

ARTICLE ORIGINAL

Choix de l'habitat par le lynx européen et par sa proie principale, le chevreuil, dans un milieu de moyenne montagne (massif vosgien). 1. Le cas du chevreuil.

par

Marie-Rose ANCIAUX¹, Véronique HERRENSCHMIDT²
& Roland M. LIBOIS³

SUMMARY

Habitat selection by the European lynx and by his principal prey, the Roe deer, in a middle mountains environment

Since 1983, 12 lynxes were reintroduced in the forests of Eastern France (massif des Vosges). They use their habitat in a patchy way. In this paper, the authors deal with the ecological distribution of their main prey, the roe deer. It is to see to what extent the prey distribution can influence the predator habits.

Roe deer observations were made during 4 consecutive springs and 3 consecutive summers and related with the environmental characteristics of the forest plots : physiographical factors, vegetation type, vegetation structure, relative cover of vegetation layer, ...

Eight discriminant analysis were performed. They suggest that in our study area, the roe deer spatial distribution is mainly influenced by the altitude and the non deciduous tree cover. Other factors of less importance are the global tree cover and the understory (scrub layer). Moreover it seems that the presence of red deer can also influence the roe deer habitat utilization.

¹ Laboratoire d'Éthologie et Psychologie animale, Institut de Zoologie, Université de Liège, 22, quai van Beneden, B-4020 Liège, Belgique. Adresse actuelle : 28, rue du Busson, B-5580 Buissonville, Belgique.

² ONC, Station d'Alsace et du Massif Vosgien, Au Bord du Rhin, F-67150 Gerstheim, France. Adresse actuelle : Ministère de l'Environnement, D.P.N., boulevard Général Leclerc, F-92524 Neuilly-sur-Seine, France.

³ Laboratoire d'Éthologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, ULg, 22, quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique.

ZUSAMMENFASSUNG

Die wiederheimisch gemachten Luchs in den Vogesen entwickeln eine Ausbreitungsweise entsprechend dem Lebensraum. Ist diese Art der gebietsanspruchnahme beeinflusst durch den Reichtum und die Verbreitung ihrer wichtigsten Beute d.h. des Rehs ?

Die Unterzuchung der Verbreitung des Rehs wird demnach der gegenstand des ersten Punktes des Artikels sein. Knapp 830 Rehbeobachtungen wurden während vier Frühlinge und drei Sommer ausgeführt. Um dies zu erreichen wurden ungefähr 170 Waldparzellen unter Bezugnahme auf 30 Faktoren beschrieben : Waldort, Struktur, Natur und Überdeckungsdichte der verschiedenen Schichten, physiographische Faktoren...

Bei 8 verschiedenen Unterscheidungsanalysen wird festgestellt, daß die verbreitung des Rehs in der Umgebung des Mittelgebirges vor allem durch die Höhe und die Proportion des Harzes zu sein scheint. Die Überdeckungsdichte der Baumschicht, das Vorhandensein der belaubung in den Unterschichten sind, obgleich weniger bestimmend nicht zu vernachlässigen. Halten wir fest, daß keiner dieser Faktoren für sich allein gewonnen, die Verbreitung der untersuchten Population erklären kann. Schließlich scheint es, daß die Mitbeheimatung des Hirsches geeignet ist die Ausbreitung des Rehs zu beeinflussen.

Trd. A. OBERKAMPF

RESUME

Les lynx réintroduits sur le massif vosgien développent un mode d'occupation par taches du domaine vital. Ce mode d'occupation de l'espace est-il influencé par l'abondance et la répartition spatiale de leur proie principale, le chevreuil ?

L'analyse de la répartition du chevreuil sera donc l'objet du premier volet de l'article. Près de 830 observations de chevreuils, recueillies pendant 4 printemps et 3 étés, ont été mises en relation avec les caractéristiques de l'habitat. Pour ce faire, environ 170 parcelles forestières ont été décrites à l'aide d'une trentaine de facteurs : types forestiers; essences forestières et leurs taux de recouvrement; composition et taux de recouvrement du sous-étage et de la strate herbacée; facteurs physiographiques, etc.

