

Réponses de la population de chevreuils à la recolonisation par les loups du Vercors Français

Received: 12 March 2019 | Revised: 9 December 2019 | Accepted: 8 January 2020

DOI: 10.1002/1438-390X.12043

ORIGINAL ARTICLE

Population Ecology WILEY

Population responses of roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves

Malory Randon¹ | Christophe Bonenfant² | Jacques Michallet³ |
Thierry Chevrier³ | Carole Toïgo³ | Jean-Michel Gaillard² | Marion Valeix²

INTRODUCTION

Chez les grands herbivores, les principaux moteurs de la dynamique de population ont été étudiés en détail au cours des dernières décennies (par exemple, Coulson et al., 2001; Gaillard et al., 2013 pour des études de cas). Les conséquences de la densité, la météo, la qualité de l'habitat ou la chasse sur la survie et la reproduction selon l'âge sont bien documentées chez de nombreuses espèces, avec des preuves empiriques croissantes des interactions parmi ces facteurs (Bonenfant et al., 2009; Hone & Clutton-Brock, 2007). La prédation est clairement un moteur majeur de l'évolution et de la dynamique des populations de proies (Reznick, Bryant, Roff, Ghalambor et Ghalambor, 2004; Volterra, 1931). Comprendre et mesurer les conséquences de la prédation sur la dynamique des populations de grands herbivores est cependant beaucoup plus complexe que pour la plupart des autres variables environnementales. Par conséquent, des questions écologiques, telles que la question de savoir si les grands herbivores subissent une limitation ascendante ou descendante sont toujours débattues (Hopcraft, Olf et Sinclair, 2010; Laundré et al., 2014).

En augmentant la mortalité, les prédateurs devraient fortement limiter le taux de croissance de la population de leurs proies. Cependant, plusieurs arguments suggèrent que les populations de proies peuvent résister à une forte pression de prédation. Si la prédation est compensatoire en raison de la densité dépendance, la dynamique des populations de proies peut rester faiblement affectée, jusqu'à ce que les taux de prédation deviennent vraiment élevés pour que la prédation devienne additive à d'autres sources de mortalité (Errington, 1946). De même, la différence d'échelle spatiale entre la variation de comportement des grands carnivores et herbivores conduit à des différences de densité de plusieurs ordres de grandeur entre prédateurs et proies (Skogland, 1991). Par conséquent, les grands prédateurs peuvent avoir des conséquences limitées sur le taux de croissance des

proies. C'est particulièrement le cas si les prédateurs sont des généralistes et peuvent basculer entre différentes espèces de proies (Murdoch, 1969). C'est également le cas si les prédateurs choisissent des individus juvéniles ou sénescents, parce que le taux de croissance des populations de grands herbivores est le plus sensible à la variation de survie des adultes d'âge mûr (Gaillard, Festa-Bianchet, Yoccoz, Loison et Toïgo, 2000). Cependant, certaines espèces ou certains individus prédateurs hautement spécialisés peuvent réduire clairement le taux de croissance d'une population et l'abondance de grands herbivores (Bourbeau-Lemieux, Festa-Bianchet, Gaillard et Pelletier, 2011; Festa-Bianchet, Coulson, Gaillard, Hogg et Pelletier, 2006). Par exemple, la dynamique du chevreuil *Capreolus capreolus* est fortement affectée par la prédation du lynx *lynx lynx* (Andrén & Liberg, 2015; Heurich et al., 2012) particulièrement en hiver lorsque la hauteur de neige est épaisse, ce qui limite considérablement la mobilité des chevreuils (Heurich et al., 2012).

Des preuves se sont également accumulées au cours des dernières décennies sur les nombreux comportements antiprédateur qui ont évolué comme le regroupement (Fortin et al., 2009), la vigilance (Creel, Schuette et Christianson, 2014), le décalage d'habitat (Courbin et al., 2016) et le décalage temporel de niche (Valeix, Fritz, et al., 2009) qui peuvent affecter le comportement de recherche de nourriture (Barnier et al., 2014). Cependant, on en sait peu sur les conséquences de ces comportements chez les grands mammifères et sur les effets non létaux globaux des prédateurs sur leur proie, c'est-à-dire la diminution des performances des proies par la présence d'un prédateur et donc, n'impliquant pas la mise à mort et la consommation de proies (Creel, Christianson, Liley et Winnie, 2007; Middleton et al., 2013; revu par Say-Sallaz, Chamaillé-Jammes, Fritz, & Valeix, 2019).

