

Réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat par le chevreuil : analyse de la sélection individuelle

Maryline Pellerin, Sonia Saïd & Clément Calenge

Ce travail a fait l'objet d'une thèse de 3^e cycle réalisée au Centre d'études biologiques de Chizé (CNRS UPR 1934), en partenariat avec le CNERA Cervidés-Sanglier (ONCFS, Bar-Le-Duc) et le Laboratoire de biométrie et biologie évolutive (CNRS UMR 5558, Lyon 1).

Contexte de l'étude

À la suite de la très forte augmentation des populations de cervidés dans l'hémisphère nord depuis trente ans, il est devenu primordial de gérer ces populations et, par conséquent, de pouvoir prédire leur évolution et modéliser la dynamique de population. Chez le chevreuil, il a été montré que les paramètres vitaux variaient spatialement (Pettorelli *et al.*, 2001, 2002, 2003 et 2005) et temporellement. Gaillard *et al.* (1998) ont en effet révélé une importante variabilité dans le succès reproducteur des femelles, indépendante des caractéristiques phénotypiques. On peut alors se demander si cette variabilité n'est pas liée à la qualité du domaine vital et à la capacité individuelle d'exploitation du milieu. L'étude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat par les individus présente donc un intérêt fondamental dans la compréhension de l'équilibre population/milieu.

L'objectif de l'étude présentée ici est de mettre en évidence les variables environnementales impliquées dans les sélections de l'habitat par le chevreuil et de dégager des groupes d'animaux aux sélections similaires. Cette étude porte sur la sélection des sites alimentaires ou de repos à l'intérieur des domaines vitaux individuels, avec comme habitat disponible le domaine vital mensuel. Ainsi nous désirons savoir si la sélection de l'habitat est aléatoire ou non, et si elle est influencée par la disponibilité des ressources et le type de milieu où se situent les individus. Nos hypothèses de travail sont les suivantes : (1) nous n'attendons pas de sélection dans les milieux homogènes qu'ils soient riches ou pauvres car les individus n'ont pas réellement de choix à faire, ou dans les milieux très hétérogènes et riches qui ne nécessitent aucun choix de la part des individus. En revanche, les sélections de l'habitat devraient se faire dans des milieux moyennement hétérogènes et moyennement riches où les animaux vont rechercher des patches d'habitat de meilleure qualité dans un domaine vital de qualité moyenne ; (2) nous nous attendons à davantage de sélection de l'habitat pendant l'année 2003 du fait des conditions climatiques défavorables (déficit en précipitations et canicule) et de la diminution de la quantité alimentaire disponible (biomasse de plantes très faible par rapport à celle des autres années).

Site d'étude et données

Située à 20 kilomètres au sud de Niort (Deux-Sèvres), la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage de Chizé (2600 hectares) est une forêt caducifoliée gérée par l'ONF. Cette forêt, dont l'altitude moyenne varie de 47 à 101 m, est légèrement inclinée vers l'Ouest, et n'est traversée par aucun cours d'eau. Les sols sont dans l'ensemble calcaires, superficiels et très filtrants (sols bruns neutrophiles à calciques décarbonatés, et peu de sols bruns calcaires à calciques). La forêt de Chizé possède une structure de peuplements forestiers très diversifiée. On peut toutefois la diviser en trois grandes zones (Pettorelli *et al.* 2001) :

- la chênaie-charmaie au nord-est, taillis de charme (*Carpinus betulus*) sous une futaie de chêne (*Quercus* spp.), considérée comme très riche d'un point de vue alimentaire pour le chevreuil ;

- la chênaie-ébrale au nord-ouest, taillis d'érable (*Acer monspessulanum*) sous une futaie de chêne, moins riche ;

- la futaie de hêtre (*Fagus sylvatica*) au sud, milieux considéré comme pauvre pour le chevreuil.

