Le couvert végétal en tant qu'élément de l'habitat des ongulés des zones tempérées : effets sur la sélection de l'habitat et la démographie

Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography

Atle Mysterud and Eivind Østbye

Wildlife Society Bulletin 1999, 27(2):385–394

Mots-clés : canopée, classification, couverture végétale, sélection de l'habitat, protection, thermique, topographie, ongulés

INTRODUCTION

Le couvert végétal est un élément du milieu de vie dont les caractéristiques peuvent influencer des aspects importants de la biologie des ongulés, tels que les tendances au regroupement (Hirth 1977, Lagory 1986), le comportement de vigilance (Goldsmith 1990), les réactions d'alarme et de fuite (Lagory 1987) et les rythmes d'activité circadiens (Andersen 1989). Le couvert comprend, par définition, tout ce qui **voile** ou **dissimule**, **abrite** ou **protège** (Webster 1978), et peut être constitué aussi bien de végétation que de topographie (Dasmann 1971). Certains auteurs ont affirmé que les caractéristiques du couvert pouvaient influencer le microclimat, le risque de prédation, la quantité et la qualité de la nourriture, ainsi que la profondeur et la structure de la neige (Leopold 1933, Elton 1939) — c'est-à-dire la plupart des facteurs biotiques et abiotiques connus pour affecter la sélection de l'habitat et la démographie des ongulés. **Cependant**, les recherches et débats récents sur le rôle du couvert dans la sélection de l'habitat et la démographie des ongulés se sont révélés contradictoires, car souvent seule une partie de la question du couvert est abordée (Peek et al. 1982, Peek et Scott 1985, Merrill 1991). **Par conséquent**, le concept même de « couvert » nécessite un examen plus approfondi.

Bien que Peek et al. (1982) aient proposé une brève synthèse du rôle du couvert dans la gestion des habitats du gros gibier dans le noCouvertyrd-ouest des États-Unis, personne, à notre connaissance, n'a passé en revue la littérature sur ce sujet pour les ongulés des zones tempérées. Nous proposons ici une brève **synthèse** du rôle du couvert dans la sélection de l'habitat et la démographie des ongulés des zones tempérées. Nous posons les questions suivantes : parmi les facteurs sur lesquels le couvert a une incidence, lesquels sont signalés comme influençant la sélection de l'habitat et la démographie ? Le couvert affecte-t-il ces

facteurs directement ou indirectement ? Et ces résultats ont-ils une quelconque pertinence pour la gestion des forêts et des ongulés ? Le couvert n'étant encore souvent pas quantifié, nous proposons également un ensemble de méthodes standard relativement rapides pour le quantifier, pouvant être appliquées à différentes saisons, zones et espèces d'ongulés sans modifications majeures.

Classification et quantification de la couverture

On peut distinguer la couverture **structurelle** de la couverture non structurelle (Tableau 1) en définissant la **couverture structurelle** comme tout élément tangible de l'habitat qui voile ou dissimule, abrite ou protège. Il est important de faire la distinction entre la couverture de la canopée et la couverture au sol (par exemple, Black et al. 1976, Henry 1981, Peek et al. 1982). Nous définissons la couverture de la canopée comme la couverture située au-dessus d'un animal, tandis que la couverture au sol est ce qui cache un animal vu depuis le sol. La couverture de la canopée est presque toujours constituée de végétation (il existe des exceptions, par exemple les animaux en tanière ou ceux se reposant au pied de falaises), tandis que la couverture au sol peut souvent être la topographie (ou tout autre objet structurel) (par exemple, Dasmann 1971). La topographie peut également influencer l'efficacité de la couverture végétale en tant que couverture au sol (Thomas et al. 1979). Les ongulés ne semblent généralement pas s'enfouir dans un substrat tel que la neige, le sol, le sable ou l'eau pour se mettre à l'abri.

Tableau 1. Classification des couvertures (voir le texte pour les références). Il n'y a pas de relation directe entre la première colonne et les deux suivantes.

Cover	Factors affected by cover	Name of related cover based on factor affected
Structural cover	Climate	Climatic cover
Situation	Thermal	Thermal cover
Canopy cover	Temperature	
Ground cover	Windspeed	
Constitution	Radiation	
Vegetative cover	Rain	Rain interception cover
Topographical cover	Snow	
Nonstructural cover	Depth	Snow interception cover
Decreased visibility	Structure	
Darkness	Food	
Fog	Quantity	
Snowstorm	Quality	
Increased visibility	Threatening animals	
Openness	Conspecifics	Harassment cover
	Predators	Predatory cover
	DVPREY[a]/DLPREY[b]	Obstructive cover
	DVPRED[c]/DLPRED[d]	Protective cover

[a] visibilité réduite, diminution de la capacité de la proie à repérer le prédateur
[b] diminution de la capacité de la proie à échapper au prédateur
[c] visibilité réduite, diminution de la capacité du prédateur à repérer la proie
[d] diminution de la capacité du prédateur à attaquer la proie

Couverture du couvert forestier

La couverture du couvert forestier peut être mesurée à l'aide de plusieurs techniques (voir l'étude de Bunnell et Vales 1990), notamment la télédétection à grande échelle (McGraw et al. 1998). À des échelles plus fines, le densimètre de Lemmon (1956, 1957) constitue un instrument facile à utiliser (voir également Strickler 1959, Kirchhoff et Schoen 1987, Vales et Bunnell 1988, Cook et al. 1995, Nuttle 1997). Le densimètre sphérique utilise un miroir incurvé et quadrillé qui réfléchit la canopée en un point donné et fournit des estimations des proportions relatives de la surface couverte (Lemmon 1956, 1957). On mesure le

pourcentage de couverture par rapport au ciel dégagé dans les directions nord, sud, est et ouest ; la moyenne constitue l'estimation. Tant la variance que chacune des valeurs directionnelles peuvent également fournir des informations précieuses et biologiquement significatives. Une couverture de canopée importante offre souvent un avantage en procurant un abri contre les températures extrêmes, le rayonnement solaire et le vent, tandis qu'une faible couverture de canopée est souvent synonyme d'une plus grande disponibilité de nourriture (Huot 1974, Schmitz 1991). Une forte variance dans les mesures de couverture pourrait ainsi indiquer qu'un animal a accès aux deux types de ressources au sein d'un même habitat (comme dans les peuplements anciens [Black et al. 1976, Thomas et al. 1979]). Lang et Gates (1985) ont constaté que les cerfs de Virginie couchés en hiver bénéficiaient d'une couverture forestière moindre dans la direction du rayonnement provenant du soleil levant, tout en profitant d'une vitesse de vent réduite à l'abri de la couverture.