Dans un contexte d'abondance et de distribution en évolution rapide de grandes populations de carnivores dans le monde

(Chapron et al., 2014; Ripple et al., 2014), il est important de comprendre les conséquences de ces changements sur les populations de proies et finalement sur le fonctionnement des écosystèmes. Même si les études sur ces conséquences se sont accumulées au cours des dernières décennies, la plupart de nos connaissances proviennent d'études conduites dans les Parcs nationaux d'Amérique du Nord, et en particulier du loup gris *Canis lupus* et du cerf wapiti *Cervus canadensis* du Grand Écosystème de Yellowstone (Kuijper et al., 2016; Say-Sallaz et al., 2019). Il y a donc un besoin d'études dans des contextes différents, en particulier en Europe où vivent de grands carnivores ou qui recolonisent des paysages anthropiques (Chapron et al., 2014). De plus, si les proies ont continuellement évolué avec leurs prédateurs ou ont évolué dans un environnement sans prédateur depuis plusieurs générations en raison de leur disparition de certains écosystèmes, cela peut finalement influencer la vulnérabilité des proies (Berger, Swenson et Persson, 2001; Byers, 1997). En effet, les **proies naïves** peuvent ne pas reconnaître les indices de présence d'un nouveau prédateur (mais voir Chamailé-Jammes, Malcuit, Le Saout, & Martin, 2014) ou peuvent ne pas répondre de manière appropriée et efficace au risque de prédation, en raison d'un manque d'expérience (Banks & Dickman, 2007; Carthey et Banks, 2014). Par exemple, le long des fronts de recolonisation de l'ours brun *Ursus arctos*, l'ours brun a tué des orignaux adultes *Alces alces* à des taux élevés disproportionnés par rapport aux sites où les ours bruns ont toujours été présents (Berger et al., 2001). Cependant, on sait très peu de choses sur la réponse des **proies naïves** à la recolonisation des prédateurs et à quelle vitesse ils deviennent efficaces pour échapper efficacement à ces prédateurs.

En 1992, les loups ont franchi la frontière italienne pour recoloniser l'Est de la France d'où ce prédateur avait disparu depuis environ 100 ans (Valière et al., 2003; Informations complémentaires 1). Dans ce travail, nous avons au préalable vérifié que le chevreuil est une proie importante pour les loups lors de cette recolonisation. Nous avons ensuite utilisé une surveillance à long terme (17 ans) des chevreuils dans la chaîne de montagnes du Vercors ouest, couvrant des zones contrastées en termes d'occupation de loups pour évaluer leurs effets sur les chevreuils. Si la prédation par les loups et le risque de prédation associé affectent les chevreuils, nous prévoyons une diminution de la population de chevreuils, d'abondance et du taux de croissance, et une diminution de la masse corporelle des faons, suite au retour des loups.

RESULTATS

Les variables météorologiques (c.-à-d. Indice de rigueur hivernale, printemps et indices de Gaussen d'été) pendant la période d'étude sont fournis dans les informations complémentaires 4. L'hiver 2004/2005 a été le plus rude de la série chronologique, avec un record de chutes de neige (chutes de neige totales = 498 mm, neige max profondeur = 140 mm) et durée de la neige (nombre de jours avec enneigement = 110).

