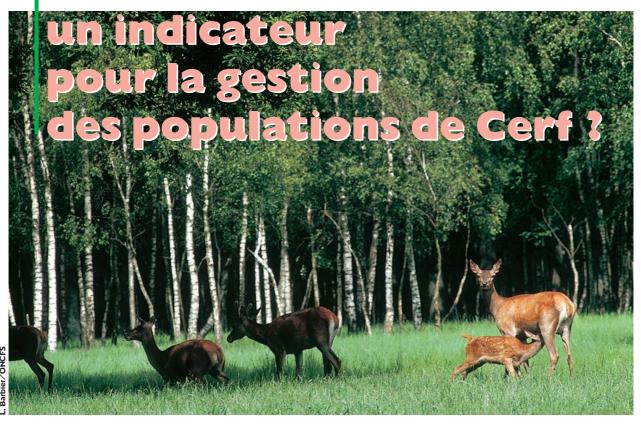
Les biches suitées :



La gestion des populations d'ongulés sauvages repose sur le suivi d'indicateurs qui permettent d'apprécier l'état d'équilibre entre la population animale et son habitat. Chez le Cerf élaphe, la mise au point d'indicateurs de changements écologiques constitue l'un des objectifs essentiels des travaux menés actuellement par l'ONCFS. Le taux de femelles suitées pourrait être un de ceux-ci mais la méthode nécessite une validation. Un test réalisé à partir de plus de dix années de données d'observation collectées sur une population contrôlée, au sein de laquelle des biches individuellement marquées ont pu être suivies tout au long de l'année, ne plaide cependant pas en faveur de cette méthode. Explications.

Jean-Luc Hamann¹, Hubert Holveck², François Klein¹, Christophe Bonenfant^{1, 3}, Jean-Michel Gaillard³

- 1 ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier Erstein.
- 2 ONF, Agence de Saverne BP 15, 67703 Saverne.
- 3 Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Lyon I – 43 bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne.

La recherche de méthodes simples, fiables et à partir desquelles il est possible de gérer les populations de grands mammifères herbivores est l'un des axes maieurs des travaux menés par l'ONCFS. À ce titre, le suivi de plusieurs indicateurs de changements écologiques (ICE) est un moyen efficace de déterminer les fluctuations d'une population, c'est-à-dire de savoir si celle-ci se trouve en croissance ou non (Cederlund et al., 1998). On distingue généralement trois familles d'ICE: les indices d'abondance tel que l'indice nocturne (IN) ou l'indice kilométrique (IKA), des indices biométriques tels que la masse corporelle, les taux de gestation ou la longueur des dagues et des indices de pression de broutage tels que l'indice

de pression sur la flore (IPF) ou les relevés de dégâts forestiers. Dans l'idéal, il serait utile de mesurer au moins un indice de chaque famille dans un programme de suivi temporel de longue durée. Ces ICE sont un moyen indirect d'évaluer les effets de densité-dépendance (Bonenfant et al., 2002)¹, c'est-à-dire de savoir si les effectifs d'une population donnée sont proches de ce que peut supporter le milieu

16

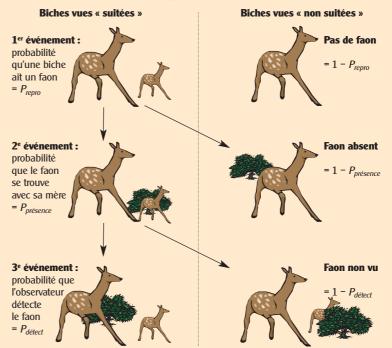
¹⁻Un exemple de mise en œuvre de l'utilisation des ICE peut être trouvé dans Bonenfant & Klein (2004).