Afin d'explorer la sélection de l'habitat par les individus, un suivi des chevrettes a été réalisé à l'aide de colliers GPS (Lotek GPS_3300S), posés sur les animaux lors des captures au filet effectuées en janvier-février

et programmés pour enregistrer une localisation toutes les quatre heures d'avril à août. Neuf chevrettes ont ainsi pu être suivies en 2003 et neuf en 2004 correspondant à onze individus différents (certains animaux ayant été équipés en 2003 et en 2004). Nous disposons également de données relatives à l'habitat, représentées sous système d'information géographique (SIG), qui sont constituées d'une part par une carte de végétation de la réserve représentant les différentes unités paysagères, *i.e.* les essences forestières et les pourcentages d'ouverture du milieu (Saïd & Servanty, 2005), et d'autre part par des cartes des biomasses de plantes (Saïd *et al.* 2005) disponibles sur le site.

Méthodes

Estimation des domaines vitaux

Les domaines vitaux mensuels, d'avril à août en 2003 et 2004, ont été estimés à partir des 180 localisations mensuelles récoltées chez les femelles équipées de colliers GPS, en se servant de la méthode de Kernel fixe (Worton, 1989), avec un paramètre de lissage h fixé à 60 (valeur moyenne rencontrée pour les différents domaines vitaux). Notons que l'auto-corrélation temporelle entre les localisations peut être considérée comme négligeable puisque l'intervalle de temps entre les points est constant (Otis & White, 1999) et relativement important pour un animal comme le chevreuil qui peut traverser son domaine vital en quelques minutes (White & Garrott, 1990).

Cartographie de la végétation

Seize unités paysagères combinant l'essence forestière, les pelouses, les routes et l'ouverture du milieu ont été intégrées dans l'analyse (figure 1). Nous avons en outre utilisé les biomasses totales et les biomasses de onze espèces végétales pour évaluer la quantité de ressources disponibles sur les domaines vitaux. Les cartes vecteurs représentant les variables d'habitat décrites ci-dessus ont été transformées en format raster sous ArcView 3.2 avec des pixels de 30×30 mètres.

Sélection individuelle de l'habitat

Les cartes de végétation décrites ci-dessus ont été croisées avec les domaines vitaux et les localisations GPS afin de caractériser les ressources disponibles pour chaque individu et mettre en évidence une sélection de l'habitat au sein des domaines vitaux mensuels (figure 2). Pour ce faire, nous avons employé l'analyse K-select, développée par Calenge *et al.* (2005). Cette méthode nous a permis de déterminer les sélections de l'habitat pour chaque individu et non une sélection moyenne pour tous les individus comme le font les autres méthodes telles que l'Analyse Compositionnelle et la Ressource Selection Fonction (RSF). Elle indique en outre la similitude de la sélection d'habitat entre plusieurs animaux et définit un ou plusieurs groupes d'animaux aux sélections similaires. Cette méthode