Couverture au sol

Les dispositifs permettant de mesurer la couverture au sol comprennent la planche de densité, la planche de couverture et les poteaux de couverture (Griffith et Youtie 1988). Toutes ces techniques sont assez similaires et fournissent des mesures de couverture sur une surface quadrillée. La largeur de la planche n'a pas d'importance, tandis que la hauteur est très importante (Griffith et Youtie 1988). Il est souvent recommandé d'effectuer les mesures à une distance constante (Nudds 1977, Griffith et Youtie 1988), mais les méthodes quantifiant la couverture au sol totale ou la distance de visibilité (distance la plus courte depuis la planche nécessaire pour la dissimuler) sont plus générales, car elles ne nécessitent pas d'ajustement en fonction de la saison ou de la zone d'étude et facilitent les travaux comparatifs (Mysterud et Østbye 1995, Mysterud 1996). Souvent, quatre relevés sont effectués dans les points cardinaux (Griffith et Youtie 1988), mais le fait de n'utiliser qu'une seule direction choisie au hasard donne de bons résultats et est plus rapide (Mysterud 1996). **Cependant**, les valeurs directionnelles peuvent être utilisées pour vérifier si l'animal dispose d'un couvert plus important dans la direction des vents dominants, ce qui était le cas pour les cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) (Smith et al. 1986) et chez les chevreuils (*Capreolus capreolus*) (Mysterud et Østbye 1995). Les valeurs directionnelles ont également permis de montrer que les chevreuils vivant dans des habitats ouverts avaient une meilleure visibilité des pistes en provenance de leur direction que dans la direction opposée (Mysterud et Østbye 1995). La topographie influence considérablement le couvert végétal dans certaines zones. **Cependant**, les cerfs préfèrent la végétation à la topographie pour se mettre à l'abri sur leurs lieux de repos, probablement parce qu'elle brise la silhouette du cerf et le rend plus difficile à détecter (Barrett 1981, Smith et al. 1986, Mysterud 1996). Il convient donc de noter si le couvert est fourni par la végétation ou par la topographie.

Un **abri** non structurel peut être tout élément intangible de l'habitat qui voile, dissimule, abrite ou protège. On peut citer comme exemples l'ouverture ou la transparence, où la distance assure la sécurité en séparant le prédateur de sa proie (Mon 1973, Giles 1978) dans les zones dépourvues d'abri structurel. **Deuxièmement**, plusieurs auteurs ont montré que les cervidés forestiers fréquentent davantage les habitats ouverts la nuit (voir ci-dessous), peut-être parce que l'obscurité les dissimule à la vue. Beier et McCullough (1990) ont constaté que l'activité du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) augmentait en présence de brouillard, ce qui suggère que le brouillard pourrait avoir le même effet que l'obscurité, et que même les tempêtes de neige pourraient réduire le risque de détection visuelle. Même si cela peut relever

de la couverture par définition, nous nous concentrerons principalement sur la couverture structurelle.

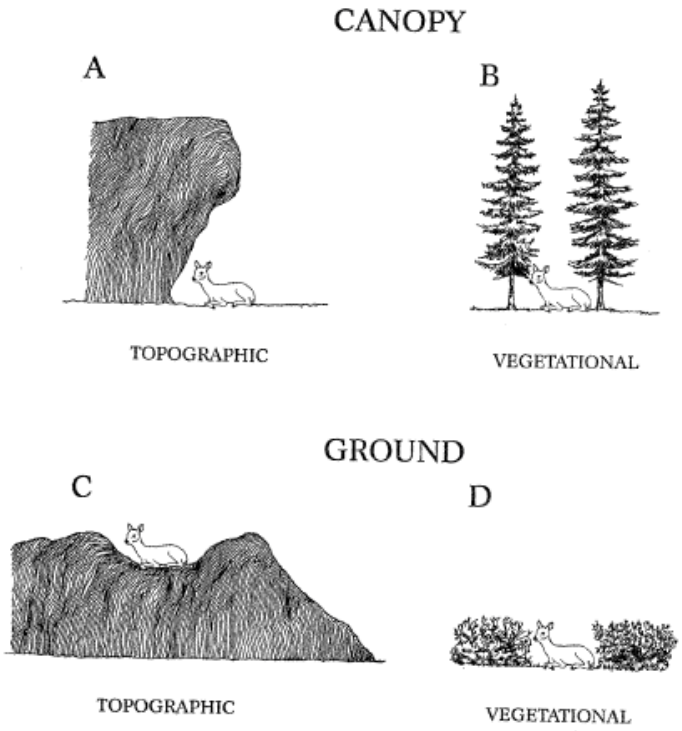


Figure 1. La végétation et la topographie peuvent toutes deux constituer un abri, selon les caractéristiques de la zone d'étude. Les méthodes quantitatives doivent prendre en compte ces deux éléments

Le rôle du couvert dans la sélection de l'habitat et la démographie des ongulés des zones tempérées

Les facteurs connus pour influencer l'utilisation du couvert et les termes associés sont présentés dans le Tableau 1 (les références sont indiquées ci-dessous). Giles (1978) distingue les facteurs liés aux prédateurs de ceux liés aux perturbations causées par l'homme ; **toutefois**, l'homme peut également être considéré comme un prédateur. Plusieurs auteurs évoquent le « besoin psychologique » de couvert (Mon 1968*a*, Dasmann 1971, Beall 1974). Il s'agit probablement d'une conséquence du niveau choisi pour l'analyse (Armstrong 1991), qui renvoie aux quatre problèmes de Tibergens (Dewsbury 1992). Le « besoin psychologique de couverture » est probablement le mécanisme physiologique (niveau proximal) reflétant une sélection antérieure due à la pression de prédation (niveau ultime).

L'interaction entre le comportement social et le couvert – par exemple, le harcèlement par des congénères dominants – n'a pas été beaucoup prise en compte dans la littérature. Whittington et Chamove (1995) ont montré que le couvert réduisait le comportement agressif typique entre animaux chez les cerfs élaphes d'élevage (*Cervus elaphus*), tandis que Hodgetts et al. (1998) n'ont rapporté aucun effet du couvert sur le comportement agressif. Chez les chevreuils, les mâles adultes ont contraint les jeunes mâles d'un an à quitter leur territoire au printemps (Strandgaard 1972, Wahlström 1994). Il pourrait donc être important pour les individus subdominants de se cacher dans le couvert, mais aucune recherche n'a été menée sur ces aspects, et ils ne seront pas abordés plus en détail ici.

Effets des facteurs climatiques

On sait depuis longtemps que les facteurs climatiques influencent l'utilisation du couvert par les ongulés (Staines 1976, Giles 1978) ; ceux-ci peuvent être classés en : (**1**) couvert thermique, (**2**) couvert de protection contre la pluie et (**3**) couvert de protection contre la neige.

Couverture thermique

De nombreuses études ont montré comment les cervidés utilisent de manière sélective les abris pour se protéger du stress thermique et du froid, notamment des études sur le cerf de Virginie (par exemple, Verme 1965, Moen 1968*a, b*, Ozoga et Gysel 1972, Euler et Thurston 1980, Gates et Harmann 1980), le cerf mulet (Loveless 1964, Leckenby 1977, Parker et Robbins 1984, Wood 1988), le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) (Beall 1974, Parker et Robbins 1984, Merrill 1991), le cerf élaphe (Staines 1976), l'orignal (*Alces alces*) (Belovsky 1981, Schwab et Pitt 1991, Demarchi et Bunnell 1995) et le chevreuil (Homolka et al. 1988, Mysterud et Østbye 1995, Mysterud 1998). L'utilisation d'un abri thermique est liée aux températures extrêmes (hautes et basses), au rayonnement entrant et sortant, ainsi qu'à la vitesse du vent – c'est-à-dire à ce qui constitue la « température opérationnelle standard » (Bakken 1981). **Théoriquement**, les cervidés de plus grande taille peuvent être plus sujets à la surchauffe, tandis que les plus petits sont plus sensibles au stress dû au froid en raison de rapports surface/volume différents (Raedeke et Taber 1979). **Cependant**, cette relation dépendra fortement des différences de résistance du pelage. La plupart des études suggèrent que la réduction de la vitesse du vent est le facteur le plus important concernant l'utilisation de l'abri thermique par les cervidés dans les forêts tempérées en hiver (Mon 1973, Staines 1976, Wood 1988).