Il ressort de huit analyses discriminantes différentes que la répartition du chevreuil, en milieu de moyenne montagne, semble surtout influencée par l'altitude et la proportion de résineux. Le taux de recouvrement des essences forestières ainsi que la présence de feuillus dans le sous-étage, bien que moins déterminants, ne sont pas à négliger. Enfin, il apparaît que la présence du cerf est susceptible d'influencer l'occupation de l'espace par les chevreuils.

INTRODUCTION

Une opération de réintroduction du lynx, *Felis lynx lynx*, a débuté en 1983 dans le massif vosgien. Depuis cette date, douze animaux adultes, issus d'une population naturelle de Tchécoslovaquie, ont été remis en liberté et font l'objet d'un suivi scientifique axé principalement sur les relations prédateurs-proies.

Les premiers résultats de ce suivi révèlent que les individus lâchés développent un mode d'utilisation par taches de leur domaine vital (HERRENSCHMIDT *et al.*, 1986). Il

METHODES ET TECHNIQUES

apparaît également que ces animaux consomment principalement du chevreuil, *Capreolus capreolus* L.) (HERRENSCHMIDT et LEGER, 1987).

Ces constatations soulèvent une question relative au type de stratégie alimentaire adopté par le lynx : l'abondance et la répartition du chevreuil influent-elles sur le mode d'occupation de l'espace du lynx ou, au contraire, le mode d'occupation de l'espace observé correspond-il à une stratégie alimentaire opportuniste de ce prédateur ?

L'analyse de la répartition spatiale du chevreuil en fonction de différents facteurs de l'habitat sur une zone régulièrement fréquentée par le lynx permet d'aborder cette question.

Nous avons, dès lors, analysé la répartition spatiale du chevreuil en fonction de différents facteurs de l'habitat.

A vrai dire, les études concernant l'habitat du chevreuil ne sont pas rares mais elles concernent avant tout les milieux forestiers de plaine et les agrosystèmes (STRANDGAARD, 1972, 1978; ZEJDA, 1978; TURNER, 1979; SEMPERE, 1979, 1984; JANEAU, 1981; CEDERLUND, 1981, 1982, 1983; FRUSINSKI *et al.*, 1983; STAINES et WELCH, 1984; BIDEAU *et al.*, 1985; MAUBLANC *et al.*, 1985; MAUBLANC, 1986).

Seules quelques études s'intéressent au milieu de moyenne montagne. Selon ROBIN (1971) le chevreuil quitte, en hiver, les zones de plus haute altitude pour celles de basse altitude. BLANT *et al.* (1982) constatent une diminution de la densité en fonction de l'altitude et émettent l'hypothèse de l'existence de déplacements saisonniers.

Aucune de ces études, toutefois, ne prend en considération un ensemble de facteurs de l'habitat pour essayer de mettre en évidence ceux d'entre eux qui s'avèreraient déterminants dans le choix du chevreuil. C'est donc dans cette perspective que s'inscrit le présent travail.

DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE

La zone d'étude couvre environ 2700 hectares de forêts dont l'altitude varie de 540 à 1126 m (vallée de Sainte-Marie-aux-Mines).

Le sous-sol est constitué, suivant les endroits, de gneiss ou de granite générant, tous deux, des sols bruns profonds ou de grès dont dérivent des sols podzoliques ou bruns acides.

Sur le Massif Vosgien, les essences dominantes sont généralement, en basse altitude, le chêne (*Quercus sessilis*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*), entre 600 et 1000 m, le sapin (*Abies alba*), l'épicéa (*Picea abies*), le douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et au-dessus de 1000 m le hêtre associé à l'érable (*Acer pseudo-platanus*). A partir de 1200 m, la forêt laisse place aux alpages.

La grande faune est représentée par le cerf (*Cervus elaphus*), le sanglier (*Sus scrofa*), quelques chamois (*Rupicapra rupicapra*) et bien sûr le lynx.

Le climat est de type semi-continentale. La température diminue avec l'altitude suivant un gradient théorique de 0,6°C/100 m. La température annuelle moyenne est de 8°C à 1110 m. La pluviosité annuelle, de 1148 mm à 540 m d'altitude, atteint 1700 mm à 1100 m d'altitude.

