montre que la maladie a évolué chez cet animal en quelques mois, avec l'apparition rapide de graves signes cliniques.

Sur 27 animaux abattus car séropositifs, des analyses bactériologiques effectuées systématiquement ont conduit à l'isolement de *Brucella* chez une vingtaine (11 femelles et 9 mâles) et, sur 8 d'entre eux, à partir de trois sites ganglionnaires ou organiques, ou plus.

La stratégie de lutte mise en œuvre en 2013 a-t-elle été efficace ?

On constate que la situation sanitaire ne s'est globalement pas améliorée et qu'elle s'est très significativement aggravée chez les jeunes (**tableau 3**). Cette aggravation pourrait être liée à une entrée en reproduction beaucoup plus précoce des jeunes, suite à la disparition d'une grande partie des classes d'âge dominantes après les abattages. On remarquera l'ampleur du phénomène après une seule saison de rut, touchant aussi bien les femelles que les mâles, ce qui renforce l'hypothèse de transmission vénérienne dans

Des déplacements toujours très limités, mais....

Sur l'ensemble des données GPS récoltées après l'abattage d'octobre 2013, aucune localisation des 23 animaux équipés au total dans le Bargy n'a été enregistrée hors du massif. En revanche, entre l'hiver 2013 et 2014, 2 des 93 animaux équipés de colliers sur les trois massifs ont effectué des déplacements entre les massifs des Aravis et du Bargy. Un mâle (neuf ans) équipé en 2013 d'un VHF dans les Aravis s'est déplacé dans le Bargy. Il avait déjà effectué un aller-retour entre les deux massifs entre décembre 2013 et avril 2014. Un autre mâle (douze ans, équipé d'un VHF) sur les 35 animaux alors équipés GPS/VHF dans le Bargy a effectué le trajet dans le sens opposé (Bargy -> Aravis) en décembre 2014.

Les déplacements entre les Aravis et le Bargy sont donc possibles, mais ils restent rares à ce jour et semblent ne concerner que quelques individus isolés. Aucun déplacement de masse depuis les massifs adjacents vers le Bargy ou inversement n'a été détecté après l'abattage.

La fréquentation des pâtures a peu changé

Malgré un nombre moins important d'animaux suivis (13), les tendances temporelles et spatiales des fréquentations des pâtures sont similaires à celles enregistrées en 2013. On observe cependant une chute légèrement plus rapide des fréquentations au printemps 2014, explicable par un enneigement moins persistant qu'en 2013. Ces résultats sont confirmés par les données d'IP de 2014 (*figure 8B*). On note enfin qu'aucun individu n'a été observé dans l'alpage de La Culaz ; ce qui démontre, avec les résultats du suivi de 2013, le caractère imprévisible des contaminations interspécifiques.

cette population. Si l'on tient compte, de surcroît, des résultats bactériologiques, on peut conclure que la brucellose circulait encore très activement en 2014 dans la population de bouquetins du Bargy.

Sur le plan populationnel

Le nombre moyen d'individus observés lors des relevés pédestres⁵ était de 132 [109-53], soit deux fois moins qu'en 2013. L'estimation corrigée par la méthode « Mark-resight » est de 310 (IC 95 % : [275-352]), contre 567 en 2013.

En 2014, la population s'est « rajeunie » par rapport à 2013, suite à l'abattage ciblé des individus de plus de 5 ans (*figure 4B*). Le taux cabris/femelles maximal, observé au septième relevé (14-08-2014), est de 0,39 (24 cabris pour 61 femelles), soit presque deux fois supérieur à celui de 2013 (0,23). Les conditions météorologiques plus clémentes de l'hiver 2014 expliquent sans doute une telle différence. Le taux de 0,39

observé en été 2014 est alors proche des taux observés sur d'autres massifs pour des populations anciennes et en phase de densité-dépendance, évalué à 0,45 pour les populations de la Vanoise entre 1986 et 2006 ou du Grand Paradis avant l'année 2000 (Gauthier & Villaret, 1994; Toigo *et al.*, 2002). L'impact de la brucellose sur le succès reproducteur est donc toujours difficile à quantifier.

Tableau 3 Comparaison des séroprévalences 2013 et 2014.
n = effectif de population estimé

	Séroprévalence % [IC 95 %]		
	2013 (n = 500)	2014 (n = 350)	Différence (Test Chi 2)
Globale	38 [28,2-47,8]	44,9 [35,2-54,6]	Non significative
≥ 5 ans	56 [42,3 -69,7]	41,6 [27 -52]	Non significative
< 5 ans	15 [4,3 -25,7]	50 [35,9 - 64,1]	Significative

⁵ Les paramètres démographiques pour 2014 (hors succès reproducteur) ont été estimés sur six des neuf relevés pédestres réalisés, étant donné les doubles comptages potentiels identifiés pour trois relevés et non éliminables.

Pour conclure...

La découverte chez une espèce protégée d'un réservoir de brucellose, maladie réglementée et éradiquée dans les élevages français depuis 2003, est un phénomène inédit. De lourdes campagnes de captures ont été nécessaires à la collecte de données pour évaluer le risque sanitaire et pour étudier la démographie, l'occupation spatiale des populations de bouquetins, et les contacts possibles avec les troupeaux domestiques. L'ensemble de ce programme apporte les éléments indispensables à la gestion très délicate d'un dossier où se confrontent des enjeux forts de santé publique et animale, économiques, ainsi qu'un enjeu de conservation. L'abattage partiel des tranches d'âge des bouquetins les plus infectées s'est avéré inefficace et a même aggravé la situation chez les jeunes animaux. Ceci montre une fois de plus que l'éradication d'une maladie contagieuse installée dans la faune sauvage est un exercice très difficile, et que les futures stratégies de lutte devront en tenir compte.

▼ L'abattage des « vieux » individus en 2013 a entraîné une augmentation substantielle de la contamination chez les tranches d'âge plus jeunes l'année suivante...

Remerciements

Les auteurs remercient les agents de l'ONCFS (SD 73 et SD 74 pour l'énorme travail effectué sur le terrain, DIR Alpes-Méditerranée-Corse, CNERA Faune de montagne dont Philippe Gibert) ; les chasseurs et leur fédération départementale, en particulier Jean-Jacques Pasquier ; les personnels des laboratoires d'analyses (LIDAL 74 et LDAH 73) et du LNR de l'Anses, en particulier Virginie Mick ; le Dr Dominique Gauthier du LDAH 05 ; les agents de la DDPP 74, en particulier Valérie Lebourg,

Jean-Marie Le Horgne et Joëlle Vernay ; les agents de la DDT 74 ; Séverine Rautureau de la Direction générale de l'alimentation ; les stagiaires qui ont participé aux opérations de terrain et à l'interprétation des données ; les vétérinaires praticiens qui ont participé en 2013 à des opérations de terrain ; le ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, le Conseil général de la Haute-Savoie, les communautés de communes des vallées de Thônes, de Faucigny-Glières et de Cluses-Arve et Montagnes qui ont cofinancé cette étude. ●

Bibliographie

- ▶ A.M. du 5 juin 2009 autorisant le transport et le prélèvement de toutes les espèces protégées de mammifères et d'oiseaux sauvages vivants, malades ou morts par l'Office national de la chasse et de la faune sauvage
- ▶ Dufour, B., Garin-Bastuji, B. & Rautureau, S. 2013. La brucellose : Actualités sanitaires et réglementaires. *Point Vét.* 332 : 46-50.
- ▶ Ferroglio, E., Tolari, F., Bollo, E. & Bassano, B. 1998. Isolation of *Brucella melitensis* from Alpine Ibex. *J. Wildl. Dis.* 34: 400-402.
- ▶ Gauthier, D., Chatain, G., Choisy, J.-P., Crampe, J.-P., Martinot, J.-P., Michallet, J., Terrier, G., Tron, L. & Villaret, J.-C. 1994. L'organisation des réintroductions de Bouquetin en France, la Charte du Bouquetin. *IBEX, J.M.E., Spec. Gruppo Stambecco Europa* 2 : 1-14.
- ▶ Gauthier, D., Hars, J. & Rossi, L. 1998. Brucellosis in free ranging chamois (*Rupicapra rupicapra*) and its relationships with domestic breeding. *3rd Conf. of European Wildlife Disease Association, Edinbourg, Ecosse, Sept. 1998.*
- ▶ Hars, J. & Garin-Bastuji, B. 2013. La brucellose dans la faune sauvage française. *Point Vét.* 332 : 52-53.
- ▶ Hars, J., Rautureau, S., Jaÿ, M., Game, Y., Gauthier, D., Herbaux, J.-P., Le Horgne, J.-M., Maucci, E., Pasquier, J.-J., Vaniscotte, A., Mick, V. & Garin-Bastuji, B. 2013. Un foyer de brucellose chez les ongulés sauvages du massif du Bargy en Haute-Savoie. *Bulletin Epidémiologique Santé Animale et Alimentation* 60 : 2-7.
- ▶ Mailles, A., Rautureau, S., Le Horgne, J.-M., Poignet-Leroux, B., d'Arnoux, C. & Dennetierre, G. 2012. Re-emergence of brucellosis in cattle in France and risk for human health. *Euro. Surveill.*, Vol. 17(30): pii = 20227.
- ▶ McClintock, B.T. & White, G.C. 2009. A less field-intensive robust design for estimating demographic parameters with mark-resight data. *Ecology* 90: 313-320.
- ▶ Richomme, C., Gauthier, D. & Fromont, E. 2006. Contact rates and exposure to inter-species disease transmission in mountain ungulates. *Epidemiol Infect* 134: 21-30.
- ▶ Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, L., Martinot, J.-P. & Michallet, J. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital reeder under contrasting environments. *Ecoscience* 9: 427-433.



La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impacts directs et indirects

AUTEURS : CLAIRE ANCEAU, JEAN-PIERRE BERGEON & XAVIER TARDY(†)¹, GÉRARD CARATTI & GÉRARD MILLISHER², DANIEL SIMÉON³, ALAIN MORAND², ANNE LOISON⁴, JEAN-MICHEL GAILLARD⁵, AYMERIC HOUSTIN & CHRISTOPHE DUCHAMP⁶, QUENTIN RICHARD, CAROLE TOÏGO & DANIEL MAILLARD¹

¹ ONCFS, CNERA Faune de montagne.

² Parc national du Mercantour.

³ Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes.

⁴ Université de Savoie, CNRS UMR 5553.

⁵ Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS UMR 5558 – Lyon.

⁶ ONCFS, CNERA Prédateurs et animaux déprédateurs.

Introduction par Daniel Maillard, responsable du CNERA Faune de montagne.



> Introduction – L'impact des prédateurs sur les espèces chassables :

un sujet plus que jamais d'actualité

p. 22

> I. Les ongulés sauvages sous la dent du loup :

quel impact de la prédation sur la survie ?

p. 24

> II. Quel impact des prédateurs sur la vigilance des ongulés de montagne ?

Cas du chamois et du mouflon

p. 30

> Remerciements – Bibliographie

p. 36



L'impact des prédateurs sur les espèces chassables : un sujet plus que jamais d'actualité

© P. Ahlqvist

Des populations d'ongulés sauvages en progression depuis 40 ans !

Lors de la création de l'Office national de la chasse en 1972, une des consignes données à l'établissement était de rétablir les populations d'ongulés sauvages décimées par une chasse excessive entre les deux guerres.

Ce défi a été relevé, en collaboration avec les fédérations départementales des chasseurs (FDC) et les chasseurs eux-mêmes, et depuis les années 2000 toutes les espèces d'ongulés sauvages présentes en France ont progressé. Le chevreuil et le sanglier utilisent à peu près tous les milieux disponibles. Le chamois et l'isard ont colonisé l'ensemble des Alpes et des Pyrénées, et la surface occupée par le cerf a aussi fortement augmenté ; on le trouve aujourd'hui dans les massifs montagneux jusqu'à 2 000 mètres d'altitude. Le mouflon n'est pas en reste, mais sa progression est plus lente. Il n'est pas rare maintenant d'observer sur un même territoire de montagne cinq espèces différentes avec des effectifs conséquents.

Les facteurs qui ont permis cette progression générale des ongulés sauvages sont :

- ❶ l'instauration du plan de chasse (généralisé au niveau national en 1979 pour le cerf, le chevreuil et le mouflon et en 1992 pour le chamois et l'isard) ayant pour but de limiter les prélèvements ;
- ❷ la création de nombreux groupements d'intérêt cynégétique (GIC) dans les années 1980, qui a permis de motiver les sociétés de chasse à mieux gérer leurs cheptels en se regroupant et fédérant leurs actions sur de grandes surfaces ;
- ❸ la réintroduction d'animaux issus de réserves, qui a permis de renforcer les populations existantes ou de créer de nouvelles populations en les accompagnant avec des méthodes de gestion conservatrices ;
- ❹ la formation des responsables des sociétés de chasse sur la gestion et le suivi des populations d'ongulés sauvages.

Une originalité française

Grâce à cette abondance d'ongulés sauvages et aux lois internationales, le loup a fait sa réapparition en France en 1992 dans le Parc national (PN) du Mercantour à partir d'animaux venus naturellement des populations Italiennes, et colonise maintenant l'ensemble du massif alpin et même au-delà. Face à cette progression, les chasseurs s'interrogent sur l'impact qu'il peut avoir sur les populations d'ongulés sauvages et en conséquence sur les adaptations des modalités de gestion à envisager.

Pour répondre à cette question, l'ONCFS, en collaboration avec le PN du Mercantour, la FDC des Alpes-Maritimes et le CNRS, a mis en place en 2005 un programme d'étude appelé *Programme prédateur-proies* (PPP) dans la vallée de la Haute-Tinée. L'objectif de ce programme était de comprendre l'impact de la présence d'une meute de loups sur le fonctionnement biodémographique de ses proies potentielles (chamois, chevreuil, mouflon et cerf dans notre cas), afin d'ajuster au mieux les stratégies de gestion des espèces et des espaces. L'installation des loups sur un massif risque-t-elle d'anéantir



© D. Maillard/ONCFS



© D. Maillard/ONCFS

les efforts consentis de longue date pour préserver les populations d'ongulés sauvages ? L'impact du prédateur est-il additif aux autres sources de mortalité ou au contraire en partie compensatoire ? La présence des loups modifie-t-elle le comportement des proies en réaction à ce que certains nomment « le paysage de la peur » ? Autant de questions légitimes qui méritaient des réponses.

L'originalité de ce programme a été d'étudier l'interaction prédateur-proies par un suivi à double-entrée. Premièrement, le suivi de loups capturés et équipés de GPS/GSM (localisés par satellite) a permis :

- ❶ de suivre leurs déplacements pour définir leurs lieux de prédation et retrouver les proies prélevées et ;
- ❷ de déterminer le domaine vital de la meute avec les secteurs préférentiels de chasse.

Deuxièmement, le suivi des ongulés équipés de colliers VHF avec indicateurs de mortalité a permis d'évaluer leurs taux de mortalité et de les comparer aux populations suivies de longue date et vivant dans un autre territoire sans loup.

Des données concrètes sur l'impact de la prédation

Neuf années d'étude ont permis de récolter de nombreux résultats sur l'organisation spatiale d'une meute de loup, ainsi que sur son impact sur la dynamique des ongulés sauvages vivant sur son territoire. Une partie de ces résultats est présentée dans le premier article de ce dossier. Toutefois lorsqu'on étudie des espèces longévives comme les grands mammifères, un pas de temps de plusieurs décennies est souvent nécessaire pour pouvoir discriminer les impacts des différents facteurs structurant

la dynamique des populations de prédateurs-proies. Il sera donc nécessaire pour affiner nos résultats de poursuivre nos investigations.

Si les prédateurs ont un impact direct sur les populations de leurs proies, ils peuvent également avoir des effets indirects sur le fonctionnement de celles-ci, du fait des modifications comportementales qui sont adoptées pour échapper à la prédation. Un autre volet de notre étude, dont les résultats sont exposés dans le second article, montre ainsi que la présence du loup interagit avec de nombreux facteurs pour structurer le patron de vigilance des proies.

Les nouveaux enjeux des études prédateur-proies entre loups et ongulés sauvages

Grâce aux résultats de cette première étude de nouvelles questions émergent, comme par exemple :

- comment la meute définit-elle sa zone de chasse ? Celle-ci varie-t-elle dans le temps et en tenant compte de quels facteurs ?

- quel est l'impact du loup sur la distribution spatiale des ongulés ? Peut-on imaginer un effet en cascade qui modifierait l'impact des cervidés sur la forêt ?

Pour répondre à ces interrogations, il est nécessaire d'entreprendre un nouveau programme sur une durée plus longue que le précédent (afin de pouvoir discriminer l'impact de la prédation de celui des nombreux facteurs qui structurent la dynamique des populations d'ongulés), dans des territoires chassés et avec un suivi d'ongulés marqués sur l'ensemble du domaine vital de la meute, pour prendre en compte l'hétérogénéité de l'utilisation du territoire par les loups. ●



© D. Maillard/ONCFS

Les ongulés sauvages sous la dent du loup : quel impact de la prédation sur la survie ?



◀ La louve L3, l'une des quatre suivies dans le cadre de l'étude.

La présence du loup sur notre territoire est à présent un élément important à prendre en compte pour une gestion raisonnée des populations de grands herbivores. Quel est son impact sur ces communautés d'ongulés, par ailleurs soumises à de multiples influences environnementales, anthropiques ou pathologiques ? La question est complexe, tant les mécanismes interactifs et compensateurs sont nombreux. C'est donc dans une vision holiste, à l'échelle de l'écosystème plutôt que de la population, que le programme d'étude « prédateur-proies » s'est inscrit pour appréhender le sujet, à partir du suivi fin de loups et d'ongulés marqués en parallèle et en se basant sur la comparaison de sites aux situations de prédation contrastées.

Le loup a fait son retour en France en 1992 par une recolonisation progressive du territoire depuis la population italienne. Dans les Alpes françaises, les grands herbivores sont aujourd'hui soumis à cette pression de prédation qui change le mode de fonctionnement de l'écosystème. Beaucoup des travaux internationaux sur les relations loups/ongulés menés jusqu'ici ont été conduits avec une approche monospécifique et en mesurant les effets de la prédation uniquement sous l'angle du prédateur, par l'estimation des taux de capture des proies (nombre de proies tuées par meute et pas unité de temps). À notre connaissance, aucune étude n'a encore cherché à appréhender l'impact de la prédation sur la dynamique des populations de proies dans une approche plurispécifique, et

en prenant en compte les interactions possibles avec les autres facteurs structurant les paramètres démographiques.

Contrairement à ce qu'on peut penser de façon intuitive, il n'est pas évident qu'un prédateur ait un effet négatif sur le taux de croissance d'une population de proies, du fait de mécanismes de compensation liés à deux processus non antagonistes : la limitation des phénomènes de densité-dépendance et la sélection de certains types de proies (Burnham & Anderson, 1984). Le taux de multiplication d'une population peut être plus fort en présence de prédation, qui, en diminuant la densité, peut avoir un impact positif sur la survie naturelle ou sur la reproduction. En outre, la sélectivité du prédateur joue un rôle prépondérant quant à l'impact qu'il peut avoir sur la dynamique des

populations de ses proies. En effet, s'il sélectionne des animaux dont les risques de mortalité naturelle sont plus forts que la moyenne (animaux en moins bonne condition physique ou d'une classe d'âge avec faible survie, comme les jeunes ou les sénescents), la mortalité induite par le prédateur sera de type compensatoire et l'impact de la prédation pourra être négligeable. Du fait de ces mécanismes, la relation prédateur-proies varie en interaction avec de nombreux facteurs (densité et structure en sexe et âge de la population de proies, habitat, chasse, pathologies, climat, présence d'autres espèces de proies sur lesquelles le loup peut se reporter...), qu'il est nécessaire de prendre en compte pour comprendre l'impact réel de la présence du loup sur la dynamique des populations de proies. Pour illustrer cette nécessité, l'exemple du Parc national de Yellowstone (États-Unis) est frappant. L'effectif de la population de cerfs y a fortement chuté après le retour du loup, ce qui a conduit dans un premier temps à considérer de manière consensuelle la prédation comme responsable (White & Garrott, 2005) ; jusqu'à ce qu'une étude incluant divers facteurs soit menée. Il s'est alors avéré qu'une succession d'hivers particulièrement rigoureux, combinée à une augmentation du tableau de chasse, était les principaux facteurs expliquant cette diminution des effectifs de cerfs, et que la prédation par le loup n'avait eu qu'un impact négligeable (Vucetich *et al.*, 2005). La relation prédateur-proies est encore complexifiée dans les systèmes plurispécifiques, compte tenu

des multiples possibilités d'ajustement de la pression de prédation à la disponibilité relative des proies (report de prédation). Au sein des massifs alpins colonisés par le loup, cerfs, chamois, mouflons, chevreuils, bouquetins et sangliers vivent en sympatrie et font partie intégrante du régime alimentaire du loup (Flühr, 2012). L'abondance relative des différentes espèces de proies en présence, ou des différentes classes de sexe et d'âge au sein d'une espèce, va par conséquent moduler l'impact numérique de la prédation.

L'effet de la prédation sur la dynamique des populations de proies ne se résume donc pas à un nombre d'animaux tués, mais ne peut s'estimer que par la mesure fine du taux de mortalité (ou son complément, le taux de survie) de chaque espèce proie en présence, tout en prenant en compte l'ensemble des facteurs structurant les paramètres démographiques.

Le Programme prédateur-proies : une étude à double-entrée

C'est dans cette optique qu'un programme d'étude des relations prédateur-proies entre le loup et les ongulés sauvages a été initié en 2005 dans les Alpes-Maritimes au sein du massif du Mercantour, dans la vallée de la Haute-Tinée. Cette étude a été menée par l'ONCFS, en partenariat avec Le Parc national du Mercantour, la Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes (FDC 06), le Parc naturel régional des Bauges (Savoie/Haute-Savoie) et le

CNRS. L'objectif principal du projet visait à mesurer l'impact du loup sur la dynamique des populations de quatre espèces de proies (chamois, cerf, chevreuil, mouflon) majoritaires dans son régime alimentaire, en s'appuyant sur la comparaison de deux sites présentant la même diversité d'espèces d'ongulés, mais des conditions de prédation contrastées : un site où le loup est installé en meute depuis plus de quinze ans (massif du Mercantour), et un site témoin sans meute installée où l'ONCFS mène des études sur le chamois depuis 1985 et sur le chevreuil et le mouflon depuis 2003 (massif des Bauges).