Il existe peu de données quantitatives sur l'ampleur de l'énergie économisée grâce à l'utilisation d'un abri thermique. Se reposer à l'abri des conifères pendant une nuit froide et claire peut réduire les besoins énergétiques de 20% par rapport à un repos dans un habitat ouvert (Mon et Gustafson, données non publiées dans Weber et al. 1983). Les zones d'abri offrant des avantages thermiques n'ont pas besoin d'être vastes. Aucune différence de poids n'a été constatée entre les faons de cerfs de Virginie élevés dans des enclos ouverts et dans des enclos denses pendant l'hiver (Robinson 1960 ; Gilbert et Bateman 1983), vraisemblablement parce que les cerfs pouvaient utiliser de petites zones de couverture (topographie) pour se coucher (Robinson 1960). Cook et al. (1998) n'ont constaté aucun effet positif de la couverture végétale sur l'état physique ou la croissance des jeunes femelles de wapitis maintenues dans des enclos sans couverture, avec une couverture clairsemée ou dense, en hiver comme en été. Ils ont au contraire observé une perte de masse hivernale, un catabolisme des graisses et une mortalité hivernale significativement plus élevés dans les enclos à couverture dense, probablement en raison de niveaux plus faibles de flux de rayonnement solaire sous cette couverture dense (Cook et al. 1998).

Couverture par les précipitations

Les précipitations peuvent faire baisser la température corporelle [comme chez les faons d'antilocapre (*Antilocapra americana*) (Barrett 1981) et, en théorie, augmenter la dépense énergétique, comme chez les moutons (de 41 à 96% lorsqu'ils sont exposés à une pluie simulée, Parker et Robbins 1985). La perte de chaleur due à la pluie s'est avérée, dans certaines circonstances spécifiques, supérieure au stress thermique ou au stress dû au froid

chez le cerf à queue noire (Parker, 1988). Chercher un abri pour éviter que le pelage ne soit mouillé peut donc constituer une stratégie d'économie d'énergie. König (1987) a rapporté que les chevreuils fréquentaient des habitats offrant davantage de couverture par temps de pluie (forêts matures par rapport aux zones de jeunes peuplements), peut-être pour éviter que leur pelage ne soit mouillé. La mortalité estivale des faons est fortement influencée par des précipitations abondantes, période durant laquelle les jeunes faons sont plus facilement exposés au froid (Putman et al. 1996). Une mortalité néonatale supérieure de 13% chez les daims (*Dama dama*) au sein d'une population élevée dans des enclos plus ouverts aurait été attribuable à l'absence de couverture végétale interceptant les précipitations (Putman et al. 1996).

Couverture végétale interceptant la neige

L'utilisation des forêts plus anciennes par les cervidés augmente avec l'épaisseur de la neige, probablement en raison de l'interception de la neige par la canopée (cerf de Virginie, Huot 1974, Wetzel et al. 1975 ; orignal, Peek et al. 1982 ; cerf mulet, Armleder et al. 1994 ; chevreuil, Mysterud et al. 1997). Un couvert forestier dense réduit la profondeur de la neige et induit des modifications structurelles de celle-ci, ce qui influe par conséquent sur l'énergie nécessaire au déplacement et sur la disponibilité de la nourriture (par exemple, Mon 1973, Kirchhoff et Schoen 1987). La dépense énergétique augmente de manière linéaire avec la profondeur de la neige jusqu'à hauteur de poitrine, puis de manière exponentielle au-delà de cette hauteur (Parker et al. 1984). La contribution relative de ces deux facteurs fait encore l'objet de débats.

Effets sur la prédation

Deux caractéristiques principales du couvert qui peuvent profiter aux ongulés en réduisant le risque de prédation sont : (**1**) la réduction du risque de détection et (**2**) l'entrave à l'attaque. Il est bien établi que les ongulés utilisent le couvert pour ses propriétés protectrices, et plusieurs termes ont été proposés pour désigner ce que nous appellerons le « couvert protecteur » (Turner, 1979 ; Messier et Barrette, 1985) : couverture de sécurité (Peek et Scott 1985), couverture de dissimulation (Elton 1939, Robinson et Bolen 1984), couverture de cachette (Black et al. 1976, Griffith et Youtie 1988) et couverture de fuite (Stocker et Gilbert 1977, Giles 1978, Bailey 1984). **Cependant**, le couvert peut également avoir des effets obstructifs sur la vision et la locomotion, bien que ceux-ci soient souvent ignorés. Un prédateur peut utiliser le couvert pour s'approcher furtivement de sa proie (Underwood 1982, Moreno et al. 1996), et le couvert peut entraver la fuite de la proie (Lima 1992, Schooley et al. 1996). Les antilopes africaines faisaient preuve d'une vigilance accrue lorsqu'elles se nourrissaient dans des zones à faible visibilité (Underwood 1982). Les mouflons (*Ovis canadensis*) évitent les habitats dont la végétation entrave la visibilité (Risenhoover et Bailey 1985), et leur fréquence cardiaque augmente lorsqu'ils pénètrent dans des zones à couverture végétale dense (MacArthur et al. 1979). Les wapitis et les cerfs mulets évitaient les clairières où les résidus d'exploitation forestière constituaient un obstacle à leurs déplacements (Lyon et Jensen 1980). Il convient donc de distinguer le couvert protecteur du couvert obstructif, bien que le couvert présente généralement des caractéristiques des deux (Lazarus et Symonds 1992).

Plusieurs études sur les faons d'ongulés montrent qu'ils se couchent dans un couvert végétal dense (cerf de Virginie, Kjos et Montgomery 1969, Huegel et al. 1986 ; cerf mulet, Gerlach et Vaughan 1991 ; antilope d'Amérique, Autenrieth et Fichter 1975, Barrett 1981, Alldredge et al. 1991, Canon et Bryant 1997 ; chevreuil, Linnell 1994). Des taux de prédation spécifiques à l'habitat ont été rapportés chez les faons (synthèse dans Linnell et al. 1995, Aanes et Andersen 1996, Canon et Bryant 1997) ; la couverture végétale, en tant que facteur de sélection de l'habitat, a donc des conséquences importantes sur la survie. La taille de la zone qu'un prédateur doit parcourir pour trouver un nouveau-né peut revêtir une importance cruciale pour le rapport coûts-bénéfices du prédateur (Linnell 1994), et cet aspect doit être davantage pris en compte lors de l'évaluation de l'habitat des cerfs. Aucune étude sur les taux de prédation chez les cervidés n'a démontré d'effets obstructifs du couvert végétal, mais des études sur les rongeurs et les lapins indiquent que les taux de prédation peuvent augmenter dans les habitats arbustifs en raison de l'obstruction visuelle et locomoteure causée par le couvert végétal (Moreno et al. 1996, Schooley et al. 1996).