La recherche de facteurs du milieu influençant le choix d'une population animale implique la mise en relation de la répartition de ses membres, observée sur plusieurs années, avec les caractéristiques de l'habitat.

Comme les facteurs sont souvent en interrelation, nous avons principalement eu recours à l'analyse statistique multidimensionnelle qui permet de les considérer simultanément (analyse factorielle des correspondances et analyse discriminante).

Ce type de traitement est accompagné de traitements plus classiques : test de Chi-carré; coefficient de communauté de JACCARD (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979); comparaison de moyennes.

Répartition spatiale et abondance

La répartition spatiale ainsi que l'abondance du chevreuil ont été obtenues lors de la réalisation de douze parcours pédestres choisis de façon à échantillonner l'ensemble de la zone d'étude. Les parcours ont été réalisés durant les mois d'avril-mai (directement après la fonte des neiges et avant le débourrement de la végétation) en 1985, 1986, 1987 et 1988 ainsi que fin août-début septembre pour les années 1985, 1986, 1987.

Les observations, au nombre de 829 pour un total de 3717 km parcourus (en moyenne : 531,1 ± 49,1 km/saison), sont cartographiées sur un parcellaire forestier.

Cette manière de procéder permet également de calculer un indice kilométrique d'abondance (I.K.A.) (VINCENT *et al.*, 1979). Ce dernier ne permet pas, à lui seul, de déterminer la densité de population. Il est néanmoins représentatif du niveau des effectifs et ses variations reflètent celles de la population de chevreuil.

Les différences d'abondance de chevreuils observées entre les parcelles pourraient être influencées par une différence de visibilité d'un milieu à l'autre. Pour cette raison, un coefficient de visibilité, déterminé par la méthode décrite par VINCENT et BIDEAU (1982) est associé à chaque parcelle.

Lors de la réalisation de ces parcours, les observations de cerfs ont également été notées.

Description du milieu

La superficie moyenne des parcelles (20 ha) correspond à celle de la zone d'activités journalières du chevreuil (10 à 30 ha) telle que relevée par différents auteurs (JANEAU *et al.*, 1981; BIDEAU *et al.*, 1983, 1985). C'est pourquoi, nous avons choisi la parcelle forestière comme unité de description.

Chaque parcelle est caractérisée par 32 descripteurs. Ces derniers ainsi que la manière dont ils sont évalués sont exposés dans le tableau I. Les renseignements relatifs à ces variables sont issus d'une part, de relevés de terrain et, d'autre part, de la consultation des documents suivants :

- la carte des forêts du centre O.N.F. (Echelle 1/25000).
- Direction régionale "Alsace-centre de Ribeauvillé".
- les relevés forestiers. O.N.F., Centre de Ribeauvillé.

Tableau I. Choix et évaluation des descripteurs.