(capacité limite) ou non. Pour l'espèce Cerf (Cervus elaphus), l'estimation du taux de gestation des bichettes et des biches est un indicateur pertinent, que nous savons réagir rapidement aux changements de densité (Bonenfant et al., 2002). Il existe cependant différents moyens d'estimer ce taux et, le plus souvent, les gestionnaires de la faune sauvage ont recours à une estimation indirecte, basée sur la proportion de femelles suitées lors des comptages réalisés sur le terrain.

lci, l'idée sous-jacente est que la proportion de femelles observées suitées reflète de manière adéquate le succès reproducteur des biches d'une année sur l'autre. Ceci suppose cependant que cette mesure n'est en rien affectée, ni par le comportement des animaux, ni par le milieu où sont réalisées les observations, ou encore la période des comptages. Les variations enregistrées dans la proportion de femelles suitées sont alors considérées comme reflétant les variations réelles de fécondité des biches, ou des taux de survie des faons. A l'aide de biches marquées (n = 56) durant une dizaine d'années (de 1980 à 1999) sur le site expérimental de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) de La Petite-Pierre (Bonenfant et al., 2005), nous avons testé cette hypothèse indispensable à la validité de la méthode.

Encadré 1 - L'observation d'une biche avec son faon

Voir une femelle de Cerf avec son faon résulte d'un phénomène complexe qui est la concrétisation de trois évènements principaux. Tout d'abord, il faut que la femelle ait mis bas, ce qui constitue le premier événement du processus (on le nomme P_{repro}). Puis, lorsqu'une femelle est vue, elle peut être accompagnée de son faon ou non (second événement appelé $P_{présence}$). Enfin, le dernier événement a trait à l'observateur lui-même et correspond à la faculté de ce dernier à détecter la présence du faon ou non (P_{detect}).



La probabilité de voir une femelle avec son faon est donc : $P_{obs} = P_{repro} \times P_{présence} \times P_{détec}$ Ceci implique que, pour une femelle vue suitée, son statut reproducteur ne fait évidemment aucun doute ; mais une femelle dite « non suitée » peut l'être pour au moins trois raisons différentes. Pour chaque réalisation d'un événement (et particulièrement dans les cas 2 et 3), des facteurs biologiques et physiques (comme la visibilité) vont venir affecter les différentes probabilités dans le temps et dans l'espace.



Biche marquée (collier) suivie d'un faon.

Les phénomènes impliqués

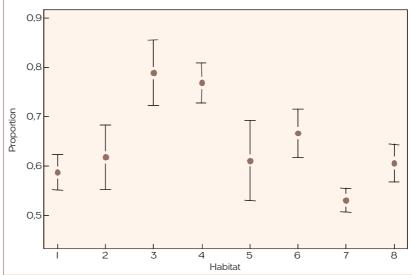
L'observation d'une biche avec son faon est le résultat de trois événements, qui sont : événement I) - le fait que la femelle soit réellement suitée ou non, événement 2) - le cas échéant que le faon de cette même femelle se trouve en compagnie de sa mère ou non et événement 3) - que l'observateur ait détecté la présence du faon ou non (encadré 1). En termes techniques, on dit que la probabilité (ou les chances) de voir une femelle suitée est le produit de ces trois probabilités. L'observation d'une femelle en compagnie de son faon procède donc d'un phénomène complexe, que nous avons tenté de simplifier au cours de cette étude. N'ont été considérées dans nos analyses que les femelles dont nous savions a posteriori qu'elles avaient mis bas au printemps et que leur faon avait survécu jusqu'à l'hiver, grâce à des observations faites au cours de l'hiver.

Pour chaque femelle individuellement identifiée, un historique des observations réalisées par les agents de l'ONF et de l'ONCFS de mai à octobre a été construit, en notant à chaque fois si la femelle avait été vue accompagnée de son faon ou non. La manière dont varie le lien entre le faon et sa mère (événement 2), ainsi que les chances pour un observateur d'identifier correctement le statut reproducteur d'une biche (événement 3, suitée ou non suitée) ont par la suite été analysées pour chaque année, pour des habitats différents et au cours des différentes saisons (de la période des naissances jusqu'au brame).

Il est important de garder à l'esprit que l'échantillon des femelles employées dans cette étude n'est pas exactement représentatif de ce qui se passe réellement sur le terrain. Dans la pratique et pour une grande majorité de gestionnaires, les observations contiennent un mélange de femelles suitées et non suitées. Dans le cadre de cette étude et pour simplifier le problème, seules les biches dont nous savions a posteriori qu'elles étaient suitées ont été considérées. De ce fait, on s'attend à ce qu'une méthode fiable rende compte d'un pourcentage très élevé de femelles suitées observées à La Petite-Pierre.