Les cerfs adultes se cachent également souvent dans un couvert végétal dense lorsqu'il est disponible (cerf mulet, Smith et al. 1986 ; chevreuil, Mysterud et Ostbye 1995, Mysterud 1996). Les données sur les taux de prédation **spécifiques à l'habitat** chez les adultes sont limitées. En Pologne, les chevreuils adultes ont été plus souvent la proie des loups (*Canis lupus*) dans les forêts exploitées que dans les forêts vierges (Edrzejewska et al. 1994), ce qui suggère que les caractéristiques du couvert végétal peuvent également influencer les taux de prédation chez les adultes.

Effets indirects du couvert végétal sur la nourriture

De toute évidence, peu de lumière pénètre à travers un couvert végétal très dense, ce qui réduit la quantité de nourriture et influe sur la composition des espèces (Huot 1974, Johnson et al. 1995). Un couvert végétal dense retarde la croissance phénologique (Hanley 1982). Il existe également des preuves indiquant que les variations des conditions d'ensoleillement et d'ombrage, en agissant sur le bilan carbone-nutriments des plantes, influencent l'appétence des espèces fourragères (synthèse dans Lefferies et al. 1994). De légères différences dans la qualité du fourrage peuvent avoir des conséquences profondes sur le taux de croissance des ongulés (White 1983). **Par conséquent**, les effets indirects de la couverture végétale sur la source alimentaire peuvent être plus importants que les effets directs sur le microclimat (Merrill 1991, Cook et al. 1998). **Cependant**, aucune donnée ne permet d'étayer, ni même de suggérer, que l'amélioration de la qualité des plantes due à l'ombrage augmente le taux de croissance des populations d'ongulés davantage que l'augmentation de la quantité de fourrage dans les clairières.

Le compromis entre nourriture et couvert

En raison des effets d'ombrage du couvert, les ongulés sont souvent confrontés à un compromis entre le choix de la nourriture et celui du couvert. Ce compromis est le plus souvent lié à la recherche de nourriture et à l'exposition à la prédation (Lima et Dill 1990) ou entre la recherche de nourriture et l'exposition à des extrêmes thermiques (Belovsky 1981, Schmitz 1991). On a donc souvent observé que les ongulés préfèrent les sites d'alimentation proches d'un abri (cerf de Virginie, Keay et Peek 1980 ; cerf sika (*Cervus nippon*), Takatsuki 1985 ; chevreuil, Hansson 1994 ; chamois des Pyrénées (*Rupicapra pyrenaica*), Pepin et al. 1996).

Il existe toutefois des études qui ne montrent pas cet effet de lisière (cerf à queue noire, Kirchhoff et Schoen 1983 ; élan, Andren et Angelstam 1993, Hansson 1994). La définition de la lisière peut jouer un rôle important à cet égard (Kremsater et Bunnell, 1992), mais il a également été démontré que les chevreuils se nourrissant dans les champs agricoles adaptent leur comportement face aux lisières forestières en fonction de facteurs de risque (distance par rapport aux habitations) (Kjostvedt et al., 1998). La sélection de l'habitat dépend souvent de la densité (cerf élaphe, Clutton-Brock et al. 1987 ; chevreuil, Wahlström et Kjellander 1995). **Par conséquent**, même si les cerfs, en particulier les espèces de plus petite taille, utilisent souvent la zone de 200 m la plus proche de la lisière de la forêt pour se nourrir, ce comportement peut évoluer avec l'augmentation de la densité lorsque la nourriture se fait plus rare. Nous avons donc besoin d'informations quantitatives sur l'intensité du compromis entre nourriture et couvert pour les ongulés dans diverses situations écologiques, plutôt que de nouvelles études montrant que les ongulés utilisent ou n'utilisent pas les lisières plus souvent que les zones intérieures. Cela peut être réalisé par des titrages comportementaux consistant à modifier expérimentalement la qualité de la source alimentaire. Des études sur les gerbilles (*Gerbillus* spp.) ont montré que la nourriture située en dehors des zones de couverture doit être de qualité 4 à 8 fois supérieure pour présenter la même valeur que la nourriture présente dans les zones de couverture, compte tenu du risque de prédation par les chouettes dans le cadre d'une expérience en volière (Kotler et Blaustein 1995). **De plus**, l'intensité du compromis entre nourriture et couvert pourrait être spécifique au sexe. Il a été rapporté que les biches choisissent des habitats présentant un couvert végétal plus important que les mâles (cerf mulet, King et Smith 1980, Main et Coblentz 1996 ; chevreuil, Mysterud 1998), comme le prédit l'hypothèse de la stratégie reproductive (Main et al. 1996).

Le compromis entre nourriture et couvert et l'échelle temporelle

Le schéma de sélection de l'habitat peut varier selon les échelles spatiales et temporelles (Sent et al. 1987). Les échelles temporelles les plus importantes dans l'étude de la sélection de l'habitat par les cervidés sont l'activité et l'inactivité, le jour et la nuit, et, à plus long terme, l'hiver et l'été (Mysterud 1998). Les ongulés ont un rythme alimentation-repos-alimentation et choisissent souvent des zones offrant un abri pour se coucher, mais recherchent des zones plus ouvertes lorsqu'ils se nourrissent (cerf de Virginie, Gill 1966, Huot 1974, Armstrong et al. 1983a ; cerf mulet, Wood 1988 ; cerf élaphe, Staines 1976 ; chevreuil, Stüwe et Hendrichs 1984, Mysterud et Østbye 1995). Les cerfs se montrent plus tolérants aux facteurs thermiques lorsqu'ils choisissent des sites d'alimentation que lorsqu'ils choisissent des sites de repos (Staines 1976, Wood 1988, Mysterud et Østbye 1995) et les cervidés semblent n'utiliser un abri thermique que s'il leur procure un gain énergétique net, c'est-à-dire lorsque la distance entre le site d'alimentation et l'abri n'est pas trop grande (Moen 1968*b*, Stüwe et Hendrichs 1984). Cela peut également dépendre de la durée de la période de repos ; plus celle-ci est longue, plus l'animal est susceptible de rechercher un abri pour se reposer (Mysterud et Østbye 1995). Dans les habitats ouverts où la distance jusqu'à un abri thermique est importante, le cerf mulet (Sargeant et al. 1994) et le wapiti (Merrill 1991) utilisent des substrats humides pour augmenter la perte de chaleur par conduction afin de soulager le stress thermique. Les avantages d'un abri thermique sont donc considérés comme négligeables par rapport à l'influence d'une bonne source de nourriture (Men 19686, Merrill 1991).

De même, les cerfs fréquentent souvent des habitats plus ouverts la nuit que le jour (cerf de Virginie, Montgomery 1963, Armstrong et al. 19836, Beier et McCullough 1990 ; cerf élaphe, Thirgood et Staines 1989 ; orignal, Hieljord et al. 1990 ; chevreuil, Selas et al. 1991, Chapman et al. 1993, Mysterud 1998). Lorsqu'il existe une corrélation entre l'activité ou la période de la journée et l'utilisation d'un habitat ouvert par opposition à un habitat couvert, la préférence pour l'un ou l'autre dépendra alors de leur disponibilité relative (Mysterud et Ims 1998).