FACTEURS PHYSIOGRAPHIQUES		
altitude (ALT)	(alt. max. + alt. min.) / 2 (m)	
relief (REL)	alt. max. - alt. min. (m)	
penne (PEN)	moyenne pondérée évaluée par les forestiers	
exposition (EXP)	1 = de 316° à 45° (N) 2 = de 46° à 135° (E) 3 = de 136° à 225° (S) 4 = de 226° à 315° (O)	
FACTEURS PHYTOLOGIQUES		
types forestiers		
futaie (FUT)	pourcentage de la surface de la parcelle occupée par chacun des ces types	
perchis (PER)		
gaulis (GAU)		
fouaré (FOU)		
plantation (PLT)		
coupe à blanc (CBL)		
zone sans arbres (VID)		
divers (mélange de plusieurs types, marais, ... (DIV)		
essences forestières		
sapin (SAP)	proportion relative du nombre de pieds de chaque essence trouvée sur l'ensemble de la parcelle	
épicéa (EPI)		
autres résineux* (ARX)		
total des résineux (TRX)		
autres feuillus* (AFS)		
total des feuillus (TFS)		
composition du sous-étage		
feuillus (PFS)		P/A**
résineux (PRX)		P/A
composition de la strate herbacée		
ronces (<i>Rubus sp.</i>) (RUB)	P/A	
myrtilles (<i>Vaccinium myrtillus</i>) (MYR)	P/A	
fougères (<i>Dryopteris sp.</i> , etc.) (FOE)	P/A	
autres plantes : callune (<i>Calluna vulgaris</i>), fétuque (<i>Festuca sp.</i>), etc. (APL)	P/A	
taux de recouvrement		
essences forestières (REF)	pourcentage de la surface du sol couverte par la projection de la ramure des essences forestières constituant les types forestiers ou des strates considérées	
sous-étage (RSE)		
strate-herbacée (RSH)		
divers		
coefficient de visibilité (KV)	déterminé par la méthode décrite par VINCENT et BIDEAU (1982)	
lisières (1) (LIS)	P/A	
chemins, routes, sentiers (2) (CHE)	1 = peu (en bordure de parcelle ou 2 routes internes maximum) 2 = moyenne (en bordure de parcelle + 1 chemin interne) 3 = forte (en bordure de parcelle + au moins 2 chemins internes)	
superficie des parcelles (SPA)	hectares	

* regroupement des essences trop peu nombreuses : douglas, pins, mélèze en ce qui concerne les résineux; chênes, érables, ... pour les feuillus.

** P/A = présence-absence.

(1) sous ce terme sont regroupés les facteurs suivants : lisière, clairières et prés. Il illustre l'ouverture du couvert forestier qui permet le développement d'une végétation souvent abondante et diversifiée susceptible de constituer un attrait pour le chevreuil.

(2) facteur intégré pour les mêmes raisons que celles exposées en (1).

RESULTATS

La littérature évoque une diminution des densités de population avec l'altitude. Nous testerons donc l'influence de cette dernière sur la répartition du chevreuil. Ensuite, à l'aide d'analyses des correspondances et discriminantes, nous chercherons, les facteurs de l'habitat qui interviennent le plus dans le choix des animaux. Enfin, nous regarderons si la sympatrie avec le cerf peut moduler l'utilisation de l'espace par le chevreuil.

Répartition du chevreuil en fonction de l'altitude

Le nombre de chevreuils observés au printemps est réparti en quatre classes d'abondance : 0 chevreuil; 1 chevreuil; 2 ou 3 chevreuils; plus de trois chevreuils. Les observations étant moins nombreuses en été, le nombre de classes a été réduit, pour cette saison, à trois : 0 chevreuil; 1 chevreuil; 2 chevreuils ou plus.

Les données altitudinales ont été réparties dans les quatre classes suivantes : 500 à 800 m; 801 à 900 m; 901 à 1000 m; plus de 1000 m.

Les tests de chi-carré (corrigés pour les effectifs inférieurs à cinq), réalisés pour chaque printemps et chaque été, sont tous non significatifs au seuil de 5 % *. L'altitude ne semble donc pas influencer la répartition du chevreuil.

Résultats de l'analyse factorielle des correspondances

Après avoir été catégorisées, les données ont été traitées à l'aide du programme MULTMC (LEBART *et al.*, 1977).

La projection des classes d'abondance de chevreuils sur les différents plans se concentrent en une masse centrée autour de l'origine des axes*. L'interprétation des résultats est, dès lors, malaisée et trop hasardeuse. Nous ne nous y risquerons pas. Cette situation est peut-être une conséquence d'un manque de finesse dans la localisation des animaux. Celle-ci est reportée au niveau d'une parcelle forestière dont la composition présente souvent une certaine hétérogénéité. Il serait intéressant de spécifier les caractéristiques de l'endroit d'observation : essences, types forestiers, composition de la strate, herbacée, etc.

Résultats des analyses discriminantes

Huit analyses discriminantes (cf. LEGENDRE et LEGENDRE, 1979) différentes ont été réalisées (programme DISCRIM du logiciel S.A.S.). Les données ont été normalisées par transformation logarithmique avant traitement. Les différentes analyses sont détaillées dans le tableau II.

