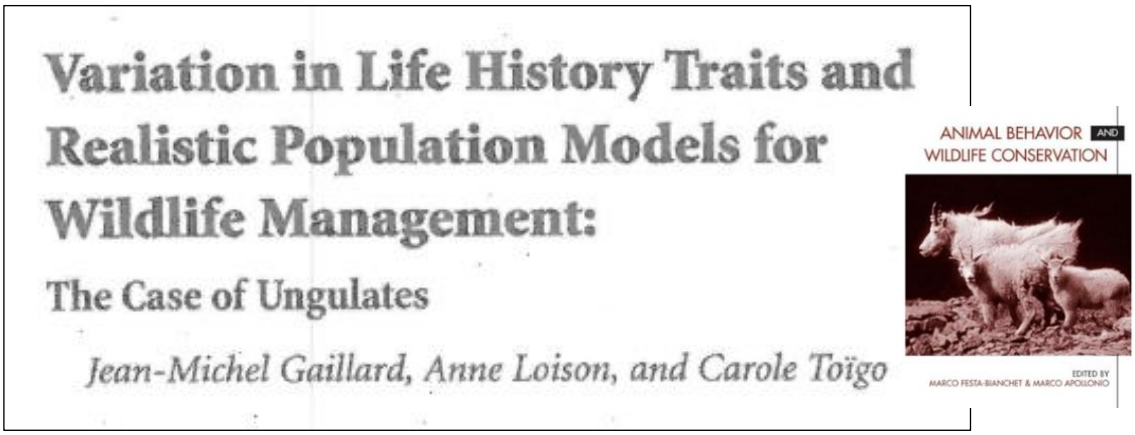
Variation des caractéristiques du cycle biologique et modèles démographiques réalistes pour la gestion de la faune sauvage : le cas des ongulés



Chapitre 8 (pp. 115–132), *in* : ***Animal Behaviour and Wildlife Conservation***, **édité par** Marco Festa-Bianchet et Marco Apollonio, **publié par** Island Press (Washington, DC), 2003

Résumé

Les gestionnaires de la faune sauvage ont besoin d'informations sur les **tendances** temporelles de la taille des populations exploitées. Pour obtenir ces informations, on peut soit analyser une série chronologique de recensements de population, soit construire un modèle démographique pour estimer le taux d'augmentation (λ ou son antilog, le taux de croissance de la population [r]). **Cependant**, des estimations inexactes des paramètres de population conduisent souvent à une évaluation erronée des tendances de la population. Les dénombrements totaux sous-estiment généralement la taille de la population, en particulier à forte densité, et ont une faible précision (CV généralement >20%). Certains biais dans les dénombrements de population peuvent résulter de différences individuelles dans la **probabilité** d'observation. Les techniques de recensement doivent donc tenir compte des facteurs comportementaux qui influencent les probabilités d'observation. Dans les cas examinés ici, des modèles démographiques sont utilisés pour estimer les tendances de population et identifier les paramètres critiques responsables des changements dans la taille de la population. Le modèle de matrice de Leslie structuré par âge ne peut pas fournir une image satisfaisante de la plupart des populations d'ongulés, car il ne tient généralement pas compte des variations des caractéristiques du cycle biologique résultant de facteurs autres que l'âge. Après avoir examiné les preuves de variation environnementale, les effets de cohorte et les différences entre les sexes dans les populations d'ongulés, nous montrons que (**1**) lorsque la variation temporelle des composantes de la condition physique est prise en compte, le paramètre clé qui influe sur les changements de la taille de la population diffère souvent de celui identifié à l'aide d'un modèle déterministe ; (**2**) comme les taux de croissance spécifiques à chaque cohorte peuvent varier considérablement, le taux de croissance calculé au niveau de la population peut être biaisé par les hétérogénéités d'échantillonnage entre les cohortes ; et (**3**) les modèles spécifiques au sexe devraient être préférés aux modèles dominés par les femelles lorsque les schémas de survie diffèrent entre les sexes. Nous concluons que la prise en compte des variations environnementales, des variations entre cohortes et des différences entre les sexes permettrait d'obtenir des modèles plus réalistes des populations d'ongulés.

INTRODUCTION

La plupart des populations de grands vertébrés font désormais l'objet de programmes intensifs de gestion ou de conservation (Caughley et Sinclair 1994). Ces programmes comportent généralement quatre étapes (cinq si l'on inclut le choix initial d'un objectif de gestion) : (**1**) évaluation de l'état de la population à l'aide de plusieurs mesures des paramètres démographiques, tels que les taux de survie et de reproduction, la qualité de l'habitat ou l'état des animaux ; (**2**) une mesure de la **performance** de la population afin de synthétiser les différentes mesures effectuées au cours de la phase d'évaluation de la population (à ce stade, les gestionnaires savent si la population est en déclin, stable ou en augmentation) ; (**3**) la décision de la stratégie la plus appropriée pour atteindre les objectifs d'un plan de gestion ou de conservation afin d'équilibrer la performance observée et l'état souhaité de la population ; (**4**) la prévision des effets d'une mesure de gestion ou de conservation donnée sur la population afin que les gestionnaires puissent évaluer l'efficacité de leur stratégie. À chacune de ces quatre étapes (estimation des paramètres, évaluation des performances de la population, décision et prévision), les modèles de population jouent un rôle important, et le choix du modèle peut influencer le résultat de chaque étape.

Pour **l'évaluation des populations**, les données de terrain sont généralement collectées à l'aide d'une procédure d'échantillonnage. Divers modèles peuvent ensuite être utilisés pour estimer les paramètres de population à partir des données de terrain. Par exemple, des observations mensuelles d'animaux préalablement marqués peuvent être collectées à partir d'un plan d'échantillonnage **stratifié** en fonction du type d'habitat. **Ensuite**, un modèle de capture-marquage-recapture (CMR) (voir Schwarz et Seber 2001 pour une revue) peut être utilisé pour estimer la taille de la population spécifique à l'habitat et/ou la survie mensuelle. Pour obtenir une mesure globale de la **performance** de la population, les informations fournies par chacun des paramètres de population lors de la première étape doivent être combinées. Une fois encore, des modèles sont nécessaires pour effectuer cette tâche. Pour revenir à notre exemple, les estimations de la taille de la population spécifiques à l'habitat peuvent être modélisées à l'aide de régressions linéaires afin d'évaluer le taux de croissance de la population (Lebreton et Millier 1982).

Pour atteindre leur **objectif de gestion**, les gestionnaires doivent identifier la cible des mesures de gestion. Supposons que l'objectif était de maintenir une population stable, mais que celle-ci a en fait augmenté de 30%. Les modèles démographiques pourraient simuler différents scénarios et suggérer la stratégie de récolte qui permettrait de stabiliser la population. **Enfin**, des simulations des conséquences attendues d'une stratégie de gestion pourraient permettre d'évaluer si celle-ci a donné les résultats escomptés.

