



Synthèse

Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration.

Octobre 2022

Référence

Fløjgaard C., Pedersen PBM., Sandom CJ., Svenning JC., Ejrnæs R. (2021). *Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration. Journal of Applied Ecology.*

<https://doi.org/10.1111/1365-2664.14047>

Quels niveaux de référence pour la biomasse des grands herbivores dans le cadre de la restauration écologique ?



Sommaire

L'évolution de la densité des grands herbivores dans les écosystèmes.....	2
Relation entre la productivité primaire nette et la biomasse des grands herbivores.....	2
Perspectives pour appliquer un niveau de référence biomasse pour les grands herbivores et éclairer les mesures de restauration.....	6
Annexe - données utilisées.....	8

L'évolution de la densité des grands herbivores dans les écosystèmes

La plupart des espèces existantes ont évolué dans des écosystèmes préhistoriques façonnés par des processus naturels. Dans ces écosystèmes, les grands herbivores ont contribué à la diversification des ressources biotiques (vivantes) et de l'environnement abiotique (non vivant comme la topographie, la structure du sol, la qualité de l'eau, etc.) au profit des autres espèces¹.

À la fin du Quaternaire, de nombreux mammifères terrestres, notamment la mégafaune de plus de 44,5 kg, ont disparu laissant des assemblages d'espèces appauvris dans la plupart des régions². Les espèces restantes ont été déplacées, chassées et éradiquées par les humains, ce qui fait que les mammifères terrestres sauvages ne représentent aujourd'hui que 4 % de la biomasse totale de mammifères³.

Pourtant, avant cette période, les données paléo-écologiques d'Europe et d'Asie révèlent des estimations de biomasse relativement élevées : par exemple, dans la Steppe, les mammoths, aujourd'hui éteints, aurait eu une biomasse de mégafaune de 10 500 kg / km²⁴ et, dans la dernière période interglaciaire, un équivalent de plus de 2,5 daims / ha a été estimé pour la moitié des sites d'étude⁵, soit plus de 15 000 kg / km² individus de 60 kg par hypothèse.

L'héritage historique et la forte influence humaine contemporaine sur les écosystèmes rendent les estimations d'un niveau de référence pour la biomasse naturelle des grands herbivores complexes. Cependant, une association étroite entre les producteurs et les consommateurs de biomasse a été formulée comme une loi générale en écologie⁶. Elle décrit comment l'énergie circule entre les niveaux trophiques, par exemple, au travers des relations prédateurs-proies⁷. Ainsi, pour Hatton *et al.* (2015), dans les écosystèmes représentant des conditions quasi naturelles, il existe une forte corrélation entre la biomasse des producteurs et celle des consommateurs qui est généralement proportionnelle avec un ratio proche de trois quart.

Relation entre la productivité primaire nette et la biomasse des grands herbivores

La biomasse des écosystèmes est, proportionnellement, de 1,5 à 2 fois plus élevée que celle des consommateurs⁸.

Par hypothèse, plus un écosystème est proche d'un état intact (ou presque intact), comme le sont les aires protégées africaines⁹, plus la biomasse des grands herbivores exprimera une forte relation avec la productivité primaire. *A contrario*, les écosystèmes des continents plus fortement influencés par les humains (avec des historiques de perte passée de mégafaune), devraient montrer en moyenne une relation plus faible et avoir une biomasse herbivore plus faible qu'attendue.

Les chercheurs anglais et danois qui ont publié cette étude ont utilisé des données mondiales empiriques sur la biomasse des grands herbivores et la production primaire nette (NPP). Ils ont exploré la relation de proportionnalité dans les différents continents et discuté d'un niveau de référence naturel pour la biomasse

¹ Galetti *et al.*, 2018 ; MacFadden, 1997 ; Weil, 2005

² Ripple *et al.*, 2015 ; Sandom *et al.*, 2014

³ Bar-On *et al.*, 2018

⁴ Zimov *et al.*, 2012

⁵ Sandom *et al.*, 2014

⁶ Cebrian, 2015

⁷ Hatton *et al.*, 2015

⁸ Coe *et al.*, 1976 ; East, 1984 ; Fritz et Duncan, 1994

⁹ Sandom, Faurby, *et al.*, 2014

des grands herbivores terrestres (cf. annexe Données utilisées). Ils ont ensuite confronté leurs résultats à des projets de réensauvagement pour en retirer des propositions pour la restauration d'écosystèmes en termes d'équilibre grands herbivores et biomasse.