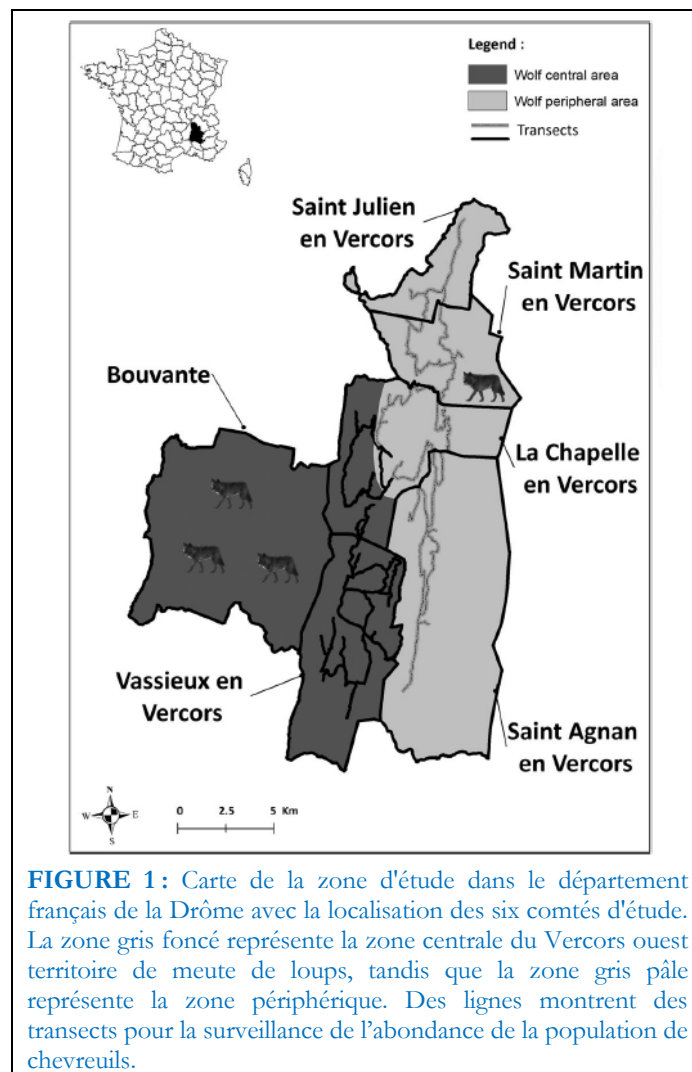


FIGURE 1 : Carte de la zone d'étude dans le département français de la Drôme avec la localisation des six comtés d'étude. La zone gris foncé représente la zone centrale du Vercors ouest territoire de meute de loups, tandis que la zone gris pâle représente la zone périphérique. Des lignes noires montrent des transects pour la surveillance de l'abondance de la population de chevreuils.

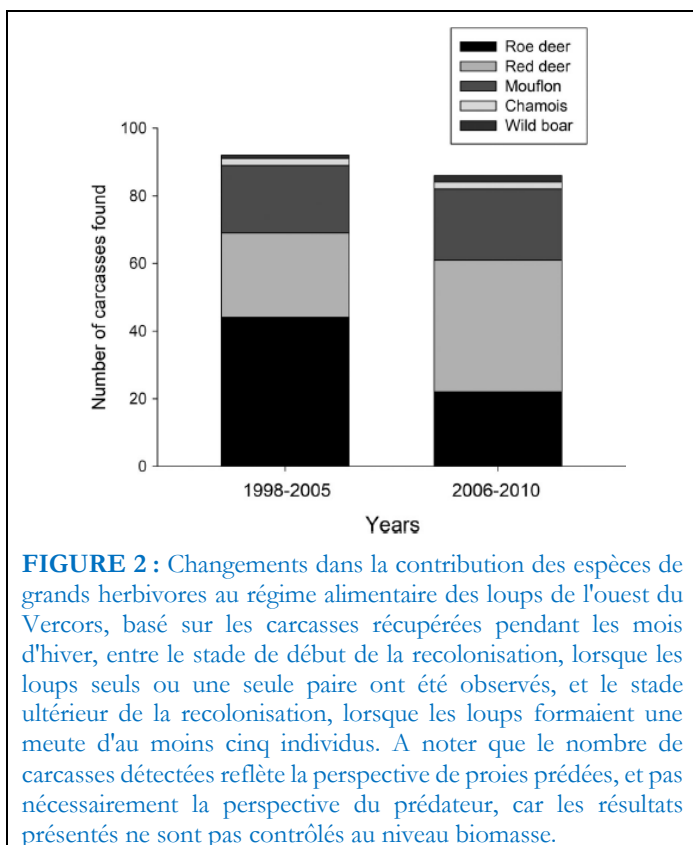
Prédation par les loups

Dans l'ensemble, nous avons enregistré 178 carcasses d'herbivores attribuées à la prédation par les loups au cours de la période 1998-2010 dans la chaîne montagneuse du Vercors ouest. Le chevreuil a représenté la principale proie des loups (37% des carcasses), avec les cerfs rouges (36% des carcasses). Par ailleurs, la **contribution** des différentes espèces de proies a changé entre le **stade précoce** de la recolonisation (1998-2005), lorsque seuls des loups solitaires ou des couples isolés étaient observés, et le **stade ultérieur** de la recolonisation (2006-2010), lorsque les loups étaient constitués en meute d'un minimum de cinq individus ($\chi^2 = 10,56$; $p = 0,019$). Ce changement est principalement caractérisé par une diminution de la contribution du chevreuil et une augmentation de la contribution du cerf élaphe (Figure 2).