Très peu d'études ont comparé la sélection des habitats entre l'hiver et l'été, bien qu'il soit évident qu'elle varie. Ce qui a été démontré, c'est que les abris sont plus abondants en été et que la nourriture et les abris sont répartis de manière plus distincte en hiver qu'en été (Huot 1974, Mysterud 1998).

Sélection de l'habitat à grande échelle

Toutes les études citées ci-dessus ont examiné le rôle du couvert dans la sélection de l'habitat au niveau du domaine vital ; seules quelques études ont abordé l'utilisation de l'habitat par les cervidés à l'échelle du paysage. Milne et al. (1989) ont montré que des sites appropriés, mais isolés, n'étaient pas fréquentés par le cerf de Virginie en hiver, et Telleria et Virgos (1997) ont montré que l'abondance des chevreuils diminuait à mesure que l'on s'enfonçait dans les zones agricoles du centre de l'Espagne. Tufto et al. (1996) ont montré que la taille du domaine vital des chevreuils diminuait avec l'augmentation de la couverture végétale. La **corrélation** entre un couvert végétal important et une faible taille du domaine vital semblait fortement dépendre d'un individu présentant un domaine vital très restreint et un couvert végétal important ; toutefois, la synthèse de ces résultats indique néanmoins que le couvert végétal pourrait jouer un rôle dans la sélection de l'habitat à des échelles plus larges.

Quelles conclusions peut-on en tirer pour la gestion ?

Le couvert végétal peut donc influencer la démographie des ongulés en raison de ses effets directs sur le microclimat (facteurs thermiques, pluie et neige) et les taux de prédation, et indirectement par le biais des ressources alimentaires. Le rôle relatif de ces facteurs est susceptible de varier en fonction (**1**) des conditions climatiques (Dasmann 1971), (**2**) des prédateurs présents (Linnell et al. 1995), (**3**) du rôle relatif d'une zone en tant qu'aire de répartition hivernale ou estivale (en raison de la migration : Albon et Langvatn 1992), et, bien sûr, (**4**) de l'espèce étudiée (Wahlström 1995). Les difficultés à évaluer le rôle du couvert dans la dynamique des populations d'ongulés proviennent du compromis entre nourriture et couvert. Existe-t-il un seuil à partir duquel le couvert devient limitant, un seuil où l'effet bénéfique d'une nourriture plus abondante est contrebalancé par l'effet négatif d'un couvert réduit ?

Wahlström (1995) a classé les cervidés selon qu'ils étaient adaptés principalement aux stades sériques sub-climax (sélectionneurs de concentrés-brouteurs, sensu Hofmann 1989 ; par exemple, le cerf de Virginie, le cerf mulet, le chevreuil et l'orignal) ou aux stades climax (mangeurs intermédiaires ; par exemple, le wapiti et le daim). Il a été démontré que la densité de population des « sélectionneurs de concentrés » augmente lorsque la forêt climax est perturbée, en raison de l'augmentation de la production alimentaire qui s'ensuit (Smithey et al. 1985, Wahlström 1995, Gill et al. 1996), même lorsque la couverture végétale a été réduite à 10% dans une étude (Strandgaard 1972). **En revanche**, il a été démontré que les densités

de waapitis diminuaient de manière curvilinéaire à mesure que la proportion de forêt ancienne diminuait (Smithey et al. 1985).

La capacité de la canopée forestière à retenir la neige peut revêtir une importance cruciale pour la survie des cerfs à la limite nord de leur aire de répartition naturelle, comme le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*) en Alaska (Kirchhoff et Schoen 1987) ainsi que le chevreuil et le cerf élaphe dans certaines régions de Scandinavie (Ahlén 1965, 1975). Fagen (1988) a modélisé le système d'habitat du cerf à queue noire de Sitka et a constaté que la réduction de la forêt ancienne au profit de jeunes coupes à blanc et de forêts de seconde génération avait un impact négatif sur les cerfs, en particulier lors des années de fortes chutes de neige. Cela pourrait indiquer la nécessité d'adopter des stratégies de gestion différentes selon l'objectif visé et la latitude : (**1**) accroître les stades subclimax pour augmenter la production alimentaire et ainsi favoriser la croissance des populations, ou (**2**) accroître la part de forêts anciennes pour améliorer le taux de survie hivernale et ainsi réduire la variation annuelle de la taille des populations. Il est également probable que le couvert thermique influence la répartition méridionale de l'orignal aux États-Unis (Andersen et Szether 1996).

Plusieurs tentatives ont été menées pour déterminer les combinaisons optimales de couverture et de nourriture permettant d'allier les pratiques sylvicoles à la gestion des cervidés d'Amérique du Nord (par exemple, Peek et al. 1976, Smithey et al. 1985, Edge et al. 1990, Armleder et Dawson 1992). Bien que la plupart s'accordent à dire que le couvert végétal est important pour la sélection de l'habitat des ongulés des zones tempérées, il n'existe aucune preuve irréfutable que le couvert végétal influence la démographie au point de limiter la croissance des populations dans les zones forestières. Il n'existe pas non plus de preuve que des combinaisons spécifiques de zones alimentaires et de zones de couvert confèrent un avantage significatif aux cerfs, bien que les observations suggèrent que cela puisse être important.

Remerciements. Nous remercions Rolf Anker Ims, Ivar Mysterud et le rédacteur en chef pour leurs précieux commentaires sur les versions préliminaires de cet article.

Literature cited

AANES, R., AND R. ANDERSEN. 1996. The effects of sex, time of birth, and habitat on the vulnerability of roe deer fawns to red fox predation. Canadian Journal of Zoology 74:1857–1865.

AHLÉN, I. 1965. Studies on the red deer, *Cervus elaphus* L., in Scandinavia. III. Ecological investigations. Swedish Wildlife Research 3:177–376.

AHLÉN, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. Swedish Wildlife Research 9:45–192.

ALBON, S. D., AND R. LANGVATN. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. Oikos 65:502–513.

ALLDREDGE, A. W., R. D. DEBLINGER, AND J. PETERSON. 1991. Birth and fawn bed site selection by pronghorns in a sagebrush-steppe community. Journal of Wildlife Management 55:222–227.

ANDERSEN, R. 1989. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its winter food resources: a study of behavioural variation. Dissertation, University of Trondheim, Trondheim, Norway.

ANDERSEN, R., AND B.-E. SÆTHER. 1996. The moose in Norway. Biology, behaviour and management. Teknologisk forlag, Oslo, Norway.

ANDRÉN, H., AND P. ANGELSTAM. 1993. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge. Journal of Applied Ecology 30:133–142.

ARMLEDER, H. M., AND R. J. DAWSON. 1992. Logging on mule deer winter range: An integrated management approach. Forestry Chronicle 68 (1):132–137.

ARMLEDER, H. M., M. J. WATERHOUSE, D. G. KEISKER, AND R. J. DAWSON. 1994. Winter habitat use by mule deer in the central interior of British Columbia. Canadian Journal of Zoology 72:1721–1725.