Les programmes de surveillance intensive se concentrent généralement sur deux grands types de populations pour lesquelles les analyses et les indicateurs utilisés diffèrent généralement. **Premièrement**, pour les populations menacées, l'analyse de viabilité des populations (PA) est le type de modèle le plus couramment utilisé. Le risque d'extinction est donc souvent l'indicateur principal (Boyce 1992). La **dynamique** des populations est également souvent étudiée pour les populations exploitées. Dans ce cas, l'indicateur utilisé est le taux de croissance de la population ou le taux d'augmentation « naturel » (Tuljapurkar et Caswell 1996). Ce chapitre se concentre sur les ongulés, un groupe qui fait l'objet d'une gestion

intensive dans le monde entier (Nowak 1991) et dont la dynamique des populations a été étudiée de manière approfondie, en particulier dans les zones tempérées (Gaillard et al. 2000).

Historiquement, deux approches ont été utilisées pour gérer les populations d'ongulés : les séries chronologiques de recensements de population, qui consistent généralement en des estimations annuelles de la taille de la population, et les modèles démographiques basés sur des estimations annuelles des composantes de la valeur sélective. Après avoir brièvement passé en revue les principes de base de ces deux approches, nous présentons des études de cas pour mettre en évidence les **limites** actuelles des modèles, puis nous montrons comment ils peuvent être améliorés en tenant compte des variations du cycle biologique entre les classes de sexe/âge et entre les individus.

Utilisation des recensements de population : principes et limites

Bien qu'il existe plusieurs méthodes pour estimer le taux de croissance démographique à partir d'une série chronologique de recensements de population (Lebreton et Millier 1982), la procédure la plus couramment utilisée consiste à régresser les estimations annuelles des recensements de population (après transformation logarithmique) en fonction du temps : la pente de la régression correspond au taux de croissance démographique. **Cependant**, plusieurs problèmes affectent l'estimation de la taille annuelle de la population. Malgré de nombreuses améliorations dans les techniques de terrain, les plans d'échantillonnage et les procédures statistiques (Seber 1986 ; Buckland, Goudie et Borchers 2000 ; Schwarz et Seber 2001), les recensements ont généralement une **faible précision** (le coefficient de variation est rarement inférieur à 20% ; Caughley 1977) et une faible exactitude (Strandgaard 1972), et les variations dans les dénombrements sont souvent difficiles à interpréter (Morellet et al. 2001). Deux études de cas démontreront l'ampleur de ces problèmes dans les populations d'ongulés.

Compter les chevreuils

Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est une espèce forestière de taille moyenne et discrète. Compte tenu de ces caractéristiques, on peut s'attendre à des **biais** assez importants dans l'évaluation de la taille de la population. **En effet**, des estimations fortement biaisées de la taille de la population de chevreuils ont été rapportées (Strandgaard 1972, Pielowski 1984). Dans ces deux études, l'élimination totale des chevreuils a montré que la taille réelle de la population avait été sous-estimée d'un facteur trois. **Cependant**, ces expériences ne permettent pas de savoir si les évaluations sur le terrain de la taille de la population au fil du temps ont suivi la variation réelle de la taille de la population au cours des années.

Le suivi **intensif** et à long terme de la population de chevreuils à Chizé (ouest de la France) offre la possibilité de réaliser un tel test (Gaillard et al. 1998b). Comme environ 70% des chevreuils ont été marqués individuellement depuis 1979, nous pouvons supposer avec certitude que les estimations de la population par la méthode CMR sont exactes (Strandgaard 1967, Gaillard et al. 1993). Nous avons donc vérifié si les indices de taille annuelle de la population estimés à partir des comptages nocturnes sur les routes, une méthode de recensement couramment utilisée pour les chevreuils (Maillard, Gaultier et Boisaubert 1999), correspondaient à la taille annuelle de la population estimée par le CMR. Bien que la taille de la population de chevreuils ait varié d'environ 200 en 1980 à 500 en 1984, la variation annuelle du nombre d'individus observés par kilomètre n'était pas corrélée à la variation annuelle de

la taille de la population (Fig. 8.1), ce qui indique que les comptages nocturnes sont inutiles pour surveiller la variation temporelle de la taille de la population de chevreuils. Les variations individuelles de comportement ont probablement une incidence sur la probabilité de détection des chevreuils (Ellenberg 1978), tout comme les différences entre les observateurs dans leur capacité à détecter les chevreuils depuis la route (Delorme 1989, Van Laere et al. 2001).

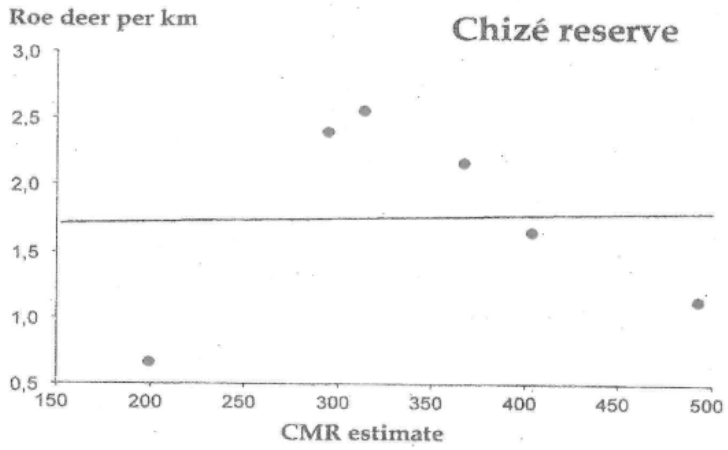


FIG. 8.1. Estimations par capture-marquage-recapture (CMR) de la taille de la population de chevreuils à Chizé (ouest de la France) et du nombre de chevreuils observés par km de route lors de recensements nocturnes sur 6 ans

Recensement des bouquetins

Notre deuxième exemple provient d'études sur le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), une espèce qui contraste fortement avec le chevreuil : les ibex sont de grande taille, vivent généralement dans des zones montagneuses ouvertes et sont très visibles (Couturier 1962). **Par conséquent**, les gestionnaires s'appuient souvent exclusivement sur des comptages au sol pour évaluer l'état de leurs populations (Girard 2000). Nous nous attendions donc à ce que les comptages de bouquetins soient assez précis. Le suivi à long terme de la population de Belledone (France) nous a permis de tester la fiabilité des comptages de bouquetins. De nombreux bouquetins de Belledone ont été marqués individuellement depuis 1983, ce qui a permis d'estimer la taille de la population à l'aide de la méthode CMR. Nous avons mesuré le taux de sous-estimation comme suit : (estimation CMR - nombre de bouquetins recensés) / estimation CMR (voir Toïgo 1998 pour plus de détails). **Contrairement** à nos attentes, les comptages ont systématiquement sous-estimé la taille de la population d'au moins 20% (Tableau 8.1). **De plus**, le taux de sous-estimation a augmenté de manière significative avec la taille de la population : moins de la moitié du nombre total de bouquetins a été comptée lorsque la population a dépassé les 100 individus (Tableau 8.1). Les différences de comportement des bouquetins selon leur âge et leur sexe peuvent expliquer certains biais dans les comptages. **Ainsi**, bien qu'un dénombrement **non biaisé** conduirait à un taux d'observation de 1,00 quelle que soit la catégorie de bouquetins, une étude menée dans le parc national des Écrins a révélé des différences entre les sexes dans les taux d'observation. Dans la population colonisatrice du Champsaur, les taux d'observation ont été estimés à 0,84 et 0,92 pour les mâles et les femelles, respectivement (Spaggiari 2000). Les hétérogénéités individuelles dans les taux d'observation peuvent être plus élevées dans les populations bien établies de bouquetins, où les groupes de nourrissons et les groupes de mâles sont importants