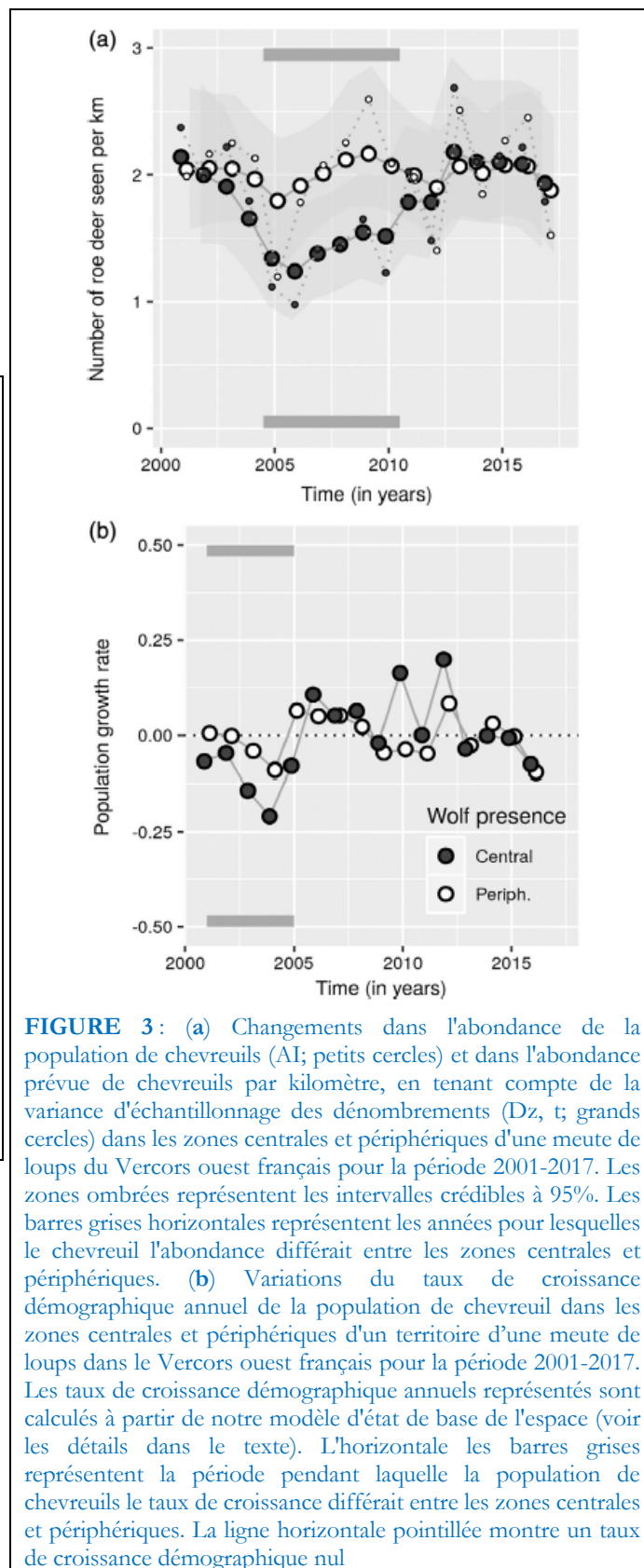
Abondance de la population de chevreuils et taux de croissance