Basée sur le suivi en parallèle d'ongulés et de loups marqués individuellement, pour estimer les paramètres démographiques des proies et pour avoir un suivi direct du comportement de prédation des loups, cette étude est unique en Europe par son approche focalisée à la fois sur les proies et sur les prédateurs.

Une pression de marquage considérable dans le Mercantour

Plus de 300 ongulés marqués et suivis individuellement au fil des ans...

Entre 2005 et 2011, 219 chamois, 45 chevreuils, 26 mouflons et 15 cerfs ont été capturés et équipés de colliers VHF avec détecteur de mortalité dans le site du Mercantour, afin de pouvoir déterminer les taux de survie par capture-marquage-recapture (CMR). Les nombres de cerfs et

mouflons marqués ont été trop faibles pour conduire cette analyse, mais les taux de survie des chamois et chevreuils ont pu être estimés (§ suivant). Nous nous sommes concentrés dans cette étude sur la survie adulte, puisque ce sont les variations de ce paramètre qui ont la plus grande influence sur les fluctuations du taux de croissance des populations de grands herbivores.

... et 4 loups équipés de colliers GPS pour suivre la prédation en direct

En parallèle du marquage des ongulés, 4 loups ont été capturés, par piégeage au sol ou télé-anesthésie depuis hélicoptère, et marqués à l'aide de colliers GPS/GSM équipés de capteurs de température et d'activité. Dans l'objectif de suivre les actes de prédation sur l'ensemble de l'année, chaque mois a été divisé en deux périodes égales de suivi intensif (une localisation toutes les 30 minutes la nuit + une localisation diurne) et léger (une localisation toutes les 6 heures). En phase de suivi intensif, les zones sur lesquelles les loups étaient restés plus d'une heure étaient visitées le lendemain matin, afin de repérer les actes de prédation au plus tôt après la mise à mort. L'ensemble de ces données (localisations + température et rythmes d'activité) fournissent en outre des informations spatio-temporelles qui permettent pour la première fois en France d'établir avec précision, sur la période de suivi, l'utilisation du territoire par une meute (zones de prédation, de repos, corridors de déplacements) et la nature des proies tuées.



© J.-P. Bergeon/ONCFS

▲ Biche équipée d'un collier VHF au sein d'une harde.

Un impact du loup différent sur la survie du chevreuil et du chamois

Pour le chevreuil, une mortalité accrue durant les hivers très enneigés

En ce qui concerne le chevreuil, les analyses ont été réalisées sur 42 et 46 individus respectivement dans le Mercantour et dans les Bauges. L'âge précis ne pouvant être déterminé chez le chevreuil à la capture, la survie a été estimée pour les adultes ($\geq$ à deux ans). Aucune différence entre sexes n'a été décelée, dans les deux sites. Dans le Mercantour, le meilleur modèle montre un taux de survie annuel variant en fonction de la rigueur hivernale (approximée par l'épaisseur de neige cumulée en avril). Dans les Bauges, bien que les conditions hivernales aient également montré une forte variabilité avec l'occurrence d'hivers très rudes, les chevreuils ont eu une survie constante chaque année, ne dépendant pas des conditions hivernales. Les résultats, synthétisés dans le **tableau 1**, indiquent que les chevreuils ont une survie similaire dans le Mercantour (avec loup) et dans les Bauges (sans loup) les années à hiver clément, mais souffrent d'une mortalité accrue dans le Mercantour les années à fort enneigement.

Pour le chamois, des taux de survie adulte équivalents entre sites avec et sans loups

Dans le cas du chamois, les analyses ont été réalisées entre 2005 et 2013 sur 130 femelles et 88 mâles dans le Mercantour, entre 1991 et 2012 sur 238 femelles et 84 mâles dans les Bauges. Notre échantillon ne nous permet pas d'avoir des estimations sur la classe d'âge des sénescents (> 12 ans) et nos résultats portent donc sur les juvéniles (1-2 ans), jeunes adultes (2-8 ans) et vieux adultes (8-12 ans).

Dans le Mercantour, sur la durée de l'étude (2005-2013), le modèle sélectionné indique une survie constante dans le temps, à l'exception d'une mortalité accrue en 2007-2008 et 2008-2009 quand une épidémie de kérato-conjonctivite a sévi, suivie d'un hiver extrêmement rude. Les résultats montrent que, en dehors de ces années exceptionnelles, les chamois ont une survie similaire dans les Bauges (sans loups) et dans le Mercantour (avec loups), au moins jusqu'à douze ans (**tableau 2**).

Une survie globalement pas meilleure en absence du loup...

Contrairement à ce qui pouvait être attendu de manière intuitive, chamois et chevreuils ne survivent globalement pas mieux en absence du loup que dans un site avec présence permanente d'une meute depuis plus de quinze ans.



▲ La louve L2 en cours d'anesthésie, équipée d'un collier GPS.

Les chevreuils souffrent d'une mortalité accrue en présence de loups uniquement les années à fort enneigement, suggérant une interaction entre prédation et conditions climatiques.

Les taux de survie des chamois sont similaires dans les deux situations, à l'exception de deux années pendant lesquelles un hiver rude a succédé à une épidémie de kérato-conjonctivite. Même si une interaction entre prédation et contexte environnemental défavorable n'est pas à exclure, elle semble cependant peu probable. En effet, en 2007-2008, la majorité des chamois marqués dont le cadavre a été retrouvé étaient clairement morts de maladie, et les taux de mortalité étaient similaires à ceux d'une population

d'isards subissant la même épidémie mais sans présence de loups (Crampe, 2008). En 2008-2009, hiver extrême dans les Alpes-du-Sud, l'accroissement de la mortalité que nous avons détecté a été moindre que ce qui a été observé dans d'autres populations sujettes à des conditions hivernales similaires (Rughetti *et al.*, 2011). Cela n'empêche pas que les loups aient pu profiter de l'affaiblissement des chamois ; mais dans ce cas, la prédation aura certainement été compensatoire (les loups ont tué des animaux qui seraient morts de toute façon).

L'analyse des comportements de prédation des loups équipés de colliers GPS permet de mieux comprendre les mécanismes en jeu derrière ces résultats.

Tableau 1 Taux de survie [IC 95 %] du chevreuil en présence (Mercantour) et en absence (Bauges) de loups.

	Mercantour (n = 42)	Bauges (n = 46)
Hivers « cléments »	0,90 [0,76-0,96]	0,92 [0,86-0,96]
Hivers enneigés	0,73 [0,62-0,82]	

Tableau 2 Taux de survie [IC 95 %] du chamois en présence (Mercantour) et absence (Bauges) de loups.

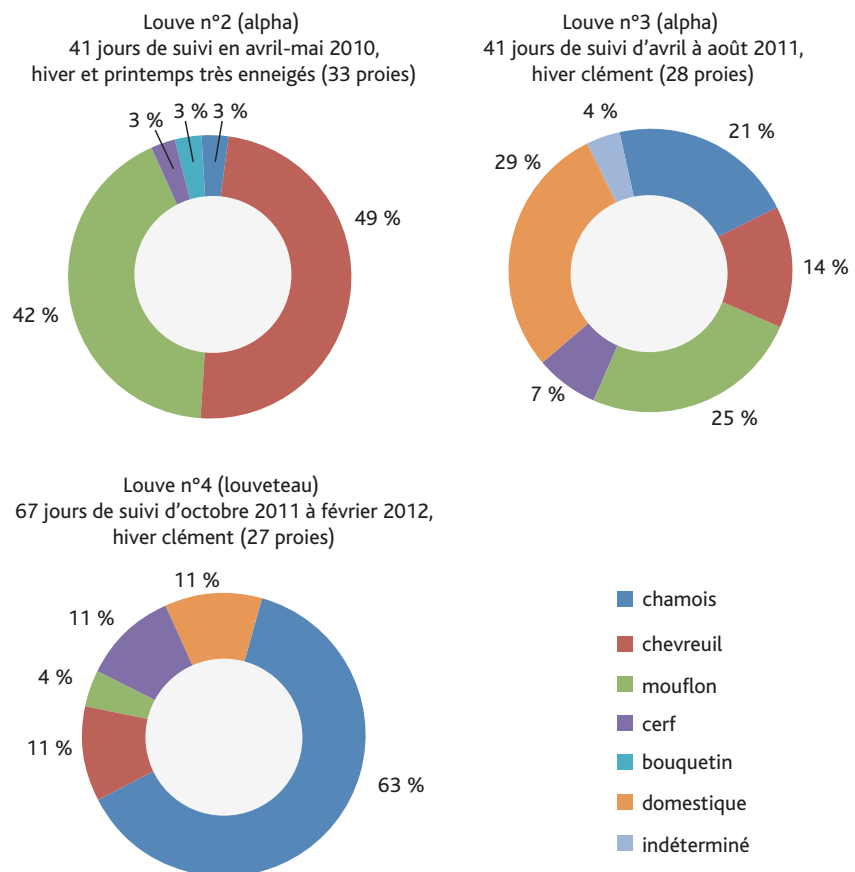
Estimations hors années à mortalité anormale liée à une épidémie de kérato-conjonctivite.

	Classe d'âge	Mercantour	Bauges
Femelles	1-8 ans	0,94 [0,90-0,96]	0,96 [0,93-0,97]
	8-12 ans	0,84 [0,75-0,90]	0,87 [0,83-0,91]
Mâles	1-2 ans	0,90 [0,74-0,97]	0,95 [0,67-0,99]
	2-12 ans	0,95 [0,91-0,97]	0,87 [0,82-0,91]

Une prédation opportuniste, dépendante des facteurs environnementaux et de la saison

Les actes de prédation de la meute ont pu être approchés finement grâce au suivi intensif et en temps réel des trois louves marquées en 2010 (L2), 2011 (L3) et 2012 (L4). Le suivi de la première louve marquée (L1), blessée et au comportement atypique (souvent seule et avec de longues périodes de repos), n'a permis aucune détection d'acte de prédation. Les données GPS obtenues au cours de phases de suivi intensif (une localisation/demi-heure pendant la nuit) ont permis de contrôler le matin même tous les actes de prédation ayant eu lieu la nuit précédente, pour déterminer l'espèce, le sexe et la classe d'âge des animaux tués. Les colliers avaient été programmés afin de pouvoir suivre le comportement de prédation au cours de périodes réparties tout au long de l'année, mais nous avons malheureusement « perdu » prématurément les trois louves marquées : mort à l'automne des deux premières (accidentelle pour L2, braconnage pour L3) et dispersion en dehors du site d'étude de L4 en fin d'hiver. Toutes trois ont cependant pu être suivies au cours de périodes contrastées en termes de saisons et de conditions climatiques, et les données récoltées ont mis en évidence des régimes alimentaires très différents (figure 1) :

Figure 1 Répartition des proies tuées lors du suivi d'un des membres de la meute de loups de Haute-Tinée en 2010, 2011 et 2012.



▲ Suivi télémétrique (survie/mortalité) des ongulés équipés de VHF.

© J.-P. Bergeon/ONCFS

- L2, louve alpha reproductrice, a été suivie de manière intensive pendant 41 nuits entre avril et mai 2010. L'enneigement très important cet hiver/printemps a rendu le chevreuil plus vulnérable à la prédation (16 chevreuils tués et 1 seul chamois sur 33 proies retrouvées). Le mouflon a également représenté une part importante des proies, principalement les agneaux au moment du pic des naissances ;

- L3, qui a remplacé L2 en tant que femelle alpha reproductrice, a aussi été suivie pendant 41 nuits, d'avril à août 2011. Cette année-là, l'hiver a été plus clément et la neige avait entièrement disparu dès le mois d'avril. Chevreuils et chamois représentent alors une part similaire du régime alimentaire (6 chamois et 4 chevreuils sur 28 proies retrouvées). Comme l'année précédente, les agneaux de mouflons ont constitué une part importante des proies en avril. Les moutons représentent une part non négligeable du régime alimentaire de la meute en été ;

- L4, jeune de l'année dont la mère (L3) est morte quelques semaines auparavant, a été suivie pendant 67 nuits, de mi-octobre 2011 à mi-février 2012. Ces données hivernales complètent celles des autres louves (printemps et été). Cet hiver était clément et dans ces conditions, plus de 60 % des actes de prédation se sont portés sur la seule

espèce chamois. Cette jeune femelle a été suivie pendant une phase de déstructuration sociale de la meute (louve alpha branconnée). Elle a régulièrement été observée sur des actions de charognage, ce qui explique le faible nombre de proies retrouvées ($n = 27$) par rapport au nombre de jours du suivi, comparé aux deux autres louves (figure 1).

La vulnérabilité et l'abondance des proies mises à profit...

Un enseignement fort de ce suivi est que le loup est opportuniste et construit son régime alimentaire de façon à tirer parti de la vulnérabilité et de l'abondance de différents types de proies : agneaux de mouflon au printemps, chevreuils sur fort manteau neigeux, moutons lorsqu'ils sont à proximité...

Le fait que le chevreuil ait constitué une grande part du régime alimentaire de la meute au cours du printemps très enneigé confirme les résultats obtenus sur la survie. Chez cette espèce, conditions climatiques et prédation interagissent pour impacter la survie : la présence du loup ne diminue la survie moyenne des adultes que lorsque les hivers sont très enneigés. Moins adapté au milieu de montagne que le chamois, les

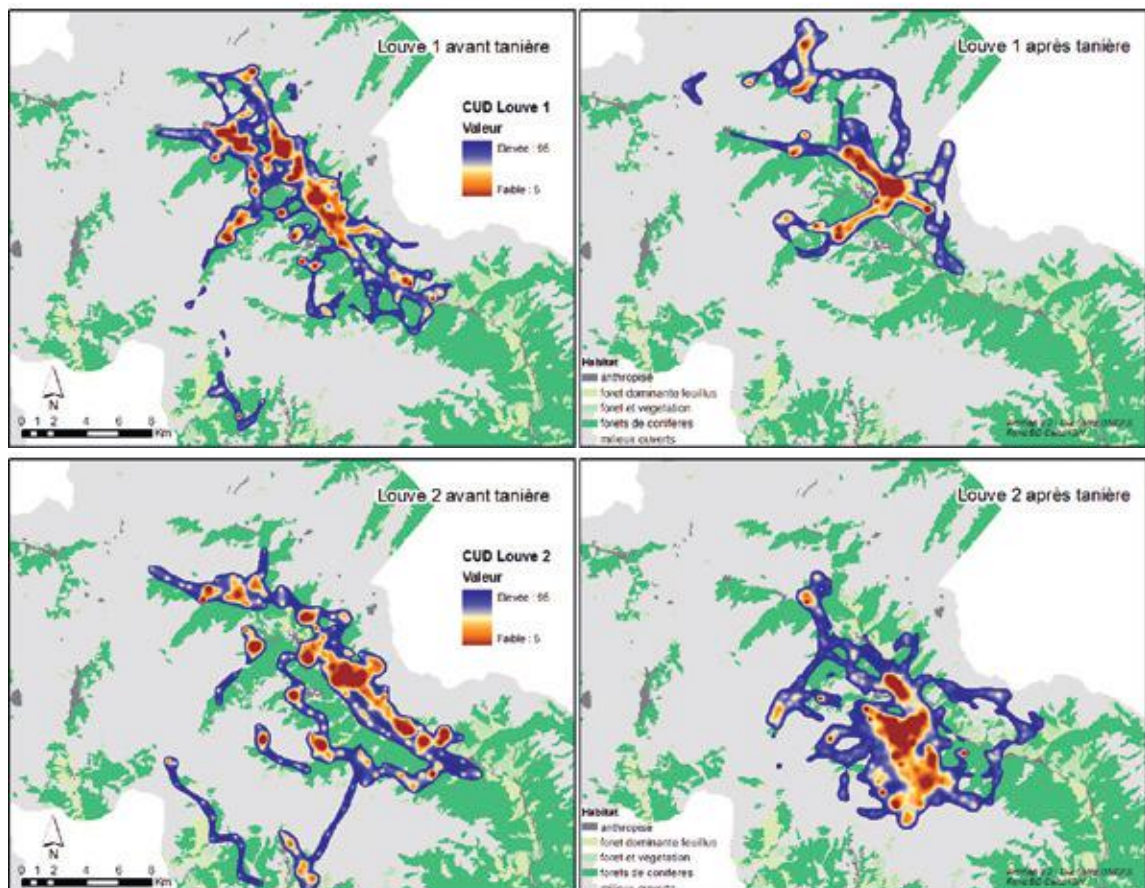
conditions hivernales difficiles rendent le chevreuil très vulnérable à la prédation : il constitue peu de réserves de graisse et voit sa condition physique rapidement détériorée en cas de raréfaction des ressources, comme c'est le cas sous fort couvert neigeux. Il est en outre physiquement vite entravé par la neige, qui limite fortement ses capacités de fuite. Profitant de cette vulnérabilité, les loups accentuent alors la prédation sur cette espèce, au point de diminuer la survie moyenne de la population. Ces résultats rejoignent ceux trouvés par Delgiudice *et al.* (2002) sur le cerf de Virginie.

La possibilité d'interaction entre l'épisode de kérato-conjonctivite, qui a affecté la survie des chamois du Mercantour, et la prédation n'a pas pu être investiguée en l'absence de loup équipé de GPS cette année-là.

Une pression de prédation hétérogène au sein du domaine vital de la meute

L'analyse spatiale des données issues des colliers GPS, hors période d'entrée en tanière, a permis de cartographier précisément les zones les plus fréquentées par les loups. Grâce à de nouvelles méthodes, qui permettent de prendre en compte non seulement la distribution des points dans l'espace,

Figure 2 Domaine vital des louves L2 (louve 1) et L3 (louve 2) et intensité d'utilisation du territoire déterminés à partir des données de localisation GPS.



mais aussi leur enchaînement dans le temps, la mesure de l'utilisation du milieu a pu être décomposée en 1) la fréquence de passage et 2) le temps de résidence de l'animal en un endroit donné. Ces résultats, couplés aux données de température et d'activité du collier, permettent de mettre en évidence des noyaux de zones de chasse interconnectés par des corridors de passage des loups (Houstin, 2012 – *figure 2*). Chez les deux louves pour lesquelles l'ensemble des données est disponible (nous ne disposons pas des données « activité » de la dernière louve car son collier n'a pas pu être récupéré), les zones correspondant à une activité de chasse ont été concentrées dans la zone cœur du domaine vital (*figure 2*). En conséquence, la grande majorité (> 70 %) des actes de prédation que nous avons détectés a lieu au cœur du territoire de la meute, suggérant que la pression de prédation sur les ongulés vivant sur ce territoire n'est pas homogène. Ce résultat implique qu'il pourrait y avoir une spatialisation de l'impact de la prédation au sein du territoire d'une meute. Si cette hypothèse se confirmait, les ongulés vivant au sein des noyaux de chasse de la meute auraient potentiellement plus de risques de mourir sous la dent des loups que ceux vivant en périphérie. Ceci reste à être vérifié par un suivi annuel des loups, en parallèle d'un suivi d'ongulés marqués à la fois au cœur et en périphérie du territoire de la meute.

Vers de nouvelles pistes de recherche...

L'étude menée en Haute-Tinée a fourni des résultats précieux sur le comportement alimentaire opportuniste du loup, sur l'influence très faible de la prédation sur la survie du chamois et sur son impact variant en fonction des conditions climatiques sur la survie du chevreuil. Mais ces résultats soulèvent de nouvelles questions et nécessitent d'être approfondis pour aboutir à une compréhension fine de l'impact de la prédation par le loup sur la répartition et la dynamique spatiales des proies, afin de pouvoir appliquer ces enseignements à la gestion.

La poursuite de cette étude sur un nouveau site, où chasse et prédation interagissent, où cerfs et mouflons pourront également être suivis, où le recul temporel permettra de prendre en compte la variabilité environnementale et où la spatialisation de la prédation au sein du territoire de la meute sera appréhendée, devrait nous permettre d'approfondir la compréhension du fonctionnement des écosystèmes alpins en présence de loups et de proposer des modifications éventuelles des modes de gestion des espèces dans leur milieu. ●



▲ Carcasses de chamois et de chevreuil retrouvées le jour suivant la nuit de la prédation, grâce aux localisations GPS d'un loup appartenant à la meute suivie.

© J.-P. Bergeon/ONCFS



© J.-A. Esmiol/ONF Bayons

Quel impact des prédateurs sur la vigilance des ongulés de montagne ?

Cas du chamois et du mouflon



© Kempf

▲ L'histoire se finira bien pour ce chamois, même si, visiblement, il n'avait pas identifié le prédateur le plus dangereux pour lui...

Les grands mammifères herbivores ont développé un grand nombre de réponses comportementales afin d'éviter le risque de prédation, comme des modifications de la taille de groupe, la retraite dans des zones refuges, une réduction de l'activité ou une augmentation de la vigilance. Ces comportements anti-prédateurs sont coûteux en énergie. Les zones refuges, par exemple, sont généralement pauvres en ressources alimentaires (e.g. Benhaïem *et al.* (2008) sur le chevreuil) et le temps consacré à la vigilance se fait au détriment de l'alimentation (Lima & Dill, 1990); ce qui peut induire un ralentissement de la croissance, une diminution du succès de reproduction ou une augmentation du risque de mortalité. Ces effets indirects sont maintenant connus pour contribuer de manière importante à l'impact global de la prédation sur la dynamique des populations de grands herbivores (Creel & Christianson, 2008). Étudier comment les proies ajustent leur comportement de vigilance au risque

Un prédateur impacte la démographie de ses proies par les effets directs de la prédation (mort de la proie), mais aussi par des effets indirects liés aux dépenses énergétiques que les proies subissent pour échapper à la prédation. Dans l'objectif d'avoir une compréhension globale de la relation prédateur-proies, une étude a été mise en place dans le cadre du PPP sur le comportement de vigilance des chamois et des mouflons, en comparant des situations de pression de prédation par le loup très contrastées.

de prédation est par conséquent important pour pouvoir comprendre l'influence globale des prédateurs sur les populations de proies.