Les résultats montrent que la biomasse des grands herbivores varie de plusieurs ordres de grandeur en fonction des écosystèmes et des continents. Par ailleurs, il existe une relation significative, mais relativement faible, entre la biomasse des grands herbivores et la productivité primaire nette au niveau mondial (cf. figure 1).

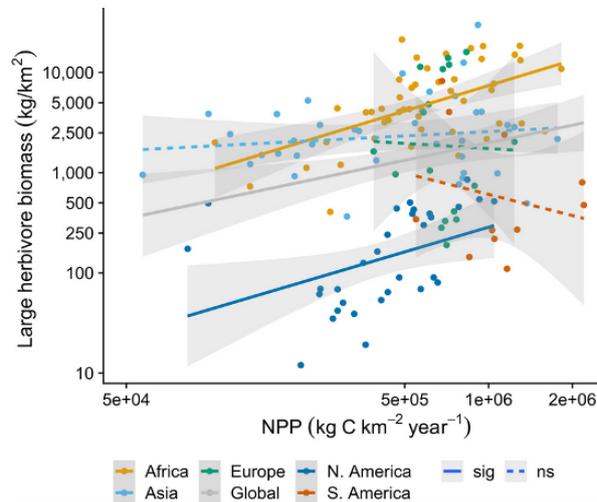


Figure 1, extraite de Fløjgaard et al. (2021) : Relation proportionnelle de la biomasse des grands herbivores en fonction de la productivité primaire nette moyenne à l'échelle tampon de 1 km, global (ligne et points gris) et par continent (lignes et points colorés). L'ombrage gris montre l'indice de confiance à 95 % et les lignes pointillées indiquent les régressions non significatives ($p > 0,05$). Les lignes pleines sont significatives (sig) et les lignes pointillées non significatives (ns).

Les résultats confirment également une forte relation proportionnelle entre la biomasse des grands herbivores et la productivité primaire nette dans les aires protégées en Afrique. Les écosystèmes africains et asiatiques ont globalement la biomasse d'herbivore la plus élevée. Leur biomasse suit une relation avec la productivité primaire nette de l'écosystème selon la formule suivante :

$$Biomasse = 3,64e-04 \times NPP^{1,23}$$

Note : pour plus de détails, notamment sur les biais, voir annexe [Données utilisées](#).

L'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud ont la biomasse d'herbivore la plus faible. Hors Afrique, une relation positive significative entre la biomasse des grands herbivores et la productivité primaire nette n'a été enregistrée que pour l'Amérique du Nord, avec la relation suivante :

$$Biomasse = 4,49e-07 \times NPP^{1,51}$$

L'Asie, l'Europe et l'Amérique du Sud n'ont pas de relations significatives entre la biomasse des grands herbivores et la productivité primaire nette. La biomasse des grands herbivores d'Amérique du Sud affiche une relation systématiquement négative avec la productivité primaire nette.

Pour plus d'informations, voir le [tableau 1 de la publication](#).

Les écosystèmes européens sont très hétérogènes. La biomasse des grands herbivores européens varie de 190 kg / km² à 16 000 kg / km², avec une distribution bimodale notable entre les sites de régénération et d'autres zones naturelles (cf. figure 2). Les sites de réensauvagement du programme *Rewilding Europe* présentent la caractéristique d'avoir une grande biomasse d'herbivores

dans les cas de productivité primaire nette intermédiaire, dépassant la biomasse des grands herbivores de la plupart des écosystèmes africains et asiatiques de productivité équivalente (cf. figure 2).

Ces écosystèmes pratiquent le pâturage naturel : la démographie des animaux dans les réserves naturelles (souvent clôturées) n'est pas contrôlée et les interventions ne sont autorisées que pour éviter la famine hivernale.

