

Dynamique des populations des grands herbivores: application au Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)

Christophe Bonenfant

Centre national de recherche scientifique – LBBE ; Lyon

Résumé

La dynamique des populations des grands mammifères herbivores est le résultat d'un ensemble d'interactions complexes entre le climat, la densité, la prédation (chasse incluse) et le parasitisme sur les paramètres démographiques (taux survie et de natalité principalement). Nous savons aujourd'hui que les réponses des paramètres démographiques aux variations environnementales sont fortement dépendantes de l'âge. Si les effets de densité-dépendance peuvent être appréhendés de manière déterministe, ce n'est pas le cas des effets climatiques dont les variations sont par nature difficilement prévisibles. En agissant différemment selon la classe d'âge considérée, la stochasticité environnementale remet en question les modèles déterministes de dynamique des populations, et en particulier, ceux reposant sur une structure en âge constante au cours de temps et qui restent largement utilisés par les gestionnaires des populations d'ongulés sauvages. La structure d'âge est un facteur crucial pour la gestion des populations, facteur qu'il convient de prendre en considération, mais qui nécessite une estimation fiable de l'âge des individus (par coupe dentaire). La densité et le climat génèrent également des effets cohortes, c'est-à-dire des effets des conditions environnementales de naissance sur le devenir des individus. Les effets cohortes portent à la fois sur le taux de recrutement (effets à court terme) et sur la qualité phénotypique des adultes (effets à long terme comme sur la masse corporelle, la taille des bois...). Une des conséquences majeures des effets cohortes est de déstructurer la structure en âge de la population en créant des effets retards sur les paramètres démographiques (allant jusqu'à 2-3 ans chez le Cerf pour l'âge de première reproduction par exemple). Le sexe est également un important facteur structurant des populations de Cerfs. Chez cette espèce, très dimorphique en taille, les mâles et les femelles présentent des biologies différentes qui ont des répercussions tant pour la dynamique que pour la gestion des populations. Ainsi, les jeunes faons sont plus sensibles que les jeunes femelles aux augmentations de densité et au climat difficile. Les jeunes mâles sont également les seuls individus qui se dispersent et donc, quittent leur site de naissance. Enfin, au cours de leur vie adulte, les mâles ont une survie annuelle qui est plus faible que celle des femelles. Là encore, ces connaissances suggèrent qu'une population avec autant de mâles que de femelles n'est pas un état « naturel » pour le Cerf et qu'il n'est pas approprié de gérer les plans de chasse des mâles de manière similaire à ceux des femelles. En conclusion, l'ensemble des études à long terme réalisées en France et en Europe ont apporté un éclairage nouveau sur la biologie des populations de Cerfs. Si le fonctionnement des populations est plus complexe qu'il ne l'est souvent supposé par les gestionnaires, les connaissances acquises sur le Cerf et sur les ongulés en général ouvrent la voie à la mise au point de bio-indicateurs performants pour la gestion.

Introduction

La dynamique des populations s'intéresse aux variations spatiales et temporelles des effectifs d'une population donnée, qui se traduisent par une variation dans au moins un des paramètres

démographiques que sont la mortalité, la reproduction, l'émigration et l'immigration. De manière générale, les études empiriques et théoriques en dynamique des populations ont permis de mettre en évidence quels étaient les principaux facteurs impliqués dans les variations d'effectifs ainsi que l'influence relative de ces différents facteurs sur le taux d'accroissement des populations. Les facteurs les plus souvent étudiés sont la densité de population et le climat, qui agissent en interaction sur le taux d'accroissement, c'est-à-dire que les effets du climat sont plus marqués à forte qu'à faible densité. La prédation, au sens large, contribue aussi à diminuer le taux d'accroissement des populations, qu'elle soit d'origine naturelle (comme les grands carnivores) ou bien d'origine humaine (à travers la chasse). Des études récentes ont également montré que le parasitisme pouvait être une composante importante de la dynamique des populations. Ainsi, les parasites contribueraient au phénomène de densité-dépendance chez le Renne du Svalbard, en affaiblissant davantage les individus à forte densité (Albon *et al.* 2002). L'ensemble de ces facteurs agissent de concert, interagissent les uns avec les autres, ce qui a pour conséquence de rendre la dynamique d'une population très spécifique aux conditions environnementales qu'elle rencontre (espèce, altitude, latitude, richesse alimentaire du milieu, insularité...)

Chez les grands mammifères herbivores (ce qui inclut les Cervidés et les Bovidés), une des grandes avancées de la dynamique des populations a été de mettre en évidence que les effets du climat, de la densité ou de la prédation ne sont pas homogènes au sein d'une population. Dans les espèces longévives comme les grands herbivores (Cerf, Chevreuil, Mouflon...), la structure d'âge joue un rôle fondamental dans la dynamique des populations, et en particulier en ce qui concerne l'intensité des réponses des paramètres démographiques aux perturbations environnementales. Les données récoltées sur ces espèces sont assez fines pour mettre en évidence que les réponses des paramètres démographiques au climat et à la densité sont également différentes selon le sexe des individus. Le sexe apparaît donc, en plus de l'âge, comme une seconde structure des populations en particulier pour les espèces dites dimorphiques (où, par exemple, le mâle diffère des femelles par la taille comme chez le Cerf ou le Bouquetin). Il convient de prendre en considération l'importance et le rôle de ces structures dans les problèmes de gestion de la faune sauvage.