La vigilance étant coûteuse, le temps alloué à cette activité par un individu doit prendre en compte à la fois le risque réel de prédation et la capacité de l'individu à supporter le coût d'une vigilance accrue, dans un rapport coût/bénéfice. En effet, de

nombreuses études ont montré que le niveau de vigilance dépendait à la fois de l'intensité de la prédation et des caractéristiques individuelles des proies. Ainsi, les femelles suittées dont le jeune est très vulnérable à la prédation sont souvent plus vigilantes que leurs congénères (e.g. Childress & Lung, 2003). De même, l'espèce la plus vulnérable est plus vigilante que les autres dans des systèmes plurispécifiques (Hunter & Skinner,

1998 ; Landré *et al.*, 2001). Par ailleurs, les individus vivant en absence de prédateurs sont moins vigilants que ceux de la même espèce soumis à la prédation (Reimers *et al.*, 2011). Enfin, lorsque la pression de prédation varie dans le temps, les proies augmentent leur vigilance uniquement pendant la période dangereuse (Benhaïem *et al.*, 2008 ; Benoist *et al.*, 2013). Dans certains cas en revanche, les animaux n'augmentent pas leur niveau de vigilance face à un risque de prédation élevé, car ils sont dans l'impossibilité de supporter les coûts liés à une diminution du temps passé en alimentation (Winnie & Creel, 2007).

Chamois et mouflons dans des situations de prédation très contrastées

Dans le cadre du PPP, nous avons étudié comment chamois et mouflons ajustaient leur niveau de vigilance en profitant des situations de prédation très différentes qui règnent dans le Mercantour et dans les Bauges.

Dans le Mercantour, les deux espèces doivent faire face à la prédation par le loup ; en revanche, vivant majoritairement en zone cœur du Parc national, elles sont

soumises à une pression de chasse limitée. À l'inverse, dans les Bauges, elles sont toutes deux chassées assez intensivement, mais soumises à une prédation lupine faible ou inexistante (incursion d'un seul loup au cours des hivers 2005-2006 et 2006-2007).

Pour tirer un avantage maximal de ces situations contrastées, nous avons observé le comportement d'individus des deux espèces dans les deux sites au cours de différentes périodes, ce qui nous a permis d'accentuer encore le contraste de prédation. Les observations ont été conduites au printemps (2005-2007) et en saison de chasse (2011) dans les Bauges, pour comprendre comment les individus ajustaient le temps passé en vigilance à une variation saisonnière du risque de prédation par la chasse. Dans le Mercantour, ces observations ont été menées sur deux périodes et deux sites présentant une différence notable d'intensité de prédation par le loup. En 1995-1997, en phase de recolonisation des loups (période 1), nous avons comparé deux sites avec des pressions de prédation différentes : un site (Haute-Tinée) avec seulement incursion de un ou deux loups (période 1 – prédation faible) et un site (Vésubie) où une meute de 7-8 loups venait de s'installer (période 1 – prédation forte). En 2005-2007 (période 2), nous avons

récolté des données en Haute-Tinée, quand les loups étaient installés en meute de deux à cinq individus depuis sept-dix ans (période 2 – prédation forte).

En ce qui concerne la variabilité de l'intensité du risque de prédation par le loup entre espèces/individus du même site, dans le Mercantour les mouflons ont été fortement sélectionnés par le loup à son arrivée et ont alors subi une pression de prédation plus forte que les chamois (Espuno *et al.*, 2004). Dans les Bauges, la pression de chasse est restée similaire pendant toute la durée de l'étude sur chamois et mouflons, mais avec un historique de sélection des chamois mâles, qui ont donc longtemps fait face au risque de prédation par la chasse le plus élevé.

Une pression d'observation considérable

Les relevés ont consisté à observer un individu actif (*i.e.* non couché) en continu pendant dix minutes, afin de tester si le niveau de vigilance des chamois et des mouflons variait en fonction des sites/périodes, et si les deux espèces avaient des réponses similaires. La taille de groupe est connue pour modifier le temps passé par un individu en vigilance (*e.g.* Elgar, 1989) et il a été tenu



© G. Millischer/PNM

▲ D'après les observations faites dans le Mercantour, la vigilance des ongulés sauvages augmente avec l'intensité de la présence du loup.

compte de ce facteur. Cependant, nous avons choisi de ne pas présenter les résultats concernant cette variable, afin de nous concentrer sur la réponse des deux espèces au risque de prédation.

Dans les Bauges, les observations ont porté sur 250 chamois et 41 mouflons au printemps et 161 chamois en saison de chasse. Dans le Mercantour, 348 chamois et 668 mouflons ont été observés en période 1 – prédation faible, 120 et 272 respectivement en période 1 – prédation forte, 440 et 71 en période 2 – prédation forte. Les mouflons étaient beaucoup moins nombreux que les chamois dans les Bauges et dans le Mercantour en 2005-2007, expliquant pourquoi nous avons obtenu moins d'observations sur cette espèce. Trop peu de mouflons ont pu être observés en période de chasse dans les Bauges pour être intégrés dans l'analyse.

Un ajustement apparent de la vigilance au risque de prédation...

Le cas des chamois et des mouflons face au loup dans le Mercantour

Les chamois et les mouflons ont montré des niveaux de vigilance très différents entre les trois situations de pression de prédation dans le Mercantour.

En Haute-Tinée, ils se sont montrés bien plus vigilants en 2005-2007, quand une meute de loups était installée depuis plus de sept ans (forte pression de prédation) qu'en 1995-1997, quand seulement un ou deux loups visitaient le site (faible pression de prédation). En Vésubie, en 1995-1997, quand les ongulés faisaient face à une pression de prédation forte mais récente (premières années d'installation d'une meute de sept-huit loups), les deux espèces avaient un niveau de vigilance supérieur à celui des animaux vivant sous un risque de prédation faible (Haute-Tinée en 1995-1997), mais inférieur à celui des animaux confrontés à la présence durable d'une meute (Haute-Tinée en 2005-2007), pourtant de plus faible taille (*figure 1*).

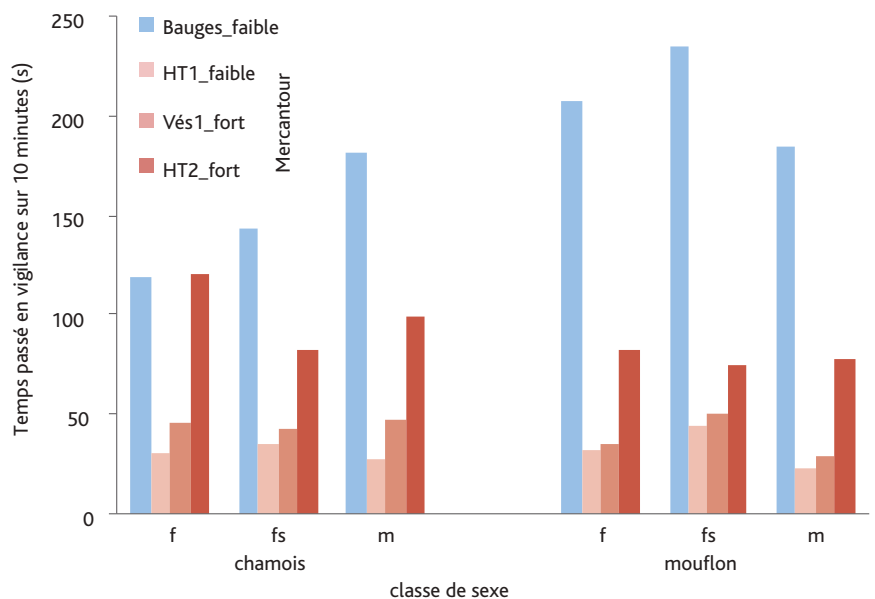
Ces résultats suggèrent, d'une part, que les ongulés augmentent le temps alloué à la vigilance avec le risque de prédation et que des individus naïfs sont capables d'ajuster rapidement leur comportement face à une nouvelle menace. Des études sur l'impala et le gnou après la réintroduction de lions et de guépards en Afrique du Sud (Hunter & Skinner, 1998), ou sur le cerf et le bison après recolonisation par le loup dans le Parc national de Yellowstone aux États-Unis (Laundré *et al.*, 2001), ont montré des résultats similaires. D'autre part, il semble que la durée d'exposition des proies à la présence du prédateur puisse influencer leur niveau

de vigilance. Même si elles répondent immédiatement à l'arrivée d'un prédateur en augmentant le temps passé en vigilance (résultats de la période 1), il se peut qu'il existe une phase d'apprentissage au cours de laquelle elles ajustent leur comportement (*cf.* Laundré *et al.* (2001) pour des résultats similaires). Il est également possible que les proies perçoivent un niveau de risque plus élevé dans les situations où elles cohabitent depuis longtemps avec le prédateur.

Le cas des chamois femelles face à la chasse dans les Bauges

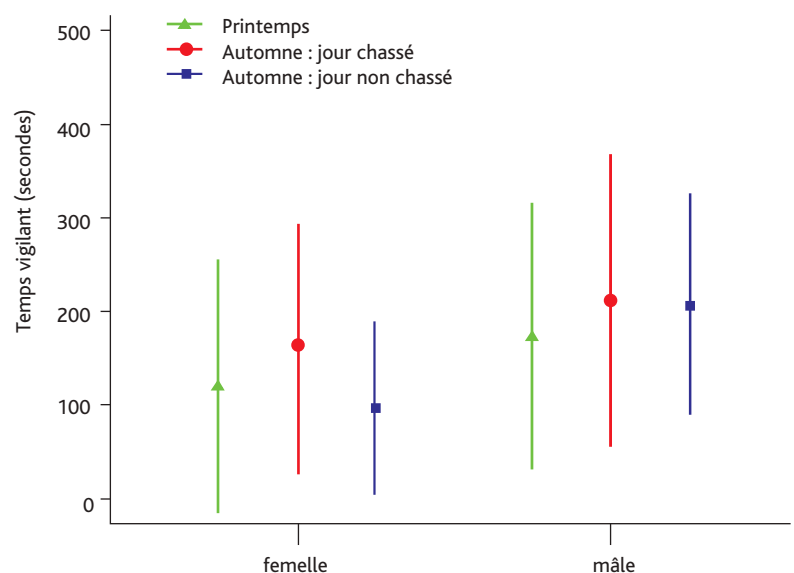
Les chamois femelles ont passé plus de temps en vigilance les jours chassés comparativement aux jours non chassés (*figure 2*) et au printemps (hors saison de chasse). Ce résultat est conforme à ce qui était attendu, sous l'hypothèse que les individus ajustent leur comportement anti-prédateur à une échelle temporelle fine.

Figure 1 Temps passé en vigilance (corrige pour la taille de groupe) par chamois et mouflons dans différentes situations de prédation.



Bauges_faible : peu de loups (présence d'un individu au cours de deux hivers durant la période d'étude), mais chasse et tourisme importants.
 Mercantour : chasse et tourisme modérés, présence de loups d'intensité variable. HT1_faible : présence récente de loups isolés (Haute-Tinée 1995-1997) ; Vés1_fort : présence récente de meute (7-8 individus - Vésubie 1995-1997) ; HT2_fort : présence durable de meute (2 à 5 individus - Haute-Tinée 2005-2007) ;
 F : femelles non suivies ; fs : femelles suivies ; m : mâles.

Figure 2 Temps passé en vigilance (corrige pour la taille de groupe) par les chamois mâles et femelles au printemps et à l'automne pendant les jours chassés et non chassés dans les Bauges.





▲ Bien que plus vulnérables face au loup, les mouflons sont apparus moins vigilants que les chamois, étonnamment...

Le cas des chamois mâles face à la chasse dans les Bauges

Dans les Bauges, en matière de chasse du chamois, les mâles ont longtemps été tirés préférentiellement. C'est pourquoi ils montrent un niveau de vigilance supérieur à celui des femelles, en accord avec l'hypothèse selon laquelle au sein d'une espèce, les individus les plus vulnérables doivent être les plus vigilants (*figure 1*).

L'ensemble de ces résultats montre que les individus ajustent leur comportement de vigilance au risque de prédation auquel ils ont à faire face.

... Mais la réalité est plus complexe

Plusieurs autres résultats suggèrent cependant que l'ajustement de la vigilance au risque de prédation est un processus complexe, qui met en œuvre des caractéristiques individuelles liées aux contraintes physiologiques ou à l'environnement.

Des mouflons plus ciblés par les loups, mais moins vigilants que les chamois

Bien qu'ils aient été plus vulnérables à la prédation par le loup, notamment lors de la phase de recolonisation du prédateur, les mouflons ont montré un niveau de vigilance inférieur à celui du chamois dans le Mercantour (*figure 1*). Ce résultat est en contradiction avec ce qui a été observé dans plusieurs systèmes plurispécifiques, dans lesquels l'espèce la plus vulnérable à la prédation avait un niveau de vigilance supérieur (e.g. Laundré *et al.* (2001) sur le bison et le cerf, Périquet *et al.* (2012) sur l'impala et le zèbre, Crosmarty *et al.* (2012) sur l'impala, le grand koudou et l'hippopotame noir).

Des chamois mâles n'ajustant pas leur vigilance à la chasse

Contrairement aux femelles, les chamois mâles n'augmentent pas le temps passé en vigilance durant les jours de chasse dans les Bauges (*figure 2*) et ont montré un niveau

de vigilance élevé dans tous les cas (*figure 1*).

Des chamois et mouflons beaucoup plus vigilants en absence de loups

Contrairement à ce qu'on attendait, chamois et mouflons ont un niveau de vigilance moindre dans le Mercantour, alors qu'ils doivent faire face à la prédation par le loup tout au long de l'année, que dans les Bauges, où le risque de prédation par le loup est faible ou inexistant et où les animaux font face à un risque fort de « prédation » par la chasse uniquement durant un laps de temps limité dans l'année (*figure 1*).

Ces résultats surprenants reflètent le fait que le risque de prédation n'est pas le seul facteur qui détermine le comportement de vigilance des proies, mais que divers mécanismes interagissent pour structurer le comportement individuel de vigilance.

Un comportement structuré par un ensemble de mécanismes

La théorie de l'allocation des ressources

La théorie de l'allocation des ressources (Lima & Bednekoff, 1999) prédit que, lorsque la prédation varie au cours du temps au sein d'un système, les proies doivent allouer plus de temps à la vigilance pendant les périodes à haut risque, et au contraire maximiser l'alimentation pendant les périodes à faible risque. Dans le Mercantour, le loup étant un chasseur principalement nocturne, cette théorie prédit que les proies devraient être plus vigilantes la nuit et au contraire optimiser l'alimentation durant la journée. La chasse étant pratiquée de jour, l'inverse est attendu dans les Bauges. Nos observations ayant été conduites exclusivement pendant la journée, elles ont donc été probablement biaisées vers les périodes de faible risque dans le Mercantour et de fort risque dans les Bauges. Cela pourrait expliquer pourquoi les mouflons étaient moins vigilants que les chamois dans le Mercantour, et pourquoi les deux espèces étaient moins vigilantes dans le site avec loups que dans celui sans loup.

Cependant, cette théorie ne peut expliquer l'augmentation observée du niveau de vigilance avec l'intensité de la présence du loup dans le Mercantour, et, si la variation journalière de l'allocation à la vigilance en réponse à la variation de la pression de prédation peut expliquer une partie du comportement de vigilance, d'autres mécanismes entrent forcément en jeu.

Les contraintes physiologiques

Face au risque de prédation, les individus n'ont pas la même capacité à maintenir un haut niveau de vigilance au détriment de l'alimentation, et ceux qui sont en mauvaise condition physique sont souvent moins vigilants, bien que plus vulnérables à la prédation (Beale & Monaghan, 2004). Winnie & Creel (2008) ont montré par exemple que les cerfs mâles, bien que sélectionnés par les loups, allouaient très peu de temps à la vigilance par rapport aux femelles. Dans leur étude, les mâles étaient en très mauvaise condition physique et n'auraient pas pu supporter les coûts énergétiques liés à une forte allocation de temps à la vigilance au détriment de l'alimentation. Ils n'avaient donc pas d'autre choix que de maximiser le gain d'énergie pour éviter de mourir de faim, même si le risque de prédation en était accru.

Une contrainte énergétique de ce type pourrait expliquer pourquoi les mouflons sont moins vigilants que les chamois dans le Mercantour. Le mouflon étant plus gros que le chamois (d'environ 25 %), il a des besoins énergétiques absolus supérieurs, qui

peuvent engendrer des contraintes sur le temps passé à s'alimenter limitant la possibilité d'augmenter la vigilance. Ce patron n'est cependant pas observé dans les Bauges, où les mouflons sont plus vigilants que les chamois et bien plus vigilants que dans le Mercantour. La façon dont un individu ajuste le temps alloué à la vigilance en rapport avec celui dévolu à l'alimentation dépend de son état physiologique, lequel est largement déterminé par la qualité de son habitat. Nous ne disposons malheureusement d'aucunes données permettant de comparer la qualité de l'habitat entre Mercantour et Bauges ; mais il est possible que les différences de patron de vigilance soient en partie liées à des différences de contextes environnementaux.

La perception du risque

Un résultat très étonnant de notre étude est le fort niveau de vigilance montré par les chamois et les mouflons dans les Bauges, même en dehors de la période de chasse, quand les animaux ne font face à aucun risque de prédation par le loup. Les chamois mâles, longtemps tirés préférentiellement à la chasse, maintiennent un niveau de vigilance supérieur tout au long de l'année, suggérant qu'ils se « sentent en danger » en permanence. Situé entre Grenoble et Chambéry, le massif connaît une fréquentation touristique extrêmement forte tout au long de l'année, avec des randonneurs à pied, à VTT, à ski, à raquettes, ou des parapentistes sillonnant le site dans ses moindres





© P. Massit/ONCFS

◀ *Chez le chamois, les mâles ont montré un niveau de vigilance supérieur à celui des femelles tout au long de l'année là où ils sont chassés.*

recoins. En revanche, dans le Mercantour, la fréquentation touristique est principalement estivale et cantonnée aux chemins de randonnée. Au vu de nos résultats, il semble que le dérangement humain soit perçu comme un risque fort, face auquel les animaux adoptent un niveau de vigilance élevé.

Des pistes de travail à approfondir...

Bien que la vigilance soit un sujet d'étude privilégié par la communauté scientifique depuis plus de trente ans, elle reste compliquée à comprendre. Les patrons de vigilance sont le fruit de processus complexes qui dépendent non seulement du risque réel de prédation, mais aussi des caractéristiques

de l'habitat ou des attributs individuels. De nouvelles études contrôlant la disponibilité alimentaire, la qualité phénotypique des individus ou la variabilité spatio-temporelle du risque de prédation sont requises, pour approfondir notre compréhension de la réponse comportementale des proies face au risque de prédation.

Au vu de nos résultats obtenus dans les Bauges, il est nécessaire, maintenant qu'il est reconnu que les comportements anti-prédateurs ont un impact indirect considérable sur la démographie des proies, de prêter une attention forte à l'impact des perturbations humaines sur le comportement de vigilance des animaux sauvages, à une époque où les activités de pleine nature augmentent et se diversifient.

La poursuite de cette étude sur un nouveau site, où loups, chasseurs/chiens et onguilés seront équipés simultanément d'un système de localisation GPS, devra permettre d'appréhender la réponse des proies au risque de prédation à une échelle de temps et d'espace plus fine. L'éventuelle modification du rythme nyctéméral des proies en réponse à la prédation nocturne du loup pourra également être approchée, grâce aux données sur l'activité des animaux suivis qui seront fournies par les localisations GPS. ●

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement l'ensemble des agents du Service départemental ONCFS des Alpes-Maritimes, du Parc national du Mercantour, de la Fédération départementale des chasseurs des Alpes-Maritimes et de l'équipe technique ONCFS des Bauges, qui ont participé à ce programme. Nous remercions également les nombreux stagiaires et personnels temporaires ayant permis de collecter de précieuses informations, tant sur le Mercantour que sur les Bauges.