Figure 1 a - Variation de la proportion de femelles suitées (n tot. = 1917) en fonction de différents types d'habitats sur la RNCFS de La Petite-Pierre

Les habitats I à 8 correspondent à : (1) Zones agricoles (2) Milieux anthropisés (3) Prairies ouvertes (4) Milieux ouvert en régénération (5) Plantations d'épicéas ou de Douglas (6) Plantation de hêtre (7) Forêt mixte (8) Forêt mixte en régénération.

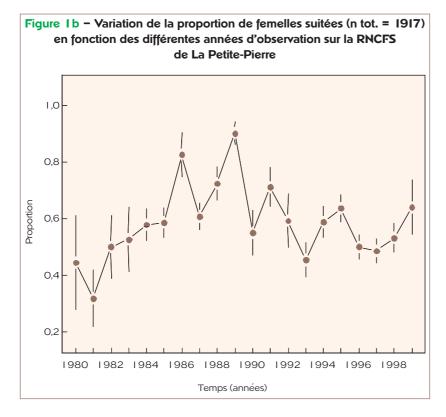


Des naissances jusqu'au sevrage

Voir une femelle avec son faon n'est pas si courant...

Au cours de cette étude, nous montrons que différents facteurs viennent affecter la probabilité (les chances) d'observer une femelle avec son faon. Ceux-ci peuvent être physiques, comme la visibilité, où l'on montre par exemple que les différents types de couvert végétal (allant de la futaie jusqu'aux parcelles en régénération et les prairies) affectent la capacité des observateurs à voir à la fois une biche et son faon (figure 1 a). Les chances d'observer le couple mère-faon changent également avec le temps, aussi bien d'une année sur l'autre (figure 1 b) qu'au cours d'une même année (figure 2). Dans ce cas, il s'agit plutôt d'une conséquence biologique et plus précisément du comportement des biches et des faons au cours de l'année. Ainsi, un observateur aura environ 40 % de chance de voir une femelle avec son faon au mois de septembre juste avant le brame, mais seulement 8 % au moment des naissances (fin mai, début juin) et environ 18 % pendant le brame (figure 2).

De manière générale, une femelle suitée est vue en compagnie de son faon bien moins d'une fois sur deux, pour un mois donné, par les agents sur le terrain. Les sources de variabilité de la probabilité de voir une femelle suitée avec son faon sont nombreuses, et toutes viennent compliquer fortement l'interprétation des indices bruts, comme par exemple le « nombre moyen de jeunes par femelle ». Les variations saisonnières relevées à cet égard ont une origine biologique évidente. En témoigne la courbe de la figure 2, qui correspond exactement aux observations comportementales réalisées sur d'autres espèces d'ongulés à la



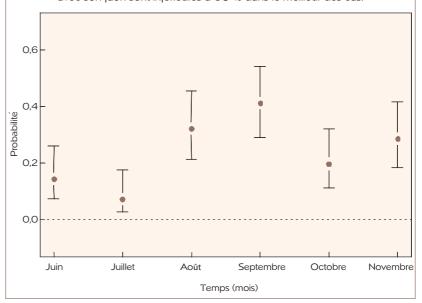
biologie similaire (Ralls et al., 1987). Les faons de Cerf, comme pour de nombreuses autres espèces d'herbivores (Lent, 1974), ont un comportement particulier après leur naissance. Ce comportement consiste à rester immobile à l'abri d'un couvert végétal en attendant la mère. On peut penser qu'il s'agit vraisemblablement d'une tactique anti-prédateurs, les faons comptant sur l'absence de mouvement, d'odeur et sur leur pelage cryptique pour passer inaperçus. C'est alors la biche qui se déplace, principalement durant les deux premières semaines qui suivent la naissance, pour allaiter son faon.

Logiquement, nous voyons que c'est effectivement au moment des naissances que les chances de voir une femelle suitée avec son faon sont les plus faibles (figure 2). Par la suite, le faon se développe physiquement, gagne en coordination, en capacité de déplacement et a donc plus de chances d'être vu en compagnie de sa mère, jusqu'à atteindre un maximum juste avant le brame. Le lien mère-faon est alors dissolu pendant le brame, principalement à cause des activités de reproduction des mâles, qui viennent solliciter les biches de manière très intensive.