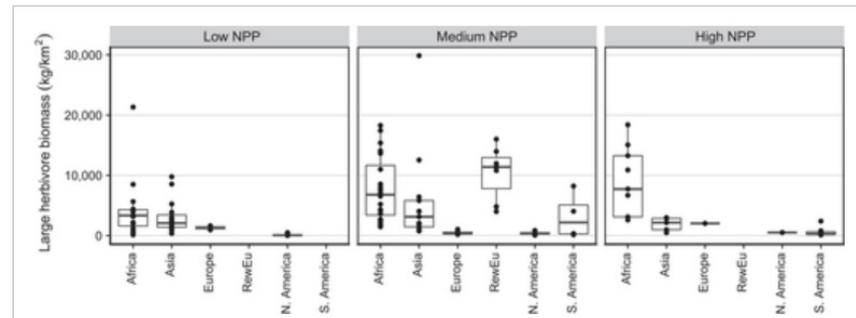


Figure 2, extraite de Fløjgaard et al. (2021) : Biomasse des grands herbivores en fonction de la productivité primaire nette, faible (Low NPP = inférieure à 500 000 kg de carbone par km² et par an), intermédiaire (Medium NPP = entre 500 000 et 1 000 000 kg de carbone par km² et par an) et élevée (High NPP = supérieure à 1 000 000 kg C km⁻² year⁻¹).

La biomasse des grands herbivores dans les écosystèmes asiatiques est la plus similaire à celle de l'Afrique, en particulier aux niveaux intermédiaires et faibles de productivité primaire nette. La disparition de la mégafaune du Pléistocène a été moins sévère en Afrique, mais aussi en Asie¹⁰. Par ailleurs, ce sont les seuls continents qui abritent encore des mégaherbivores indigènes (herbivores de plus de 1 000 kg, comme les éléphants, les rhinocéros ou encore les hippopotames).

Aux productivités primaires nettes intermédiaire et élevée, la biomasse des grands herbivores est toutefois plus faible en Asie qu'en Afrique, sans doute en raison des pressions anthropiques contemporaines plus élevées¹¹, et la suppression des régimes de feu, qui ont :

- entraîné une diminution de la ressource fourragère dans les forêts¹², une contraction de l'habitat, la persistance des espèces dans des refuges moins productifs¹³;
- favorisé le braconnage¹⁴.

De leur côté, **l'Europe, l'Amérique du Nord et du Sud** ont subi des pertes plus importantes lors de l'extinction de la mégafaune du Quaternaire tardif¹⁵ et les impacts humains sur les faunes existantes sont aujourd'hui élevés, particulièrement en Europe et en Amérique du Nord¹⁶.

En **Amérique du Nord**, les espèces existantes persistent à de faibles densités en raison de la fragmentation de l'habitat, de la poursuite de la chasse et de l'abattage ainsi que du retard de rétablissement des persécutions passées. Une étude de simulation a par exemple montré, qu'étant donné la disponibilité en ressource alimentaire, les populations de bison du parc national de Yellowstone pourrait encore largement augmenter (la capacité de charge moyenne n'a pas encore été

¹⁰ Sandom, Faurby, et al., 2014

¹¹ Sanderson et al., 2002

¹² Karanth & Sunquist, 1992

¹³ Suraprasit et al., 2020 ; Teng et al., 2020

¹⁴ Srikosamatara, 1993

¹⁵ Sandom, Faurby, et al., 2014

¹⁶ Sanderson et al., 2002

atteinte)¹⁷.

En **Amérique du Sud**, dans les parcours (réseaux de zones de pâturages où l'alimentation complémentaire, l'irrigation et la fertilisation sont rares), l'introduction du bétail a augmenté la biomasse des grands herbivores d'un ordre de grandeur par rapport aux écosystèmes environnants non gérés¹⁸. Cela indique que la biomasse des grands herbivores sauvages est bien en deçà de la capacité de charge de ces espaces naturels. Le couvert forestier dense dans les écosystèmes les plus productifs d'Amérique du Sud est sans doute un des facteurs explicatif d'une biomasse d'herbivores apparemment faible en comparaison aux productivités primaires nettes élevées.

Dans tous ces continents, le manque de mégaherbivores implique que les grands herbivores restants sont plus sensibles à la prédation, ce qui limite potentiellement leur biomasse¹⁹.

La biomasse élevée de grands herbivores dans les projets européens de réensauvagement suggère également des facteurs limitants contemporains dans d'autres zones naturelles.

Les biomasses élevées se trouvent dans les zones de réensauvagement qui pratiquent le « pâturage naturel » ou le réensauvagement trophique. En pratique, cette approche conduit à ce que les populations de grands herbivores soient principalement régulées par la productivité primaire. Fait intéressant, ces sites de réensauvagement atteignent des biomasses de grands herbivores dépassant la médiane, mais dans les limites du maximum, observées dans les écosystèmes africains et asiatiques en productivité primaire nette intermédiaire (cf. figure 2). Cela peut refléter l'absence de prédation dans les zones de réensauvagement ou alors que les grands herbivores sont également moins nombreux, dans une certaine mesure, dans les écosystèmes africains en raison de la chasse légale ou du braconnage²⁰.