Enfin, tous nos remerciements à Per Ahlqvist et Ulf Grinde, l'équipe suédoise de la Station de recherche sur la faune sauvage de Grimsö, qui nous ont permis de capturer deux des louves suivies dans ce programme. ●



Bibliographie

- ▶ Beale, C.M. & Monaghan, P. 2004. Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Animal Behaviour* 68: 1065-1069.
- ▶ Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N. & Verheyden, H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour* 76: 611-618.
- ▶ Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.-M. & Blanchard, P. 2013. Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *Plos One* 8: 10.
- ▶ Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 1984. Tests of compensatory vs. additive hypothesis of mortality in mallards. *Ecology* 65:105-112.
- ▶ Childress, M.J. & Lung, M.A. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour* 66: 389-398.
- ▶ Crampe, J.-P. 2008. Kérato-conjonctivite de l'isard. L'épizootie de 2007-08 en vallée de Cauterets : modalités et conséquences démographiques. Rapport interne Parc National des Pyrénées.
- ▶ Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K. & Creel, M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86: 3387-3397.
- ▶ Creel, S. & Christianson, D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 194-201.
- ▶ Crosmarty, W.G., Makumbe, P., Cote, S.D. & Fritz, H. 2012. Vulnerability to predation and water constraints limit behavioural adjustments of ungulates in response to hunting risk. *Animal Behaviour* 83: 1367-1376.
- ▶ DelGiudice, G.D., Riggs, M.R., Joly, P. & Wei, P. 2002. Winter severity, survival, cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *The Journal of Wildlife Management* 66: 698-717.
- ▶ Elgar, M.A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds – a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64: 13-33.
- ▶ Espuno, N. 2004. Impact du loup (*Canis lupus*) sur les ongulés sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour. PhD, Univ. Montpellier II, France.
- ▶ Flühr, J. 2011. Analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup (*Canis lupus*) dans les Alpes françaises. Master 1 « Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité » Univ. Montpellier 2 / ONCFS, CNERA PAD.
- ▶ Houstin, A. 2012. Analyse spatiale de l'occupation territoriale de loups (*Canis lupus*) suivis par GPS. Rapport Diplôme d'Agronomie approfondie AgroParisTech / ONCFS, CNERA PAD.
- ▶ Hunter, L.T.B. & Skinner, J.D. 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: The role of predation pressure. *Behaviour* 135: 195-211.
- ▶ Laundré, J.W., Hernandez, L. & Altendorf, K.B. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- ▶ Lima, S.L. and Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- ▶ Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649-659.
- ▶ Périquet, S., Todd-Jones, L., Valeix, M., Stapelkamp, B., Elliot, N., Wijers, M., Pays, O., Fortin, D., Madzikanda, H., Fritz, H., Macdonald, D.W. & Loveridge, A.J. 2012. Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.
- ▶ Reimers, E., Lund, S. & Ergon, T. 2011. Vigilance and fright behaviour in the insular Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Canadian Journal of Zoology* 89: 753-764.
- ▶ Rughetti, M., Toigo, C., Von Hardenberg, A., Rocchia, E. & Festa-Bianchet, M. 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica* 56: 329-333.
- ▶ Vucetich, J.A., Smith, D.W. & Stahler, D.R. 2005. Influence of harvest, climate, and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004. *Oikos* 111: 259-270.
- ▶ White, P.J. & Garrott, R.A. 2005. Yellowstone's ungulates after wolves – expectations, realizations, and predictions. *Biological Conservation* 125: 141-152.
- ▶ Winnie, J. & Creel, S. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* 73: 215-225.

Évolution des populations de renards en France

Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013)

SANDRINE RUETTE¹, NICOLAS LIEURY^{2,3},
MICHEL ALBARET¹,
JEAN-PIERRE ARNAUDUC⁴,
SÉBASTIEN DEVILLARD²

¹ ONCFS, CNERA Prédateurs et animaux
déprédateurs – Gères.

² Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie
marine et continentale, Aix-Marseille Université,
Technopôle Arbois-Méditerranée – Aix-en-Provence.

³ Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive,
Université de Lyon 1, CNRS UMR 5558 – Villeurbanne.

⁴ Fédération nationale des chasseurs –
Issy-les-Moulineaux.

Une enquête nationale, réalisée en 2013 auprès des fédérations départementales des chasseurs, a permis de rassembler les suivis de renards par comptages nocturnes aux phares sur un ensemble de territoires français. Une analyse sur dix ans met en évidence une pente très légèrement positive des indices kilométriques d'abondance et une stabilité moyenne des densités de renards. Explications.

Une bonne participation à l'enquête

Les suivis des populations de renards par comptages nocturnes à l'aide de phares sont souvent utilisés comme des indicateurs de l'évolution des populations à l'échelle locale d'un territoire d'étude (Stahl, 1990a et b). En collaboration avec la Fédération nationale des chasseurs (FNC), une enquête nationale a été lancée en juillet 2013 auprès des FDC. Cette enquête avait pour objectif de rassembler des données de comptages nocturnes de renards sur un ensemble de territoires en France, afin d'estimer leur tendance d'évolution au niveau national. Au total, 54 FDC ont répondu à cette enquête (**carte 1**) et fourni des suivis sur 185 territoires différents.

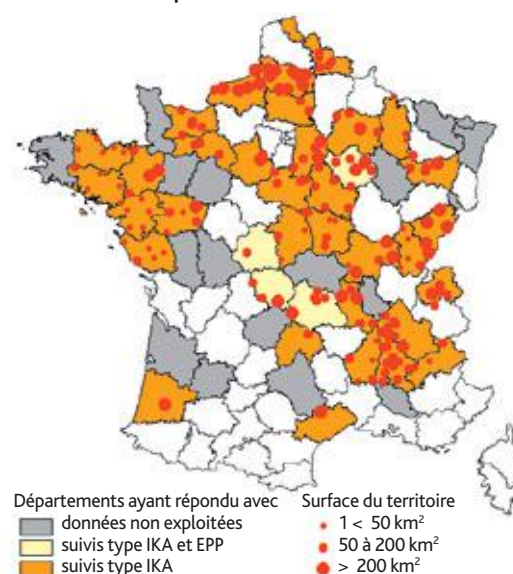
Nous avons sélectionné des territoires :

- clairement délimités géographiquement et/ou identifiés par leurs caractéristiques de gestion ;

- suivis pendant au moins cinq ans, et à la même saison ; pour la grande majorité des sites, les suivis ont eu lieu en hiver, de décembre à mars, et quelquefois jusqu'en avril-mai pour quelques zones d'altitude ;
- sur lesquels au moins deux répétitions (nuits) avaient été effectuées tous les ans ;
- sur lesquels les distances parcourues et éclairées étaient connues avec précision.

Deux méthodes pouvaient être utilisées : la méthode IKA (indice kilométrique d'abondance), pour laquelle les comptages sont réalisés le long de circuits ou tronçons, et la méthode EPP (échantillonnage par points avec projecteurs), pour laquelle les

Carte 1 Répartition des FDC ayant répondu à l'enquête et des territoires retenus.



comptages sont réalisés sur des points d'observation.

Des séries temporelles longues, remontant jusqu'à 1993 sur quelques territoires, ont été transmises mais n'ont pas été retenues dans leur totalité. Le nombre de territoires suivis a été suffisamment important pour caractériser la tendance d'évolution moyenne des populations sur ces territoires au cours des dix dernières années, soit entre 2004 et 2013 (en moyenne $125,5 \pm 37,6$ territoires suivis selon les années – [56-163]). Pour les suivis par IKA, 166 territoires remplissaient les conditions requises, répartis dans 38 départements (*carte 1*). Les suivis par EPP ont concerné 9 territoires, répartis dans 4 départements.

Des territoires et des efforts de comptage variés

Les territoires retenus sont très peu représentés dans le quart sud-ouest et dans le sud-est de la France (*carte 1*). Ils correspondent à des types de milieux très variés, qui peuvent être regroupés en quatre grandes catégories : les territoires à dominante de plaines cultivées ($n = 69$), les zones de polyculture-élevage ($n = 29$), les zones à dominante bocagère, comprenant les vignobles, les zones de maraîchage et des coteaux ($n = 41$), et les prairies et zones d'herbage, parfois en altitude ($n = 27$). La proportion de milieu boisé est très variable, allant de moins de 1 % à 81 % (en moyenne 28 ± 21 %). Ces territoires sont situés dans 121 régions agricoles différentes.

La surface moyenne des territoires est de 206 ± 371 km² ($n = 166$) et plus de la moitié d'entre eux ont une surface comprise entre 50 et 200 km² ($n = 85$), taille habituellement recommandée pour le suivi des populations de renards (Ruette, 2003). Trente-neuf territoires ont une surface plus petite (minimum 11 km²) et 42 une surface plus grande (maximum 3 910 km²).

La distance parcourue par comptage a été de 73 ± 86 km en moyenne ([5,34-594]). Globalement, elle est corrélée positivement à la surface du territoire. Le nombre de kilomètres prospectés par unité de surface est cependant plus élevé sur les territoires restreints (moins de 50 km² : $0,72 \pm 0,45$ km/km²) et plus faible sur les vastes territoires (plus de 200 km² : $0,32 \pm 0,30$ km/km²) par rapport aux territoires d'une surface de 50 à 200 km² ($0,59 \pm 0,48$ km/km²).

Tous ces éléments traduisent une grande variabilité des territoires, aussi bien dans leurs caractéristiques paysagères que concernant les surfaces et distances prospectées.

Des indices kilométriques stables depuis dix ans

L'IKA est en moyenne de $0,43 \pm 0,39$ renard/km parcouru sur les 166 territoires, avec de grandes variations d'un territoire à l'autre et d'une année à l'autre (*figure 1a*). Un modèle linéaire généralisé mixte a permis de tester l'évolution moyenne de l'IKA au cours des dix années, en prenant en compte la diversité des territoires suivis en termes de superficie (< 50 km², 50-200 km², > 200 km²). Malgré de fortes variations d'un territoire à l'autre, ce modèle montre une tendance positive à l'augmentation de l'IKA

Figure 1a Boîte de dispersion en violon de l'IKA par année sur les 166 territoires suivis.
Barre rouge : médiane ; boîte rouge : distribution comprenant 50 % des valeurs s'étendant du quartile 0,25 au quartile 0,75 ; boîte en violon en gris : répartition des données.

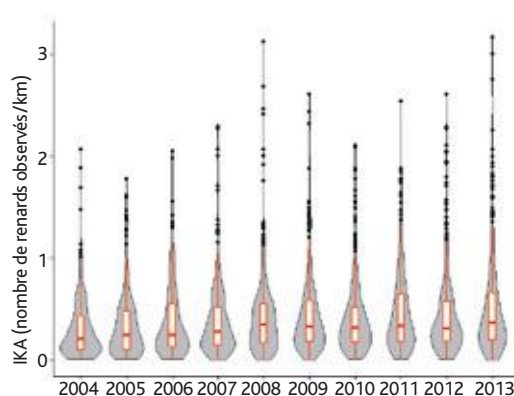
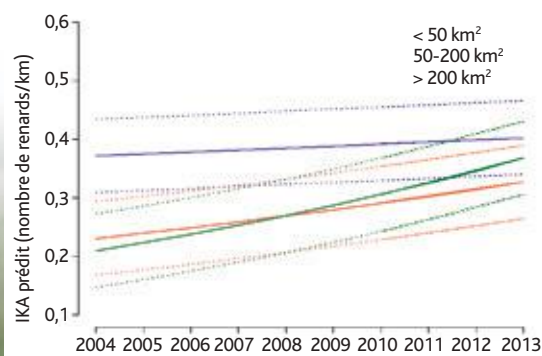


Figure 1b Évolution moyenne de l'IKA prédit par le modèle linéaire généralisé mixte retenu pour un parcours de 41 km (valeur médiane sur les 166 territoires) en fonction de la superficie du territoire.



▼ L'analyse révèle une tendance significative à l'augmentation très légère de l'IKA renard entre 2004 et 2013 sur les territoires de plus de 50 km².



entre 2004 et 2013, significative sur les territoires de plus de 50 km² ($< 0,001$) mais pas sur ceux de moins de 50 km² (*figure 1b*). L'augmentation estimée sur les territoires de plus de 50 km² reste néanmoins très faible sur dix ans.

Peut-on passer de l'IKA à des estimations de densités ?

Prise en compte de la détectabilité

La tendance précédemment estimée à partir de l'IKA ne peut pas être extrapolée directement en termes de densité de renards, car cet indice ne prend pas en compte la détectabilité des individus et il n'est pas obligatoirement proportionnel à la densité. Pour conclure à une tendance en termes de densités, il fallait donc d'abord vérifier que la détectabilité n'avait pas varié au cours du temps et qu'elle était similaire d'un territoire à l'autre. En effet, des modifications des milieux, des améliorations liées au matériel (phares plus puissants) ou des changements d'observateurs pourraient avoir rendu les observations de renards plus faciles au cours du temps. Enfin, il fallait vérifier que la proportionnalité de la relation entre l'indice IKA et la densité était la même pour toutes les densités de renards, car la détection pourrait être plus facile à forte densité.

Une étude menée dans les années 2000 avait permis d'estimer les densités en renards par la méthode *distance sampling* sur douze territoires en France (Ruet *et al.*, 2003). Cette méthode permet en effet d'estimer une densité D à partir de données de comptages nocturnes. Le principe est d'estimer la largeur effective de la bande éclairée (ESW) à partir des distances entre observateurs et renards, mesurées précisément à l'aide d'un télémètre. La densité D est directement reliée à l'IKA, selon la formule : $D = IKA / 2 * ESW$, au facteur $1/2 * ESW$ près. ESW traduit la détectabilité des renards sur un territoire. La méthode *distance sampling* nécessite un travail important sur le terrain et l'acquisition de matériel spécifique assez coûteux ; mais elle intègre explicitement la probabilité de détection des individus au calcul de densité.

À partir des données des années 2000 et en ajoutant les données plus récentes de territoires d'Ille-et-Vilaine (Lieury *et al.*, 2015 – *figure 2a*), nous avons utilisé une méthode récente de *multiple covariates distance sampling* associant des covariables, afin d'étudier la variabilité temporelle et spatiale de ESW sur les différents territoires. Ainsi, nous voulions vérifier que les variations des ESW entre territoires pouvaient être négligées ou expliquées par des facteurs paysagers mesurables, et que ces variations temporelles ne biaisaient pas la tendance estimée.



© P. Massit / ONCFS

▲ Les variations de détectabilité des renards entre territoires lors des comptages nocturnes aux phares sont faibles en valeur par rapport aux variations des IKA, justifiant l'utilisation de cette méthode pour estimer l'évolution des populations.

Figure 2a Localisation des quinze territoires suivis par *distance sampling*.

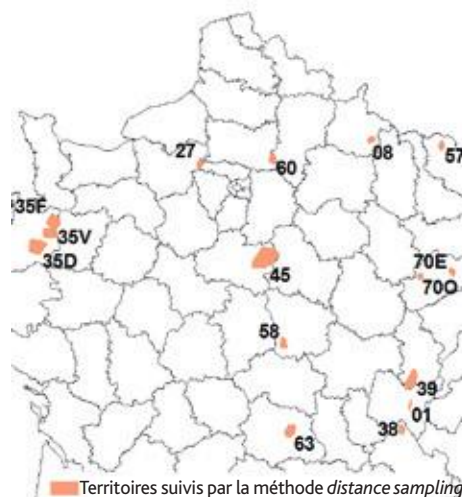
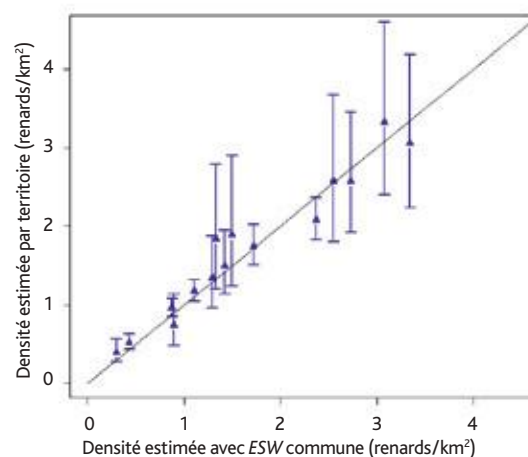


Figure 2b Comparaison des estimations de densités obtenues avec une ESW commune sur les quinze territoires étudiés aux estimations obtenues à partir d'une ESW propre à chaque territoire (IC 95 %).



Pour caractériser les territoires, nous avons étudié des variables du paysage qui pourraient influencer la valeur de la largeur effective de la bande éclairée. Deux groupes d'indices ont été construits pour chaque territoire : des indices de fragmentation forestière à partir des données « végétation » de la BD Topo (IGN), qui permet de prendre en compte les surfaces boisées (bois, haies et bosquets) d'une surface totale minimale de 500 m², et des indices traduisant le relief construits à partir de données de BD Alti 75 mètres (IGN). Les quinze territoires étudiés présentent de grandes variations de la proportion de surfaces boisées (8,2 à 55,9 %), mais également de la répartition de ces patchs boisés (nombre et taille moyenne), de la disponibilité en lisières (densité et longueur moyenne par patch) et de la distance moyenne au patch voisin le plus proche. En termes de relief, la pente moyenne varie entre 2 et 17,7 %, et les indices de relief, soit la mesure vectorielle de la rugosité du paysage (VRM d'après Sappington *et al.*, 2007) et l'indice de rugosité du paysage (TRI d'après Riley, 1999), varient respectivement de 0,1 à 5 et de 27 à 200.

Les analyses *distance sampling* permettent de retenir les points suivants :

- au sein d'un territoire, il n'y a pas de tendance mais des variations non statistiquement significatives de la détectabilité au cours du temps, ce qui justifie l'identification d'une tendance d'évolution sur les IKA ;
- entre les différents territoires, la probabilité de détecter des renards à longue distance varie significativement. Elle ne peut donc pas être considérée comme équivalente entre tous les territoires. De plus, aucune des variables environnementales testées n'a permis de rendre compte des variations de *ESW* entre les territoires. Ces différences sont donc à relier à d'autres facteurs qui influent sur la « visibilité » lors des comptages : des différences entre observateurs, des variations liées aux conditions climatiques (brumes et brouillards locaux), des différences de comportement des renards d'un territoire à l'autre ou une combinaison plus complexe de variables environnementales.

La meilleure solution pour estimer les densités serait d'estimer sur chaque territoire la largeur effective de la bande éclairée par la mise en place d'un protocole *distance sampling* pour une année. Les IKA réalisés les années suivantes pourraient alors être extrapolés, s'il n'y a pas de modification importante du paysage.

L'IKA est prépondérant pour l'estimation d'une densité

Néanmoins, les variations de détectabilité des renards entre territoires sont faibles en valeur par rapport aux variations des IKA. Un examen précis des gammes de variation des *ESW* sur les quinze territoires montre que plus de 80 % de la variance de l'estimation de la densité sont expliqués par l'IKA, celui-ci jouant donc un rôle prépondérant dans cette estimation. La comparaison des estimations de densités calculées, d'une part à partir d'une *ESW* commune, et d'autre part à partir d'une *ESW* propre à chaque territoire, permet de juger de l'erreur commise en ignorant les différences de détectabilité entre territoires (*figure 2b*). Elle montre que les écarts sont le plus souvent faibles, en moyenne $13\% \pm 11\%$, avec toutefois des écarts allant jusqu'à 20 à 38 % sur quatre territoires mais qui restent toujours dans

l'intervalle de confiance des estimations de densités. La relation entre l'IKA et la densité est donc approximativement proportionnelle.

Ainsi, en l'absence d'une estimation de la largeur effective de la bande éclairée pour chaque territoire, les IKA peuvent être extrapolés à des densités en utilisant l'estimation globale calculée sur les quinze territoires, soit *ESW* = 221 mètres (CV 4,8 % ; [201,4-242,5]). La gamme des IKA mesurés sur les territoires étudiés par *distance sampling* couvre la gamme des IKA observés sur les 166 territoires. À l'IKA moyen de 0,43 correspond une densité de 0,97 renard/km² environ. En 2013, 50 % des IKA étaient compris entre 0,20 et 0,66 avec un maximum de 2,99, soit une gamme de densités allant de 0,45 à 1,49 renard/km² et un maximum de 6,7.

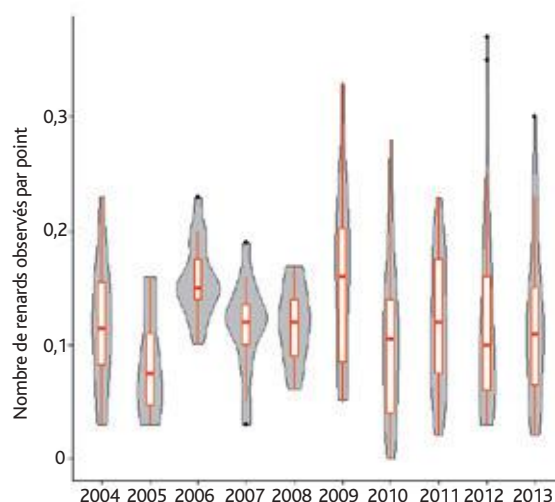
Les données et résultats pour les suivis par EPP sont présentés dans l'*encadré*.

► Encadré • Les territoires suivis par EPP

Sur les neuf territoires suivis par la méthode EPP, le taux de rencontre était en moyenne de $0,13 \pm 0,07$ renard par point. Cependant, aucune tendance significative n'est identifiée par l'analyse de ces données, comme l'illustrent les grandes variations observées d'une année à l'autre (*figure 3*).

La méthode *distance sampling par point transect* a été utilisée sur cinq territoires en France (Ain, Jura, Puy-de-Dôme et Aube). Les analyses conduisent à des résultats similaires à ceux obtenus avec des données le long de circuits ou tronçons. Ainsi, au sein d'un même territoire, les variations de la détectabilité au cours du temps semblent peu importantes ; mais entre les différents territoires, la probabilité de détecter des renards à longue distance varie. Par contre, la gamme de variation est plus importante que pour les données de type IKA et joue un rôle important dans l'estimation des densités. Il n'est donc pas possible d'extrapoler les taux de rencontre en densités à partir de ces données.

Figure 3 Boîte de dispersion en violon du taux de rencontre par année sur les neuf territoires suivis par EPP.



Les comptages nocturnes de renards, des indicateurs fiables de l'évolution des populations ?

Oui...

Notre étude montre que les suivis répétés des populations de renards par comptages nocturnes aux phares peuvent constituer de bons indicateurs de l'évolution des populations. En effet, nos analyses ont montré la faible variation de la distance de détection des renards dans le temps pour un territoire donné, justifiant l'utilisation des IKA comme indicateurs. Ainsi, les modifications des paysages au cours des dix dernières années, comme la réduction des haies et des zones de bocage, ne semblent pas avoir conduit à faire varier la détection des renards. Ce point mériterait cependant d'être vérifié sur un nombre plus important de territoires.