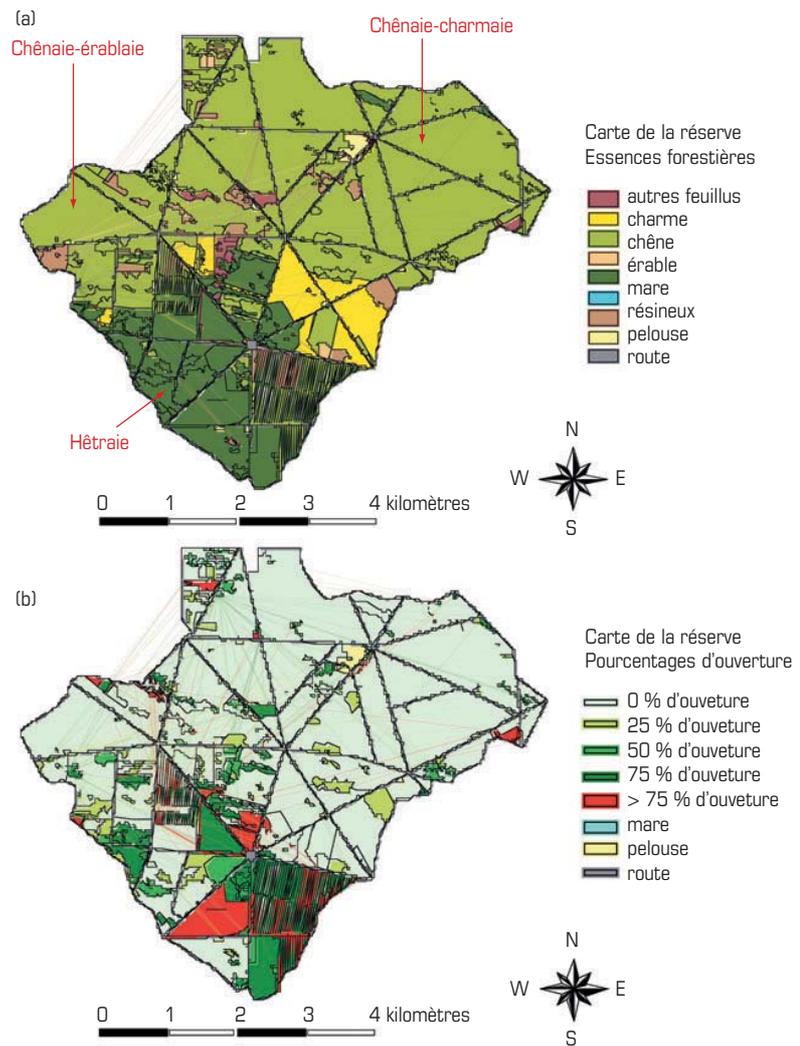


Figure 1 : Cartes de végétation (2003) représentant les unités paysagères de la réserve de Chizé (d'après l'ONF, Said & Servanty, 2005, et M. Pellerin) : (a) Essences forestières, (b) Pourcentages d'ouverture.

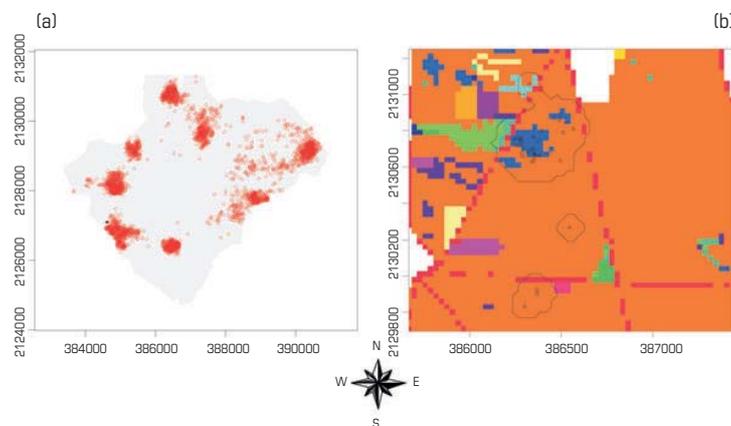


Figure 2 : (a) Carte des localisations GPS des chevrettes en 2003 (points rouges). (b) Représentation du domaine vital et des localisations de la chevrette n° 23 en juillet 2003 sur la carte des unités paysagères de la Réserve de Chizé (en orange : chênaie non ouverte, en bleu au centre du domaine vital : chênaie ouverte à 50 %).

géométrique permet donc de prendre en compte la variabilité individuelle dans la sélection de l'habitat. Il a ainsi été possible de déterminer, pour chaque individu, chaque année et chaque mois, si la sélection de l'habitat exhibée était aléatoire ou pas, mais aussi, de déterminer les variables d'habitat sélectionnées et l'intensité de leur sélection. Nous avons ensuite comparé les disponibilités en ressources des individus au sein des groupes issus de l'analyse K-select dans le but d'établir des règles de sélection en fonction du type de milieu où se trouvent les animaux.