(Gauthier et al. 1994 ; Toïgo, Gaillard et Michallet 1997), ce qui augmente la probabilité que certains individus soient manqués.

TABLEAU 8.1. Fiabilité des estimations de la population totale d'une population colonisatrice de bouquetins alpins (Belledone, France)

YEAR	TOTAL COUNT	RATE OF UNDERESTIMATION
1988	39	22
1989	41	37
1990	35	36
1992	35	62
1993	110	43
1994	96	60

Reliability is measured by the rate of underestimation assessed from capture–mark–recapture (CMR) estimates of population size (see Toïgo 1998 and text for details).

Les études de cas sur le chevreuil et le bouquetin soulignent les graves problèmes liés à l'utilisation des recensements pour gérer les populations d'ongulés. Il est bien connu que la plupart des recensements **sous-estiment** la taille des populations : nos exemples mettent en évidence deux autres écueils majeurs des recensements qui peuvent les invalider en tant qu'outils de gestion : l'incapacité à suivre les variations annuelles de la taille des populations (chez le chevreuil) et l'augmentation du taux de sous-estimation avec l'augmentation de la densité (chez le bouquetin). Ce dernier problème peut rendre vaine la recherche d'un facteur de correction, souvent utilisé pour calibrer les indices de population. **Par conséquent**, les principales faiblesses de l'approche basée sur les recensements se manifestent lors de l'étape d'évaluation de la population. Lorsque les recensements de population sont appliqués à la gestion des ongulés, un autre problème majeur se pose à la troisième étape du processus, lorsqu'une décision doit être prise. Les recensements de population ne fournissent qu'une mesure **globale** des performances. Même en supposant que les recensements soient fiables, le taux de croissance de la population ne nous indique pas comment atteindre un objectif de gestion, et des informations supplémentaires sont nécessaires. Les modèles démographiques élaborés à partir d'une évaluation sur le terrain des composantes de la condition physique fournissent ces informations.

Modèles démographiques : état des lieux et améliorations possibles

Les modèles démographiques sont généralement basés sur des matrices de population (voir Caswell 2001 pour une revue). Parmi ces modèles, le modèle simple de matrice de Leslie (Leslie 1945), un **modèle déterministe**, structuré par âge et dominé par les femelles, est le plus couramment utilisé pour gérer les populations d'ongulés (Eberhardt 1991). Les modèles matriciels de Leslie permettent d'estimer le taux naturel asymptotique d'accroissement (λ), la structure d'âge asymptotique stable et le temps de génération (l'âge moyen pondéré des femelles reproductrices). Ces modèles nécessitent des estimations annuelles moyennes des composantes de la condition physique, y compris les paramètres de reproduction tels que l'âge de la primiparité, les proportions spécifiques à l'âge des femelles reproductrices, la fécondité spécifique à l'âge (nombre moyen de femelles produites par femelle), la survie des juvéniles de la naissance à l'âge d'un an et la survie spécifique à l'âge des yearlings et des adultes.

Prenons l'exemple d'une population d'ongulés où les femelles se reproduisent pour la première fois à l'âge de 3 ans, où 95% des femelles âgées de 3 ans ou plus se reproduisent chaque année et produisent un petit (elles ont donc une fécondité de 0,5 en supposant un rapport des sexes égal), où 65% des nouveau-nés survivent au-delà de leur première année, où 80% des animaux âgés d'un an survivent au-delà de leur deuxième année et où 90% des adultes survivent d'une année à l'autre. Cette population aura un λ de 1,12 et un temps de génération de 6,08 ans. Les modèles de matrice de Leslie ont une grande valeur heuristique (Eberhardt 1991), mais ne tiennent compte que de la variation d'âge. Bien que l'âge soit sans aucun doute un facteur **structurant** majeur des populations de vertébrés (Charlesworth 1994), la variation du cycle biologique provient également de nombreux autres facteurs. Des études antérieures ont montré que les variations temporelles sont générées par la dépendance à la densité (Fowler 1987) et/ou les variations environnementales (Newton 1998), le sexe (Short et Baladan 1994), la structure spatiale (Gilpin et Hanski 1991 ; Milner-Gulland, Coulson et Clutton-Brock 2000), la qualité phénotypique (Sauer et Slade 1987) ou génotypique (Moorcroft et al. 1996, Slate et al. 2000) et les structures infra-populationnelles telles que la cohorte (Albon, Clutton-Brock et Guinness 1987 ; Gaillard et al. 1997 ; Coltman et al. 1999a) et la famille (Gaillard et al. 1998) peuvent influencer de manière significative la dynamique des populations de vertébrés. Dans les pages qui suivent, nous évaluerons si la prise en compte des variations environnementales, des variations de cohorte et des différences entre les sexes dans les composantes de la condition physique améliorera notre compréhension de la dynamique des populations d'ongulés.

Variation environnementale : les chevreuils à Chizé

La population de chevreuils à Chizé est surveillée depuis 1977. Dans cette forêt clôturée de 2 614 ha, les animaux ont été marqués soit à leur naissance en mai-juin, soit après leur sevrage en janvier-février, ce qui a permis de **connaître** leur **âge**. Nous utilisons ici les données collectées sur 15 ans (1985-1998), période durant laquelle plus de 70% des chevreuils ont été marqués individuellement, ce qui permet d'obtenir des estimations fiables des composantes de la condition physique requises à partir de la modélisation CMR (Gaillard et al. 1992, 1993, 1997, 1998b). Comme c'est généralement le cas pour les ongulés des zones tempérées (Gaillard et al. 2000), le **cycle de vie** du chevreuil comporte **trois** étapes principales (Fig. 8.2) : une phase juvénile subdivisée en été (survie de la naissance au sevrage) et hiver (survie du sevrage à 1 an), une phase d'âge mûr regroupant les jeunes d'un an non reproducteurs et les adultes âgés de 2 à 7 ans (Gaillard et al. 1993) qui se reproduisent chaque année (Gaillard et al. 1992), et une phase de sénescence (au-delà de 8 ans) au cours de laquelle la survie et la fertilité **diminuent** (Gaillard et al. 1998*b*).