Les objectifs de ce travail sont de montrer comment les structures d'âge et de sexe affectent les réponses démographiques aux variations de l'environnement, de montrer comment ces structures varient au sein d'une même population et enfin quelles conséquences des structures en âge et en sexe peuvent avoir en gestion des populations. Il s'agit d'un travail de synthèse et aucun résultat non publié dans une revue scientifique n'est présenté. Un accent particulier sera mis sur l'espèce Cerf, objet principal de ce symposium.

Âge, sexe, à chacun sa sensibilité

Depuis plusieurs décennies (Caughley 1970), il est reconnu que les jeunes individus survivent moins bien que les individus adultes, et que les vieux individus entrent dans une phase de sénescence pouvant conduire à une survie plus faible que celle des adultes (Loison *et al.* 1999). De même, les jeunes femelles se reproduisent moins (produisent moins de jeunes) ou élèvent moins bien leurs jeunes que les femelles adultes (Cramp *et al.* 2006). Il existe donc une forte structuration en âge des paramètres démographiques chez les grands mammifères herbivores (survie, reproduction, succès

d'élevage). Un résultat moins connu est que cette structure d'âge implique également des réponses des taux de survie et de reproduction différentes à la dégradation des conditions climatiques ou à l'augmentation de la densité selon que l'on s'intéresse aux individus jeunes, adultes ou sénescents (Gaillard *et al.* 2000).

Structure d'âge stochastique

Les variations climatiques sont par nature imprévisibles et engendrent des variations aléatoires des paramètres démographiques d'une population (survie, reproduction) au cours du temps. C'est ce que l'on appelle la stochasticité environnementale. Les études à long terme (> 20 ans) sur les grands herbivores ont permis de quantifier la variabilité des paramètres de survie et de reproduction au cours de temps, et en fonction des différentes classes d'âge généralement considérées pour ces espèces (juvénile, entre 1 et 2 ans, > 2 ans et une phase de sénescence qui dépend de l'espèce). Il a pu être montré que les paramètres démographiques des juvéniles étaient, de loin, les plus variables de toute la population. Il s'agit d'un résultat très général que l'on retrouve dans la majorité des populations d'Ongulés sauvages (Gaillard *et al.* 2000). En d'autres termes, la survie et la reproduction des jeunes individus est faible et très variable dans le temps (et dans l'espace voir Pettoirelli *et al.* 2001) alors que la survie et la reproduction des adultes est forte et beaucoup plus constante dans le temps et dans l'espace (fig. 1). Les conséquences directes de ces résultats sont que les variations de survie des jeunes individus sont la principale cause des variations des effectifs des populations d'Ongulés d'une part et, d'autre part, que la structure d'âge des populations est fortement variable dans le temps et dans l'espace. Étant en partie liées à des variations climatiques imprévisibles, les changements de structures d'âge sont évidemment eux-même difficilement prévisibles. Par exemple, Coulson *et al.* (2004) ont suivi l'évolution de la structure d'âge de la population de Cerfs de l'île de Rum sur plus de 20 ans (Archipel des Hébrides, Écosse) à partir d'animaux d'âge connu (par marquage à la naissance). Leurs résultats montrent sans ambiguïté, même sur une espèce comme le Cerf, combien cette la structure d'âge est variable (fig. 1) et cela en l'absence de tout prélèvement par la chasse.

En agissant différemment selon la classe d'âge considérée, la stochasticité environnementale remet en question les modèles déterministes de dynamique des populations, et en particulier, ceux reposant sur l'idée d'une structure en âge constante au cours de temps et qui restent largement utilisés par les gestionnaires. Par modèles déterministes, il est entendu tous les modèles qui ne font intervenir aucune variation aléatoire des paramètres démographiques dans le temps, variation qui pourraient prendre en compte, par exemple, les effets du climat. Classiquement, la méthode de reconstruction des cohortes fait partie de ce type de modèle dit déterministe et suppose que, d'une année à l'autre, tant la survie que la reproduction sont restées constantes. Or, comme nous venons de le voir, cette hypothèse n'est en aucun supportée par les nombreuses études empiriques portant sur plusieurs dizaines d'espèces (Gaillard *et al.* 2000, fig. 1). Les erreurs s'accumulant à mesure que l'on remonte dans le passé, une telle méthode est à proscrire dans un cadre de gestion rationnelle des Ongulés sauvages.