... mais avec des améliorations à envisager

Tout d'abord, la précision autour des IKA est corrélée au nombre de répétitions réalisées au cours d'une même année, et cette précision détermine la capacité à détecter une tendance. Dans notre cas, cette précision était en moyenne de 28 à 36 % sur les territoires suivis (coefficient de variation), avec des valeurs dépassant parfois les 100 %. À cause d'un nombre de répétitions souvent faible (pas plus de deux par an dans 34 % des territoires), la précision des IKA actuellement réalisés en France est assez faible. Cette précision pourrait être grandement

améliorée en augmentant le nombre de répétitions effectuées chaque hiver. Si cet effort supplémentaire peut paraître difficile, il pourrait en fait être envisagé après avoir rationalisé la surface des territoires suivis, la distance parcourue comme le nombre de parcours. Dans certains territoires, l'économie des coûts de suivi engendrée par cette standardisation pourrait être réallouée au nombre de répétitions. Pour rendre les résultats plus comparables, un protocole commun à un ensemble de territoires pourrait être proposé, précisant notamment la méthode d'échantillonnage, fixant la taille des territoires et un nombre de répétitions par année entre 3 et 6.

Ensuite, la détectabilité des renards à longue distance (*ESW*) semble varier sensiblement entre territoires, sans que nous n'ayons pu identifier de variables du paysage expliquant ces variations. La réalisation des comptages en période hivernale, lorsque la population ne concerne que des adultes, limite certaines variations dans l'activité et le comportement des renards. Néanmoins, d'autres facteurs peuvent induire des variations entre territoires, comme par exemple la pression de chasse et de piégeage, pouvant influencer sur le comportement de fuite ou de dissimulation d'individus. Pour les futurs suivis, il conviendrait de relever tous les éléments pouvant faire varier la détection (observateurs, conditions climatiques et météorologiques, habitats...) et de répéter au maximum les parcours dans les mêmes conditions d'observation.

Enfin, même si l'influence des variations d'*ESW* sur les estimations de densités semble modérée, l'extrapolation de l'IKA aux

densités en utilisant une estimation d'*ESW* commune à tous les territoires conduit à diminuer la précision des estimations, donc la capacité à détecter des tendances. Cette extrapolation nous semble utile pour évaluer la gamme de densités de renards observées en France, mais nous ne recommandons donc pas son utilisation pour étudier les tendances par site. Il est préférable d'appliquer un protocole distance sampling, au moins la première année du suivi, afin d'estimer la détectabilité sur le territoire.

Les densités de renards augmentent-elles en France ?

Les résultats précédents montrent que les IKA sont en moyenne stables, voire légèrement en augmentation, au cours des dix dernières années sur tout un ensemble de territoires répartis en France. Si l'on traduit ce résultat en termes de densité de renards en utilisant une *ESW* commune, cela correspond à une augmentation de 0,07 renard/km² par an. La petite taille de l'effet mis en évidence nous invite donc à conclure en faveur d'une stabilité moyenne des populations de renards depuis dix ans sur une bonne partie du pays, sans tendance importante à la hausse ou à la baisse. Cette stabilité moyenne autorise cependant l'existence de variations locales plus marquées, équitablement réparties entre baisse et croissance. L'absence d'informations concernant la pression de prélèvement exercée sur ces territoires ne permet pas d'interpréter plus avant ces résultats.

▼ Pour améliorer la précision des IKA, qui est assez faible en France, il faudrait pouvoir davantage répéter les opérations de comptages au cours de l'hiver.



Comprendre les variations des densités

À l'avenir, et sous réserve d'une amélioration de la standardisation des protocoles de suivi des populations de renard, il serait intéressant d'essayer de comprendre les causes à l'origine des variations de densités entre les territoires et au cours du temps et de corrélérer ces variations aux types d'habitats, à la disponibilité en nourriture et à la pression de prélèvement. Identifier des effets permettrait d'envisager de nouvelles pratiques de gestion. Tout particulièrement, les suivis de populations pourraient être utilisés afin de mesurer l'impact de la chasse et du

piégeage sur les densités de renards, étendant ainsi aux territoires des travaux précédemment réalisés à l'échelle des GIC (Lieury *et al.*, 2015). Dans le cas présent, il semble que l'augmentation des densités ait été plus marquée dans les territoires de plus grandes surfaces. Or, des niveaux de prélèvement importants n'induisent par toujours des baisses de densités, l'immigration compensant rapidement les prélèvements sur des territoires de 200 à 300 km² (Lieury *et al.*, 2015). Les suivis de population permettraient d'améliorer notre compréhension de ces phénomènes et donc la gestion de l'espèce sur le territoire français. ●

Bibliographie

- ▶ Lieury, N., Ruette, S., Devillard, S., Albaret, M., Drouyer, F., Baudoux, B. & Million, A. 2014. Compensatory immigration challenges predator control: an experimental evidence-based approach improves management. *Journal of Wildlife Management* DOI: 10.1002/jwmg.850.
- ▶ Riley, S.J., DeGloria, S.D. & Elliot, R. 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of sciences* 5(1-4): 23-27.
- ▶ Ruette, S., Stahl, P. & Albaret, M. 2003. Applying distance sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40:32-43.
- ▶ Ruette, S. 2003. Méthode de suivi des populations de renard : évaluations récentes et perspectives. *Rapport scientifique ONCFS 2002* : 64-66.
- ▶ Sappington, J.M., Longshore, K.M. & Thompson, D.B. 2007. Quantifying Landscape Ruggedness for Animal Habitat Analysis: A Case Study Using Bighorn Sheep in the Mojave Desert. *J. Wildl. Manag.* 71: 1419-1426. doi: 10.2193/2005-723.
- ▶ Stahl, P. 1990a. Suivi de l'abondance d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) par comptages nocturnes : évaluation de la méthode. *Gibier Faune Sauvage* 7 : 293-309.
- ▶ Stahl, P. 1990b. Variabilité et sensibilité d'un indice d'abondance obtenu par comptages nocturnes chez le renard (*Vulpes vulpes*). *Gibier Faune Sauvage* 7 : 311-323.

▼ À l'avenir, comprendre les causes des variations de densités entre territoires et au cours du temps pourrait permettre d'adapter la gestion de l'espèce.



Estimer la régression et la fragmentation des habitats favorables au lapin de garenne

Étude en région méditerranéenne

Outre l'impact récurrent des maladies virales, l'évolution des milieux a joué un rôle important dans le déclin global du lapin de garenne observé en France depuis plusieurs décennies. Les habitats qui lui sont favorables semblent en effet avoir globalement régressé et s'être fragmentés. Nous avons évalué l'ampleur de ce phénomène à l'échelle du département de l'Hérault sur la période 1990-2006, ainsi que le degré de fragmentation de quelques populations de lapins.

JÉRÔME LETTY, MATHILDE SELLIER,
FRANCIS BERGER, NICOLAS MATHEVET,
STÉPHANE MARCHANDEAU

ONCFS, CNERA Petite faune sédentaire de plaine.

Les populations du lapin de garenne affichent un déclin important depuis les années 1950, mais cette tendance lourde cache des situations disparates : des cas de quasi-extinction côtoient des pullulations locales. Ainsi, bien que d'intérêt patrimonial et en nette régression, le lapin de garenne peut être classé parmi les espèces nuisibles en raison des dégâts aux cultures qu'il commet par endroits.

Les principales causes de déclin du lapin sont l'évolution des habitats et l'impact récurrent des maladies virales (Myxomatose et RHD – Marchandea & Letty, 2008). En outre, ses populations ont souvent été fragilisées par un manque d'ajustement de la gestion cynégétique au déclin des effectifs. Depuis les années 1950, le paysage rural

a fortement évolué, en lien avec l'intensification de l'agriculture, ou à l'inverse la déprise agricole, et le développement de l'urbanisation. Ces évolutions, et leurs corollaires respectifs que sont la simplification des paysages ou leur fermeture, se sont traduites par une perte globale de la capacité d'accueil pour le lapin, qui affectionne les milieux diversifiés. Elles ont de plus contribué à fragmenter les habitats favorables et donc les populations elles-mêmes, les rendant ainsi démographiquement plus fragiles et instables, et plus sensibles aux épidémies.

Le but de notre étude était de mesurer l'évolution récente des milieux (1990-2006) à l'échelle d'un département (Hérault), et d'en estimer les conséquences possibles pour la viabilité et le fonctionnement des

populations de lapins. En complément, nous avons comparé le degré de fragmentation des habitats favorables à l'espèce dans différents secteurs de la région méditerranéenne, contrastés à la fois en termes de paysage et de niveau actuel de densité de population.

Modalités de zonage et d'étude de la structure spatiale des milieux

Les principes d'évaluation de la qualité des habitats pour le lapin

En nous inspirant d'une précédente analyse de zonage spécifique (Dutertre *et al.*, 2003), nous avons défini un indice de potentialité du milieu (capacité d'accueil) pour le

▼ Une vue de l'occupation du sol dans les collines du Biterrois et la plaine de l'Hérault : une mosaïque de cultures dominées par la vigne.



lapin, en combinant le type d'occupation du sol et sa structure physique. Le type d'occupation du sol (paysage) renseigne sur la nature des habitats et leur adéquation pour le lapin, alors que les caractéristiques physiques du sol déterminent les possibilités de creuser des terriers et donc le niveau d'abondance potentiel de l'espèce (Murray *et al.*, 2014). Enfin, le degré de fragmentation des habitats favorables détermine en grande partie la viabilité des populations de lapins.

Les types d'occupation du sol

Les données d'occupation du sol ont été extraites des couvertures 1990, 2000 et 2006

de la base CORINE Land Cover (CLC ; Union européenne – SOeS, CORINE Land Cover, 2006 ; seuil de description : 25 hectares). Les types CLC d'occupation du sol ont été classés en quatre niveaux de qualité de milieu pour le lapin (**tableau 1**). La classe « défavorable » correspond aux milieux totalement inhospitaliers pour cette espèce. La classe « peu favorable » regroupe des milieux, pour la plupart marginaux, pouvant l'accueillir en faible ou très faible densité ; certains d'entre eux peuvent toutefois constituer des lisières propices à la présence de zones de terriers, voire offrir des possibilités d'aménagements pour le lapin. La classe « favorable » regroupe essentiellement les zones de pelouse, y

compris celles des aéroports et des espaces de loisirs, qui peuvent localement permettre de développer les densités. Enfin, la classe « très favorable » regroupe la plupart des milieux agricoles pouvant accueillir des densités notables.

Une révision de la méthodologie CLC – intervenue en 2000 – ne permettant pas la comparaison directe des taux d'évolution de l'occupation du sol entre 1990 et 2006, nous avons examiné l'évolution des milieux sur les périodes successives 1990-2000 et 2000-2006. Si cette révision a pu modifier par endroits le type précis d'occupation du sol, cela n'a la plupart du temps pas changé la classe de qualité du milieu pour le lapin.

Tableau 1 Niveau de qualité du milieu pour le lapin en fonction du type d'occupation du sol et évolution de l'occupation du sol dans le département de l'Hérault entre 1990 et 2006.

Qualité du milieu pour le lapin	Type d'occupation du sol (CORINE Land Cover)	Évolution cumulée 1990-2000 2000-2006 (ha)	Surface 2006 (ha)
Défavorable	tissu urbain continu*, tissu urbain discontinu	+ 3 288	30 364
	zones industrielles et commerciales, zones portuaires*	+ 1 518	4 839
	extraction de matériaux, chantiers, décharges	+ 703	2 493
	roches nues*		227
	marais intérieurs*, marais salants*		2 108
	plans d'eau, cours et voies d'eau*, lagunes littorales, mers et océans*	+ 41	15 711
	TOTAL	+ 5 550	55 742 (9 %)
Peu favorable	réseaux routier et ferroviaire et espaces associés, espaces verts urbains*	+ 127	721
	forêts de conifères, forêts mélangées, forêts de feuillus	+ 3 012	161 201
	végétation sclérophylle, landes et broussailles, forêt et végétation arbustive en mutation	- 1 723	114 027
	zones incendiées	- 1 409	143
	végétation clairsemée*		4 115
	plages, dunes et sable*		843
	marais maritimes	- 95	5 865
	TOTAL	- 88	286 915 (46 %)
Favorable	équipements sportifs et de loisirs	+ 276	2 144
	aéroports*		402
	pelouses et pâturages naturels	- 1 709	26 455
	TOTAL	- 1 433	29 001 (5 %)
Très favorable	terres arables hors périmètres d'irrigation	+ 689	10 621
	vignobles	- 2 649	156 566
	vergers et petits fruits, oliveraies*	- 746	1 432
	systèmes culturels et parcellaires complexes	- 1 378	44 062
	surfaces essentiellement agricoles interrompues par des espaces naturels importants	+ 180	27 540
	prairies	- 125	11 549
	TOTAL	- 4 029	251 770 (40 %)

* Pas d'évolution de la surface entre 1990 et 2006.

Révision de la base CORINE Land Cover en 2000. Types non recensés dans l'Hérault : glaciers et neiges éternelles, tourbières, zones intertidales, estuaires (classe défavorable), rizières (classe peu favorable), territoires agro-forestiers, cultures annuelles associées aux cultures permanentes, périmètres irrigués en permanence (classe très favorable).

Les caractéristiques des sols

Les données sur les caractéristiques physiques des sols ont été extraites de la base de données européenne des sols (*European Soil Database V 2.0* ; seuil de description : 2 500 ha). Certaines bandes littorales n'étant pas prises en compte, la zone couverte dans l'Hérault par la base de données des sols (618 310 ha) est légèrement inférieure à celle de CORINE Land Cover (623 428 ha).

Nous avons retenu trois variables, qui semblent les plus déterminantes pour le lapin : le type de contrainte pour l'agriculture (sols pierreux, rocheux ou inondés), le niveau de profondeur des obstacles aux racines et le degré d'engorgement hydrique.

Ces différentes variables déterminent en grande partie la possibilité pour lui de creuser facilement des terriers et la durée d'utilisation de ceux-ci au cours de l'année, notamment durant la saison de reproduction (Berger *et al.*, 2004). En particulier, la profondeur des rabouillères creusées à l'extérieur des garennes varie de 20 à 70 cm (Rödel *et al.*, 2008). Ainsi, une profondeur de sol suffisante et un engorgement hydrique limité dans le temps sont supposés favoriser le potentiel de reproduction du lapin. Les types de sols ont été classés en trois niveaux de qualité pour l'espèce, en fonction de la plus forte contrainte rencontrée pour l'une des trois variables considérées (*tableau 2*).

L'estimation de la potentialité des habitats pour le lapin

Elle a été définie en combinant les critères de qualité de milieu et de sol, en considérant que les niveaux potentiels d'abondance sont surtout déterminés par les caractéristiques du sol (*tableau 3*). Ainsi, le niveau de potentialité « très importante », supposé correspondre aux zones exposées à des risques de pullulation locale, combine un milieu très favorable et un sol favorable. Les traitements géostatistiques ont été réalisés à l'aide du système d'information géographique QGIS 1.8.

Tableau 2 Niveau de qualité du sol pour le lapin en fonction de ses caractéristiques.

Qualité du sol pour le lapin	Caractéristiques du sol		
	Contrainte majeure ou secondaire pour l'agriculture (AGLIM1 et AGLIM2)	Classe de profondeur des obstacles aux racines (ROO)	Saturation en eau du sol (WR)*
Favorable	Pas de contrainte importante	À plus de 60 cm de profondeur (ROO ≤ 2)	Moins de 11 mois entre 0 et 40 cm de profondeur (WR ≤ 3)
Moyen	Sol pierreux diamètre des pierres > 7,5 cm (AGLIM = 3)	Entre 40 et 60 cm de profondeur (ROO = 3)	
Défavorable	Sol rocheux (AGLIM = 4) Sol inondé en permanence (AGLIM = 22)	À moins de 40 cm de profondeur (ROO ≥ 4)	Plus de 11 mois entre 0 et 40 cm de profondeur (WR = 4)

* WR = 1, moins de 3 mois entre 40 et 80 cm de profondeur, moins de 1 mois entre 0 et 40 cm (majorité des sols) ;
WR = 2, de 3 à 6 mois entre 40 et 80 cm de profondeur, moins de 1 mois entre 0 et 40 cm (certaines plaines alluviales) ;
WR = 3, plus de 6 mois entre 40 et 80 cm de profondeur, moins de 11 mois entre 0 et 40 cm (zones littorales) ;
WR = 4, zones humides ou glaciaires non présentes en région méditerranéenne.

▼ Les caractéristiques du sol déterminent la possibilité de creuser des terriers et les niveaux potentiels d'abondance du lapin.



© D. Maillard/ONCFS

L'étude de la structure spatiale de l'habitat

Les niveaux de potentialité pour le lapin ont été regroupés en deux classes de présence potentielle : « quasi-absence » (« nulle » et « faible ») vs « présence » (« importante » et « très importante ») – (**tableau 3**). Plusieurs indices paysagers ont été calculés à l'aide du logiciel FRAGSTATS 4.1 pour caractériser la structure spatiale des zones de présence potentielle du lapin : la proportion globale de territoire favorable (PLAND), le nombre de patches ou « îlots » de territoire favorable (NP), la densité de patches favorables (PD) - indicateur du degré de fragmentation - et la fraction correspondant au plus grand patch favorable (LPI). En complément, nous avons estimé le degré de connectivité entre les patches favorables au

lapin à l'aide du logiciel Conefor Sensinode 2.6 (**encadré**). La probabilité de connectivité (PC) correspond à la probabilité que deux individus d'une même zone puissent se rencontrer et fréquentent effectivement des patches interconnectés, soit par dispersion directe entre deux patches assez proches, soit via un patch intermédiaire si la distance entre les patches est supérieure au rayon de dispersion de l'espèce. Le lapin ne dispersant que très rarement au-delà d'1 km (Marchandeu et al., 2002 ; Letty et al., 2006), la probabilité de dispersion directe entre deux patches est supposée diminuer rapidement : $p = 0,5$ à 250 m ; $p = 0,25$ à 500 m ; $p = 0,0625$ à 1000 m. L'indice de connectivité globale du paysage EC(PC) évalue la surface équivalant aux patches favorables effectivement interconnectés.

Résultats

Une dégradation insidieuse des habitats du lapin à l'échelle départementale

On constate que la surface des territoires artificialisés, a priori très défavorables au lapin, a augmenté de plus de 5 000 ha sur l'ensemble du département de l'Hérault de 1990 à 2006, principalement au détriment des territoires agricoles, mais aussi de certains milieux semi-naturels (**tableau 1**). On note ainsi la perte de 2 649 ha de vignobles et de 1 378 ha de systèmes culturaux complexes, en grande partie transformés en territoires artificialisés, principalement en tissu urbain ou en zones industrielles et commerciales. Au total, cela constitue une perte

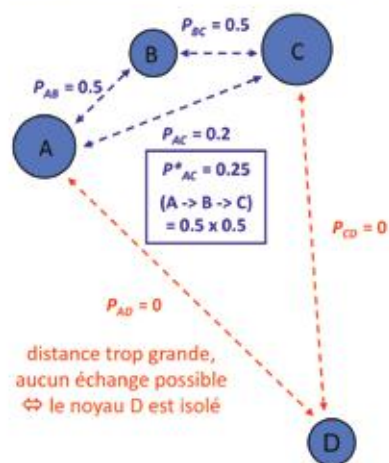
Tableau 3 Niveau de potentialité du milieu pour le lapin déduit de l'occupation et des caractéristiques du sol et évolution de cette potentialité dans le département de l'Hérault entre 1990 et 2006.

Qualité du milieu	Qualité du sol	Potentialité pour le lapin	Évolution 1990-2006 (hectares)	Surface 2006 (hectares)
Très favorable	Favorable	Très importante*	- 1 551	61 499 (10 %)
	Moyen Défavorable	Importante*	- 5 049	199 992 (32 %)
Favorable	Favorable Moyen			
	Défavorable	Faible**	+ 620	303 986 (49 %)
Peu favorable	Favorable Moyen Défavorable			
Défavorable	Favorable Moyen Défavorable	Nulle**	+ 5 980	52 833 (9 %)

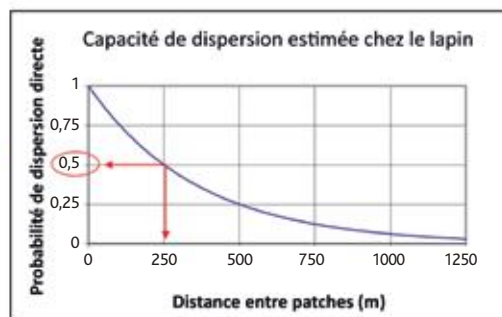
Classes de présence potentielle du lapin : « Présence » (*) ; « Quasi-absence » (**).

► Encadré • Estimer la connectivité d'une population fragmentée (logiciel Conefor Sensinode 2.6)

Les noyaux A, B et C sont interconnectés



La connectivité dépend de la distance entre les noyaux de population et des capacités de dispersion de l'espèce



P : probabilité de dispersion directe entre 2 noyaux ; P* : probabilité de dispersion via un noyau intermédiaire

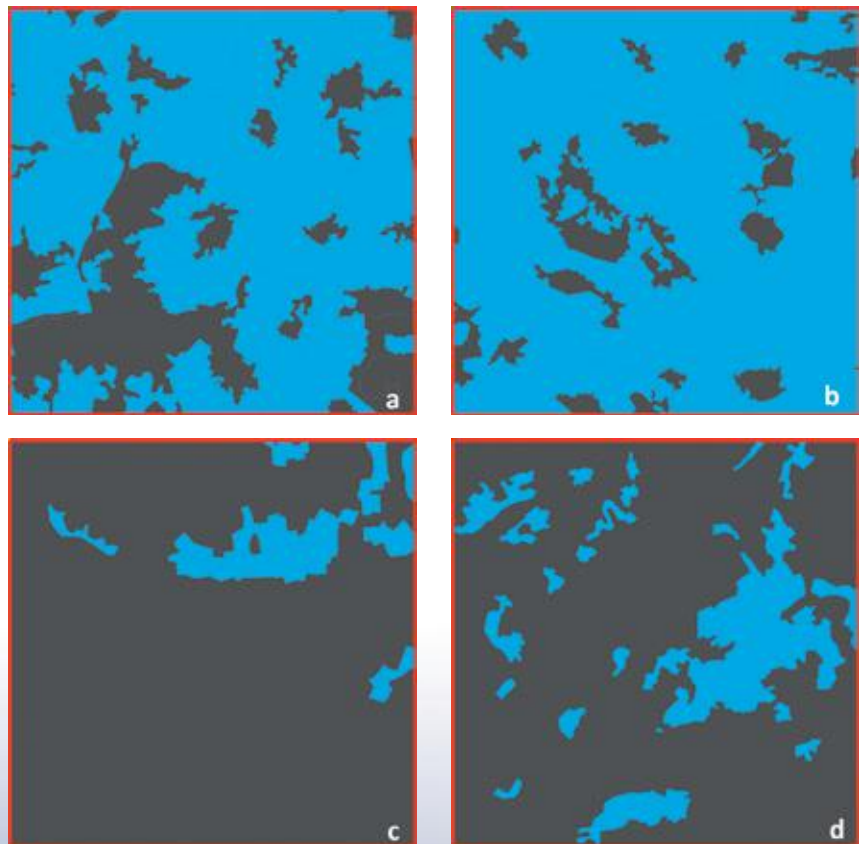
nette de près de 4 000 ha de terres cultivées. Par ailleurs, les pelouses et pâturages naturels ont régressé de 1 709 ha, pour moitié en raison d'une fermeture progressive du milieu. La superficie des milieux peu favorables au lapin reste relativement stable et la progression de 3 012 ha des formations forestières atteste de la fermeture progressive des milieux. Ces évolutions paysagères se traduisent par une dégradation globale de la qualité des habitats pour le lapin entre 1990 et 2006 (*tableau 3*).