Les estimations moyennes des composantes de la valeur sélective (Fig. 8.3) ont été saisies dans un modèle matriciel de Leslie afin de calculer le taux naturel d'accroissement et la durée moyenne de génération. Les résultats ont montré qu'entre 1985 et 1998, la population avait un taux naturel d'accroissement moyen de 1,188. La durée de génération était de 5,37 ans. Nous avons ensuite effectué une analyse de **sensibilité** afin de déterminer quelle composante de la condition physique était la plus influente pour la dynamique de la population de chevreuils. Une analyse prospective de perturbation (sensu Caswell 2000) basée sur **l'élasticité** (correspondant à la sensibilité relative, de Kroon et al. 1986) a montré que la survie des femelles en âge de procréer avait l'élasticité la plus élevée (0,698), tandis que la

proportion de femelles reproductrices âgées de plus de 7 ans avait l'élasticité la plus faible (0,038).

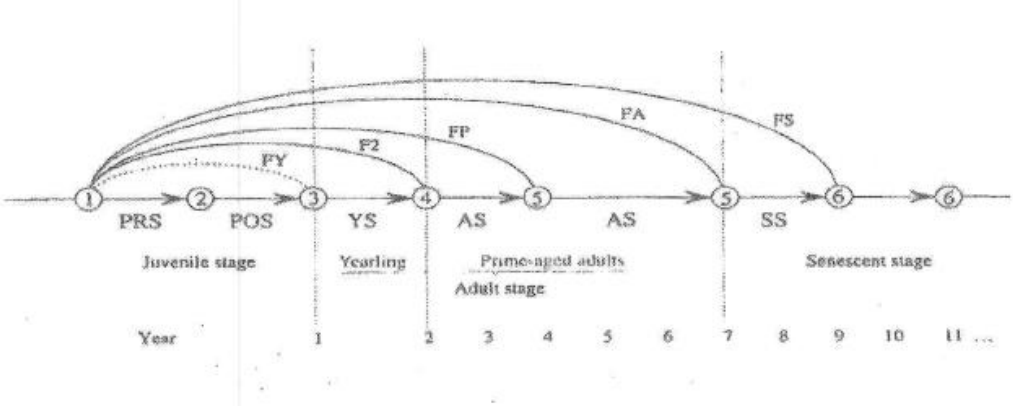


FIG. 8.2. Cycle de vie du chevreuil : (1) nouveau-né, (2) jeune sevré, (3) jeune d'un an, (4) jeune de deux ans, (5) adulte en âge de reproduction, (6) adulte sénescent (âgé de plus de 7 ans). Les lignes droites indiquent les transitions d'un groupe d'âge à l'autre, les lignes courbes indiquent la reproduction. Ces composantes de la condition physique décrivent le développement des individus tout au long de leur cycle de vie : PRS : survie estivale des faons ; POS : survie hivernale des faons ; YS : survie des jeunes d'un an ; AS : survie des adultes dans la force de l'âge ; SS : survie des adultes sénescent ; FY : fécondité des jeunes d'un an ; F2 : fécondité des femelles de 2 ans ; FA : fécondité des femelles dans la force de l'âge ; FS : fécondité des femelles sénescentes.

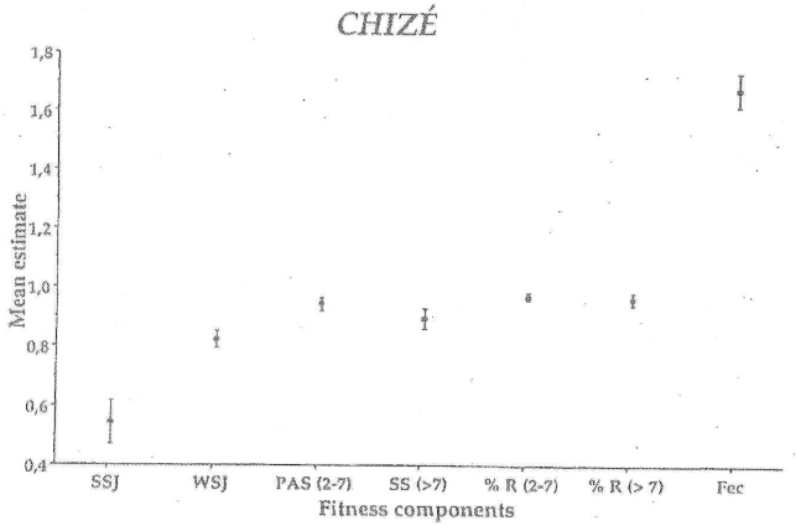


FIG. 8.3. Estimation moyenne des composantes de la condition physique obtenues à partir du suivi par capture-marquage-recapture (CMR) de la population de Chizé (ouest de la France) entre 1985 et 1998

Les **élasticités** de la survie des faons (0,191), de la fertilité (0,191) et de la proportion de reproduction des femelles en âge de procréer (0,111) présentaient des valeurs intermédiaires. Ces résultats suggèrent que l'impact d'une variation donnée de la **survie** des femelles en âge de procréer sur le taux naturel d'augmentation est au moins 3,65 fois supérieur à **l'impact** de la même variation sur l'un des composants du recrutement (survie des juvéniles, proportion de reproduction spécifique à l'âge et fertilité). L'analyse prospective nous permet donc de conclure que la survie des femelles en âge de procréer est le **composant essentiel** de la dynamique des populations de chevreuils.

Les analyses prospectives présentent deux limites principales. **Premièrement**, d'un point de vue biologique, l'idée que la survie à l'âge adulte est essentielle pour expliquer la variation de la croissance des populations d'ongulés peut sembler triviale. **En effet**, l'existence d'un « continuum lent-rapide » dans les stratégies de cycle de vie des mammifères a été démontrée

à plusieurs reprises (Stearns 1983, Gaillard et al. 1989, Read et Harvey 1989, Sather et Gordon 1994). Les ongulés appartiennent manifestement à l'extrémité lente du continuum, car ils présentent une covariation entre une grande taille corporelle, une faible fertilité et une espérance de vie élevée. **Par conséquent**, la forte **élasticité** de la survie à l'âge adulte pour la croissance démographique des chevreuils peut être considérée comme une simple conséquence de la covariation entre la taille corporelle et le temps de génération. À l'appui de cette hypothèse, des analyses prospectives de neuf autres espèces d'ongulés ont systématiquement montré que la survie à l'âge adulte avait des **élasticités** entre quatre et neuf fois supérieures à celles de la survie des juvéniles (Tableau 8.2). Les analyses prospectives ont également une limite méthodologique, car elles ne tiennent pas compte de la variation temporelle des composantes de la condition physique. **Ainsi**, l'importance relative des composantes de la condition physique est déterminée en supposant que toutes les composantes de la condition physique ont un niveau similaire de variation temporelle. Mais cette hypothèse est-elle raisonnable ? Pour répondre à cette question, nous avons utilisé le coefficient de variation (CV) des composantes de la condition physique calculé à partir de la série chronologique de 15 ans disponible à Chizé comme mesure de la variation temporelle.