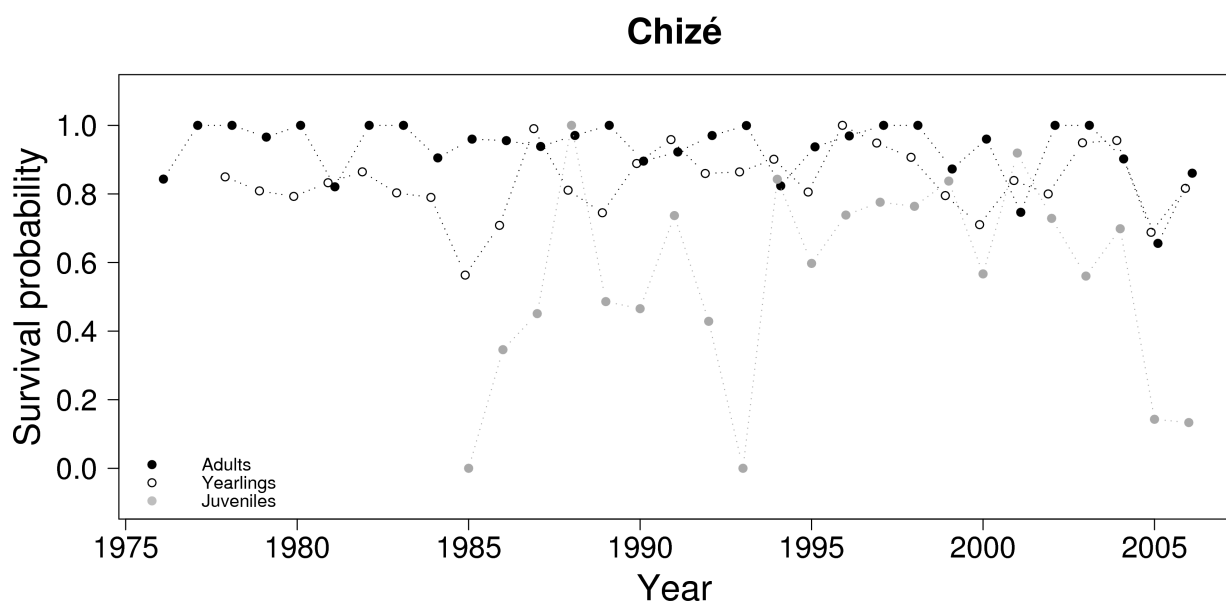


Figure 1 Variation annuelle des taux de survie chez le Chevreuil en fonction de la classe d'âge dans la réserve de Chizé (Deux-Sèvres). Il est clairement montré que la survie des faons (points gris) est beaucoup plus variable que la survie des autres classes d'âge (adultes: points noirs; chevillards: points blancs). Il est aujourd'hui admis que la survie juvénile est la variable qui explique la plus grande part de la variabilité des effectifs dans une population de grands mammifères herbivores.

Structure d'âge et densité

Contrairement aux variations environnementales, les effets de la densité sur les paramètres démographiques sont plus prévisibles. En conséquence, les effets de densité dépendance peuvent être appréhendés à l'aide de différents modèles déterministes (modèle logistique, modèle logistique généralisé, modèle de Ricker, modèle de Gompertz...). Ces modèles ont pour principale fonction de relier le taux d'accroissement de la population à son effectif, mais ils n'informent en rien sur la manière dont la densité affecte les paramètres démographiques au sein des différentes classes d'âge. On doit à Eberhardt (1977, 2002), un modèle empirique de densité dépendance pour les grands mammifères permettant de répondre à cette question. Ce modèle stipule que les effets de la densité sur les paramètres démographiques sont séquentiels et prévisibles en fonction des classes d'âge auxquelles on s'intéresse (fig. 3; voir aussi l'article par M.-L. Schwoerer pour plus de détails). Ce modèle

d'Eberhardt prédit que la survie juvénile sera le premier paramètre à diminuer lorsque les effectifs de la population augmentent. Les paramètres suivants doivent être la reproduction des jeunes femelles, puis la reproduction des femelles adultes lorsque la population se rapproche davantage de la capacité limite écologique. Ainsi, dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage de La Petite Pierre, il a pu être mis en évidence grâce au marquage et au suivi d'individus sur plus de 20 ans, que le taux de gestation des bichettes est beaucoup plus sensible aux changements de densité (passant de 0% à 68% de bichettes gestantes) que le taux de gestation des biches (constant, proche de 92%, Bonenfant *et al.* 2002, voir fig.). Outre les avantages qu'un tel modèle apporte pour la gestion des populations d'Ongulés (Bonenfant & Klein 2004, Bonenfant *et al.* 2007), il est aisé de conclure que la densité va également profondément modifier la structure d'âge de la population. À mesure que la population va augmenter, la structure d'âge va être de plus en plus biaisée en faveur des classes d'âge avancées (constituée d'adultes principalement). À l'inverse, à faible densité, on retrouvera une plus forte proportion de jeunes individus dans la population.