Résultats

Groupes de sélection de l'habitat

Les résultats de l'analyse, pour les deux années étudiées, ont montré qu'une partie des chevrettes exhibent des sélections de l'habitat non-aléatoires à des périodes distinctes. Plusieurs groupes de chevrettes ressortent qui montrent des modes de sélections de l'habitat similaires. En général, les sélections sont tournées vers des sites moyennement ouverts, surtout de la chênaie ouverte, avec des quantités importantes d'espèces principales et préférées, telles que la jacinthe, le charme et les ronciers, dans des zones moyennement hétérogènes et moyennement riches :

- Un groupe de chevrettes, situé dans la chênaie-charmaie, montre en effet une sélection aux mois de mai et juin pour une chênaie très ouverte avec des biomasses importantes de ronces, de jacinthes, mais également pour la biomasse totale des espèces. Cette sélection n'apparaît qu'en mai et juin, période de mise-bas. Ainsi pouvons-nous penser que les animaux se trouvant dans la chênaie-charmaie n'ont pas besoin de fortement sélectionner des zones particulières de leur domaine vital (confirmant l'hypothèse (1) de non-sélection dans les milieux homogènes et riches), excepté lors de la mise-bas afin d'avoir accès au maximum de ressources alimentaires possible. Le chevreuil étant un « *income breeder* », cette période correspond en effet au pic de besoins métaboliques des mères (Sadleir, 1969 ; Andersen *et al.*, 2000). De plus, les ronciers présents en grande quantité dans les sites sélectionnés sont appréciés au

printemps et apportent aux faons une cachette contre les prédateurs. Enfin, le milieu relativement ouvert offre une bonne visibilité pour les mères guettant les prédateurs.

- Une autre chevrete, située dans la chênaie-érablaie, sélectionne la chênaie moyennement ouverte et la biomasse de charme. Les domaines vitaux de cette chevrete se trouvent dans une partie peu touchée de la chênaie-érablaie. Cet animal semble donc fortement rechercher les zones ouvertes de son domaine vital où les jeunes plants de charme (espèce préférée au printemps et principale en été) apparaissent en grande quantité. Cette sélection est moyennement marquée en avril, puis très forte de mai à août où les besoins métaboliques sont importants. Cette sélection de l'habitat est conforme à l'hypothèse (1) qui prédisait des sélections non aléatoires dans les milieux moyennement homogènes et riches.

- Dans la hêtraie, une chevrete sélectionne fortement en juin, lors de la mise-bas, la zone très ouverte avec une faible biomasse de hêtre, pour les mêmes raisons que les chevrettes de la chênaie-charmaie qui ont sélectionné la chênaie ouverte en mai et juin. En août, cette chevrete exhibe une sélection inverse à celle de juin, évitant la hêtraie très ouverte. Cette recherche de milieu plus fermé est peut-être la résultante d'un comportement anti-prédation pour cette chevrete et son faon, qui la suit désormais.

Enfin, conformément à notre hypothèse (1), les individus qui ne présentent pas de sélection de l'habitat se situent soit dans des zones riches de la réserve (*i.e.* les parties peu ouvertes de la chênaie-charmaie, les parties moyennement ouvertes de la chênaie-érablaie, et les parties très ouvertes de la hêtraie), soit dans des zones ne leur permettant pas d'effectuer des choix (*i.e.* les parties non-ouvertes de la chênaie-charmaie).

Comparaison inter-annuelle

Les résultats des deux années font ressortir des similitudes entre les groupes de chevrettes et les variables impliquées dans les sélections de l'habitat. Cependant, les sélections des sites ouverts au moment de la mise-bas dans la chênaie-charmaie un peu ouverte existent toujours en 2004