Des différences de fragmentation des milieux à l'échelle locale

L'étude de la structure spatiale de l'habitat a été réalisée à partir des données CLC de 2006 sur quatre zones de 22 500 ha chacune (*figure 1*). Deux d'entre elles, la Salanque (66) et la plaine de l'Hérault (34), situées dans des plaines agricoles, sont connues pour abriter des densités de lapins en général assez élevées. Les deux autres, une zone de marais maritimes et de rizières située en Camargue (13) et une zone de garrigue dans le bassin de Saint-Martin-de-Londres (34), abritaient ces dernières années des densités de lapins beaucoup plus faibles.

Figure 1 Cartes de présence potentielle du lapin utilisées pour évaluer le degré de fragmentation des populations sur quatre zones.

Patches favorables en clair et défavorables en sombre – carrés de 15 km de côté.
a : Salanque ; b : Plaine de l'Hérault ; c : Camargue ; d : Saint-Martin-de-Londres.



▼ Plus de 2 600 hectares de vignobles, habitats très favorables pour le lapin, ont disparu dans l'Hérault en une quinzaine d'années.



Les zones à forte densité de lapins se caractérisent par une forte proportion de territoire à fort potentiel pour l'espèce, une faible fragmentation des milieux favorables et de forts paramètres de connectivité (**tableau 4**). Ainsi, pour la plaine de l'Hérault et la Salanque, le patch principal représente plus des deux-tiers de la surface totale. À l'inverse, les secteurs à faible densité de lapins ont une faible proportion de milieux favorables, une forte fragmentation des habitats favorables et une faible connectivité.

Mais tout zonage a ses limites...

Les données d'occupation et de structure des sols utilisées pour ce zonage n'ont pas été collectées et structurées spécifiquement pour estimer la potentialité des milieux pour la faune sauvage. Elles ont une précision limitée et les indications qu'elles fournissent sont pertinentes pour étudier la qualité des milieux à grande échelle, tel que cela a été réalisé dans cette étude. En revanche, un zonage réalisé avec ces données à l'échelle d'une commune ou d'un territoire de chasse manquerait probablement de pertinence. Dans le cas du lapin, une des limites est notamment la mauvaise prise en compte des effets de lisière, qui peuvent pourtant être déterminants pour sa présence. En particulier, l'existence de certains éléments du paysage, tels que des digues, des fossés, des talus ou des haies, non cartographiés par CORINE Land Cover, peuvent augmenter considérablement la capacité d'accueil du milieu pour le lapin du fait des possibilités de creuser des terriers. Dans le même ordre d'idée, certains milieux *a priori* assez peu favorables (garrigue, forêts, villages, infrastructures), notamment lorsqu'ils s'étendent en grandes zones uniformes, peuvent au contraire fournir des lisières intéressantes pour le lapin (Papillon & Godron, 1997) et augmenter ainsi la capacité d'accueil des milieux favorables contigus. Enfin, certains milieux peu favorables peuvent néanmoins être aménagés et offrir ainsi un potentiel de développement pour l'espèce.



© J. Letty/ONCFS

▲ Paysage des contreforts du causse du Larzac : des milieux plus enclavés et plus fermés moins propices au lapin.

Quel regard sur les populations de lapins et leur gestion ?

Le grand intérêt de cette approche est de quantifier l'évolution récente des habitats favorables au lapin et d'attirer l'attention sur leur degré de fragmentation, ainsi que sur l'impact que cela peut avoir sur la viabilité des populations.

Un enseignement de cette étude est la dégradation globale des habitats pour le lapin, du fait à la fois de l'urbanisation, de l'évolution de l'agriculture et de la fermeture progressive de milieux. Ainsi, la perte d'habitats favorables à l'espèce dans l'Hérault de 1990 à 2006 représente plus de 5 000 ha. Même s'il y a d'autres facteurs en cause, cette lente érosion des habitats favorables peut en partie expliquer la diminution de moitié du tableau de chasse de ce gibier constatée durant cette période dans le département (Marchandeau, 2000 ; FDC-Hérault, 2006).

La comparaison entre secteurs de forte et de faible densité de population suggère, en outre, que la fragmentation des habitats favorables puisse avoir un impact démographique à l'échelle d'une population de lapins. En effet, les secteurs connus pour abriter de grandes populations (zones de « pullulation ») cumulent tous les avantages : une forte proportion d'habitats favorables et une faible fragmentation. À l'inverse, les zones de faible abondance du lapin ont une bien

moindre proportion d'habitats favorables et une plus forte fragmentation, associée à une faible connectivité entre patches favorables. C'est le principal enseignement de cette étude.

Il est établi que la fragmentation des habitats constitue un facteur limitant majeur de l'abondance des populations animales. La théorie des métapopulations prédit en effet que la probabilité d'extinction d'un noyau de population augmente avec son isolement et est inversement proportionnelle à sa taille (Barbault, 1992). Cet effet de la fragmentation de la population est d'autant plus fort que la capacité de déplacement – et donc de colonisation – de l'espèce considérée est faible. Pour le lapin, dont le domaine vital est de l'ordre d'un hectare (Devillard *et al.*, 2008) et le rayon de dispersion de quelques centaines de mètres seulement (Marchandeau *et al.*, 2002 ; Marchandeau *et al.*, 2003 ; Letty *et al.*, 2006), la fragmentation de l'habitat doit donc être analysée à une échelle très locale. Par ailleurs, des travaux récents ont montré que la fragmentation des populations augmente l'impact des maladies virales (Fouchet *et al.*, 2007 ; ONCFS, 2008). En effet, une trop grande fragmentation des populations perturbe la circulation des virus, ce qui ne permet pas d'entretenir durablement une protection immunitaire suffisante dans les populations trop petites ou trop isolées. Paradoxalement, ces dernières risquent donc d'être d'autant plus régulièrement soumises à des épidémies sévères et dévastatrices.

Tableau 4 Caractéristiques de la structure spatiale des habitats pour le lapin sur quatre zones en 2006.

Zones d'étude (22 500 ha)	Fragmentation*				Connectivité*	
	Proportion de milieux favorables (PLAND)**	Nombre de patches favorables (NP)	Densité de patches favorables (nb/100 ha) (PD)	Surface du patch principal (% surface totale) (LPI)	Probabilité de connectivité (PC)	Connectivité du paysage (EC [PC])
Salanque	72 %	7	0,03	69 %	0,494	70 %
Plaine de l'Hérault	87 %	10	0,04	87 %	0,758	87 %
Camargue	8 %	7	0,03	5 %	0,003	6 %
St-Martin-de-Londres	17 %	25	0,11	9 %	0,011	10 %

* Indices de fragmentation calculés par FRAGSTAT 4.1 et de connectivité par Conefor Sensinode 2.6.

** Dont proportion de territoire avec une potentialité très importante pour le lapin (Salanque : 45 % ; Plaine de l'Hérault : 74 % ; Camargue : 6 % ; Saint-Martin-de-Londres : 0 %).

Identifier des zones pour développer l'espèce

Outre une meilleure perception de l'échelle à laquelle la fragmentation semble avoir un impact sur les populations de lapins, cette étude nous amène également à mieux visualiser les possibilités de gestion de l'espèce et de développement de ses populations à différentes échelles spatiales. Une telle approche permet ainsi d'identifier les zones où un développement du lapin est possible sans risque majeur de dégâts agricoles. En effet, les problèmes de conflit avec le monde agricole occasionnés par quelques pullulations locales de lapins ne doivent pas occulter la situation beaucoup plus précaire de l'espèce dans de nombreux autres secteurs, et empêcher ainsi toute action de développement en sa faveur.

L'intérêt de cette approche est donc surtout d'identifier les secteurs pouvant permettre, du fait d'une surface d'habitat favorable suffisante et d'une bonne connectivité entre les patches, le développement d'une population de lapins viable. Celle-ci étant estimée à une taille minimale d'environ 100 à 150 reproducteurs (Letty *et al.*, 2006 ; Marchandeau *et al.*, 2008), il conviendra de trouver des structures d'habitat offrant une telle capacité d'accueil. Dans bien des cas, la surface minimale du patch d'habitat favorable permettant d'atteindre un tel objectif devrait être d'environ 50 à 100 ha. Éventuellement, l'aménagement de « corridors » entre des patches distincts pourra permettre d'atteindre plus facilement cet objectif. Enfin, il est évident que le potentiel de développement cynégétique du lapin ne pourra pas être précisément estimé à partir de cette seule approche cartographique, et que l'expertise des gestionnaires de terrain demeurera indispensable. ●

Bibliographie

- Barbault, R. 1992. Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution. Masson, Paris. 273 p.
- Berger, F., Mauvy, B., Lartiges, A., Péroux, R. & Cauville, G. 2004. Influence de la profondeur du sol sur la production de jeunes chez le lapin de garenne. *Faune sauvage* 262 : 12-16.
- Devillard, S., Aubineau, J., Berger, F., Léonard, Y., Roobrouck, A. & Marchandeau, S. 2008. Home range of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in three contrasting French populations. *Mammalian Biology* 73: 128-137.
- Dutertre, B., Berger, F., Colinon, S. & Marchandeau, S. 2003. Le zonage des potentialités cynégétiques, un outil pour la gestion du Lapin de garenne. *Faune sauvage* 260 : 21-26.
- FDC-Hérault. 2006. Schéma départemental de gestion cynégétique de l'Hérault. Partie I : état des lieux. 208 p.
- Fouchet, D., Marchandeau, S., Bahi-Jaber, N. & Pontier, D. 2007. The role of maternal antibodies in the emergence of severe disease as a result of fragmentation. *Journal of The Royal Society Interface* 4: 479-489.
- Letty, J., Aubineau, J., Berger, F. & Marchandeau, S. 2006. Repeuplements de lapins de garenne : enseignements des suivis par radio-pistage. *Faune sauvage* 274 : 76-88.
- Marchandeau, S. 2000. Le lapin de garenne. *Faune sauvage* 251, Cahiers techniques : 18-25.
- Marchandeau, S. & Letty, J. 2008. Le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*). In: Vallance, M., Arnauduc, J.-P., Migot, P. & Iwach, B. (Eds.). *Atlas de la biodiversité de la faune sauvage. Tout le gibier de France*. Hachette, Paris : 145-149.
- Marchandeau, S., Bihannic, P., Guitton, J.-S. & Letty, J. 2008. Gérer le lapin aujourd'hui. Pour une approche dynamique et pragmatique. Un colloque sur le lapin en prise avec la réalité du terrain. *Faune Sauvage* 279 : 37-49.
- Marchandeau, S., Letty, J., Aubineau, J., Berger, F., Léonard, Y. & Roobrouck, A. 2002. Structure spatiale des populations de lapins de garenne et impact des maladies virales, myxomatose et VHD. *Rapport scientifique ONCFS* 2001 : 12-15.
- Marchandeau, S., Landry, P., Aubineau, J., Berger, F., Léonard, Y., Letty, J. & Roobrouck, A. 2003. Approche spatiale de la fragmentation des populations chez le lapin de garenne. *Rapport scientifique ONCFS* 2002 : 11-14.
- Murray, J.V., Berman, D.M. & van Klinken, R.D. 2014. Predictive modelling to aid the regional-scale management of a vertebrate pest. *Biological Invasions* : 1-23.
- ONCFS. 2008. Fragmentation des populations et impact des maladies virales chez le lapin de garenne. *Rapport scientifique ONCFS* 2008 : 11.
- Papillon, Y. & Godron, M. 1997. Distribution spatiale du lapin de garenne (*Oryctolagus Cuniculus*) dans le Puy-de-Dôme : l'apport des analyses de paysages. *Gibier Faune Sauvage* 14 : 303-324.
- Rödel, H.G., Hudson, R. & von Holst, D. 2008. Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia* 155: 677-689.

▼ Les conflits localisés avec l'agriculture ne doivent pas constituer un empêchement aux actions visant à développer le lapin, qui est bien mal en point en maints endroits.



© D. Maillard/ONCFS

Le régime dérogatoire à la conservation des espèces protégées : éclairage réglementaire

CHRISTELLE GOBBE, CHARLIE SUAS

ONCFS, Direction de la Police – Saint-Benoist, Auffargis



▲ Construction d'un passage à faune sur la RN 57 (Vosges, octobre 2010) en tant que mesure d'atténuation de l'impact de l'ouvrage routier sur la conservation des espèces protégées.

La préservation de la santé, de la sécurité publique, la recherche scientifique, mais aussi la prévention de dommages à certaines activités humaines peuvent nécessiter d'intervenir sur des habitats et/ou des espèces protégées, causant selon les cas altération, destruction ou encore effarouchement. Parce que les activités et projets indispensables à la société ou à l'environnement peuvent impacter l'état de conservation d'espèces de faune et de flore sauvages nationales vulnérables, l'octroi d'une dérogation à la protection stricte d'espèces et d'habitats est soigneusement contrôlé. Analyse de la réglementation en vigueur...

Les espèces animales et végétales appartiennent, aux termes du I de l'article L.110-1 du Code de l'environnement, au patrimoine commun de la nation. Leur protection, leur mise en valeur, leur restauration, leur remise en état et leur gestion sont d'intérêt général et concourent à l'objectif de développement durable. À travers le régime de protection renforcé des espèces, la France tend à satisfaire ses engagements internationaux et communautaires, tels que

la Convention de Bonn, la Convention de Berne ou encore les directives « Oiseaux » et « Habitats ».

Sur la base de l'article L.411-1 du Code de l'environnement, des arrêtés ministériels fixent les listes des espèces protégées. Les activités qui y figurent, pour peu qu'elles portent sur des espèces qui ont été prélevées dans le milieu naturel du territoire métropolitain de la France après le 19 mai 1981, ou dans le milieu naturel du

territoire européen des autres États membres de l'Union européenne après l'entrée en vigueur dans ces États des directives de protection¹, sont soumises à des interdictions. Leurs habitats jouissent également d'une protection particulière. Ces interdictions concernent la mutilation, la destruction, le transport, le colportage, l'utilisation, la détention, la mise en vente, la vente et l'achat. Pour les espèces animales sont également interdits la destruction ou l'enlèvement des œufs, la capture ou l'enlèvement, la perturbation intentionnelle, ainsi que la naturalisation. Pour les espèces végétales sont ajoutés la coupe, l'arrachage, la cueillette ou l'enlèvement de leurs fructifications ou de toute autre forme prise par ces espèces au cours de leur cycle biologique. La destruction, l'altération ou la dégradation des habitats naturels de ces espèces sont également interdites.

¹ Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. Directive 79/409 CEE du 2 avril 1979 concernant la conservation des oiseaux sauvages.

L'usage consistant en la délivrance d'autorisations dérogatoires aux interdictions précitées est consacré au point 4° de l'article L.411-2 modifié du Code de l'environnement. Pour les différents opérateurs confrontés à la nécessaire obtention des dérogations, il nous semble opportun de s'interroger sur les conditions d'une telle délivrance et sur les caractéristiques que recouvrent les dossiers de demande adressés à l'administration².

Cinq motifs, énumérés au 4° de l'article L.411-2 suscités, peuvent permettre une atteinte aux espèces protégées. Quelle que soit la fin poursuivie, la délivrance de dérogation implique également la vérification préalable qu'il n'y ait pas « d'autres solutions satisfaisantes » et que la solution choisie ne nuise pas au « maintien, dans un état de conservation favorable, des populations d'espèces protégées dans leur aire de répartition naturelle ». Ces deux notions ainsi que les motifs de dérogation étant relativement imprécis, il conviendra dès lors d'en préciser le contenu et le sens.

De même, les procédures permettant d'obtenir la dérogation convoitée étant aussi complexes qu'hétérogènes, il apparaît nécessaire d'en tracer les contours.

L'obtention d'une dérogation : trois conditions essentielles

Pour qu'un projet ou une activité soit conciliable avec l'enjeu de préservation du patrimoine biologique, tout dossier de demande doit résulter d'une étude précise et approfondie à travers laquelle le pétitionnaire fait la démonstration de trois conditions cumulatives³.

La justification du projet ou de l'activité par l'un des 5 motifs énumérés au 4° de l'article L.411-2

Si les actions envisagées n'entrent pas dans l'un des cinq cas prévus par le Code de l'environnement, et sans qu'il soit besoin d'examiner les autres conditions, la dérogation ne sera pas accordée.

a) La 1^{ère} justification possible, « Dans l'intérêt de la protection de la faune et de la flore sauvages et de la conservation des habitats naturels », se comprend généralement comme la volonté de réduire l'impact négatif à long terme (par prédation, piétinement, etc.) d'une espèce protégée sur d'autres espèces ou habitats vulnérables, rares,

menacés ou dans un état de conservation défavorable (Communautés européennes, 2008).

b) La 2^e justification possible, « Pour prévenir des dommages importants notamment aux cultures, à l'élevage, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et à d'autres formes de propriété », doit correspondre à des dommages importants d'ordre économique ou patrimonial, qui se sont déjà produits ou susceptibles de se produire⁴.

c) La 3^e justification possible est celle la plus souvent sollicitée dans la pratique : « Dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, ou pour d'autres raisons impératives d'intérêt public majeur, y compris de nature sociale ou économique, et pour des motifs qui comporteraient des conséquences bénéfiques primordiales pour l'environnement ».

² Les demandes d'autorisation dérogatoire d'atteinte aux espèces protégées sont à bien distinguer des autorisations permettant la réalisation du projet ou de l'activité envisagée.

³ CE, 9 octobre 2013, req. n° 366803.

⁴ TA Caen, 9 mai 2012, req. n° 1101843.



▲ L'effarouchement ou la destruction de goélands sur des zones d'élevage piscicole se justifient pour prévenir des dommages importants d'ordre économique ou patrimonial (motif b).

Le concept n'étant défini ni en droit communautaire ni en droit français, la notion de « *raisons impératives d'intérêt public majeur* » mérite d'être précisée.

En premier lieu, seul « *l'intérêt public* », porté par des organismes publics ou privés, doit être considéré. Les projets, notamment d'aménagement et d'infrastructures, qui sont entièrement dans l'intérêt des entreprises ou des individus ne seront, en principe, pas pris en compte (Communautés européennes, 2007). Cependant, la Cour de Justice de l'Union européenne (CJUE) a déjà pu considérer qu'un projet purement privé puisse présenter un intérêt public lorsque celui-ci

revêtait une dimension altruiste forte⁵. Ce sera par exemple le cas lorsqu'un très important nombre d'emplois seront générés par la création d'un aéroport. De même, lorsque le projet privé s'intègre dans le cadre de plans publics d'aménagement, la justification de l'intérêt public sera fortement présumée. Ce sera notamment le cas lorsque le projet se réalisera dans une zone identifiée par un document d'urbanisme comme devant être urbanisée (Serdeaut, 2003).

En deuxième lieu, l'intérêt public doit être « *majeur* ». Cette notion doit être appréciée *in concreto*. Elle induit en effet pour le pétitionnaire de faire une mise en balance entre

l'intérêt du projet sollicité et la protection de l'environnement (Serdeaut, 2003).

En troisième lieu, l'intérêt public majeur doit être « *impératif* ». Il doit s'étendre dans la durée⁶. En effet, les intérêts d'ordre social ou économique apportant uniquement des bénéfices à court terme ne sauraient contrebalancer la conservation à long terme des espèces (Communautés européennes, 2000).

d) La 4^e justification possible, « *à des fins de recherche et d'éducation, de repeuplement et de réintroduction de ces espèces et pour des opérations de reproduction nécessaires à ces fins, y compris la propagation artificielle des plantes* », se réfère à des finalités scientifiques. Il peut s'agir par exemple du marquage de certains spécimens menacés ou d'une procédure expérimentale sur un animal protégé (*encadré 1*).

e) Enfin, la 5^e justification possible, « *pour permettre, dans des conditions strictement contrôlées, d'une manière sélective et dans une mesure limitée, la prise ou la détention d'un nombre limité et spécifié de certains spécimens* », ne sera accordée que de manière exceptionnelle. Ce motif est en effet interprété de manière restrictive en droit français comme en droit communautaire. Le « *nombre limité* » de spécimens susceptibles d'être pris ou détenus doit se référer à un seuil de la population totale de l'espèce en deçà duquel la dérogation peut être accordée⁷. Ensuite, cette dérogation ne peut être autorisée que « *dans des conditions strictement contrôlées [...] dans une mesure limitée* », c'est-à-dire que l'activité doit être assortie d'une autorisation claire mise en rapport avec des individus, des lieux, des moments et des quantités particuliers. Le respect de cette autorisation dérogatoire doit être assuré grâce à un contrôle effectif. L'activité doit enfin se faire « *d'une manière sélective* », c'est-à-dire qu'elle doit être très ciblée dans ses effets et viser une seule espèce⁸ (Commission européenne, 2008).