De même qu'avec les variations climatiques, les variations de structure d'âge engendrées par un changement de densité appellent à la plus grande prudence quand à l'utilisation de l'hypothèse d'une structure d'âge stable et constante au cours du temps (comme par exemple dans la méthode des cohortes). De plus, omettre de considérer ces variations de structure d'âge peut amener à penser que la densité affecte la survie des adultes alors que ça n'est pas le cas (Festa-Bianchet *et al.* 2003). D'après le modèle d'Eberhardt, nous pourrions alors conclure, de manière erronée cependant, à ce que la population se trouve très proche de la capacité limite écologique alors que ça n'est pas le cas en réalité. Enfin, les effets de la densité et de la stochasticité environnementale agissant en même temps sur la structure d'âge, il devient très difficile de distinguer les conséquences de l'un ou l'autre de ces facteurs et donc, d'utiliser les variations de la structure en âge à des fins de gestion.

Les effets cohortes

Jusqu'ici, seuls les effets immédiats du climat ou de la densité ont été considérés, comme par exemple les conséquences que pourrait avoir une sécheresse estivale sur la survie des faons pendant l'été où la sécheresse a eu lieu. Mais qu'en est-il des individus qui survivent ? Le fait d'être né une année de sécheresse ou de forte pluviosité va-t-il conditionner les caractéristiques de ces individus qui forment ce que l'on appelle une cohorte ? Autrement dit, existe-t-il des effets cohortes et quels sont les conséquences de ces effets cohortes sur la structure des populations ? Les études portant sur différentes espèces d'Ongulés permettent de répondre par l'affirmative (Gaillard *et al.* 2003). Les conditions de naissance vont générer deux types d'effets cohortes, des effets à court terme (ou effet numérique) et des effets à long terme (ou effet qualitatif). Si les individus survivent, le climat, la densité ou encore la qualité de l'habitat de naissance vont définir la qualité des cohortes. Les individus nés dans des conditions environnementales favorables vont faire partis des « bonnes cohortes » composées d'individus ayant une forte masse corporelle, un fort taux de survie et un fort taux de reproduction. Ces cohortes vont alors jouer un rôle moteur dans la dynamique des populations. Au contraire, les « mauvaises cohortes » vont plutôt être de mauvaise qualité et n'auront que peu de poids dans la dynamique des populations. À l'extrême, comme ce fut le cas dans la réserve de Chizé (Deux-Sèvres) pour le Chevreuil *Capreolus capreolus*, la cohorte de l'année 2005 est complètement éteinte suite aux effets à court et long terme d'une sécheresse sur la survie des jeunes herbivores

(Bonenfant *et al.* soumis). Des effets cohortes liés à la densité ont également été mis en évidence chez le Cerf à La Petite Pierre où les cerfs nés à forte densité ont, pour un âge donné (> 5 ans), une masse corporelle plus faible que les cerfs nés à faible densité (Bonenfant *et al.* 2002). Plus généralement, les effets cohortes se retrouvent pour de nombreuses espèces de Cervidés (Gaillard *et al.* 2003) et engendrent des effets retards sur la dynamique des populations, c'est-à-dire des variations des paramètres démographiques une ou plusieurs années après l'apparition d'un phénomène climatique ou environnemental particulier (sécheresse, hiver rigoureux, très forte densité, ouverture soudaine du milieu...) L'entrée progressive dans la population d'individus issus de cohortes de qualité variable va à son tour provoquer des variations de structure d'âge, plus ou moins marquées selon l'importance du recrutement dans chaque classe. Ces effets cohortes vont affecter la dynamique des populations (Lindström et Kokko 2002) et, avec un délais de une ou plusieurs années, engendrer des variations importantes de la structure d'âge. Les effets cohortes agissant sur la structure des populations avec un délais plus ou moins long (mais qui se compte en années), il n'est donc pas recommandé d'utiliser les variations dans la structure d'âge d'une population comme l'indicateur d'une dynamique particulière. Une fois encore, l'existence même des effets cohortes laisse peu de place quant à l'existence d'une structure d'âge stable dans les populations de grands mammifères herbivores comme le Cerf.

La structure en sexe

Une autre hypothèse souvent faite par les gestionnaires est l'existence d'une sexe-ratio (rapport du nombre de mâles sur le nombre de femelles dans la population) équilibrée, c'est-à-dire avec autant de mâles que de femelles. Les études portant sur le Cerf en Écosse et à La Petite Pierre remettent en question cette idée largement répandue d'une sexe-ratio équilibrée (Clutton-Brock *et al.* 1982; Bonenfant *et al.* 2002). Dans des conditions naturelles et en l'absence de tout prélèvement par l'homme, les populations de grands mammifères herbivores présentent un biais de sexe-ratio plutôt en faveur des femelles (55 – 60% de femelles). En d'autres termes, dans les populations de Cerfs, les femelles se trouvent très souvent être en plus grand nombre que les mâles. Pratiquement, la recherche d'une sexe-ratio équilibrée ne peut être retenue comme un objectif de gestion pertinent si ce dernier se doit de conserver autant que possible la structure naturelle d'une population de Cerfs. Aujourd'hui, nous connaissons deux mécanismes qui agissent en faveur d'un plus grand nombre de femelles que de mâles dans les populations d'espèces dimorphiques comme le Cerf.