Le modèle binomial négatif a adapté les données de manière satisfaisante (test de qualité d'ajustement: $\chi^2 = 292,55$, $df = 287$, $p = 0,40$). Selon WAIC, l'abondance de la population de chevreuils varie d'une année à l'autre, avec des schémas différents entre les zones centrales et périphériques (tableau 2; figure 3a). L'Indice d'Abondance (IA) des Chevreuil a

diminué de façon continue entre 2001 et 2006 dans la zone centrale (figure 3a), et l'IA a diminué en 2005 dans les deux régions (figure 3a), coïncidant avec l'hiver le plus sévère de la période d'étude (2004-2005). Entre 2005 et 2010, l'IA des chevreuils est resté faible dans la zone centrale, alors qu'il a augmenté dans la zone périphérique (figure 3a). Depuis 2011, la variation annuelle de l'IA chez les chevreuils était synchrone dans les deux domaines (Figure 3a). Dans l'ensemble, les IA des chevreuils étaient significativement plus faibles dans la zone centrale pour la période 2005-2010 uniquement (moyenne différence en AI = $-0,400$ [CI: $-0,677$; $-0,119$]; voir la barre grise horizontale sur la figure 3a).



Les taux de croissance de la population de chevreuils étaient plus faible dans la zone centrale pour la période 2001-2005 uniquement (différence moyenne en taux de croissance = $-0,124$ [CI: $-0,327$; $0,070$]; voir la barre grise horizontale sur la figure 3b). Cela explique le déclin des IA dans la zone centrale au cours de cette période. Il montre en outre que la différence d'IA entre les deux domaines pour la période 2005-2010 n'ont pas des taux de croissance plus faibles dans la zone centrale ces dernières années, mais en raison des taux de croissance combinés plus faible dans la zone centrale entre 2001 et 2005. Après 2006, les taux de croissance annuels étaient assez similaires dans les deux zones d'études (Figure 3b). Malgré le taux de croissance le plus faible entre 2004 et 2005, y compris désormais l'hiver le plus rigoureux, nous n'avons détecté aucun effet de l'indice de dureté hivernal sur le taux de croissance de la population de chevreuils (Tableau 3). Seul l'indice de Gausse au printemps de l'année t a eu un effet positif significatif sur la croissance démographique entre l'année t et $t + 1$ (tableau 3).