L'absence d'autre solution satisfaisante

Cette deuxième condition, incontournable, est à vérifier préalablement à la demande de dérogation. Le fait de ne pas faire la démonstration de cette condition serait rédhibitoire⁹. Le pétitionnaire devra avoir recherché tous les moyens possibles pour

► Encadré 1 • Expérimentation scientifique sur les espèces protégées : l'articulation entre deux régimes dérogatoires distincts

L'expérimentation animale sur des espèces libres dans leur milieu naturel correspond à des actions nécessitant une anesthésie du spécimen et mettant en œuvre un acte chirurgical (y compris la pose de balise interne et la biopsie). Les actions menées dans le but de poser des bagues, des boucles ou des balises externes, ou de réaliser des prélèvements simples sans biopsie, ne sont donc pas concernées (DGAL, 2013).

En cas de procédure scientifique expérimentale conduite sur une espèce protégée, une demande de dérogation sur la base de l'article L.411-2 du Code de l'environnement devra être sollicitée (motif d. du 4^o). Cette demande devra intervenir antérieurement ou concomitamment à la demande distincte de dérogation pour utilisation scientifique d'animaux vivants de faune sauvage prévue à l'article R.214-92 du Code rural et de la pêche maritime (CRPM). La procédure de demande de dérogation à mettre en œuvre sera celle de l'arrêté du 1^{er} février 2013 *relatif à l'évaluation éthique et à l'autorisation de projet*.

Il est à noter que la mise en liberté dans le milieu naturel d'espèces animales protégées, utilisées ou destinées à être utilisées scientifiquement, est également subordonnée à l'obtention préalable d'une dérogation de l'article L.411-2 du Code de l'environnement, en complément et indépendamment des exigences fixées à l'article R.214-113 du CRPM.



▲ En collaboration avec le CNRS de Strasbourg et dans le cadre d'une double dérogation « espèces protégées » et « expérimentation animale », l'ONCFS étudie le grand hamster grâce à l'implantation de balises internes.

⁵ CJUE, 16 février 2012, Solvay c/ région Wallonne aff. C-182/10.

⁶ TA Toulon, 26 août 2010, req. n° 0805213.

⁷ CJCE, 15 décembre 2005, C-344/03, Commission C/Finlande : dans une affaire portant sur des dérogations accordées pour la chasse de certaines espèces d'oiseaux, la Cour avait retenu un seuil inférieur à 1% du taux de mortalité annuelle totale des populations protégées en question.

⁸ CJCE, 27 avril 1988, C-252/85, Commission contre République française.

⁹ TA Caen, 9 avril 2010, req. n° 090210.

éviter de solliciter la dérogation à la protection stricte de l'espèce. Celle-ci ne doit ainsi intervenir qu'en dernier recours, lorsqu'aucune autre solution plus appropriée – assurant la meilleure protection possible de l'espèce tout en résolvant le problème auquel le demandeur est confronté – ne peut être adoptée (Communautés européennes, 2007). Pour cela, le pétitionnaire présentera sommairement les éventuels autres projets ou alternatives (par exemple, le choix d'autres emplacements, échelles, activités ou méthodes) qui pourraient être réalisés pour satisfaire aux besoins auxquels répond le projet. Il démontrera, à travers des données scientifiques et techniques, que ces alternatives présentent plus d'inconvénients que le projet retenu en termes d'évitement et de réduction des impacts sur les espèces protégées¹⁰ (DREAL Languedoc-Roussillon, 2012). La solution finale doit également être limitée à ce qui est strictement nécessaire pour résoudre le problème¹¹.

Le maintien dans un état de conservation favorable des populations d'espèces concernées dans leur aire de répartition naturelle

La satisfaction de cette troisième condition doit être au cœur du dossier de demande de dérogation¹². Dans le cadre des activités ou des projets envisagés, les populations d'espèces en cause doivent être maintenues dans un état de conservation « favorable », c'est-à-dire que ces espèces doivent, pour le long terme, bien se porter quantitativement et qualitativement (Communautés européennes, 2007). Du moins, ces activités projetées ne doivent pas accroître un état



© D. Maillard/ONCFS

▲ L'effarouchement ou la destruction des vautours volant dans l'emprise et à proximité des aérodromes peut être rendue nécessaire pour des raisons de sécurité aérienne (motif c).

de conservation qui serait déjà défavorable. Autrement dit, pour remplir cette troisième condition, le résultat net d'une dérogation devra être au moins neutre sinon positif sur les espèces de faune et de flore protégées concernées par l'opération¹³. Ce résultat devra être démontré pour chacune des espèces protégées en cause et, en particulier dans le cadre des projets d'aménagement et d'infrastructure, pour chaque étape de l'activité projetée – conception, réalisation et mise en œuvre – (MEDDE, 2012).

Dans la pratique, le pétitionnaire demandant une dérogation devra conduire une analyse écologique rigoureuse, composée d'une

étude d'impact¹⁴. Cette étude (cf. *infra*) lui permettra d'anticiper les effets négatifs de l'activité sur la protection stricte des espèces en question. Ces effets doivent être identifiés le plus en amont possible, afin de mettre en œuvre des mesures appropriées de suppression, réduction et compensation, et orienter ainsi le projet vers un impact zéro (MEDDE, 2012).

Le « maintien dans un état de conservation favorable des espèces concernées » implique ainsi de suivre les trois phases suivantes.

- Dans un premier temps, le demandeur devra effectuer l'étude d'impact de l'activité sur les espèces protégées concernées et sur leurs fonctionnalités écologiques¹⁵. Cela comprendra d'abord un inventaire exhaustif (des individus protégés, des sites de reproduction, aires de repos, etc.) sur une aire d'étude pertinente du projet, puis l'analyse de « l'état de conservation » de la population de ces espèces – c'est-à-dire l'évaluation des paramètres qui conditionnent la viabilité de ces espèces (effectifs, répartition, dynamique, qualités des habitats occupés, etc.)

¹⁰ CE, 13 juillet 2006, req. n° 273109.

¹¹ CJCE, 12 décembre 1996, C-10/96, Ligue royale belge pour la protection des oiseaux ASBL et Société d'études ornithologiques AVES ASBL/Région Wallonne.

¹² CJCE, 10 mai 2007, Commission c/ Autriche, C-508/04.

¹³ Circulaire du 21 janvier 2008, op. cit.

¹⁴ Cette étude ne doit pas être confondue avec celles qui peuvent être exigées pour le même projet dans le cadre des évaluations environnementales, même si la fourniture de telles analyses dans le cadre d'une demande de dérogation « espèces protégées » peut faciliter l'instruction de cette dernière.

¹⁵ Le défaut de qualité d'une étude d'impact fait partie des principaux motifs d'appréciation défavorable d'un dossier de demande de dérogation et des données objectives majeures relevées par le juge lors de procédures contentieuses (DDT du Morbihan, 2012).

▼ L'ONCFS est autorisé par arrêté ministériel à capturer et baguer la bécassine double à des fins scientifiques (motif d).



© Z. Vlachoslav

– (MEDDE, 2012). Cette évaluation de l'état de conservation devra s'effectuer à deux niveaux (Communautés européennes, 2007) : d'abord dans leur « aire de répartition naturelle », c'est-à-dire au niveau de l'ensemble du territoire européen des États-membres où s'applique la Directive Habitats¹⁶; ensuite à l'échelle locale : le pétitionnaire devra décrire le contexte écologique du projet (état de la population sur les lieux de l'activité projetée et à proximité, état des milieux naturels concernés, état des fonctionnalités écologiques rencontrées, etc.). À partir de la connaissance de cet état de conservation aux deux niveaux européen et local, le demandeur devra évaluer les impacts directs et indirects de l'activité planifiée sur chaque espèce et/ou habitat protégé identifié, à ces deux échelles géographiques.

- Dans un deuxième temps, et sur le fondement de cette analyse écologique, le demandeur devra démontrer que l'activité projetée ne dégrade pas l'état de conservation. À défaut, si les impacts sont inévitables, il devra faire état des mesures d'évitement, de réduction ou de compensation envisagées pour chaque espèce et/ou leurs habitats naturels identifiés.

Les impacts avérés ou prévisibles devront faire l'objet de mesures d'évitement, généralement mises en œuvre durant la conception du projet (par exemple, par modification de l'emplacement de l'ouvrage en cause). Lorsque le dommage ne pourra être évité totalement, des mesures d'atténuation s'appliqueront (par exemple, par la mise en place

de dispositifs d'aide au franchissement des ouvrages linéaires pour les animaux terrestres ou aquatiques). Enfin, en cas d'impacts résiduels après application des deux premiers types d'action, des mesures compensatoires pourront être mises en œuvre (par exemple, la reconquête de friches industrielles ou la prise d'un arrêté de protection de biotope). Ces dernières mesures peuvent justifier l'attribution de la dérogation en cas d'impact négatif de l'activité. Toutefois, le pétitionnaire ne doit pas les utiliser afin de s'affranchir des étapes d'évitement et de réduction (MEDDE, 2012). Lorsqu'elles sont prévues, elles doivent être spécifiquement orientées vers les espèces et/ou habitats impactés sans nécessité de localisation sur la zone même du projet, avoir une réelle probabilité de succès et être effectives avant ou simultanément à la réalisation de l'activité (Communautés européennes, 2007).

Si le dossier est accepté, ces trois types de mesures seront retranscrits dans l'arrêté préfectoral d'autorisation dérogatoire. Ce dernier liera le pétitionnaire qui devra les respecter.

- Dans un troisième temps, le dossier du demandeur devra décrire le dispositif de suivi de la bonne mise en œuvre de ces mesures et de leur efficacité (par exemple, suivi de l'efficacité de passages à faune à l'aide de pièges photographiques). Il devra également décrire le dispositif de surveillance des impacts de son projet¹⁷.

Ces dispositifs seront également repris dans l'arrêté dérogatoire. Ils doivent permettre aux services instructeurs et aux

services de police de l'environnement, notamment aux agents de l'ONCFS et de la DDT, de s'assurer du respect des obligations du pétitionnaire (MEDDE, 2012).

Une appréhension concrète des trois conditions du 4^o de l'article L.411-2 permettra au pétitionnaire de s'engager dans la procédure de demande de dérogation auprès des services instructeurs, telle que décrite ci-après.

L'obtention d'une dérogation : le respect d'une procédure particulière

Selon l'objectif poursuivi ou l'importance de l'impact du projet conduit, le respect d'une procédure bien particulière porte autant sur la fourniture des pièces constituant le dossier de demande, que sur les autorités à consulter. La distinction principale apparaît être l'autorité compétente pour délivrer l'autorisation. Par principe, il s'agira du préfet de département, et par exception du ministre de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie. En pratique, il est possible qu'une DREAL se voit confier par délégation le pouvoir d'instruction de ces dossiers.

¹⁶ CE, 26 avril 2006, req. n° 271670.

¹⁷ Dans certains cas, notamment pour une espèce particulièrement menacée, des dispositifs d'accompagnement pourront également être adoptés, afin de consolider l'efficacité des potentielles mesures compensatoires, et afin de démontrer que le projet s'intègre pleinement dans le contexte plus global des politiques en faveur des espèces protégées. Cela peut correspondre, par exemple, à la mise en place d'un plan local d'action ou à des études et recherches en faveur de l'espèce impactée.

▼ Piège photographique installé à l'aplomb d'un passage à faune pour en suivre l'efficacité. Ce type de précaution peut faire partie des obligations dérogatoires.



© C. Saint-Andrieux/ONCFS

Le préfet, principal émetteur de dérogations

Par principe, les dérogations définies au 4^o de l'article L.411-2 du Code de l'environnement sont accordées par le préfet, sauf dans les cas prévus aux articles R.411-7 et R.411-8 du même code¹⁸.

La procédure à suivre est décrite dans l'arrêté du 19 février 2007 *fixant les conditions de demande et d'instruction des dérogations définies au 4^o de l'article L.411-2 du code de l'environnement portant sur des espèces de faune et de flore sauvages protégées*, et précisée dans la Circulaire DNP/CFF n°2008-01 du 21 janvier 2008, *sur les décisions administratives individuelles relevant du ministère chargé de la protection de la nature dans le domaine de la faune et de la flore sauvages*.

Cette circulaire comprend de nombreuses annexes traitant des procédures spécifiques propres à chaque type d'interdiction. On peut notamment citer l'autorisation exceptionnelle d'expositions d'animaux naturalisés et la dérogation pour la perturbation intentionnelle d'animaux.

En règle générale, les dérogations sont délivrées par le préfet du département du lieu où l'opération est conduite. Pour le transport d'animaux protégés, il s'agira du préfet du lieu de départ. En revanche, dans le cas d'une importation, ce sera celui du lieu de destination qui délivrera la dérogation. Pour un simple transit sur le territoire national, il faudra obtenir l'autorisation du préfet du département du lieu d'entrée. Lorsqu'une opération intéresse plusieurs départements, chacun des préfets concernés devra recevoir une demande ; charge ensuite à ceux-ci de se coordonner pour l'instruction de la demande.

La demande de dérogation est adressée en trois exemplaires. Elle comprend les informations listées à l'article 2 de l'arrêté de 2007 susvisé.

La demande est transmise par le biais de formulaires Cerfa disponibles sur le site du ministère chargé de l'Écologie¹⁹. Plusieurs formulaires peuvent être remplis pour un même dossier de demande de dérogation, suivant la nature des interdictions rattachées à l'activité projetée.

Dans la pratique, et en particulier dans le cadre de projets d'aménagement, ces formulaires ne suffisent cependant pas toujours à décrire l'ensemble des éléments nécessaires à la constitution du dossier. Les Cerfa seront alors complétés par un mémoire technique beaucoup plus complet.

Dans de nombreux cas, deux exemplaires du dossier seront transmis au ministre chargé de l'Écologie, aux fins de consultation pour avis du Conseil national de la protection de la nature (CNPN). Cette consultation n'est cependant pas nécessaire pour d'autres types de dérogations, notamment en matière de

▲ Les formulaires de demande de dérogation sont disponibles sur le site internet du ministère chargé de l'Écologie.

détention, de transport ou d'utilisation d'animaux naturalisés d'espèces protégées.

Après instruction du dossier, une réponse négative de l'administration doit être justifiée, notamment par des motifs techniques ou réglementaires directement liés aux circonstances et aux conditions prévues de réalisation de l'opération projetée. Lorsque la demande est octroyée, l'arrêté préfectoral de dérogation indique, en tant que de besoin, les informations relatives à l'identité du bénéficiaire, le nom scientifique et le nom commun des espèces concernées, le nombre et le sexe des spécimens sur lesquels porte la dérogation, la période ou les dates, ainsi que les lieux d'intervention, les éventuelles mesures d'atténuation ou de compensation qui devront être mises en œuvre, la qualification des personnes amenées à intervenir, une description du protocole des interventions, les modalités de compte rendu des interventions, la durée de validité de la dérogation, et enfin les possibles conditions d'exécution particulières imposées par l'administration.

Le ministre, rédacteur des dérogations d'importance majeure

Bien qu'il n'intervienne que dans des cas particuliers, le ministre reste en la matière l'autorité de référence. En effet, même lorsqu'il appartient au préfet de statuer sur une demande, le ministre pourra donner des consignes qu'il conviendra de suivre, en vue d'encadrer et d'organiser la délivrance de

dérogations pour certaines espèces dont l'analyse d'un état de conservation au niveau national est nécessaire, lorsque les difficultés posées par une espèce ont une dimension nationale ou encore lorsque la dérogation porte sur des effectifs très importants.

Le premier cas dans lequel le ministre délivre la dérogation concerne les demandes effectuées dans le cadre d'opérations de recherche ou d'éducation conduites dans plus de dix départements par des personnes morales placées sous la tutelle ou le contrôle de l'État, dont les attributions ou les activités s'exercent au plan national. La demande est alors effectuée en deux exemplaires²⁰.

Par contre, lorsqu'il s'agit d'opérations ponctuelles réalisées par ces mêmes personnes morales, la compétence redevient préfectorale. Aussi, lorsque les attributions de la personne morale placée sous la tutelle et le contrôle de l'État s'exercent au plan local – telles que peuvent l'être celles des parcs nationaux ou des réserves naturelles – le préfet reste compétent.

Lorsque des espèces marines sont concernées, le ministre chargé de la protection de la nature et celui des pêches maritimes délivrent conjointement la dérogation²¹.

¹⁸ Article R.411-6 du C. Env.

¹⁹ <http://www.developpement-durable.gouv.fr/Les-differents-textes-en-vigueur.html>

²⁰ Article R.411-7 du C. Env.

²¹ Article R.411-9 du C. Env.

Le second cas concerne les demandes de prélèvement, de capture, de destruction, de transport en vue d'une réintroduction dans le milieu naturel, de destruction, d'altération ou de dégradation de son milieu particulier, portant sur une liste d'animaux d'espèces menacées d'extinction en France²², en raison de la faiblesse, observée ou prévisible, de leurs effectifs et dont l'aire de répartition excède le territoire d'un département²³. Cette liste comprend le grand hamster, le vison d'Europe, ou encore l'érismanthe à tête blanche. Dans la pratique, les demandes sont toutes adressées au préfet du département concerné, qui, après analyse, transmet au Ministre.

Conclusion

Déroger aux interdictions portant sur les espèces de faune et flore sauvages protégées, dans le cadre d'activités ou projets bénéfiques à la société ou à l'environnement, requiert le respect d'une procédure exigeante,

visant à s'assurer que ces opérations ne viennent pas perturber l'état de conservation des espèces concernées. Cela vise également à garantir que l'activité projetée répondra à l'objectif national et communautaire de préservation du patrimoine biologique. Pour la personne publique ou privée qui en fait la demande, cette rigueur réglementaire nécessite une attention particulière, tant dans la procédure de constitution du dossier que dans l'exécution des mesures et engagements découlant de l'octroi potentiel de la dérogation. Eu égard aux conditions exceptionnelles et spécifiques de son octroi, une fois admise cette dérogation sera personnelle et incessible²⁴. Lors des opérations d'atteinte aux espèces projetées, le bénéficiaire devra être porteur de son autorisation prescrivant les mesures à mettre en œuvre pour le maintien de l'état de conservation favorable des espèces en question. Des contrôles de terrain pourront être effectués par les agents commissionnés à cet effet. Si les prescriptions fixées dans l'arrêté ne sont pas

respectées, cette dérogation pourra être suspendue ou révoquée après avoir entendu son bénéficiaire²⁵. En outre, le non respect de ces obligations et, de manière générale, du régime dérogatoire de l'article L.411-2 du Code de l'environnement, sera constitutif d'un délit punissable d'un an d'emprisonnement et de 15 000 euros d'amende²⁶. ●

²² Arrêté du 9 juillet 1999 fixant la liste des espèces de vertébrés protégées menacées d'extinction en France et dont l'aire de répartition excède le territoire d'un département.

²³ Article R. 411-8 du C. Env.

²⁴ Article R. 411-11 du C. Env.

²⁵ Article R. 411-12 du C. Env.

²⁶ Article L. 415-3 du C. Env.

Bibliographie

- Communautés européennes. 2000. Gérer les sites Natura 2000, Les dispositions de l'article 6 de la directive «habitats» (92/43/CEE).
- Communautés européennes. 2007. Document d'orientation sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire en vertu de la directive «Habitats» 92/43/CEE.
- Commission européenne. 2008. Guide sur la chasse en application de la directive 79/409/CEE du Conseil concernant la conservation des oiseaux sauvages "La directive Oiseaux".
- DDT du Morbihan. 2012. Espèces protégées. Dérogation aux interdictions. Guide interprétatif.
- DGAL. 2013. Protection des animaux utilisés à des fins scientifiques dans le cas particulier des procédures réalisées sur des animaux d'espèces de la faune sauvage non tenus en captivité. Note de service DGAL/SDSPA/N2013-8095.
- DREAL Languedoc-Roussillon. 2012. Demandes de dérogations espèces protégées. Projets d'aménagements et infrastructures. Note.
- MEDDE. 2012. Guide « Espèces protégées, aménagements et infrastructures ».
- Serdeaut, 2003. Les dérogations dans la directive Habitats et l'interprétation de l'article L.411-2 du Code de l'environnement. Sous la direction de Rozen Noguellou & Norbert Foulquier, Univ. Paris I. 106 p.



© D. Maillard/ONCFS

► L'altération du milieu naturel de l'outarde Canepetière – espèce menacée d'extinction en France – sera soumise à une dérogation ministérielle, par exemple dans le cadre d'un projet d'aménagement.



Réseau Oiseaux de passage

Retour sur la saison 2014

DENIS ROUX, HERVÉ LORMÉE,
JEAN-MARIE BOUTIN, CYRIL ERAUD
ONCFS, CNERA Avifaune migratrice.

Évaluation de l'abondance et de la répartition hivernales des oiseaux migrateurs terrestres (comptage « flash »)

Janvier, douceur exceptionnelle...

Les températures du mois de janvier 2014 ont été remarquablement douces, dépassant les normales saisonnières de + 2,7 °C sur l'ensemble du pays. Ces valeurs se sont révélées parmi les plus élevées enregistrées depuis 1900 (ex-æquo avec 1988 et 1936).

Les précipitations ont été très excédentaires dans le sud-est, ainsi que du sud-ouest au Cotentin. À l'inverse, un déficit très marqué, de l'ordre de 50 %, a été enregistré dans le Roussillon et dans une moindre mesure dans le quart nord-est. En moyenne sur la France, les précipitations ont été supérieures à la normale de plus de 40 % (Source Météo France et Agreste).

Résultats (tableau 1)

En janvier 2014, 1 006 itinéraires ont été prospectés pour un taux de validation de 98 %, soit une très bonne couverture géographique.