Le premier mécanisme concerne le comportement de dispersion qui est le fait d'établir un domaine vital sur un site très éloigné du site de naissance. La dispersion implique souvent l'installation d'individus dans une population différente de leur population d'origine. Or chez le Cerf comme pour de nombreuses espèces de mammifères, seuls les mâles montrent un comportement de dispersion (Clutton-Brock *et al.* 2002). Au contraire, les femelles s'installent à proximité de leur site de naissance (on parle alors de philopatrie), ce qui explique pourquoi les biches et leur descendance femelle possèdent des domaines vitaux chevauchants ou mitoyens. Le suivi par collier émetteurs des jeunes mâles de La Petite Pierre (de dague jusqu'à 4—5 ans) a permis de mieux comprendre ce comportement singulier. Nous avons pu mettre en évidence que le comportement de dispersion était le plus marqué à 2—3 ans et qu'il ne se produisait pas au-delà de 4 ans (Clutton-Brock *et al.* 2002; Bonenfant 2004). Il a été estimé que 60% des jeunes mâles émigrent à des distances pouvant être

supérieures à 60 km du site de naissance (Bonenfant 2004). En d'autres termes, tous les mâles de 5 ans et plus ont établi un domaine vital (de refait) définitif puisqu'aucun changement de domaine vital n'a pu être rapporté à des âges plus avancés. De plus, pour les jeunes mâles, le fait de disperser entraîne des risques importants en terme de mortalité au court des phase d'exploration du milieu (milieu peu favorable, collision automobile...). Il n'est pas non plus exclu que, pour une population donnée, l'immigration ne soit pas aussi forte que l'émigration. *De facto* une population de Cerfs enregistre une perte de ses jeunes mâles par le coût de la dispersion ou par des mouvements asymétriques des jeunes mâles entre les populations. La dispersion contribue ainsi a déséquilibrer la sexe-ratio de la population en faveur des femelles.

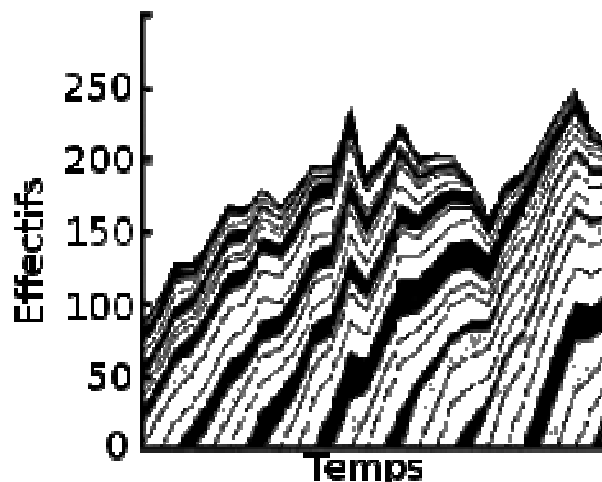


Figure 2 *l*Variation temporelle de la structure d'âge du segment femelle de la population de Cerfs de l'île de Rum (repris de Coulson et al. 2004). Chaque bande représente une cohorte et une section verticale du graphique à un instant t donne la représentation relative de chaque cohorte, ce qui correspond à la proportion de femelles de chaque âge représenté. Ce graphique met en évidence le fait que la structure d'âge est très variable d'une année à l'autre et que certaines cohortes sont sur-représentées par rapport à d'autres. L'étude a porté sur les années 1974 – 2000.

Outre le comportement de dispersion, les mâles de Cerfs ont la particularité d'avoir un taux de survie annuel plus faible que les femelles (ils subissent une plus forte mortalité), aussi bien pour les juvéniles que les adultes (Owen-Smith 1993). La plus forte mortalité des jeunes mâles par rapport aux jeunes femelles est attribuée à une allocation préférentielle de l'énergie à la croissance par les mâles, plutôt qu'à la mise en réserve comme le font les femelles. Lorsque les conditions environnementales sont difficiles (forte densité, hiver difficile, habitat pauvre), les jeunes femelles peuvent faire face plus facilement que les jeunes mâles à une diminution des ressources alimentaires. Cette tactique d'allocation de l'énergie explique pourquoi les jeunes femelles survivent mieux que les jeunes mâles à forte densité comme il a été observé chez le Cerf à plusieurs reprises (Clutton-Brock et al. 1982; Bonenfant et al. 2002), et chez d'autres espèces d'Ongulés dimorphiques (Toïgo et Gaillard 2003). Pour les individus adultes, les études inter-spécifiques suggèrent que la différence de survie entre les mâles et les femelles pourrait être associée aux conditions environnementales (Toïgo et Gaillard 2003). En conditions environnementales défavorables, les mâles semblent survivre moins bien que les femelles, ce qui n'est plus forcément le cas dans des conditions environnementales plus clémentes. Le Cerf ne fait pas exception à la règle et la survie des mâles adultes est de 10% plus

faible que la survie des femelles adultes à La Petite Pierre (Bonenfant *et al.* 2002). Ces travaux basés sur le marquage et le suivi d'animaux montrent qu'à tous les stades de vie du Cerf, le nombre de mâles qui survit d'une année sur l'autre est moindre que le nombre de femelles qui survit pendant le même intervalle de temps. Partant d'un nombre identique de naissance de faons mâles et femelles, cette différence de survie déséquilibre la sexe-ratio en faveur des femelles. Il apparaît, de même que pour la structure d'âge, que la structure en sexe est un paramètre variable dans l'espace et dans le temps en fonction des conditions environnementales qui subsistent.