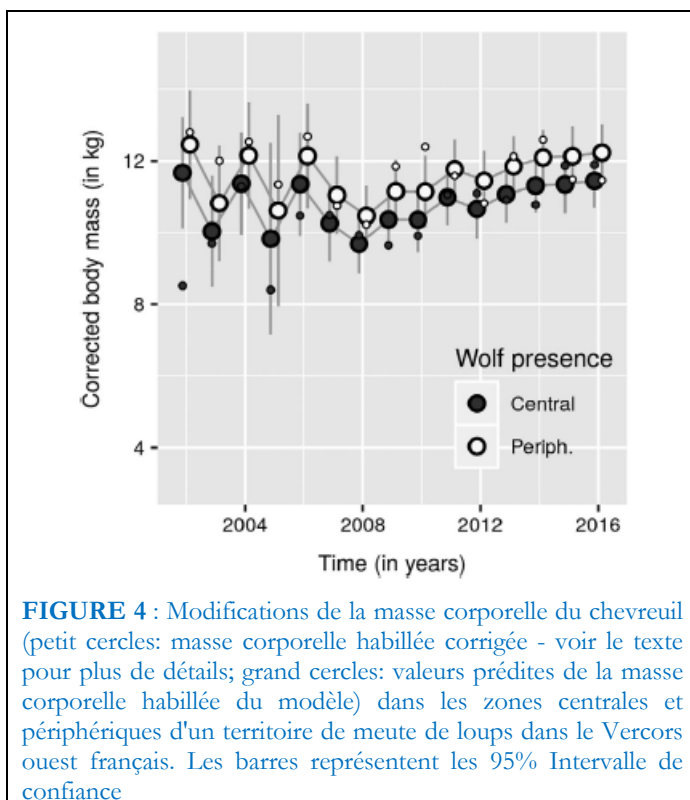
Masse corporelle des faons de chevreuil

Dans l'ensemble, nous avons collecté des mesures de masse corporelle pour $n = 422$ faons de chevreuil dans la zone d'étude de 2002 à 2016, tant dans le centre (Vassieux-en-Vercors, Bouvante; $n = 243$) qu'en périphérie (Saint-Julien-en-Vercors, Saint-Martin-en-Vercors, Saint-Agnan-en-Vercors; $n = 179$). La différence moyenne de masse corporelle des faons entre les sexes était de $0,30 \pm 0,24$ kg (les mâles étant plus lourds, comme attendu; Douhard, Gaillard, Pellerin, Jacob et Lemaître, 2017), et les faons ont gagné en moyenne $0,29 \pm 0,09$ kg par mois pendant la saison de chasse de septembre à mars. La masse corporelle moyenne des faons variait entre les années ($F = 1,80$, $df = [14, 404]$, $p = 0,03$; voir informations complémentaires 5 pour les coefficients détaillés par année) mais pas différemment entre la zone centre et périphérique (terme d'interaction entre «année» et «Zone à loup» [$F = 1,51$, $df = [14, 390]$, $p = .10$]). **La masse corporelle des faons était en moyenne plus faible dans le centre que dans la zone périphérique de présence des loups** ($F = 9,19$, $df = [1, 404]$, $p = 0,02$; $0,79 \pm 0,26$ kg; Figure 4). Les premières années de l'étude ont été caractérisées par une grande variabilité due à une taille d'échantillon plus faible durant ces années. Entre 2006 et 2008, la masse corporelle des faons de chevreuil a diminué dans les deux zones et a augmenté depuis 2008. Cependant, les différences de masse moyenne, de masse entre les années et entre les régions étaient plutôt faibles (≤ 1 kg). Des cinq covariables environnementales (c.-à-d. les trois indices météorologiques, l'indice d'abondance de la population de chevreuils et l'indice de population du cerf élaphe), aucune n'a influencé la variation annuelle de masse corporelle des faons (Tableau 4), mais la relation positive entre l'abondance des chevreuils et leur masse corporelle était presque significative.

DISCUSSION

Au début de la recolonisation du Vercors ouest par les loups (avant 2005), le chevreuil était l'une des principales proies tuées par les loups (avec le cerf rouge). Ce résultat est conforme à une analyse précédente du régime alimentaire des loups réalisée sur la même période d'après 41 crottes de loups, qui montrait que le chevreuil représentait 43,8% des crottes trouvées et était la principale proie des loups (réseau ONCFS « Grands Prédateurs », données non publiées; Fluhr, 2011). Parallèlement, l'abondance de chevreuils a chuté dans la zone centrale, ce qui correspond au cœur du territoire de la meute et se caractérise par une utilisation intense de la zone par les loups, avec des taux de croissance démographique plus faibles dans la zone centrale que dans la zone périphérique entre 2001 et 2005. L'abondance des chevreuils a fortement chuté entre 2004 et 2005 dans les zones centrales et périphériques, probablement en raison de la sévérité extrême de l'hiver 2004-2005, qui a été l'hiver le plus rigoureux tout au long de la période d'étude de 17 ans. **Cela est cohérent avec plusieurs études antérieures qui ont montré que les hivers rigoureux diminuent la survie des individus jeunes et âgés dans les populations de grands herbivores** (par exemple, Gaillard et al., 2000; Saether, 1997 pour les revues). La prédation des loups devrait augmenter avec l'épaisseur de la neige. Par exemple, sur l'Isle Royale, les loups chassaient dans des meutes plus importantes et triplaient le nombre d'originaux qu'ils tuaient par jour au cours des années les plus enneigées (Post, Peterson, Stenseth et McLaren, 1999). De même, l'importance relative de la prédation du loup sur la mortalité du cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* augmentait avec la sévérité de l'hiver au Minnesota (DelGiudice, Riggs, Joly et Pan, 2002). **Cette plus grande sensibilité des ongulés à la prédation des loups pendant les hivers rigoureux est associée à des mouvements plus onéreux et moins efficaces des ongulés dans la neige profonde** (Parker et al., 1984). Entre 2006 et 2010, l'abondance des chevreuils est restée plus faible dans la zone centrale. De cette différence d'abondance de la population, résultent des taux de croissance inférieurs constants signalés par l'IA entre 2001 et 2005. **De plus, nos résultats sont conformes aux études précédentes qui ont montré que la présence de loups établis, inhibe le rétablissement des populations de proies après un événement stochastique densité-indépendant, tel qu'un hiver rigoureux** (Hebblewhite, Pletscher et Paquet, 2002).