ARMSTRONG, D. P. 1991. Levels of cause and effect as organizing principles for research in animal behavior. Canadian Journal of Zoology 69:823–829.

ARMSTRONG, E., D. EULER, AND G. RACEY. 1983*a*. Winter bed-site selection by white-tailed deer in central Ontario. Journal of Wildlife Management 47:880–884.

ARMSTRONG, E., D. EULER, AND G. RACEY. 1983*b*. White-tailed deer habitat and cottage development in central Ontario. Journal of Wildlife Management 47:605–612.

AUTENRIETH, R. E., AND E. FICHTER. 1975. On the behavior and socialization of pronghorn fawns. Wildlife Monographs 42:1111.

BAILEY, J. A. 1984. Principles of wildlife management. John Wiley and Sons, New York, New York.

BAKKEN, G. S. 1981. How many equivalent black-body temperatures are there? Journal of Thermal Biology 6:59–60.

BARRETT, M. W. 1981. Environmental characteristics and functional significance of pronghorn fawn bedding sites in Alberta. Journal of Wildlife Management 45:120–131.

BEALL, R. C. 1974. Winter habitat selection and use by a western Montana elk herd. Dissertation, University of Montana, Bozeman.

BEIER, P., AND D. R. MCCULLOUGH. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. Wildlife Monographs 109:1–51.

BELOVSKY, G. E. 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. Oecologia 48:22–30.

BLACK, H., J. SCHERZINGER, AND J. W. THOMAS. 1976. Relationships of Rocky Mountain elk and Rocky Mountain mule deer habitat to timber management in the Blue Mountains of Oregon and Washington. Pages 11–31 *in* S. R. Hieb, editor. Proceedings of the Elk-Logging-Roads Symposium, 16–17 December 1975, Moscow, Idaho.

BUNNELL, F. R., AND D. J. VALES. 1990. Comparison of methods for estimating forest overstory cover: differences among techniques. Canadian Journal of Forest Research 20:101–107.

CANON, S. K., AND F. C. BRYANT. 1997. Bed-site characteristics of pronghorn fawns. Journal of Wildlife Management 61:1134–1141.

CHAPMAN, N. G., K. CLAYDON, M. CLAYDON, P. G. FORDE, AND S. HARRIS. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organization and activity. Journal of Zoology 229:623–640.

CLUTTON-BROCK, T. H., G. R. IASON, AND F. E. GUINESS. 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). Journal of Zoology 211:275–289.

COOK, J. G., L. L. IRWIN, L. D. BRYANT, R. A. RIGGS, AND J. W. THOMAS. 1998. Relations of forest cover and condition of elk: a test of the thermal cover hypothesis in summer and winter. Wildlife Monographs 141:1–61.

COOK, J. G., T. W. STUTZMAN, C. W. BOWERS, K. A. BRENNER, AND L. L. IRWIN. 1995. Spherical densiometers produce biased estimates of forest canopy cover. Wildlife Society Bulletin 23:711–717.

DEMARCHI, M. W., AND F. L. BUNNELL. 1995. Forest cover selection and activity of cow moose in summer. Acta Theriologica 40:23–36.

DASMANN, W. 1971. If deer are to survive. Wildlife Management Institute, Stackpole, Harrisburg, Pennsylvania.

DEWSBURY, D. A. 1992. On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior. Ethology 92:89–107.

EDGE, W. D., S. L. OLSON-EDGE, AND L. L. IRWIN. 1990. Planning for wildlife in national forests: elk and mule deer habitats as an example. Wildlife Society Bulletin 18:87–98.

ELTON, C. 1939. On the nature of cover. Journal of Wildlife Man-

agement 3:332–338.

EULER, D., AND L. THURSTON. 1980. Characteristics of hemlock stands related to deer use in east-central Ontario. Journal of Applied Ecology 17:16.

FAGEN, R. 1988. Population effects of habitat change: a quantitative assessment. Journal of Wildlife Management 52:41–46.

GATES, J. E., AND D. M HARMANN. 1980. White-tailed deer wintering area in a hemlock-northern hardwood forest. Canadian Field-Naturalist 94:259–268.

GERLACH, T. P., AND M. R. VAUGHAN. 1991. Mule deer fawn bed site selection on the Pinon canyon maneuver site, Colorado. Southwest Naturalist 36 (2):255–258.

GILES, R. H. 1978. Wildlife management techniques. The Wildlife Society, Washington, D.C.

GILBERT, F. F., AND M. C. BATEMAN. 1983. Some effects of winter shelter conditions on white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) fawns. Canadian Field-Naturalist 97:391–400.

GILL, J. D. 1966. What's a deer-yard in Maine? The Northern Logger 14 (8):14–15, 28.

GILL, R. M. A., A. L. JOHNSON, A. FRANCIS, K. HISCOCKS, AND A. J. PEACE. 1996. Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. Forest Ecology and Management 88:31–41.

GOLDSMITH, A. E. 1990. Vigilance behavior of pronghorns in different habitats. Journal of Mammalogy 71:460–462.

GRIFFITH, B., AND B. A. YOUTIE. 1988. Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover. Wildlife Society Bulletin 16:206–210.

HANLEY, T. A. 1982. Cervid activity patterns in relation to foraging constraints: western Washington. Northwest Science 56:208–217.

HANSSON, L. 1994. Vertebrate distributions relative to clear-cut edges in a boreal forest. Landscape Ecology 9:105–115.

HENRY, B. A. M. 1981. Distribution patterns of roe deer (*Capreolus capreolus*) related to the availability of food and cover. Journal of Zoology 194:271–275.

HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Wildlife Monographs 52:1–55.

HJELJORD, O., N. HÖVIK, AND H. B. PEDERSEN. 1990. Choice of feeding sites by moose during summer, the influence of forest structure and plant phenology. Holarctic Ecology 13:281–292.

HODGETTS, B. V., J. R. WAAS, AND L. R. MATTHEWS. 1998. The effects of visual and auditory disturbance on the behaviour of red deer (*Cervus elaphus*) at pasture with and without shelter. Applied Animal Behaviour Science 55:337–351.

HOFMANN, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 78:443–457.

HOMOLKA, M., J. ZEJDA, Z. BAUEROVA, I. KOZENA, AND J. NESVADBOVA. 1988. Importance of windbreaks for *Lepus europaeus* and *Capreolus capreolus*. Folia Zoologica 37:1725.

HUEGEL, C. N., R. B. DAHLGREN, AND H. L. GLADFELTER. 1986. Bedsite selection by white-tailed deer fawns in Iowa. Journal of Wildlife Management 50:474–480.

HUOT, J. 1974. Winter habitat of white-tailed deer at Thirty-one Mile lake, Quebec. Canadian Field-Naturalist 88:293–301.

JEDRZEJEWSKA, B., H. OKARMA, W. JEDRZEJEWSKI, AND L. MILKOWSKI. 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza Primeval Forest, Poland. Journal of Applied Ecology 31:664–676.

JEFFERIES, R. L., D. R. KLEIN, AND G. R. SHAVER. 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. Oikos 71:193–206.

JOHNSON, A. S., P. E. HALE, W. M. FORD, J. M. WENTWORTH, J. R. FRENCH, O. F. ANDERSON, AND G. B. PULLEN. 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstory type and management of Southern Appalachian forests. American Midland Naturalist 133:18–35.