D'un point de vue gestion de la faune sauvage, les études à long termes portant sur le Cerf et d'autres espèces de grands mammifères herbivores montrent qu'il est absolument nécessaire de considérer les biches et les cerfs de manière bien distincte. Ainsi, il n'est pas réaliste de considérer autant de biches que de cerfs dans une population, surtout à des âges avancés et davantage encore lorsque les conditions environnementales sont difficiles. Les plans de chasse doivent donc être adaptés en conséquence, en adoptant une politique de gestion plus conservatrice pour les mâles que pour les femelles.

Estimation de la structure d'âge et méthodes alternatives de gestion

La complexité des phénomènes impliqués en dynamique des populations affectant la structure en âge et en sexe rendent l'interprétation des variations du nombre d'individus par rapport à d'autres très délicate. Au-delà de ces problèmes théoriques, s'ajoutent des problèmes plus pratiques car connaître précisément la structure d'âge d'une population est difficile sans passer par des méthodes de marquage d'animaux d'âge connu ou bien par la réalisation de coupes dentaires sur les animaux prélevés (Lowe 1967). De récentes études ont en effet montré les limites et l'importance des erreurs réalisées sur l'estimation de l'âge à partir de l'usure des dents, que la lecture des mâchoires soit pratiquée avec ou sans table de référence (Hewison *et al.* 1999; Hamlin *et al.* 1999). Par exemple, Hamlin *et al.* 1999 ont mis en évidence que l'erreur portant sur l'estimation de l'âge augmente avec l'âge des individus (les vieux individus sont les plus mal estimés) et ont quantifié cette erreur à x ans en moyenne sur le Cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Connaître la structure en âge d'une population n'est pas une tâche aisée et demande un réel investissement matériel, humain et financier, investissement qu'il n'est pas toujours possible d'appliquer dans un cadre de gestion. Il existe cependant des alternatives à l'utilisation de méthodes basées sur les dénombrements, ce qui inclut les estimations de la structure d'âge. Pour le gestionnaire de la faune sauvage, il nous semble préférable de mettre en oeuvre des outils de suivis, développés sur des sites de référence et pour lesquels la dynamique des populations des différentes espèces étudiées est parfaitement connue, les indicateurs de changements écologiques (ou ICE, voir intervention de M. Garel pour plus de détails, et intervention de M.-L. Schwoerer pour une application au Cerf).

Les travaux réalisés en France depuis une vingtaine d'années par l'ONCFS, en collaboration avec différents organismes de recherche comme le CNRS, l'INRA ou le CEMAGREF ont mis en évidence tout le potentiel de l'approche par ICE. Un indicateur de changement écologique est un paramètre mesuré sur un animal ou un végétal, simple et aisé à mesurer, dont l'évolution est dépendante de celle du système « individu – population – environnement » (Morellet *et al.* 2007). Par exemple, il a été démontré que la masse corporelle des faons (Cerf et Chevreuil) ou la longueur du métatarse (Chevreuil) des faons étaient de bons indicateurs de la qualité phénotypique et répondaient

significativement aux variations de densité (Maillard *et al.* 1989, Bonenfant *et al.* 2002, Toïgo *et al.* 2006). Une approche à moyen terme est indispensable pour la mise en place des ICE qui s'appuient sur des tendances d'évolution et nécessitent des suivis et une planification des plans de chasse sur plusieurs années. De plus, travailler sur des populations fermées a grandement facilité la validation des ICE grâce à des méthodes de références pour estimer les variations d'effectifs (comme la méthode par capture-marquage-recapture, ou la méthode du line-transect).

Les principaux ICE que l'on retrouve portent à la fois sur des paramètres biologiques qui sont propres à l'espèce animale étudiée et sur certaines espèces végétales composant le régime alimentaire des herbivores. Comme nous l'avons discuté précédemment pour la survie et la reproduction, la masse corporelle des faons de Chevreuil (Maillard *et al.* 1989) ou de Cerf (Bonenfant *et al.* 2002) est particulièrement sensible aux changements environnementaux (que ce soit en rapport avec la densité, les variations climatiques ou encore les changements d'habitats). Pour le Cerf, une autre mesure biométrique apparaissant comme un ICE pertinent est le taux de gestation des jeunes femelles (pourcentage de bichettes et de biches gravides, Bonenfant *et al.* 2002, Bertouille & De Crombrughe 2002). Les variations relatives de ces différents ICE au cours du temps permettent alors d'appréhender l'état de l'équilibre faune – milieu (Eberhardt 1977, 2002) tout en s'affranchissant de l'estimation des effectifs ou de la capacité limite d'accueil du milieu.