La diminution de l'IA du chevreuil dans la zone centrale entre 2001 et 2005 combinée avec le ralentissement du rétablissement de la population de chevreuils après l'hiver rigoureux, révèle que quelque chose de différent a eu lieu entre les deux zones d'étude au cours de la période 2001-2010. **Lors de l'étude de l'effet d'un carnivore sur un proie, il est important de considérer des hypothèses alternatives qui pourraient souligner les tendances observées chez les proies** (voir Figure 2 dans Ford & Goheen, 2015) : (i) présence d'autres prédateurs, (ii) la limitation des ressources et (iii) la maladie. En ce qui concerne (i), aucun autre grand carnivore n'est présent dans les deux zones d'étude. Étant donné que les chevreuils sont chassés par des personnes dans les deux



zones d'études, il est important de noter que la variation annuelle des prélèvements de chevreuils étaient similaires dans les deux régions (Informations complémentaires 6). Concernant (ii), les différences de composition des essences forestières affectent évidemment la disponibilité des ressources dans les deux domaines et des différences de disponibilité de ressources entre les deux zones peut exister et affecter l'abondance de la population de chevreuils. Cependant, aucun changement de gestion des forêts n'a eu lieu, nous pouvons donc rejeter de grands changements dans la disponibilité des ressources dans une zone à prendre en compte pour la différence observée. De même, la concurrence possible avec le cerf rouge (Richard et al., 2010) semble peu probable, parce que nous n'avons trouvé aucun effet de l'abondance de la population de cerfs rouges sur le taux de croissance de la population de chevreuils et la masse corporelle des faons (soutenue par le manque d'augmentation de l'index de navigation - voir Informations complémentaires 7). Les deux zones de loups étant très proches géographiquement, les différences de conditions météorologiques locales peuvent également être exclues. En ce qui concerne (iii), aucune éclosion de maladie n'a été signalée au cours de la période d'étude. **La prédation par les loups est donc le facteur le plus probable pour expliquer la différence que nous avons signalée dans la dynamique de population entre les zones centrales et périphériques.** Cependant, les changements dans l'abondance des chevreuils que nous avons détectés correspondent aux changements locaux des zones proches des transects échantillonnés et peuvent ainsi découler soit de véritables changements d'abondance de la population de chevreuils des deux zones d'étude ou d'un changement dans l'utilisation de l'espace par les chevreuils et la sélection de l'habitat qui affecterait la probabilité de détection des chevreuils sur les transects. Un changement de comportement d'alimentation des chevreuils avec une utilisation accrue des **habitats sous-optimaux** se sont peut-être produits (comme d'autres systèmes, par exemple Creel, Winnie, Maxwell, Hamlin, & Creel, 2005; Valeix, Loveridge et al., 2009). Cependant, de futures études impliquant une surveillance GPS détaillée individuelle des chevreuils sont nécessaires pour déterminer si les chevreuils modifient leur utilisation et leur sélection d'habitat en réponse au risque de prédation par les loups. **Malheureusement, nos données ne nous permettent pas de démêler les effets létaux et non létaux des loups.** Les loups ont clairement tué des chevreuils, mais nous ne pouvons pas évaluer si cette mortalité était **additive** ou **compensatoire**.

La taille des échantillons de masse corporelle des faons de chevreuil était plutôt faible, mais nous a quand même permis de voir que cette masse corporelle était plus faible dans la zone centrale que dans la zone périphérique. Il est à noter que la différence de masse corporelle des faons entre les deux zones était faible (~ 1 kg) par rapport aux différences signalés précédemment chez des chevreuils en réponse à des changements de densité (environ 2 kg en réponse à la variation spatiale dans les ressources, Pettorelli et al., 2003; > 3 kg en réponse à la densité de population, Douhard et al., 2013). **Cette différence pourrait provenir des effets non létaux**