Dans les discriminations A-1 et A-6, l'absence de chevreuils est déterminée sur base du cumul des données récoltées chaque printemps ou chaque été. Dans ces deux cas, l'absence peut vraisemblablement être reliée aux préférences écologiques de l'espèce.

* Le détail des résultats des tests de chi-carré ainsi que ceux de l'analyse factorielle des correspondances sont tenus à la disposition des lecteurs intéressés.

Tableau II. Description des différentes analyses discriminantes.

A. Discrimination entre les parcelles sans observation et les parcelles avec observations de chevreuil
1. pour les printemps cumulés
2. pour le printemps 1985
3. pour le printemps 1986
4. pour le printemps 1987
5. pour le printemps 1988
6. pour les étés cumulés
B. Discrimination entre les parcelles où l'on a observé au plus deux chevreuils et celles où l'on a observé au moins trois chevreuils
1. pour les printemps cumulés
2. pour les étés cumulés
C. Discrimination entre les parcelles sans observation et les parcelles avec observations de chevreuils en excluant le facteur RSA
1. pour les printemps cumulés

Deux autres analyses (B-1 et B-2) considèrent également les données cumulées par saison. La discrimination entre deux classes d'abondance a pour objectif de nuancer les résultats des discriminations A-1 et A-6. En effet, l'observation de seulement 1 ou 2 animaux sur l'ensemble d'une saison laisse supposer un moindre attrait des parcelles concernées.

Avec les discriminations A-2, A-3, A-4, A-5, nous voulons savoir si les variations annuelles de la répartition printanière peuvent s'expliquer par certains facteurs.

Les résultats du calcul de classification (tableau III.b) montrent que le pourcentage de parcelles correctement reclassées varie de 66 à 82 %.

Le meilleur résultat (82 %) concerne la discrimination A-1. Les descripteurs utilisés semblent donc bien rendre compte de la division entre les groupes en fonction de l'absence ou de la présence de chevreuils sur l'ensemble des 4 printemps.

Dans le cas B-1, le taux de bon reclassement n'est plus que de 75 %. L'abondance du chevreuil est moins dépendante des facteurs considérés que ne l'est son absence ou sa présence.

Par rapport à la répartition printanière, la présence ou l'absence du chevreuil sur l'ensemble des étés reste également peu expliquée par les facteurs choisis (discrimination A-6 : 73 %). Notons qu'à l'inverse des printemps, la sélectivité, tout en restant faible, augmente lors de la discrimination entre les deux classes d'abondance (B-2 : 79 %).

Pour les printemps pris isolément, la localisation des animaux est expliquée à raison de 66 % en 1985; 74 % en 1986; 78 % en 1987; 75 % en 1988.

Nous pouvons, dès à présent, constater que la répartition spatiale du chevreuil n'est que partiellement expliquée par les facteurs du milieu considérés et que le degré de dépendance des animaux vis-à-vis de ces derniers peut fluctuer assez considérablement.

Les résultats du calcul des différentes fonctions de discrimination (tableau III.a) présentent une grande similitude. Dans chaque cas, les facteurs participant (valeur absolue des coefficients) le plus à la séparation entre les groupes sont ALT et TRX. D'autres facteurs, bien qu'ayant des coefficients moins importants, ne sont pas à négliger. Il s'agit des facteurs REF, LIS, PFS.

Tableau III. Résultats des analyses discriminantes.
a. Coefficients (valeurs absolues) des fonctions discriminantes*.