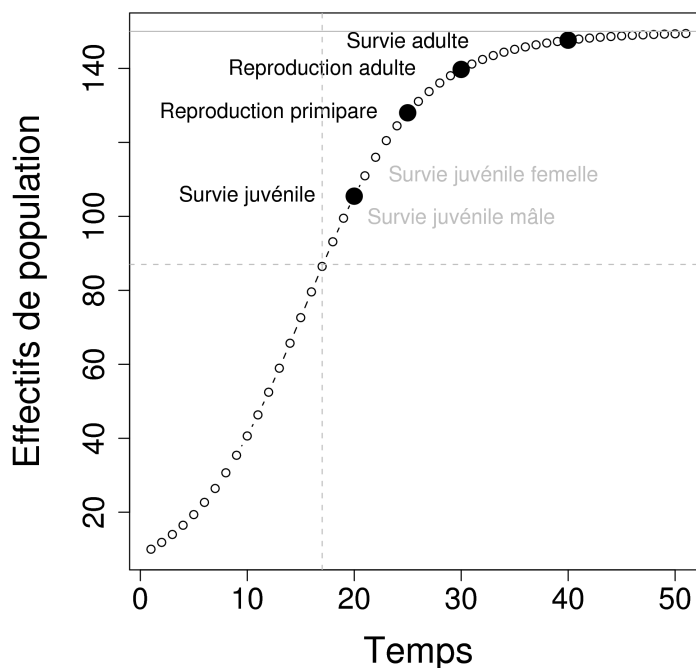


Figure 3 *Illustration graphique du modèle de densité dépendance d'Eberhardt (1977, 2002). Les points blancs illustrent l'évolution théorique d'une population de Cerfs selon le modèle de croissance logistique généralisé. Les points noirs situent (de manière relative et non absolue) les densités pour lesquelles on s'attend à voir le début d'une diminution du paramètre démographique considéré. Par exemple, la reproduction des primipares (proportion femelles se reproduisant pour la première fois à un âge donné) commencera à diminuer à plus forte densité et donc, après que la survie juvénile aie commencé à diminuer. Chez les espèces dimorphiques comme le Cerf, les faons mâles seront plus sensibles à l'augmentation de densité que les faons femelles.*

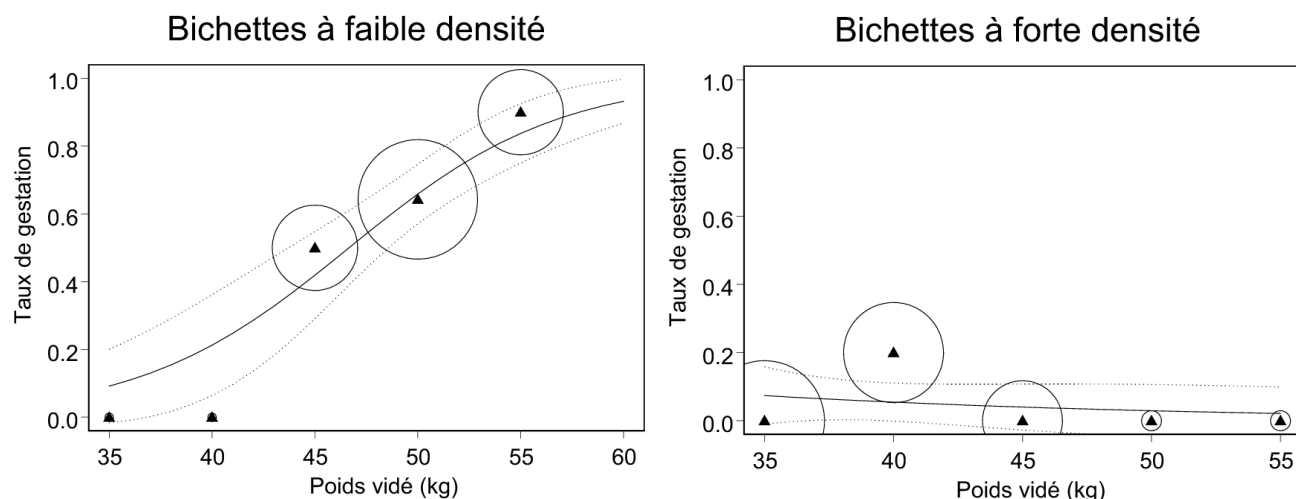


Figure 4 Variation de la relation entre masse corporelle des bichettes à La Petite Pierre en fonction de la densité. Lorsque la densité est forte, les bichettes ne se reproduisent plus à l'âge de 1,5 ans mais repoussent leur première reproduction de 1 ou 2 ans selon les conditions environnementales. Au contraire des bichettes, la reproduction des biches n'a pas été affectée par le changement de densité (repris de Bonenfant et al. 2002).

Conclusion

Les études à long terme sur les Ongulés ont permis de mieux appréhender le fonctionnement de la dynamique des populations. Il a été montré la forte variabilité temporelle et spatiale des paramètres démographiques en fonction des différentes classes d'âge et de sexe. Le Cerf ne fait pas exception et cette variabilité des paramètres démographiques doit être prise en compte dans la gestion des populations. La principale conséquence de cette variabilité des paramètres démographiques est de générer des effets cohortes et de rendre la structure d'âge instable. L'utilisation des variations de la structure d'âge pour la gestion (reconstruction de cohortes, age-ratio...) est, par contre, très difficile à interpréter, utilisation qui est d'autant plus limitée que son estimation sur le terrain s'avère plus que délicate. En s'affranchissant des problèmes associés au dénombrement, les ICE présentent une alternative économe, efficace et avec un fort support scientifique (Morellet et al. 2007).