KEAY, J. A., AND J. M. PEEK. 1980. Relationship between fires and winter habitat of deer in Idaho. Journal of Wildlife Management 44:372–380.

KING, M. M., AND H. D. SMITH. 1980. Differential habitat utilization by the sexes of mule deer. Great Basin Naturalist 40:273–281.

KIRCHHOFF, M. D., AND J. W. SCHOEN. 1983. Black-tailed deer use in relation to forest clear-cut edges in southeastern Alaska. Journal of Wildlife Management 47:497–501.

KIRCHHOFF, M. D., AND J. W. SCHOEN. 1987. Forest cover and snow: implications for deer habitat in southeast Alaska. Journal of Wildlife Management 51:28–33.

KJOS, C. G., AND G. G. MONTGOMERY. 1969. Daytime locations and bedsites of white-tailed deer fawns. Transactions from Illinois State Academy of Science 62:117–119.

KJØSTVEDT, J. H., A. MYSTERUD, AND E. ØSTBYE. 1998. Roe deer *Capreolus capreolus* use of agricultural crops during winter. Wildlife Biology 4:23–31.

KÖNIG, K. P. 1987. Territory-holding over time by roe deer in closed woodland areas. Zeitschrift für Jagdwissenschaft 33:168175.

KOTLER, B. P., AND L. BLAUSTEIN. 1995. Titrating food and safety in a heterogenous environment: when are the risky and safe patches of equal value? Oikos 74:251–258.

KREMSATER, L. L., AND F. L. BUNNELL. 1992. Testing responses to forest edges: the example of black-tailed deer. Canadian Journal of Zoology 70:2426–2435.

LAGORY, K. E. 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. Behaviour 98:168–179.

LAGORY, K. E. 1987. The influence of habitat and group characteristics on the alarm and flight response of white-tailed deer. Animal Behaviour 35:20–25.

LANG, B. K., AND J. E. GATES. 1985. Selection of sites for winter night beds by white-tailed deer in a hemlock-northern hardwood forest. American Midland Naturalist 113:245–254.

LAZARUS, J., AND M. SYMONDS. 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. Animal Behaviour 43:519–521.

LECKENBY, D. A. 1977. Management of mule deer and their habitat: Applying concepts of behavior, physiology, and microclimate. Proceedings of the Annual Conference, Western Association State Game and Fish Commission 57:206–217.

LEMMON, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. Forest Science 2:314–320.

LEMMON, P. E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. Journal of Forestry 55:667–669.

LEOPOLD, A. 1933. Game management. Charles Scribner and Sons, New York, New York.

LIMA, S. L. 1992. Strong preferences for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. Oikos 64:597–640.

LIMA, S. L., AND L. M. DILL. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68:619–640.

LINNELL, J. D. C. 1994. Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer. Dissertation, National University of Ireland, Cork.

LINNELL, J. D. C., R. AANES, AND R. ANDERSEN. 1995. Who killed bambi? The role of predation in neonatal mortality of temperate ungulates. Wildlife Biology 1:209–223.

LOVELESS, C. M. 1964. Some relationships between wintering mule deer and the physical environment. Transactions of the North American Wildlife Conference 29: 415–431.

LYON, L. J., AND C. E. JENSEN. 1980. Management implications of elk and deer use of clear-cuts in Montana. Journal of Wildlife Management 44:352–362.

MACARTHUR, R. A., R. H. JOHNSTON, AND V. GEIST. 1979. Factors affecting heart rate in free-ranging bighorn sheep: a physiological approach to the study of wildlife harassment. Canadian Journal of Zoology 57:2010–2021.

MAIN, M. B., AND B. E. COBLENTZ. 1996. Sexual segregation in Rocky Mountain mule deer. Journal of Wildlife Management 60:497–507.

MAIN, M. B., F. W. WECKERLY, AND V. C. BLEICH. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. Journal of Mammalogy 77:449–461.

MCGRAW, J. B., T. A. WARNER, T. L. KEY, AND W. R. LAMAR. 1998. High spatial resolution remote sensing of forest trees. Trends in Ecology and Evolution 13:300–301.

MERRILL, E. H. 1991. Thermal constraints on use of cover types and activity time of elk. Applied Animal Behaviour Science 29:251–267.

MESSIER, F., AND C. BARRETTE. 1985. The efficiency of yarding behaviour by white-tailed deer as an antipredator strategy. Canadian Journal of Zoology 63:785–789.

MILNE, B. T., K. M. JOHNSTON, AND R. T. T. FORMAN. 1989. Scale-dependent proximity of wildlife habitat in a spatially-neutral Bayesian model. Landscape Ecology 2:101–110.

MOEN, A. N. 1968*a*. Energy balance of white-tailed deer in the winter. Transactions of the North American Nature Resource Conference 33:224–236.

MOEN, A. N. 1968*b*. Energy exchange of white-tailed deer, western Minnesota. Ecology 49:676–682.

MOEN, A. N. 1973. Wildlife ecology. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California.

MONTGOMERY, G. G. 1963. Nocturnal movements and activity rhythms of white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 27:422–427.

MORENO, S., R. VILLAFUERTE, AND M. DELIBES. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. Canadian Journal of Zoology 74:1656–1660.

MYSTERUD, A. 1996. Bed-site selection by adult roe deer *Capreolus capreolus* in southern Norway during summer. Wildlife Biology 2:101–106.

MYSTERUD, A. 1998. Habitat selection by roe deer relative to resource distribution and spatiotemporal scale. Dissertation, University of Oslo, Oslo, Norway.

MYSTERUD, A., B. H. BJØRNSEN, AND E. ØSTBYE. 1997. Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* in an altitudinal gradient in south-central Norway. Wildlife Biology 3:27–33.

MYSTERUD, A., AND R. A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. Ecology 79:1435–1441.

MYSTERUD, A., AND E. ØSTBYE. 1995. Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. Canadian Journal of Zoology 73:924–932.

NUDDS, T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. Wildlife Society Bulletin 5:113–117.

NUTTLE, T. 1997. Densiometer bias? Are we measuring the forest or the trees? Wildlife Society Bulletin 25:610–611.

OZOGA, J. J., AND L. W. GYSEL. 1972. Response of white-tailed deer to winter weather. Journal of Wildlife Management 36:892–896.

PARKER, K. L. 1988. Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. Canadian Journal of Zoology 66:2475–2483.

PARKER, K. L., AND C. T. ROBBINS. 1984. Thermoregulation in mule deer and elk. Canadian Journal of Zoology 62:1409–1422.

PARKER, K. L., AND C. T. ROBBINS. 1985. Thermoregulation in ungulates. Pages 161–182 *in* R. J. Hudson, and R. G. White, editors. Bioenergetics of wild herbivores. CRC, Boca Raton, Florida,

PARKER, K. L., C. T. ROBBINS, AND T. A. HANLEY. 1984. Energy expenditure for locomotion by mule deer and elk. Journal of Wildlife Management 48:474–488.

PEEK, J. M., AND M. D. SCOTT. 1985. Elk and cover. Pages 75–82 *in* G. Workman, editor. Western Elk Management Workshop: A Symposium. Utah State University, Utah Agricultural Experiment Station Logan.