TABLEAU 8.2. Rapports entre l'élasticité de la survie des adultes et l'élasticité de la survie des juvéniles dans les populations d'ongulés

SPECIES	ELASTICITY RATIO
Pronghorn	8.53
Moose	6.77
Reindeer	6.48
Mountain goat	5.99
Caribou	5.63
Greater kudu	5.30
Red deer	4.81
Mule deer	4.45
Soay sheep	3.83

Ratios indicate by how much more a given change in adult survival will affect the natural rate of increase than the same change in juvenile survival (Gaillard and Yoccoz, unpublished data).

Nos résultats ont clairement montré de **grandes** différences de **variation temporelle** entre les composantes de la condition physique. **Ainsi**, la survie estivale des faons était très variable (CV = 0,529), tandis que les proportions de reproduction spécifiques à l'âge des femelles (CV = 0,056 et CV = 0,084 pour les femelles en âge de procréer et les femelles âgées, respectivement) et la survie des femelles en âge de procréer (CV = 0,094) ne variaient que peu au fil des ans. La survie hivernale des faons (CV = 0,134), la survie annuelle des femelles âgées (CV = 0,135) et la fécondité (CV = 0,131, toutes les femelles combinées car nous n'avons trouvé aucune différence dans la taille des portées entre les classes d'âge ; Gaillard et al. données non publiées) présentaient des niveaux intermédiaires de variation temporelle.

Il semble y avoir une **corrélation négative** entre l'élasticité et la variation temporelle des différentes composantes de la fitness : les composantes ayant un fort impact sur le taux de croissance de la population ont tendance à présenter une faible variabilité temporelle (voir Gaillard et al. 2000 sur les ongulés, Sather et Bakke 2000 sur les oiseaux, Pfister 1998 sur divers organismes). **Ainsi**, chez les chevreuils de Chizé, la survie des femelles en âge de reproduction présentait une élasticité élevée et une faible variabilité temporelle, tandis que

les différentes composantes du recrutement présentaient la covariation inverse, à savoir une faible élasticité et une forte variabilité temporelle. Ce schéma démographique semble être une caractéristique des ongulés. Nous avons précédemment souligné que les analyses démographiques des populations d'ongulés révèlent systématiquement que la survie en âge de reproduction présente l'élasticité la plus élevée (Tableau 8.2). **De même**, les paramètres de recrutement présentent généralement une variabilité élevée (Gaillard et al. 2000). Pour gérer les populations d'ongulés, il est donc important de tenir compte des différences entre les composantes de la condition physique en termes de sensibilité aux variations environnementales. Les analyses rétrospectives de perturbation (sensu Caswell 2000) sont conçues pour cette tâche.

Nous avons donc effectué une analyse rétrospective sur la population de chevreuils de Chizé. L'analyse rétrospective des perturbations consiste à décomposer les variations du taux naturel d'accroissement de la population (variance [λ]) en fonction des composantes de la valeur sélective en deux parties : l'élasticité (e), ou l'impact potentiel d'une composante donnée sur la croissance de la population, et le coefficient de variation (CV), ou la variation observée d'un taux vital donné (Tuljapurkar 1990, Brault et Caswell 1993, Caswell 2000) :

$$\text{Variance } (\lambda) = \Sigma_{\text{fitness composants}} (e^2 \times CV^2) \qquad (1)$$

À partir de l'équation (1), il est clair qu'une composante de la valeur sélective avec une élasticité de 0,1 et un CV de 0,5 contribuera de manière égale aux changements dans la croissance de la population qu'une composante de la valeur sélective avec une élasticité de 0,5 et un CV de 0,1 (même valeur pour e^2 x CV^2). Cette méthode nous permet d'évaluer si les différences entre les composantes de la valeur sélective dans la variation temporelle compensent les différences correspondantes en termes d'élasticité. Nous avons constaté que la proportion de variance dans la croissance démographique des chevreuils expliquée par les différentes composantes de la valeur sélective est très variable. **Ainsi**, la survie estivale des faons expliquait plus de 60% de la variation de la croissance démographique des chevreuils de Chizé, tandis que la survie des adultes n'expliquait que 25% de cette variation. Les autres composantes de la condition physique ont eu une influence très faible sur la croissance de la population de chevreuils, car elles présentaient une faible élasticité et de faibles coefficients de variation. **Par conséquent**, l'analyse rétrospective suggère que la survie estivale des faons explique environ 2,37 fois plus de variation du taux naturel d'augmentation que la survie des femelles en âge de procréer. La survie estivale des faons est donc la composante essentielle de la dynamique de la population de chevreuils à Chizé.

Les analyses prospectives et rétrospectives de la perturbation semblent donc fournir **deux** interprétations **très différentes** des facteurs qui déterminent la dynamique de la population de chevreuils, car les analyses prospectives indiquent clairement que la survie des femelles en âge de procréer est le taux vital présentant la plus forte élasticité, tandis que les analyses rétrospectives suggèrent que la survie estivale des faons explique en grande partie la variabilité temporelle observée dans la croissance de la population. Ces interprétations contrastées conduiraient probablement à des stratégies de gestion radicalement différentes.

À quoi un gestionnaire doit-il se fier : aux analyses **prospectives** ou **rétrospectives** ? Les analyses prospectives et rétrospectives répondent à des questions différentes (voir Caswell 2000 pour une discussion détaillée). Les analyses **prospectives** permettent d'identifier la composante de la condition physique qui, si elle venait à varier, aurait la plus grande influence sur la dynamique des populations. Pour les chevreuils, cette composante est la survie des femelles en âge de procréer. Si un facteur, artificiel ou environnemental, entraîne des changements dans la survie des femelles en âge de procréer, ce facteur déterminera les changements futurs dans la taille des populations de chevreuils. **D'autre part**, les analyses **rétrospectives** quantifient les influences respectives des composantes de la condition physique à partir d'observations empiriques. À Chizé, la **survie estivale des faons** a déterminé les changements dans la taille de la population de chevreuils et devrait rester le principal facteur déterminant tant que les variations environnementales resteront dans la fourchette observée pendant l'étude. Pour gérer les populations exploitées, nous suggérons que les analyses rétrospectives seraient mieux adaptées pour générer des règles de décision, à condition qu'elles soient basées sur une période de surveillance suffisamment longue pour être représentative des conditions écologiques futures.