La biologie des cervidés, et tout particulièrement les variations mensuelles de l'association biche-faon, est la cause

Figure 2 - Evolution de la probabilité d'observer une biche avec son faon entre juin et novembre

Ces estimations ont été obtenues par un suivi longitudinal (à long terme) de biches identifiées suitées et marquées à l'aide de colliers numérotés et de marques auriculaires. Nous savions que le faon avait survécu après le mois de novembre. On note que les chances de voir une femelle suitée avec son faon sont inférieures à 50 % dans le meilleur des cas.



principale de fluctuation au fil des saisons des chances d'observer une femelle et son faon en même temps. Le type de milieu ainsi que l'année d'observation se superposent ensuite à ce phénomène biologique.

Répercussions sur la gestion des populations

En conséquence de ces changements saisonniers de relation entre la mère et son jeune, les comparaisons interannuelles du nombre de femelles suitées doivent, pour prendre du sens, avoir été réalisées à la même période de l'année, tout en suivant les mêmes conditions d'échantillonnage. Si ce n'est pas le cas, aucune conclusion ne peut être tirée à partir des comptages et donc du rapport « nombre moyen de jeunes par femelle ».

D'autre part, les proportions de femelles vues suitées et calculées à partir des observations globales, donc sans réaliser de suivi au niveau individuel (figure 2), ne correspondent pas aux probabilités de voir une femelle avec son faon, mesure fiable que nous avons estimée à partir des biches marquées (figure 3). De telles disparités s'expliquent de la manière suivante : au moment des naissances, les femelles sont vues moins souvent que le reste de l'année, mais comme le lien entre la mère et son jeune est très fort à cette période, la proportion de biches vues avec un faon est à son maximum, reste stable puis décroît progressivement à partir du mois d'août. À cette époque, les



Cette biche est seule ici, mais ses mamelles indiquent qu'elle est suitée.

jeunes sont en réalité plus souvent avec leur mère (probabilité d'observation a priori accrue) mais ils deviennent aussi plus mobiles et donc moins facilement observables (proportion de femelles vues avec un faon plus faible).

Plus important encore, il n'existe aucun lien entre le « nombre moyen de jeunes par femelle » et le taux de gestation des femelles enregistrés à La RNCFS de la Petite-Pierre ou la survie juvénile des faons (proportion de faons survivant de leur naissance jusqu'à leur premier anniversaire). En somme, l'indice fréquemment utilisé par les gestionnaires « nombre moyen de jeunes par femelle » varie indépendamment des paramètres démographiques de la population.

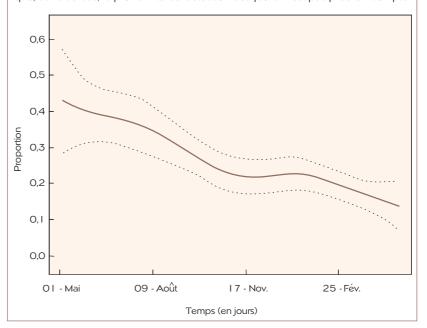
Ces résultats sont cruciaux car ils montrent, de manière claire, que l'indice « nombre moyen de jeunes par femelle » n'est pas un critère fiable et qu'il ne permet pas de déterminer correctement la proportion de femelles suitées dans notre population (liée au recrutement annuel) de cerfs vivant en milieu boisé. Notre hypothèse de travail selon laquelle l'indice reflète une forte proportion de femelles suitées est donc rejetée et l'estimation du recrutement doit alors être remplacée par des méthodes plus adéquates pour être exploitables.

Combien de fois faut-il voir une biche pour connaître son statut reproducteur?

Le nombre d'observations cumulées au cours d'une même saison et pour une même biche s'étend de une à quatre fois (figure 4). En une observation, le statut reproducteur des femelles suitées est correctement estimé pour environ 80 % des biches. Au bout de trois observations consécutives, on peut considérer que le statut reproducteur des femelles suitées est connu à 100 %, donc sans erreur (figure 4). Une des possibilités permettant d'améliorer l'estimation du taux d'accroissement est donc de multiplier les observations sur des individus marqués. Cette pratique est bien entendu assujettie à l'existence de campagnes de captures et de marquages d'animaux. Une telle méthode a été mise en place dans le Parc national de la Vanoise pour le suivi des populations de Bouquetins (Capra ibex).