du risque de prédation lié au stress et aux coûts d'alimentation, qui se produisent même à une faible densité de prédateurs (Creel, 2018; MacLeod, Krebs, Boonstra et Sheriff, 2018; Ramler, Hebblewhite, Kellenberg et Sime, 2014), mais parce que la dynamique temporelle des changements de masse corporelle chez le faon de chevreuil était similaire dans les deux zones d'étude, il est plus probable qu'une variable non mesurée / inconnue explique cette différence de masse corporelle. **La relation positive entre la masse corporelle des faons de chevreuil et l'IA de chevreuil que nous avons signalé est contraire à ce qui est attendu en présence de densité dépendance** (Bonenfant et al., 2009). En effet, les masses corporelles des faons étaient plus faibles en 2006–2010 lorsque l'abondance des chevreuils était faible dans la zone centrale. Une telle relation positive a déjà été démontrée dans une étude sur les souffrances des agneaux du mouflon d'Amérique *Ovis canadensis* par une mortalité par croissance réduite pendant les années de forte prédation par les couguars *Puma concolor*, contribuant à un tiers de l'impact total de la prédation sur la survie des agneaux (Bourbeau-Lemieux et al., 2011); **une étude qui a illustré un cas d'effets non létaux** de la prédation sur une population de proies. Bien que nos résultats suggèrent un tel mécanisme, l'alternative d'un **effet retardé** de l'hiver 2004/2005 extrêmement rigoureux qui a conduit les cohortes plusieurs années consécutives à être légère, a donc empêché toute relation entre la masse corporelle moyenne et l'IA de la population. Dans l'ensemble, nos résultats ne fournissent pas de solide soutien aux effets non létaux des loups sur la masse corporelle des faons de chevreuils. Ce résultat est conforme à certaines preuves dans la littérature sur les effets non létaux, faibles à inexistant de la prédation du loup sur les proies, parce que les réponses comportementales des proies ne sont pas assez fortes ou fréquentes pour conduire à des changements majeurs dans les **performances individuelles** (Middleton et al., 2013; White et al., 2011). Cependant, les deux zones d'étude ont été caractérisées par la présence de loups avec différents niveaux d'utilisation de l'espace. Parce que non mortel, les effets peuvent se produire même à une faible densité de prédateurs, il est également possible qu'ils se soient produits dans les deux domaines d'étude, aussi les futures études devront se concentrer sur les domaines strictement sans loup avant d'avoir des conclusions fermes sur l'existence d'effets non létaux.

Les populations de chevreuils dans le centre et la périphérie des zones avaient des modèles similaires de variation temporelle de l'IA et de taux de croissance après 2011. **Cela suggère que les effets des loups sur la population de chevreuils dans la zone centrale se sont produits principalement au cours d'une période de 10 ans d'établissement de la meute, avec des effets au niveau de la population détectés uniquement sur une période de 6 ans (2005-2010).** La petite différence que nous avons signalée entre la zone centrale et périphérique après 2011 peut s'expliquer par (a) **un processus d'apprentissage** pour reconnaître la présence des loups, permettant aux chevreuils d'échapper à la prédation (**fin de la période naïve**), et / ou (b) **un changement de prédation par les loups**, qui visait leur

prédation sur le cerf rouge au lieu du chevreuil (figure 2) avec une augmentation de taille de la meute. Cette deuxième explication est étayée par le fait que le succès d'attaque des loups sur les cerfs rouges augmente avec une plus grande taille de meute entre 1 et 5 loups (MacNulty, Smith, Mech, Vucetich et Packer, 2012).

Dans l'ensemble, nos conclusions suggèrent que l'installation d'une meute de loups dans une zone d'où le prédateur était absent pendant très longtemps, conduit à une période d'impact de 10 ans du prédateur sur la **proie naïve** vivant dans cette zone. Notre étude souligne l'importance des études à long terme, car différentes phases ont été détectées dans ce travail après l'arrivée des loups. En effet, après une première période lorsque les différences de taux de croissance de la

population des chevreuils entre les deux zones d'étude ont été détectées, nous avons détecté une durée de 6 ans où les différences d'abondance des chevreuils entre les deux zones ont été détectées, et après aucun effet détectable des loups sur les populations de chevreuils ne pouvait être détecté. Notre étude montre en outre la **difficulté de démêler les effets létaux et non létaux des prédateurs sur leurs proies** et encourager les futures études à étudier (a) la répartition spatiale des proies avant et après l'installation du prédateur et (b) la dynamique des populations des proies à l'aide de la surveillance de capture-marquage-recapture dès que possible. Enfin, dans une perspective de gestion ou de conservation, nos résultats suggèrent qu'un nouvel équilibre a été atteint entre les loups et les chevreuils dans le Vercors ouest.

Proie naïve,
Effets non létaux,
Processus d'apprentissage des proies au risque de prédation,
Effet retardé d'un hiver très rude sur les poids des cohortes plusieurs années consécutives,
Sensibilité des proies à la prédation les hivers rigoureux