Comme notre analyse du chevreuil s'est appuyée sur 15 années de surveillance, nous suggérons que la survie estivale des faons est susceptible d'avoir une influence beaucoup plus importante sur les variations futures de la taille de la population au fil du temps que la survie des femelles en âge de procréer. Dans ce cas particulier, la prise en compte des variations environnementales modifie considérablement les décisions de gestion. Bien entendu, les gestionnaires doivent toujours évaluer si leur suivi des populations est suffisamment long pour obtenir une image fiable de l'influence des variations environnementales. Des études détaillées à long terme des populations sont nécessaires à ce stade. Si, sur la base d'analyses prospectives, les gestionnaires choisissent de surveiller la survie des femelles adultes, ils ne détecteront pratiquement aucun changement dans la dynamique des populations et ne seront pas en mesure de suivre les variations de la taille des populations. **En revanche**, si, sur la base d'analyses rétrospectives, les gestionnaires choisissent de surveiller le recrutement des faons dans la population hivernale, ils seront en mesure de suivre de plus près les changements dans la taille de la population et d'ajuster les quotas de chasse en fonction de la variation annuelle observée dans le recrutement. **Cependant**, en ne surveillant que le recrutement, les gestionnaires ne détecteront aucun changement dans la prédation ou les activités humaines susceptibles d'affecter la mortalité des femelles adultes. Dans ces conditions exceptionnelles, le suivi du recrutement peut alors conduire à une chasse excessive et, éventuellement, à l'extinction des populations locales.

Variation de la cohorte : chevreuil à trois fontaines

Trois Fontaines est une forêt clôturée de 1 360 ha. Les chevreuils sont marqués soit à leur naissance en mai-juin, soit en janvier-février lorsqu'ils sont faons, ce qui permet de connaître leur âge. Le plan d'échantillonnage, basé sur la modélisation CMR, a fourni des estimations fiables de toutes les composantes de la condition physique (Gaillard et al. 1992, 1993, 1997, 1998b). Nous avons utilisé les données de sept cohortes (1976-1982) de femelles suivies de 1975 à 1999, car pour évaluer de manière fiable les différences entre les cohortes en termes de taux naturel d'augmentation, il faut attendre que toutes les femelles de toutes les cohortes soient mortes. Afin d'éviter les variations importantes de la survie au cours de la première

année entre les cohortes (Gaillard et al. 1997, 1998*b*), nous n'avons pris en compte que les performances individuelles à partir de l'âge de 2 ans.

Nous avons d'abord estimé le taux naturel d'accroissement de la population en appliquant un modèle de matrice de Leslie aux données de survie et de reproduction de 43 femelles qui ont survécu jusqu'à l'âge de la première reproduction et qui ont été suivies tout au long de leur vie. Cette estimation ne tenait pas compte des variations entre les cohortes. Nous avons ensuite estimé les composantes de la valeur sélective spécifiques à chaque cohorte et construit des modèles de matrice de Leslie pour estimer le taux naturel d'accroissement de chaque cohorte. **Enfin**, pour mesurer la variation entre les cohortes, nous avons estimé le temps de doublement de la population spécifique à chaque cohorte. En utilisant les composantes moyennes de la valeur sélective des femelles nées entre 1976 et 1982, nous avons constaté que la population de Trois Fontaines avait augmenté au fil du temps. Le taux naturel d'augmentation estimé à 1,385 est typique des populations colonisatrices de chevreuils (Gaillard et al. 1998*a*) et est proche de la valeur obtenue à partir des estimations transversales des composantes de la valeur sélective spécifiques à l'âge (λ = 1,372 ; Gaillard 1988). **Cependant**, des différences entre les cohortes ont été observées tant au niveau de la performance reproductive spécifique à l'âge (nombre de filles sevrées par femelle, Fig. 8.4a) que de la survie spécifique à l'âge (mesurée par des courbes de survie, par exemple Caughley 1977, Fig. 8.4b). **Par conséquent**, les taux d'accroissement naturels différaient fortement entre les cohortes. Les femelles nées en 1977 avaient le λ le plus élevé (1,534), tandis que les femelles nées en 1982 avaient le λ le plus faible (1,265, Tableau 8.3). Les différences de λ ont entraîné des différences marquées entre les cohortes dans le temps nécessaire pour que la population double (Tableau 8.3).

Il est quelque peu surprenant que nous ayons trouvé des preuves d'une variation aussi importante de λ entre les cohortes, car les prélèvements annuels maintiennent la population de chevreuils de Trois Fontaines à une faible densité, simulant un régime de colonisation (Gaillard et al. 1993, 1998*a*). Les ressources sont généralement abondantes et la variation entre les cohortes est très faible en termes de qualité phénotypique (Gaillard et al. 1997). Il est probable que les taux de croissance spécifiques aux cohortes seraient beaucoup plus élevés dans les populations aux ressources limitées, telles que celle de Chizé, qui présentent une forte variation de la masse adulte entre les cohortes (Gaillard et al. 1997, Pettorelli et al. 2002). **Par conséquent**, une gestion optimale des chevreuils devrait tenir compte de l'histoire de la population et des différences de qualité entre les cohortes.

Différences entre les sexes : le cerf élaphe à Trondelag

Afin d'évaluer si la prise en compte des différences entre les sexes dans les composantes de la condition physique pouvait faire une différence pour les gestionnaires, nous avons utilisé les données recueillies sur le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) à Trondelag, en Norvège, à partir du suivi et de la chasse de femelles d'âge connu (Langvatn et Loison 1999). Plus de 300 cerfs de chaque sexe (plus de 600 au total) ont été marqués individuellement. Les données sur les cerfs élaphes ont été analysées à l'aide d'un modèle CMR qui tenait compte des différences annuelles tant dans la probabilité de ré-observation que dans la probabilité d'être abattu pendant la saison de chasse (Langvatn et Loison 1999). Nous avons ainsi obtenu des

estimations des composantes de la condition physique nécessaires pour estimer le taux naturel d'augmentation.