Il a été avancé que la prédation peut réduire les densités de grands herbivores et que la réintroduction de prédateurs peut résoudre la surabondance perçue²¹. Les preuves que les prédateurs régulent généralement et substantiellement les densités totales d'herbivores sont au mieux équivoques et varient selon les écosystèmes²². Elles dépendent probablement de la présence de grands et de mégaherbivores dans ces écosystèmes. Des travaux en Afrique suggèrent qu'au lieu de réduire la biomasse globale des herbivores, la prédation favorise les grands herbivores par rapport aux petits avec une biomasse équivalente²³. En montrant une relation proportionnelle et une biomasse généralement élevée de grands herbivores dans les écosystèmes africains avec des faunes de prédateurs en majorité assez complète, les résultats des présents travaux suggèrent également que la prédation ne réduit pas la biomasse d'herbivores à de faibles niveaux dans les écosystèmes quasi naturels.

¹⁷ Plumb *et al.*, 2009

¹⁸ Oesterheld *et al.*, 1992

¹⁹ Hopcraft *et al.*, 2012

²⁰ par exemple Fayrer-Hosken *et al.*, 2000 ; Robson *et al.*, 2017

²¹ par exemple Warren, 2011

²² Hopcraft *et al.*, 2010 ; Jędrzejewski *et al.*, 2002 ; Skogland, 1991

²³ le Roux *et al.*, 2019

Perspectives pour appliquer un niveau de référence biomasse pour les grands herbivores et éclairer les mesures de restauration

Ces résultats mettent en évidence que dans de nombreux écosystèmes en dehors de l'Afrique, la biomasse des grands herbivores est bien inférieure aux niveaux naturels à long terme. Les décideurs et les gestionnaires chargés de la restauration des zones naturelles devraient prendre en compte les considérations ci-après :

- Le pâturage des grands herbivores est largement reconnu comme un processus important pour la biodiversité, mais il y a un débat considérable sur les densités appropriées de grands herbivores sauvages et les niveaux naturels d'intensité de pâturage et de broutage.
- Tant le surpâturage que l'absence de pâturage (par déprise agricole ou suppression de la biomasse des grands herbivores dans les zones naturelles menacent la biodiversité²⁴ :
 - Il y a un risque de dépassement du niveau de référence naturel pour la biomasse des grands herbivores lors de la pratique du pâturage saisonnier du bétail à des fins agricoles, entraînant la suppression des pollinisateurs et des invertébrés herbivores ;
 - *A contrario*, il y a un risque de déficit en grands herbivores, par exemple lorsque les mesures de gestion visant à réguler négativement ces animaux.
- Les mesures de gestion de la faune et des écosystèmes semi-naturels, ainsi que les mesures de conservation et de restauration, sont influencées par de nombreux paramètres comme, les perceptions de surabondance et de densités anormalement élevées de grands herbivores²⁵, les objectifs de production de viande ou de produits laitiers, les objectifs d'habitat ou de paysage.
- La perte continue de biodiversité à l'échelle mondiale appelle à des approches alternatives de pâturage comme le réensauvagement trophique²⁶ et le « pâturage naturel »²⁷ qui n'ont pas d'objectif fixe de densité d'herbivores, mais permettent des fluctuations en fonction de la disponibilité des ressources en contexte d'intervention de gestion minimale.
- Pour éviter le danger de gérer des objectifs de conservation préconçus, notamment lors de la promotion de processus naturels et d'interactions entre espèces pour des écosystèmes biodivers, autorégulateurs, il est nécessaire de définir un niveau de référence naturel à long terme pour la biomasse des grands herbivores pour la restauration des écosystèmes et la biodiversité.

→ Les auteurs recommandent la pratique d'un « pâturage naturel » toute l'année sans spécifier de densité de grands herbivores, mais avec des populations aux ressources limitées et une intervention de gestion minimale. Malgré une base scientifique fournie²⁸, cette pratique suscite des débats, même si elle en améliore aussi notre compréhension²⁹. Une solution pratique à ce défi peut être que les grands herbivores soient retirés ou abattus s'ils tombent en dessous de la condition physique prédéfinie ou des critères de bien-être animal, notamment dans les petites zones naturelles clôturées. La régulation réactive (l'abattage pour éviter la famine à venir) se rapproche plus du pâturage naturel que la régulation proactive (c'est-à-dire l'abattage à une densité de population bien inférieure à la capacité de charge), mais les deux pratiques peuvent également être combinés.