Figure 3 – Evolution de la proportion de biches vues avec un faon de mai à février

Ces valeurs sont issues de toutes les observations réalisées sur la RNCFS de La Petite-Pierre. Ce résultat est ce qu'obtiendrait tout gestionnaire à partir de données de comptages par exemple. La différence avec la **figure 2** tient à ce que, dans ce cas, la probabilité de détection des faons n'est pas prise en compte.



Sur le terrain

Une des questions récurrentes que se posent les gestionnaires de la grande faune et les chasseurs est de savoir si une femelle vue sans faon est bel et bien suitée ou non. Sousentendu: est-ce qu'il est vraisemblable de rendre un faon orphelin en prélevant une femelle identifiée comme étant non suitée ? Il n'est pas possible de répondre à cette question avec certitude à partir de cette étude, car la fraction des femelles non reproductrices ne peut pas être suivie avec la même précision que celle des femelles suitées, comme nous l'avons fait.

Cependant, force est de constater que les chances de voir, dans la Nature. une femelle en compagnie de son faon avec la certitude que ce dernier existe sont déjà très maigres, de l'ordre de moins d'une chance sur deux au maximum (figure 2). Donc, dans une population de cerfs comme celle de La Petite-Pierre, où plus de 92 % des femelles adultes sont gestantes (Bonenfant et al., 2002), un chasseur qui prend la décision de tirer une biche qu'il croit non suitée rendra un faon orphelin à raison d'une fois sur deux environ.

Les méthodes alternatives

Le marquage d'animaux sauvages est une des rares méthodes qui permette aujourd'hui d'obtenir des informations biologiques fiables sur les populations naturelles (voir Hamann et al. (2004) pour un exemple sur le Cerf). En particulier, d'un point de vue démographique, le marquage permet de calculer les taux de survie des différentes classes d'âge et de sexe (c'est-à-dire le pourcentage d'individus qui survivent en une année). Le recrutement est le résultat global de la proportion de femelles gestantes et de la survie des faons jusqu'à l'âge d'un an. L'estimation de ces deux paramètres démographiques est donc le meilleur moyen d'approcher de manière juste le recrutement annuel d'une population, lorsque le nombre de jeunes par femelle à la fin de l'hiver ne peut être évalué sans erreur. Au regard des résultats présentés ici, montrant les risques importants d'erreurs dans l'identification du statut reproducteur des femelles, nous conseillons plutôt aux gestionnaires de ne pas faire usage de l'indice « nombre de jeunes par femelle », même s'il est mesuré chaque année dans les mêmes conditions. La méthode la plus fiable reste le suivi individuel d'animaux marqués, qui a également l'avantage de permettre l'estimation de

plusieurs paramètres démographiques à la fois (reproduction et survie annuelle). A défaut, il sera préférable de recourir à d'autres méthodes comme des indicateurs de changements écologiques déjà éprouvés (comme ceux cités en introduction par exemple). Chez le Cerf, le taux de gestation des bichettes semble être un ICE intéressant (Bonenfant et al., 2002).

Conclusion

Nous montrons ici que l'observation directe des biches et des faons ne constitue pas une méthode fiable pour estimer le recrutement annuel. Le comportement des biches et des faons qui utilisent le milieu de manière différente au cours du l'année affecte fortement les capacités des observateurs à déterminer le statut reproducteur des biches. Les conclusions de cette étude sont surtout valables dans le cas de milieux boisés où la visibilité est réduite. La généralité de ce résultat à d'autres espèces et d'autres types de milieux reste à démontrer. Par exemple, chez le Chevreuil, espèce peu sociale et solitaire, l'identification du statut reproducteur par observation simple semble fonctionner et paraît donc suffisante (Boutin et al., 1997). Aujourd'hui cependant, rien ne garantit, même en milieu ouvert comme en montagne, qu'il ne se produise pas des biais dans les comptages similaires à ceux observés à La Petite-Pierre pour le Cerf, et donc dans l'estimation du nombre de jeunes par femelle.

reproducteur « non suitée » tion plus justes et, surtout, plus informatifs.