Parmi les treize espèces suivies, seules quatre ont vu leurs effectifs augmenter par rapport à janvier 2013. Les augmentations les plus remarquables concernent le pigeon colombin, l'étourneau sansonnet, la tourterelle turque et la grive draine. Pour les autres espèces, l'abondance enregistrée en janvier 2014 est très nettement inférieure à celle de 2013. Cette baisse va de - 15 % (pluvier doré) à bien au-delà de - 50 % (alouettes, vanneau huppé, pigeon ramier).



© R. Rouxel/ONCFS

▲ Une baisse de près de 60 % des contacts a été enregistrée avec le pigeon ramier entre janvier 2013 et janvier 2014.

Évaluation de l'abondance pendant la période de reproduction (programme « ACT »)

Un printemps doux

La douceur hivernale a perduré au printemps 2014, surtout sur un grand quart nord-est du pays. Le mois d'avril a été marqué par une grande douceur et les températures de mai ont été légèrement supérieures aux normales saisonnières (+ 0,9 °C, moyenne de référence 1981-2010).

En moyenne sur la France, la pluviométrie a présenté un déficit proche de 20 % (Source Météo France). Ce déficit a atteint près de 40 % dans la moitié est, tandis que sur la moitié ouest, les Pyrénées occidentales et le nord de la Corse, des valeurs proches des normales saisonnières ou légèrement excédentaires ont été relevées (moy. de réf. 1981-2010).

Tableau 1 Variations d'effectifs par espèce mesurées par le comptage « flash » entre les mois de janvier 2013 et janvier 2014.

Espèces	Nombre de contacts ¹		Moyenne ²		Variations des moyennes (en %) entre 2013 et 2014
	Janvier 2013	Janvier 2014	Janvier 2013	Janvier 2014	
Alouette des champs, <i>Alauda arvensis</i>	8 323	4 076	1,7232	0,8268	- 52,02
Alouette lulu, <i>Lullula arborea</i>	334	141	0,0698	0,0286	- 59,03
Étourneau sansonnet, <i>Sturnus vulgaris</i>	29 819	39 597	6,2318	8,0318	+ 28,88
Grive draine, <i>Turdus viscivorus</i>	873	996	0,1807	0,202	+ 11,79
Grive litorne, <i>Turdus pilaris</i>	5 541	4 622	1,1472	0,9375	- 18,28
Grive mauvis, <i>Turdus iliacus</i>	1 740	1 324	0,3602	0,2686	- 25,43
Grive musicienne, <i>Turdus philomelos</i>	918	749	0,1901	0,1519	- 20,09
Merle noir, <i>Turdus merula</i>	4 321	3 487	0,8946	0,7073	- 20,94
Pigeon colombin, <i>Columba oenas</i>	124	654	0,0259	0,1327	+ 412,36
Pigeon ramier, <i>Columba palumbus</i>	77 078	31 783	15,9582	6,4469	- 59,60
Pluvier doré, <i>Pluvialis apricaria</i>	4 117	3 582	0,8604	0,7266	- 15,55
Tourterelle turque, <i>Streptopelia decaocto</i>	1 571	1 884	0,3283	0,3822	+ 16,42
Vanneau huppé, <i>Vanellus vanellus</i>	20 252	8 802	4,2324	1,7854	- 57,82

¹ En janvier 2013 et 2014, respectivement 966 et 986 routes ont été validées.

² La moyenne est obtenue en divisant le nombre de contacts vus et/ou entendus par le nombre de points d'observation.



© D. Roux/ONGFS

Résultats (tableau 2)

Au printemps 2014, 1 009 itinéraires ont été inventoriés pour un taux de validation de 98,5 % (valeur la plus élevée depuis 1996). Par rapport à 2013, l'indice d'abondance de la caille des blés, du pigeon colombin, de la tourterelle des bois ou encore de la perdrix rouge est en augmentation sensible. À l'inverse, il est en recul marqué pour la grive litorne, le geai des chênes ou encore l'étourneau sansonnet.

Tendances générales

En hiver

Parmi les turridés, seule la grive draine a vu ses effectifs augmenter légèrement. Cette hausse a surtout été notée dans le Massif central et le nord-est du pays, régions parmi les plus favorables pour elle. Cependant, entre 2000 et 2014, cette espèce montre une tendance marquée à la baisse de - 34 % [- 40 ; - 27]¹. Pour les autres turridés, la baisse d'abondance relevée durant l'hiver 2014 pourrait refléter un stationnement des oiseaux plus au nord, favorisé par la douceur hivernale. Le même phénomène pourrait expliquer la faible fréquentation de notre pays par les vanneaux huppés, pluviers dorés et pigeons ramiers, comparé à janvier 2013.

Globalement, l'abondance hivernale des grives mauvis, litorne et du merle noir est en déclin prononcé depuis 2000, avec des baisses évaluées à respectivement - 45 % [- 52 ; - 36], - 37 % [- 44 ; - 29] et - 31 % [- 34 ; - 27]. Un déclin très marqué se confirme également pour l'alouette des champs avec - 31 % [- 38 ; - 22] depuis le début du suivi ; cette tendance fait écho à celle enregistrée au printemps depuis 1996 (- 19 %, cf. *infra*). À l'inverse, la tendance est globalement positive pour l'alouette lulu depuis 2000 (+ 59 % [+ 11 ; + 128]), et ce malgré une abondance en janvier 2014 nettement inférieure à celle de l'année précédente (- 59 %, *tableau 1*). Pour la tourterelle turque, l'augmentation enregistrée en janvier 2014 s'inscrit dans la continuité de la progression des effectifs observée depuis 2000 (+ 10 % [+ 1 ; + 20]), alors que la faible abondance des pigeons ramiers contraste avec la tendance globalement positive enregistrée depuis 2000 aussi (+ 82 % [+ 64 ; + 102]).

Au printemps

Le printemps 2014 a surtout été marqué par la nette progression de l'abondance de la caille des blés et du pigeon colombin, et dans une moindre mesure de la tourterelle des bois. Pour la caille, cette augmentation ne permet cependant pas d'inverser la tendance globalement baissière depuis 1996 (- 38 % [- 44 ; - 32]). Idem pour la tourterelle des bois dont le déclin mesuré dans notre pays (*i.e.* - 23 % entre 1996 et 2014) s'inscrit dans un contexte généralisé de diminution des populations en Europe. Pour le pigeon colombin, aucune tendance significative ne se dessine depuis la mise en place du programme ACT (+ 17 % [- 7 ; + 47]) ; rappelons toutefois qu'en raison du faible nombre d'individus chanteurs contactés, cette estimation est assortie d'une forte incertitude.

L'indice d'abondance de la tourterelle turque a fortement diminué en 2014 et rejoint le niveau de 2010 (*i.e.* 1,89), malgré un hiver relativement clément. Il est possible qu'il y ait une saturation des effectifs locaux. La tendance globale reste néanmoins très fortement à la hausse avec + 98 % [+ 89 ; + 106] depuis 1996.

Pour la grive litorne, 2014 s'illustre par une abondance inférieure à 2013. Si la tendance à l'augmentation depuis 1996 se renforce sensiblement (+ 55 % [+ 26 ; + 89]), le faible nombre de contacts enregistrés chaque année (*n* = 143 en 2014) rend l'interprétation des tendances délicate. Il en va de même pour la perdrix rouge dont le déclin à court terme est estimé à - 30 % [- 41 ; - 17]), mais avec un nombre tout aussi réduit de contacts (*n* = 159 en 2014).

Enfin, pour l'étourneau sansonnet (- 7 % [- 18 ; + 5]) et le geai des chênes (+ 6 % [- 1 ; + 15]), l'évolution de l'indice d'abondance n'est pas significative depuis 2008, année de référence pour ces deux espèces.

Remerciements

Merci à tous les collaborateurs ayant contribué à la collecte des données, les agents techniques et techniciens de l'environnement, les techniciens des FDC et les bénévoles, ainsi qu'à Maryse Rivière et Quentin Febvay pour leur aide dans la saisie et la validation des données. ●

¹ Les estimations des tendances d'évolution (%) sont toutes données avec leur intervalle de confiance [IC 95 %].

Tableau 2 Variation d'abondance des 17 espèces nicheuses suivies entre 2013 et 2014.

Espèces	Nombre de contacts ¹		Moyenne ²		Variations des moyennes (en %) entre 2013 et 2014
	2013	2014	2013	2014	
Alouette des champs, <i>Alauda arvensis</i>	3 706	3 619	0,7525	0,7282	- 3,23
Alouette lulu, <i>Lullula arborea</i>	293	308	0,0595	0,0620	+ 4,20
Caille des blés, <i>Coturnix coturnix</i>	208	340	0,0422	0,0684	+ 62,09
Corneille noire, <i>Corvus corone corone</i>	5 340	5 002	1,0843	1,0064	- 7,18
Étourneau sansonnet, <i>Sturnus vulgaris</i>	777	622	0,1578	0,1252	- 20,66
Faisan de Colchide, <i>Phasianus colchicus</i>	2 535	2 426	0,5147	0,4881	- 5,17
Geai des chênes, <i>Garrulus glandarius</i>	1 305	964	0,2650	0,1940	- 26,79
Grive draine, <i>Turdus viscivorus</i>	1 405	1 344	0,2853	0,2704	- 5,22
Grive litorne, <i>Turdus pilaris</i>	216	143	0,0439	0,0288	- 34,40
Grive musicienne, <i>Turdus philomelos</i>	2 650	2 669	0,5381	0,5370	- 0,20
Merle noir, <i>Turdus merula</i>	9 167	9 215	1,8613	1,8541	- 0,39
Pie bavarde, <i>Pica pica</i>	942	918	0,1913	0,1847	- 3,45
Pigeon colombin, <i>Columba oenas</i>	93	107	0,0189	0,0215	+ 13,76
Perdrix rouge, <i>Alectoris rufa</i>	145	159	0,0294	0,0320	+ 8,84
Pigeon ramier, <i>Columba palumbus</i>	8 662	8 959	1,7588	1,8026	+ 2,49
Tourterelle des bois, <i>Streptopelia turtur</i>	1 453	1 609	0,2950	0,3237	+ 9,73
Tourterelle turque, <i>Streptopelia decaocto</i>	4 180	3 883	0,8487	0,7813	- 7,94

¹ En 2013 et 2014, respectivement 985 et 994 routes ont été validées.

² La moyenne est obtenue en divisant le nombre de contacts auditifs par le nombre de points d'écoute.

ABONNEMENT

Faune sauvage

Bulletin technique et juridique de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage



La formule d'abonnement pour 11 numéros est supprimée.

Vous avez le choix entre deux formules :

4 numéros (1 an) ou 8 numéros (2 ans)

Bulletin de réabonnement et règlement à adresser à :

ONCFS - Agence comptable
Abonnement *Faune sauvage* - règlement
BP 20 – 78612 LE PERRY EN YVELINES

Tarif 2015 (port compris) (parution trimestrielle)		1 an = 4 n°	2 ans = 8 n°
France, Monaco	Particuliers, organismes divers et entreprises	20,00 €	38,00 €
	Étudiants ou adhérents à une association de jeunes chasseurs (sur envoi justificatif)	15,00 €	28,00 €
Union européenne et Martinique, Guadeloupe, Réunion	Particuliers, organismes divers et entreprises	20,00 €	38,00 €
	Organismes divers et entreprises de l'UE : – avec n° TVA intracommunautaire (préciser le n° de TVA) – sans n° de TVA intracommunautaire	18,96 € 20,00 €	36,02 € 38,00 €
	Étudiants (sur envoi justificatif)	15,00 €	28,00 €
Autres pays	Particuliers, organismes divers et entreprises	22,00 €	40,00 €
	Étudiants (sur envoi justificatif)	15,00 €	28,00 €

Faune sauvage 306

Raison sociale

Nom Prénom

Votre n° TVA intracommunautaire

Adresse complète

Téléphone E-mail

Souscrit abonnement(s) à la revue *Faune sauvage* pour : 1 an (4 numéros) ☐

2 ans (8 numéros) ☐

au prix total de €

Paiement par : chèque ☐ virement ☐

Désire recevoir une facture oui ☐ non ☐

Date :

Signature

Pièce à joindre : chèque à l'ordre de l'Agent comptable de l'ONCFS
ou règlement par virement bancaire, à l'Agent Comptable de l'ONCFS :

Domiciliation : Trésorerie Générale des Yvelines – Versailles

Code banque : 10071 – Code guichet : 78000 – N° de compte : 00001004278 – Clé RIB : 58

IBAN : FR76 1007 1780 0000 0010 0427 858 – BIC : TRPUFRP1

N° identification TVA : FR67180073017 – N° SIRET : 18007301700014 – Code APE : 8413Z



Le magazine *Faune sauvage*

apporte à ses lecteurs le fruit de l'expérience et de la recherche de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage en matière de faune sauvage, de gestion des espèces et d'aménagement des milieux.

■ Directions

Direction générale

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 47 63 79 13
direction.generale@oncfs.gouv.fr

Direction des ressources humaines

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 44 15 17 13
direction.ressources-humaines@oncfs.gouv.fr

Division de la formation

Centre de formation du Bouchet – 45370 Dry
Tél. : 02 38 45 70 82 – Fax : 02 38 45 93 92
drh.formation@oncfs.gouv.fr

Direction de la police

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 83
police@oncfs.gouv.fr

Direction des études et de la recherche

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 67
der@oncfs.gouv.fr

Direction des actions territoriales

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 57
direction.actions-territoriales@oncfs.gouv.fr

Division du permis de chasser

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 54 72
permis.chasser@oncfs.gouv.fr

Direction financière

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00
Fax : 01 30 46 60 60
direction.financiere@oncfs.gouv.fr

Direction des systèmes d'information

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 60
directeur.systemes-information@oncfs.gouv.fr

■ Missions auprès du directeur général

Cabinet

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 47 63 79 13
cabinet@oncfs.gouv.fr

Communication

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 44 15 17 04
comm.secretariat@oncfs.gouv.fr

Guichet juridique

Direction de la police
BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 83
police@oncfs.gouv.fr

Actions internationales et outre-mer

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 44 15 17 04
mai@oncfs.gouv.fr

Inspection générale des services

85 bis, avenue de Wagram
75017 Paris
Tél. : 01 44 15 17 17 – Fax : 01 44 15 17 04
igs.charge-mission@oncfs.gouv.fr

Contrôle de gestion

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 21 – Fax : 01 30 46 60 60
sandrine.letellier@oncfs.gouv.fr

Agence comptable

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 41 80 72
agence.comptable@oncfs.gouv.fr

■ Délégations interrégionales

Alpes – Méditerranée – Corse

6, avenue du docteur Pramayon
13690 Graveson
Tél. : 04 32 60 60 10 – Fax : 04 90 92 29 78
dr.alpes-mediterranee-corse@oncfs.gouv.fr

Auvergne – Languedoc – Roussillon

Les portes du soleil
147, avenue de Lodève
34990 Juvignac
Tél. : 04 67 10 78 00 – Fax : 04 67 10 78 02
dr.auvergne-languedoc-roussillon@oncfs.gouv.fr

Bretagne – Pays de la Loire

39, boulevard Albert Einstein
CS 44355 – 44323 Nantes Cedex 3
Tél. : 02 51 25 07 82 – Fax : 02 40 48 14 01
dr.bretagne-paysdeloire@oncfs.gouv.fr

Bourgogne – Franche-Comté

57, rue de Mulhouse
21000 Dijon
Tél. : 03 80 29 42 50
dr.bourgogne-franchecomte@oncfs.gouv.fr

Centre – Île-de-France

Cité de l'Agriculture
13, avenue des droits de l'Homme
45921 Orléans Cedex
Tél. : 02 38 71 95 56 – Fax : 02 38 71 95 70
dr.centre-iledefrance@oncfs.gouv.fr

Nord-Est

41-43, rue de Jouy
57160 Moulins-lès-Metz
Tél. : 03 87 52 14 56 – Fax : 03 87 55 97 24
dr.nord-est@oncfs.gouv.fr

Nord-Ouest

Rue du Presbytère
14260 Saint-Georges-d'Aunay
Tél. : 02 31 77 71 11 – Fax : 02 31 77 71 72
dr.nord-ouest@oncfs.gouv.fr

Outre-mer

23, rue des Améthystes
BP 45 – 97310 Kourou
Tél. : 05 94 22 80 65 – Fax : 05 94 22 80 64
dr.outremer@oncfs.gouv.fr

Poitou – Charentes – Limousin

255, routes de Bonnes
86000 Poitiers
Tél. : 05 49 52 01 50
dr.poitou-charentes-limousin@oncfs.gouv.fr

Sud-Ouest

18, rue Jean Perrin
31100 Toulouse
Tél. : 05 62 20 75 55 – Fax : 05 62 20 75 56
dr.sud-ouest@oncfs.gouv.fr

■ Centres nationaux d'études et de recherche appliquée (cnera) et autres unités d'études

CNERA Avifaune migratrice

39, boulevard Albert Einstein
CS 42355
44323 Nantes Cedex 3
Tél. : 02 51 25 03 90 – Fax : 02 40 48 14 01
cneraam@oncfs.gouv.fr

CNERA Cervidés-sanglier

1, place Exelmans
55000 Bar-le-Duc
Tél. : 03 29 79 97 82 – Fax : 03 29 79 97 86
cneracs@oncfs.gouv.fr

CNERA Faune de montagne

Les portes du soleil
147, avenue de Lodève
34990 Juvignac
Tél. : 04 67 10 78 04 – Fax : 04 67 10 78 02
cnerafm@oncfs.gouv.fr

CNERA Prédateurs – animaux déprédateurs

5, allée de Bethléem
ZI Mayencin
38610 Gières
Tél. : 04 76 59 13 29 – Fax : 04 76 89 33 74
cnerapad@oncfs.gouv.fr

CNERA Petite faune sédentaire de plaine

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 99
cnerafsp@oncfs.gouv.fr

Unité sanitaire de la faune

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 99
usf@oncfs.gouv.fr

Centre de documentation

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 67
doc@oncfs.gouv.fr

■ BMI Cites Capture

Domaine de Chambord
Pavillon du Pont de Pinay
41250 Chambord
dp.bmi-cw@oncfs.gouv.fr
Tél. : 02 54 87 05 82 – Fax : 02 54 87 05 90

■ Principales stations d'études

Ain

Montfort – 01330 Birieux
dombes@oncfs.gouv.fr
Tél. : 04 74 98 19 23 – Fax : 04 74 98 14 11

Hautes-Alpes

Micropolis – La Bérardie
Belle Aureille – 05000 Gap
gap@oncfs.gouv.fr
Tél. : 04 92 51 34 44 – Fax : 04 92 51 49 72

Haute-Garonne

Impasse de la Chapelle
31800 Villeneuve-de-Rivière
Tél. : 05 62 00 81 08 – Fax : 05 62 00 81 01

Isère

5 allée de Bethléem – ZI Mayencin
38610 Gières
cnerapad@oncfs.gouv.fr
Tél. : 04 76 59 13 29 – Fax : 04 76 89 33 74

Loire-Atlantique

39 bd Albert Einstein – CS 42355
44323 Nantes cedex 3
cneraam@oncfs.gouv.fr
Tél. : 02 51 25 03 90 – Fax : 02 40 48 14 01

Meuse

1 place Exelmans
55000 Bar-le-Duc
cneracs@oncfs.gouv.fr
Tél. : 03 29 79 97 82 – Fax : 03 29 79 97 86

Puy-de-Dôme

Résidence Saint-Christophe
2 avenue Raymond Bergougnan
63100 Clermont-Ferrand
clermont@oncfs.gouv.fr
Tél. : 04 73 19 64 40 – Fax : 04 73 19 64 49

Bas-Rhin

Au bord du Rhin – 67150 Gerstheim
gerstheim@oncfs.gouv.fr
Tél. : 03 88 98 49 49 – Fax : 03 88 98 43 73

Haute-Savoie

90 impasse « Les Daudes » – BP 41
74320 Sévrier
sevrier@oncfs.gouv.fr
Tél. : 04 50 52 65 67 – Fax : 04 50 52 48 11

Yvelines

BP 20
78612 Le Perray-en-Yvelines Cedex
der@oncfs.gouv.fr
Tél. : 01 30 46 60 00 – Fax : 01 30 46 60 67

Deux-Sèvres

Réserve de Chizé
Carrefour de la Canauderie
Villiers en Bois – 79360 Beauvoir-sur-Niort
chize@oncfs.gouv.fr
Tél. : 05 49 09 74 12 – Fax : 05 49 09 68 80

Vendée

Chanteloup
85340 Île-d'Olonne
chanteloup@oncfs.gouv.fr
Tél. : 02 51 95 86 86 – Fax : 02 51 95 86 87

Estimer le rapport des sexes pour améliorer la gestion du faisan commun



© P. Mayot/ONCFS

Et aussi :

- ▶ Inventaire de la biodiversité génétique des populations de cerfs en région centre.
- ▶ Oiseaux d'eau hivernant dans le golfe du Morbihan : tendances d'évolution 1991-2013.
- ▶ Le pestivirus et les isards, 20 ans de cohabitation.

Et d'autres sujets encore...

Les publications de l'ONCFS

pour commander

- www.oncfs.gouv.fr/Documentation-ru1
- Service documentation/tél. : 01 30 46 60 25

Le magazine *Faune sauvage*

Un outil pratique apportant à ses lecteurs le fruit de l'expérience et de la recherche de l'Office en matière de faune sauvage, de gestion des espèces et d'aménagement des milieux.



Des dépliants

sur les espèces, la gestion pratique des habitats...



Des brochures

sur les espèces, les habitats et les informations cynégétiques.



La revue scientifique en ligne *Wildlife Biology*

L'ONCFS participe à l'édition de *Wildlife Biology*, une revue gratuite en ligne (*open-access*) qui traite de la gestion et de la conservation de la faune sauvage et de ses habitats, avec une attention particulière envers les espèces gibiers.

www.wildlifebiology.com