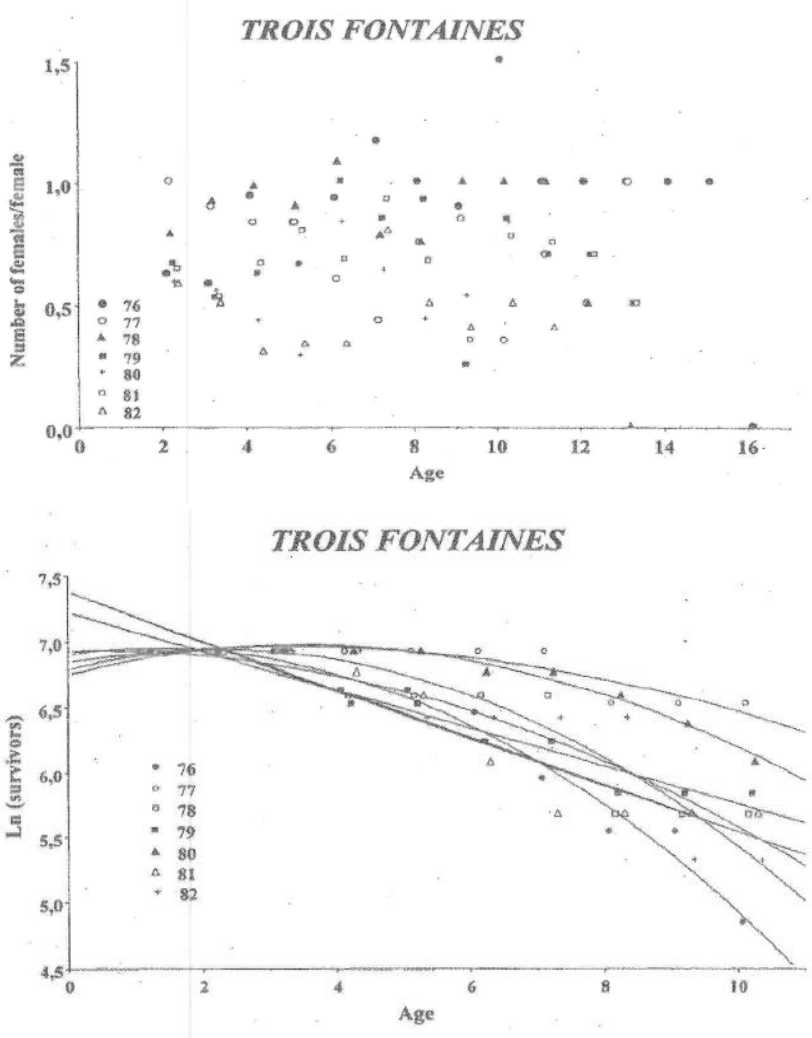


FIG. 8.4. Performances reproductives spécifiques à l'âge (**a**) et courbe de survie (**b**) pour sept cohortes de chevrettes suivies depuis l'âge de 2 ans jusqu'à leur mort à Trois Fontaines (est de la France, cohortes nées entre 1976 et 1982)

Nous avons d'abord évalué la dynamique potentielle de la population de cerfs élaphes en excluant les effets de la chasse. Sans chasse et indépendamment du sexe, 75% des faons ont survécu à leur première année, 90% des cerfs d'un an ont survécu jusqu'à l'âge de 2 ans et 93% des femelles âgées de plus de 2 ans ont survécu chaque année. La taille des portées était fixée à un, et 70% des femelles âgées de 2 ans et 98% des femelles âgées de plus de 2 ans ont donné naissance à un petit. Une matrice de Leslie avec ces estimations a donné un résultat de λ sur 1,191, suggérant que la population **augmentait** rapidement. Comme on pouvait s'y attendre pour une population exploitée, la population de cerfs élaphes du Trondelag avait un **régime démographique colonisateur** lorsque la chasse était ignorée.

TABLEAU 8.3. Augmentation spécifique à la cohorte (λ) et temps spécifique à la cohorte (en années) nécessaire pour que la population double (TD) pour les chevreuils à Trois Fontaines (est de la France, voir le texte pour plus de détails)

COHORT	λ	TD
1976	1.397	2.07
1977	1.534	1.62
1978	1.468	1.81
1979	1.348	2.32
1980	1.347	2.33
1981	1.349	2.32
1982	1.265	2.95

Nous avons ensuite analysé les effets de la chasse sur la démographie de la population à l'aide de simulations. Nous avons fixé la pression de chasse à 10% et estimé la cinétique de la population sur 20 ans. La taille initiale de la population a été fixée à 1 000 cerfs élaphes. Dans une première simulation, nous avons pris en compte la structure par âge comme précédemment pour évaluer la dynamique potentielle. Les 1 000 cerfs comprenaient 160 juvéniles, 100 yearlings et 740 adultes. Nous avons trouvé un taux d'augmentation asymptotique de 1,090 pour cette population de cerfs élaphes. Ce premier modèle ne tenait pas compte des différences entre les sexes, mais des preuves d'une survie biaisée en fonction du sexe ont souvent été rapportées dans les populations d'ongulés (Clutton-Brock, Guinness et Albon 1982 ; Jorgenson et al. 1997 ; Berger et Gompper 1999).

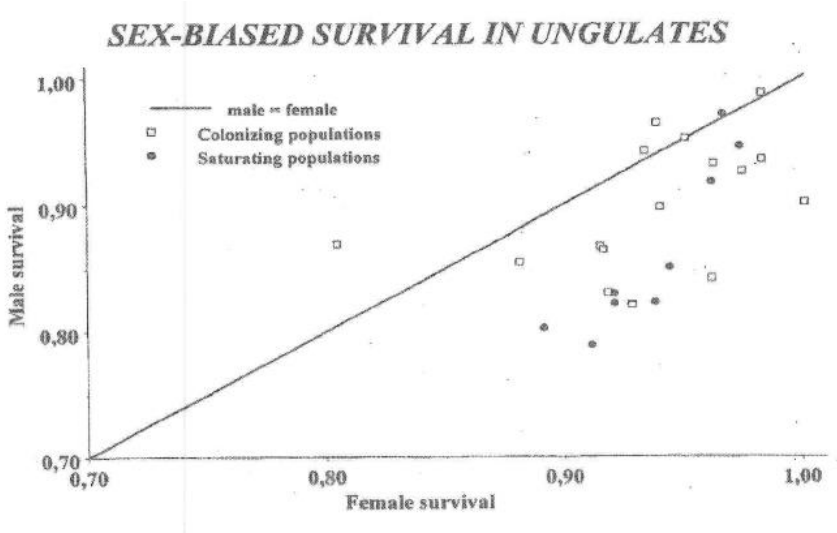


FIG. 8.5. Relations entre la survie des mâles adultes et celle des femelles adultes dans les populations d'ongulés. Dans l'ensemble, la survie est favorable aux femelles, car la plupart des points se situent en dessous de la ligne d'égalité entre les sexes. L'ampleur des différences entre les sexes est plus importante pour les populations proches de la saturation (avec des réponses dépendantes de la densité et/ou des ressources limitées, points remplis) que pour les populations colonisatrices (carrés vides). Toïgo et Gaillard, données non publiées