Références

- Albon, S. D.; Halvorsen, O.; Irvine, R. J.; Langvatn, R.; Ropstad, E. & Stien, A. The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 2002, 269, 1625-1632.
- Bonenfant, C. Rôle des contraintes évolutives dépendantes du sexe en biologie des populations: l'exemple du Cerf Élaphe (*Cervus elaphus*). Thèse de doctorat de l'Université Claude Bernard – Lyon 1, 2004.
- Bonenfant, C.; Gaillard, J.-M.; Klein, F. & Loison, A. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*, 2002, 25, 446-458.
- Bonenfant, C. & Klein, F. Évolution de la population de Cerf (*Cervus elaphus* L.) du Parc national des Cévennes. ONCFS – CNERA Cervidés – Sanglier, 2004.
- Bonenfant, C.; Schwoerer, M.-L.; Boisaubert, B. & Klein, F. Observatoire du Donon – Analyse des données. ONCFS – Délégation Régionale Nord-Est et CNERA Cervidés – Sanglier, 2007.
- Bertouille, S. B. & De Crombrughe, S. Fertility of red deer in relation to area, age, body mass and mandible length. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 2002, 48, 87-98.
- Caughley, G. Mortality patterns in mammals. *Ecology*, 1966, 47, 906-918.
- Clutton-Brock, T. H.; Guinness, F. E. & Albon, S. D. Red deer : behavior and ecology of two sexes University of Chicago Press, 1982.
- Clutton-Brock, T. H.; Coulson, T. N.; Milner-Gulland, E. J.; Thomson, D. & Armstrong, H. M. Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature*, 2002, 415, 633-637.
- Coulson, T. N.; Guinness, F. E.; Pemberton, J. M. & Clutton-Brock, T. H. The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology*, 2004, 85, 411-422.
- Crampe, J.; Loison, A.; Gaillard, J.-M.; Florence, E.; Caens, P. & Appolinaire, J. Monitoring of the reproduction in isard females (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in a non-hunted population and demographic consequences. *Canadian Journal of Zoology*, 2006, 84, 1263-1268.
- Festa-Bianchet, M.; Gaillard, J. -M. & Côté, S. D. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72, 640-649.
- Gaillard, J.-M.; Festa-Bianchet, M.; Yoccoz, N. G.; Loison, A. & Toïgo, C. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31, 367-393.
- Gaillard, J.-M.; Loison, A.; Toïgo, C.; Delorme, D. & Van Laere, G. Cohort effects and deer population dynamics *Ecoscience*, 2003, 10, 312-320.
- Hamlin, K. L.; Pac, D. F.; Sime, C. A.; Desimone, R. M. & Dusek, G. L. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 2000, 64, 441-449.
- Hewison, A. M. J.; Vincent, J.-P.; Angibault, J.-M.; Delorme, D.; Van, Laere G. & Gaillard, J.-M. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among population. *Canadian Journal of Zoology*, 1999, 77, 58-67.

- Eberhardt, L. L. Optimal policies for conservation of large mammals, with special references to marine ecosystems. *Environmental Conservation*, 1977, 4, 205-212.
- Eberhardt, L. L. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, 2002, 83, 2841-2854.
- Lindström, J. & Kokko, H. Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters*, 2002, 5, 338-344.
- Loison, A.; Festa-bianchet, M.; Gaillard, J.-M.; Jorgenson, J. T. & Jullien, J.-M. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology*, 1999, 80, 2539-2554.
- Lowe, V. P. W. Teeth as indicator of age with special reference to Red deer (*Cervus elaphus*) of known age from Rhum. *Journal of Zoology*, 1967, 152, 137-153.
- Maillard, D.; Boisaubert, B. & Gaillard, J.-M. La masse corporelle: un bioindicateur possible pour le suivi des populations de chevreuils (*Capreolus capreolus* L.). *Gibier Faune Sauvage*, 1989, 6, 57-68.
- Morellet, N.; Gaillard, J.-M.; Hewison, A. J. M.; Ballon, P.; Boscardin, Y.; Duncan, P.; Klein, F. & Maillard, D. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44, 634–643
- Owen-Smith, N. Comparative mortality rates of male and female kudus: the costs of sexual dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 1993, 62, 428-440.
- Pettorelli, N.; Gaillard, J.-M.; Duncan, P.; Ouellet, J.-P. & Van Laere, G. Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 2001, 128, 400-405.
- Toïgo, C. & Gaillard, J.-M. Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environment harshness? *Oikos*, 2003, 101, 376-384.
- Toïgo, C.; Gaillard, J.-M.; Van Laere, G.; Hewison, A. J. M. & Morellet, N. How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, 2006, 29, 301-308.