mais sont beaucoup moins marquées qu'en 2003. Notons que les biomasses par espèces ou totales ne sont pas égales entre ces deux années. Le printemps et l'été 2003 ont en effet connu des périodes de sécheresse et de canicule engendrant des biomasses plus faibles (2003 : biomasse totale = $64,56 \pm 21,61$ g/m² ; 2004 : biomasse totale = $82,70 \pm 38,26$ g/m²). Ainsi, les chevrettes se trouvant dans la partie riche de la forêt, la chênaie-charmaie, n'auraient normalement pas besoin de rechercher fortement des sites plus riches dans leur domaine vital, même pendant la période de mise-bas. La sélection très marquée observée en mai-juin 2003 pourrait être due à une diminution de disponibilité des ressources. Ce résultat corrobore l'hypothèse (2) prédisant davantage de sélections en 2003 suite aux mauvaises conditions climatiques et à la diminution de disponibilité alimentaire.

Conclusion

Ce travail a démontré que les chevrettes ajustent leur comportement de recherche en fonction de la densité de ressources présente dans les habitats et, par conséquent, utilisent les habitats de manière différente. Nous avons donc pu mettre en évidence une réponse fonctionnelle de la sélection de l'habitat, *i.e.* une variabilité dans la sélection de l'habitat en fonction de la disponibilité environnementale (Mysterud & Ims, 1998 ; Mauritzen *et al.*, 2003 ; Calenge *et al.*, 2005). La sélection est donc influencée par la disponibilité des ressources et le type de milieu où se situent les individus, et les chevrettes dont les domaines vitaux offrent des ressources en quantité et qualité similaires présentent des sélections de l'habitat semblables. Ainsi, l'utilisation proportionnelle d'habitat d'alimentation peut dépasser la disponibilité proportionnelle lorsque l'habitat d'alimentation est épars, mais être inférieure à la disponibilité lorsque l'habitat d'alimentation est abondant. De plus, l'utilisation de l'espace par les animaux ne serait pas le reflet de la disponibilité des ressources mais refléterait plutôt l'allocation alternée du temps passé dans les habitats d'alimentation et ceux de refuge (Mysterud & Ims, 1998 ; Mauritzen *et al.*, 2003). Enfin, les divergences de sélection entre les deux années montrent que des différences en

quantité de ressources alimentaires disponibles et en température et précipitations ont une influence sur la sélection des habitats par les chevrettes.

Pour conclure, nos résultats confirment l'importance à la fois du couvert et de la nourriture dans la sélection des sites par le chevreuil au sein du domaine vital (Mysterud & Ims, 1998). Nous trouvons en effet que la sélection se fait pour des habitats riches (essentiellement chênaie) renfermant d'importantes quantités d'espèces principales et préférées pour le chevreuil, et que malgré la relative ouverture des sites sélectionnés, ceux-ci fournissent tout de même un bon couvert végétal aux animaux grâce à l'abondance des ronciers.

Perspectives

La sélection de l'habitat par le chevreuil a été étudiée à l'échelle des sites à l'intérieur du domaine vital. Dans le but de compléter cette étude, il convient d'explorer les autres échelles spatiales : une échelle plus grande avec

la sélection du domaine vital dans la zone d'étude ; et une échelle plus petite avec la sélection des items alimentaires dans les sites sélectionnés au sein du domaine vital.

Ainsi, ces résultats décrivant le type de zones préférentiellement utilisées par le chevreuil pourront contribuer à une meilleure compréhension des relations entre cette espèce et le milieu forestier, et aider dans la gestion sylvicole face aux dégâts. Le type de végétation des zones fortement sélectionnées par le chevreuil pourra donc être intégré dans la gestion sylvicole afin d'adapter l'attractivité des habitats pour le chevreuil. Il sera ainsi possible de mettre en place des mesures de sylviculture adéquates limitant l'impact de l'abrouissement. Ces mesures devront tenir compte du fait que le chevreuil recherche des zones possédant une certaine richesse alimentaire mais pouvant également servir de refuge.