Remerciements

Tous les agents de l'ONF en poste sur la RNCFS de la Petite-Pierre depuis plus de trente années ont largement participé aux travaux. Les agents des Services départementaux de l'ONCFS, comme ceux de la Brigade mobile d'intervention et de la Direction des études et de la recherche (mais aussi de l'ex-Direction de la recherche et du développement et plus avant de la Région cynégétique de l'Est) apportent aussi régulièrement leur contribution. Les chasseurs de la région de la Petite-Pierre fournissent aussi des informations importantes (observations, retour de marques). De nombreux stagiaires, scolaires et universitaires, et de nombreux bénévoles ont largement contribué à la réussite des opérations.

Les conséquences pratiques de cette étude sont, d'une part, que le statut femelle de Cerf ne peut être estimé avec certitude puisque dans la majeure partie des cas, ces femelles ont un faon à charge qui n'a pas été vu ; d'autre part, si l'estimation du recrutement est la finalité des comptages, ce paramètre démographique sera préférablement estimé à partir d'animaux marqués. A défaut, des méthodes indirectes basées sur les ICE (masse corporelle, gestation des bichettes, Indice de pression sur la flore) permettront d'aboutir à des résultats de ges-



Biches et faon au gagnage.

Merci à Mathieu Garel et David Storm pour leurs relectures critiques. Enfin, il faut souligner l'extrême bienveillance des directeurs successifs de la RNCFS, sans qui la vie de cette réserve n'aurait jamais été ce qu'elle fut et continue d'être. A tous, et à ceux que nous oublions, nous voulons exprimer notre gratitude.

Références

- Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Loison, A. & Klein, F. 2002. Sex- and age-specific effects of population density on life history traits of red deer (Cervus elaphus) in a temperate forest. Ecography 25: 446-458.
- Bonenfant, C. & Klein, F. 2004, Evolution de la population de Cerf (Cervus elaphus L.) du Parc national des Cévennes, Rapport d'expertise de l'ONCFS. 78 p.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Klein, F. & Hamann, J.-L. 2005. Can we use the young: female ratio to infer ungulate population dynamics? An empirical test using the red deer (Cervus elaphus L.) as a model. Journal of Applied Ecology 42:361-370. - Boutin, J.-M. & Gaillard, J.-M. 1997. Suivi de l'évolution de la fécondité chez le chevreuil (Capreolus capreolus) par l'observation des groupes familiaux. Gibier Faune
- Sauvage 4: 255-265. - Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations Wiley. Londres, U.K. 234 p.
- Cederlund, G., Bergvist, J., Kjellander, P., Gill, R., Gaillard, J.-M., Boiseaubert, B., Ballon, P. & Duncan, P. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximising the net benefits to society. In: The European roe deer: the biology of success. Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J.D.C. (éd.): 376. Scandinavian Universitu Press, Oslo, Norway; Boston, Mass.
- Hamann, J.-L., Bonenfant, C. & Holveck, H. 2003. Les apports du marquage dans la gestion du Cerf élaphe. Faune Sauvage 260:30-36
- Lent, P.C. 1974. Mother-infant relationships in ungulates. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Geist, V. & Walther, F.R. (éd.), International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Calgary, Alberta, Canada, 2-5 novembre 1971.
- Ralls, K., Lundrigan, B. & Kranz, K. 1987. Mother-young relationships in captive ungulates: behavioral changes over time. Ethology 75: I-14.

Figure 4 - Probabilité cumulée d'identifier correctement le statut reproducteur d'une biche marquée et connue suitée en fonction du nombre d'observations successives

Ainsi, après une seule observation, le statut reproducteur des biches est connu à $80\,\%$ environ ; après trois observations, le statut reproducteur de toutes les femelles suitées est connue avec certitude (plus de 95 % d'entre elles). En d'autres termes, on peut conclure qu'une femelle n'a pas de faon que si elle est vue plus de trois fois sans faon.