Nous avons obtenu des estimations moyennes de la survie des adultes par sexe dans les populations d'ongulés à partir de la littérature. Les femelles survivaient mieux que les mâles dans la plupart des populations d'ongulés polygames (Fig. 8.5). La survie plus élevée des femelles était plus importante dans les populations proches de la saturation que dans les populations colonisatrices (Fig. 8.5), ce qui suggère que la survie plus élevée des femelles est répandue parmi les populations d'ongulés polygames, en particulier à forte densité.
La survie plus élevée chez les femelles a-t-elle une incidence sur la gestion des populations exploitées ? Pour simuler une situation où la survie des mâles est inférieure à celle des femelles, nous avons supposé que seulement 85% des mâles d'un an et 80% des mâles adultes survivaient d'une année à l'autre (contre 90% et 93% chez les femelles). La simulation sur 20

ans à l'aide d'un modèle de matrice de Leslie structuré par âge et par sexe a donné exactement le même taux d'accroissement naturel de 1,090. La prise en compte des différences de survie entre les sexes n'a pas modifié la croissance démographique estimée, en supposant que la disponibilité des mâles ne limite pas la reproduction des femelles (mais voir Ginsberg et Milner-Gulland 1994). La population de cerfs élaphes estimée à partir du modèle structuré par âge et par sexe était toutefois systématiquement inférieure à celle estimée à partir du modèle structuré par âge, les différences entre les modèles augmentant avec le temps (Fig. 8.6). Bien que cela n'ait pas modifié l'asymptotique du λ, la faible survie des mâles a réduit la taille de la population et devrait donc être prise en compte dans les décisions de gestion. Prenons par exemple une population de 100 cerfs de chaque sexe avec un rapport constant d'un λ de 1,20 au fil du temps. Supposons que cette population soit chassée (avec un rapport entre les sexes équilibré) au rendement maximal durable calculé à partir d'un modèle qui ignore la survie plus faible des mâles. Le nombre d'animaux chassés sera de 20 individus de chaque sexe. **Cependant**, en raison d'une mortalité plus élevée, le recrutement des mâles ne compensera pas la perte due à la mortalité naturelle et à la chasse. Le nombre de mâles diminuera au fil du temps jusqu'à l'extinction. La population disparaîtra donc. Pour les espèces où une survie biaisée selon le sexe est susceptible de se produire, la gestion doit être basée sur des modèles structurés selon le sexe afin d'éviter la surexploitation.

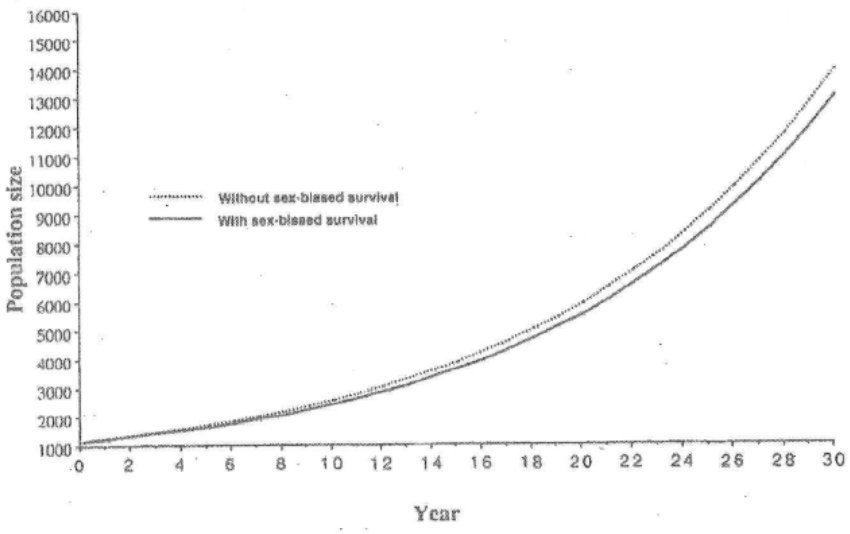


FIG. 8.6. Cinétique démographique du cerf élaphe à Trondelag (Norvège) prévue sous une pression de chasse de 10% avec (ligne continue) et sans (ligne pointillée) prise en compte des différences de survie entre les sexes (voir le texte pour plus de détails)

Conclusions et recommandations

Nos analyses des études de cas sur les ongulés mettent en évidence **trois** résultats principaux qui peuvent avoir une incidence sur la gestion de la faune sauvage. **Premièrement**, bien que les dénombrements semblent raisonnablement fiables pour surveiller les populations d'ongulés en **phase de colonisation**, ils sont le plus souvent inexacts et imprécis pour les populations bien établies à densité moyenne ou élevée. De nombreuses populations d'ongulés en Europe et en Amérique du Nord ont augmenté de manière constante au cours des dernières décennies (Gill 1990) et sont actuellement à **forte densité** (McShea, Underwood et Rappole 1997 ; Maillard, Gaultier et Boisaubert 1999). **Par conséquent**, les recensements ne peuvent plus être considérés comme l'outil de base pour la gestion des populations d'ongulés. Les **indicateurs de performance** des populations tels que la masse

corporelle (Gaillard et al. 1996), le rapport des sexes chez les petits (Kohlmann 1999), la pression de broutage (Morellet et al. 2001) ou la survie en fonction de l'âge des animaux suivis par radio (Bowden, White et Bartmann 2000) peuvent être plus utiles que les comptages pour gérer les populations abondantes d'ongulés. Les mesures de la performance des populations telles que r ou λ sont souvent exigées par les gestionnaires, mais elles ne fournissent pas suffisamment d'informations pour une gestion efficace des populations d'ongulés. Un taux de croissance donné d'une population peut correspondre à différentes covariations entre les composantes de la condition physique et donc à différentes dynamiques de population. Pour un taux de croissance donné, les variations environnementales, les variations de cohorte et les biais sexuels dans la survie ont tous une forte influence sur le choix de la stratégie de gestion optimale. **En effet**, la prise en compte de la variation temporelle des composantes de la valeur sélective conduit souvent à identifier un stade critique du cycle biologique qui diffère de celui identifié par les modèles déterministes habituels. **De même**, les cohortes peuvent avoir des taux de croissance **très différents**, même dans des populations très productives dont la taille reste assez constante au fil des ans. Ces performances spécifiques aux cohortes démontrent que l'histoire de la population joue un rôle déterminant dans la dynamique des populations (Coulson et al. 2001) et doit être prise en compte dans les mesures de gestion. Les biais d'échantillonnage dus aux effets de cohorte peuvent fausser les estimations du taux de croissance de la population.

Enfin, comme la plupart des ongulés sont polygames et dimorphiques en taille (Loison et al. 1999*b*), on s'attend à ce que les mâles aient un taux de survie inférieur à celui des femelles, en particulier dans les populations à forte densité ou aux ressources limitées. Dans ces conditions, il convient de préférer les modèles spécifiques au sexe aux modèles à dominance féminine qui sont généralement appliqués. **En effet**, même si le taux de croissance asymptotique de la population n'est pas influencé par la faible survie des mâles, car il reste suffisamment de mâles adultes pour permettre aux femelles de se reproduire chaque année (Laurian et al. 2000), une survie plus faible des mâles entraîne une diminution de la taille de la population au cours d'une année donnée. En négligeant la survie sexospécifique, les gestionnaires pourraient donc surexploiter les populations d'ongulés. Nous concluons avec certitude que la prise en compte de la variation des caractéristiques du cycle biologique constitue une première étape vers des modèles plus réalistes des populations d'ongulés, qui seront pertinents pour les décisions de gestion.