PEEK, J. M., M. D. SCOTT, L. J. NELSON, D. J. PIERCE, AND L. L. IRWIN. 1982. Role of cover in habitat management for big game in northwestern United States. Transactions of the North American Nature Resource Conference 47:363–373.

PEEK, J. M., D. L. URICH, AND R. J. MACKIE. 1976. Moose habitat selection and relationships to forest management in northeastern Minnesota. Wildlife Monographs 48:1–65.

PÉPIN, D., F. LAMERENX, H. CHADELAUD, AND J. RECARTE. 1996. Human-related disturbance risk and distance to cover affect use of montane pastures by Pyrenean chamois. Applied Animal Behaviour Science 46:217–228.

PUTMAN, R. J., J. LANGBEIN, A. J. M. HEWISON, AND S. K SHARMA. 1996. Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. Mammal Review 26:81–101.

RAEDEKE, K. J., AND R. D. TABER. 1979. Mechanisms of population regulation for *Cervus* and *Odocoileus* in western Washington forests. Proceedings International Union of Game Biology Conference 14:69–80.

RISENHOOVER, K. L., AND J. A. BAILEY. 1985. Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. Journal of Wildlife Management 49:797–804.

ROBINSON, W. L. 1960. Test of shelter requirements of penned white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 24:364–371.

ROBINSON, W. L., AND E. G. BOLEN. 1984. Wildlife ecology and management. Macmillan, New York, New York.

SARGEANT, G. A., L. E. EBERHARDT, AND J. M. PEEK. 1994. Thermoregulation by mule deer (*Odocoileus hemionus*) in arid rangelands of southcentral Washington. Journal of Mammalogy 75:536–544.

SCHWAB, F. E., AND M. D. PITT. 1991. Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. Canadian Journal of Zoology 69:3071–3077.

SCHMITZ, O. J. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. Holarctic Ecology 14:104–111.

SCHOOLEY, R. L., P. B. SHARPE, AND B. VAN HORNE. 1996. Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent? Canadian Journal of Zoology 74:157–163.

SELÅS, V., G. BJAR, O. BETTEN, L. O. TJELDFLAAT, AND O. HJELJORD. 1991. Feeding ecology of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) during summer in southeastern Norway. Fauna Norvegica Series A 12:5–11.

SENFT, R. L., M. B. COUGHENOUR, D. W. BAILEY, L. R. RITTENHOUSE, O. E. SALA, AND D. M. SWIFT. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Landscape ecology can enhance traditional foraging theory. BioScience 37:789–799.

SMITH, H. D., M. C. OVESON, AND C. L. PRITCHETT. 1986. Characteristics of mule deer beds. Great Basin Naturalist 46:542–546.

SMITHEY, D. A., M. J. WISDOM, AND W. W. HINES. 1985. Roosevelt elk and black-tailed deer response to habitat changes related to old-growth forest conversion in Southwestern Oregon. Pages 41–55 *in* R. W. Nelson, editor. Proceedings of the Western states and provinces elk workshop, Alberta Fish and wildlife, Edmonton, Alberta, Canada.

STAINES, B. W. 1976. The use of natural shelter by red deer (*Cervus elaphus*) in relation to weather in north-east Scotland. Journal of Zoology 18:1–8.

STOCKER, M., AND F. F. GILBERT. 1977. Vegetation and deer habitat relations in southern Ontario: Application of habitat classification to white-tailed deer. Journal of Applied Ecology 14:433–444.

STRANDGAARD, H. 1972. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. Danish Review of Game Biology 7 (1):1–205.

STRICKLER, G. S. 1959. Use of the densiometer to estimate density of forest canopy on permanent sample plots. United States Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Research Note 180.

STÜWE, M., AND H. HENDRICHS. 1984. Organization of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an open field habitat. Zeitschrift für Säugetierkunde 49:359–367.

TAKATSUKI, S. 1989. Edge effects created by clear-cutting on habitat use by Sika deer on Mt. Goyo, Northern Honshu, Japan. Ecological Research 4:287–295.

TELLERIA, J. L., AND E. VIRGOS. 1997. Distribution of an increasing roe deer population in a fragmented Mediterranean landscape. Ecography 20:247–252.

THIRGOOD, S. J., AND B. W. STAINES. 1989. Summer use of young stands of restocked sitka spruce by red and roe deer. Scottish Forestry 43:183–191.

THOMAS, J. W., H. BLACK, R. J. SCHERZINGER, AND R. J. PEDERSEN. 1979. Deer and elk. Pages 104–127 *in* J. W. Thomas, editor. Wildlife habitats in managed forests: the Blue Mountains of Oregon and Washington. United States Department of Agriculture, Agricultural Handbook No. 533.

TUFTO, J., R. ANDERSEN, AND J. D. C. LINNELL. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. Journal of Animal Ecology 65:715–724.

TURNER, D. C. 1979. An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. Behaviour 71:246–290.

UNDERWOOD, R. 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. Behaviour 79:81–107.

VALES, D. J., AND F. L. BUNNELL. 1988. Comparison of methods for estimating forest overstory cover. I. Observer effects. Canadian Journal of Forest Research 18:606609.

VERME, L. J. 1965. Swamp conifer deeryards in northern Michigan. Journal of Forestry 63:523–529.

WAHLSTRÖM, L. K. 1994. The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*). Behavioural Ecology and Sociobiology 35:409–412.

WAHLSTRÖM, L. K. 1995. Natal dispersal in roe deer—an evolutionary perspective. Dissertation, University of Stockholm, Stockholm, Sweden.

WAHLSTRÖM, L. K., AND P. KJELLANDER. 1995. Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. Oecologia 103:302–308.

WEBER, S. J., W. W. MAUTZ, J. W. LANIER, AND J. E. I. WILEY. 1983. Predictive equations for deeryards in northern New Hampshire. Wildlife Society Bulletin 11:331–338.

Webster, N. 1978. Webster's new twentieth century dictionary of the English language. Second edition. Extensively revised by J. L. McKechnie. William Collins and World, published in the USA.

WETZEL, J. F., J. R. WAMBAUGH, AND J. M. PEEK. 1975. Appraisal of white-tailed deer winter habitats in northeastern Minnesota. Journal of Wildlife Management 39:59–66.

WHITE, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. Oikos 40:377–384.

WHITTINGTON, C. J., AND A. S. CHAMOVE. 1995. Effects of visual cover on farmed red deer behaviour. Applied Animal Behaviour Science 45:309–314.

WOOD, A. K. 1988. Use of shelter by mule deer during winter. Prairie Naturalist 20:15–22.



Atle Mysterud (left) received his Ph.D. from the University of Oslo, Norway, in 1998. His work concerned habitat selection and space use by roe deer. He is now a post-doc working with population dynamics and demography of red deer in relation to habitat and climate change. ***Eivind Østbye*** (right) is a professor in zoology at the University of Oslo. His main field of interest is behavioral and physiological adaptations to a cold and snowy arctic climate. He was the initiator to build the High Mountain Ecological Research Station at Finse (now called Alpine Research Center-Finse), and was the director from 1965–1996. He has conducted studies on topics as different as cold tolerance in insects, life history theory of cave gammarus, and habitat selection of roe deer.