Remerciements

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont participé activement

à cette étude, en particulier Guy Van Laere de l'ONCFS, Noël Guillon et toute l'équipe chevreuil du CEBC, ainsi que l'ONF qui a fourni la carte SIG de végétation de la réserve. Ce travail s'est intégré dans un programme de recherche sur le chevreuil intitulé « Conséquences de la tempête de décembre 1999 sur les équilibres entre populations de chevreuils et forêts caducifoliées de plaine – évaluation de l'impact et recherches sur les processus écologiques pour des prédictions à long terme », financé par le GIPEcoFor (Groupement d'intérêt public écosystèmes forestiers).

BIBLIOGRAPHIE

- Andersen R., Gaillard J.M., Linnell J.D.C. & P. Duncan (2000) – Factors affecting maternal care in a income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology* 69 : 672-682
- Calenge C., Dufour A.B. & D. Maillard (2005) – K-select analysis : a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling* 186 : 143-153
- Gaillard J.M., Andersen R., Delorme D. & J.D.C. Linnell (1998) – Family effect on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* 79 (8) : 2878-2889
- Mauritzen M., Belikov S.E., Boltunov A.N., Derocher A.E., Hansen E., Ims R.A., Wiig Ø., & N. Yoccoz (2003) – Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos* 100 (1) : 112-124
- Mysterud A. & R.A. Ims (1998) – Functional responses in habitat use : availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79 (4) : 1435-1441
- Otis D.L. & G.C. White (1999) – Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *Journal of Wildlife Management* 63 (3) : 1039-1044
- Pettorelli N., Gaillard J.M., Duncan P., Ouellet J.P. & G. Van-Laere (2001) – Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia* 128 : 400-405
- Pettorelli N., Gaillard J.M., Van Laere G., Duncan P., Kjellander P., Liberg O., Delorme D. & D. Maillard (2002) – Variations in adult body mass in roe deer : the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society of London series B* 269 : 747-753
- Pettorelli N., Gaillard J.M., Duncan P., Maillard D., Van Laere G. & D. Delorme (2003) – Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology* 84 (12) : 3307-3316
- Pettorelli N., Gaillard J.M., Yoccoz N.G., Duncan P., Maillard D., Delorme D., Van Laere G. & C. Toigo (2005) – The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 74 : 972-981

- Said S. & S. Servanty (2005) – The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology* 20 (8) : 1003-1012
- Said S., M. Pellerin, N. Guillon, F. Débias & H. Fritz (2005) – New tool to measure biomass of deciduous woodland : a study of methodology in *European Journal of Wildlife Research* 51 : 242-247
- Sadleir R.M.F.S. (1969) – The ecology of reproduction in wild and domestic mammals. Methuen, London.
- White G.C. & R.A. Garrott (1990) – Analysis of wildlife radio tracking data. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Worton B.J. (1989) – Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70 (1) : 164-168

ABSTRACT

Functional response in habitat selection by Roe deer : analysis of individual selection

Maryline Pellerin, Sonia Saïd & Clément Calenge

■ The identification of factors that govern spatial and temporal variations in life history traits and animal density is necessary both to understand the functioning of vertebrate populations and to define rules for population conservation or exploitation. In order to shed light on the effects of environmental variations on life history traits, it is important to understand how variations in habitat quality influence individual acquisition processes. The aim of this study was to determine the environmental variables involved in habitat selection by female roe deer (*Capreolus capreolus*) and to identify groups of animals making similar selections. We used GPS locations of radio-collared animals in the Chizé forest (RNCFS) and vegetation data under G.I.S. to analyse habitat selection within the monthly home ranges of individuals. Our results indicated that the females adjust their use of the habitat according to the distribution of resource within habitats. We were therefore able to show evidence of a functional response in habitat selection, *i.e.*, a change in habitat use with changing availability of habitat types. Selection is thus influenced by resources availability and habitat type, and animals with home ranges having resources in similar quantity and quality make similar habitat selections. Indeed, differences in habitat use between the two years of the study show that differences in the quantity of available food and in temperature and rainfall may influence habitat selection by female roe deer.



Photo © G. Van Laere/ONCFS