→ Au lieu de ça, les auteurs recommandent le réensauvagement expérimental local des sites avec un « pâturage naturel » qui, à son tour, peut aider à

²⁴ Sartorello *et al.*, 2020

²⁵ Gortázar *et al.*, 2006 ; Ickes, 2001 ; Mosley & Munding, 2018

²⁶ Bakker & Svenning, 2018

²⁷ Jepson *et al.*, 2018

²⁸ ICMO2, 2010

²⁹ Capozzelli *et al.*, 2020



informer les cibles des densités appropriées de grands herbivores dans les programmes agro-environnementaux, où les populations autorégulées ne sont pas possibles.

- Cette étude explore de grande échelles de territoires, l'extrapolation aux échelles locales dans des contextes variés n'est pas nécessairement possible.
- Des progrès supplémentaires dans l'établissement de bases de référence fiables bénéficieraient fortement d'expériences de terrain à grande échelle et ouvertes où divers assemblages de grands herbivores sont laissés libres de répondre à la variation de la productivité primaire, à la saisonnalité et à d'autres conditions écologiques sans régulation de la population selon des objectifs de gestion prédéfinis.

synthèse **Hélène Soubelet**,
directrice de la FRB

relecture **Pauline Coulomb**,
responsable du Pôle Communication et
valorisation scientifique de la FRB

Annexe - données utilisées

Les chercheurs ont rassemblé des données empiriques publiées sur la biomasse des grands herbivores (kg /km²) dans 289 points de données provenant de 146 écosystèmes d'Afrique, d'Asie, d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud:

- Hatton *et al.* (2015), qui ont répertorié la biomasse des grands herbivores sauvages de plus de 5 kg dans 73 aires protégées. Ces résultats ont été pondérés pour la biomasse des mégaherbivores (c'est-à-dire les herbivores de plus de 1 000 kg comme les éléphants, les rhinocéros et les hippopotames) et des espèces migratrices (espèces avec des mouvements saisonniers et longue distance des individus) par la fraction de l'année où elles sont présentes dans l'écosystème ;
- Rodriguez *et al.* (2014) ayant répertorié la biomasse contemporaine d'ongulés de toutes les espèces des ordres Périssodactyles, Artiodactyles ou Proboscidiens pour 95 aires naturelles (parcs nationaux et aires protégées avec un certain degré de pastoralisme traditionnel) ;
- Fløjgaard *et al.* (2021), communication personnelle.

Conformément à Rodriguez *et al.*, la biomasse du bétail a été incluse dans la mesure où elle dépend aussi de production primaire locale dans les systèmes pastoraux.

Les positions GPS ont été vérifiées à l'aide de la littérature scientifique, de cartes avec les noms des lieux et d'images satellites Google Maps. Cette phase a permis de prendre des décisions pour repositionner les positions douteuses notamment vers des réserves. Les données ont été collectées pour les années 1926 à 2009, ainsi que des données d'années inconnues.

Trois sous-ensembles de données ont été analysés, le premier comprenant uniquement les écosystèmes africains avec des mégaherbivores de plus de 1 000 kg (n=20) et le second comprenant uniquement les herbivores africains de plus de 20 kg (n = 21). Ces deux sous-ensembles ayant vocation à étudier le rôle des mammifères de grande taille. Le troisième sous-ensemble comprenant uniquement les années après l'an 2000 (n = 14) avait pour objectif de correspondre avec les données de production primaire nette (absentes ou incomplètes avant cette date. En effet, des décalages temporels (notamment en Afrique avec les points de données les plus anciens) existent entre certains points de données et les données sur la productivité primaire nette qui a généralement augmenté au cours des dernières décennies³⁰.

La productivité primaire nette a été estimée à l'aide des moyennes annuelles de 2000 à 2015 publiées (extrait de ces fichiers).

La taille exacte de la zone relative à l'estimation de la biomasse étant inconnue, le modèle a été ajusté en utilisant la productivité primaire nette moyenne et médiane dans des zones tampons entourant la coordonnée du centre de l'écosystème (rayon de 1, 5, 10, 50 et 100 km autour des coordonnées de l'écosystème identifié). L'analyse détaillée peut être obtenue à partir du R-script disponible³¹ et du fichier de données de Fløjgaard *et al.* (2021).

³⁰ Nemani *et al.*, 2003

³¹ R Core Team, 2017