Facteurs	A			B			C		
	1	2	6	1	2	1	1	2	1
ALT	579,24	581,71	562,50	589,26	563,06	576,93			
REL	0,23	0,24	0,24	0,23	0,24	0,29			
PEN	2,81	2,93	2,74	2,68	2,77	2,98			
EXP	4,98	5,98	5,36	4,70	5,24	6,88			
FUT	8,04	9,95	7,06	7,34	7,06	7,33			
PER	12,82	11,06	12,06	12,10	12,20	9,16			
GAU	3,11	1,48	2,73	1,97	2,83	2,98			
FOU	9,65	10,80	12,22	9,78	11,50	5,06			
PLT	12,85	12,96	9,90	12,99	9,01	11,79			
CBL	1,73	2,06	5,88	2,04	5,78	6,39			
VID	35,01	34,23	33,16	33,97	33,16	27,98			
DIV	3,76	4,67	5,84	3,46	5,94	2,50			
RSA	101,82	109,08	101,14	98,36	100,80	/			
RSE	47,65	49,60	54,23	47,31	54,23	45,38			
RSH	2,11	0,72	4,62	3,14	4,50	10,12			
SAP	1,48	0,82	0,21	0,57	0,14	2,19			
EPI	17,34	15,24	16,55	19,16	16,69	16,15			
ARX	7,81	7,59	6,77	7,97	6,70	8,49			
TRX	506,06	521,51	509,53	510,94	508,69	533,85			
HET	25,45	24,90	29,97	26,96	29,87	28,77			
AFS	18,96	19,65	21,06	19,83	20,95	24,25			
TFS	34,40	36,80	28,27	32,99	28,18	32,90			
PFS	66,85	65,09	72,99	58,66	72,70	74,24			
PRX	13,03	22,45	21,99	18,05	21,74	20,96			
RUB	15,97	21,72	16,78	20,11	16,29	19,23			
MYR	14,25	16,28	13,74	13,26	13,68	24,01			
FGE	26,50	23,94	24,95	24,07	25,34	29,24			
APL	6,38	1,01	11,03	4,37	10,87	27,70			
KV	0,32	0,38	0,72	0,25	0,75	0,43			
LIS	69,76	72,03	62,52	69,78	62,75	80,12			
CHE	24,35	24,37	22,07	23,30	22,22	25,87			
SPA	0,78	0,78	0,47	0,75	0,47	0,51			

b. Résultats du calcul des "fonctions de classification" (pourcentage de parcelles bien reclassées).

	A					B			C
	1	2	3	4	5	6	1	2	1
	82	66	74	78	75	73	75	79	81

* Vu leur similitude, nous n'indiquons pas les résultats de chaque printemps. L'ensemble des listings est tenu à la disposition du lecteur intéressé.

Il apparaît donc qu'en milieu de moyenne montagne, le choix de l'habitat par le chevreuil semble principalement influencé par l'altitude et par la proportion des résineux parmi les essences forestières présentes. Le taux de recouvrement des essences forestières, la présence de lisières et la présence de feuillus dans le sous-étage sont relativement moins importants dans la caractérisation de l'habitat. Par contre, la population étudiée ne marque pas de préférence pour un des différents types forestiers et la strate herbacée, où les animaux trouvent leur nourriture, ne semble pas limiter la répartition spatiale des individus.

Toutefois, nous avons vu que les variations des taux de reclassement attestent d'une fluctuation de la dépendance du chevreuil vis-à-vis des descripteurs considérés. L'intervention de facteurs non-inclus dans l'analyse est, dès lors, fort probable (caractéristiques comportementales et sociales, paramètres démographiques, ...).

Relations cerf-chevreuil

Pour chaque saison étudiée, les parcelles où les deux espèces étaient présentes simultanément, absentes simultanément ainsi que celles où seulement l'une des deux avait été notée, ont été dénombrées. Sur base de ces tableaux 2 x 2, un chi-carré et le coefficient d'association de JACCARD ont pu être calculés.

Tableau IV. Comparaison de la répartition du cerf et du chevreuil. Résultats du test chi-carré et du calcul du coefficient de JACCARD.

	1985	1986	1987	1988
printemps				
chi-carré	7,550 p = 0,006	2,609 NS	0,766 NS	4,769 p = 0,027
coefficient de JACCARD	0,323	0,213	0,152	0,207
été				
chi-carré	7,109 p = 0,008	0,949 NS	1,622 NS	-
coefficient de JACCARD	0,253	0,131	0,111	-

Les résultats, repris au tableau IV, révèlent que :

- le test de chi-carré est tantôt significatif, tantôt non significatif;
- les tests relatifs aux deux saisons d'une même année ont des résultats semblables;
- le coefficient d'association de JACCARD montre, tant pour le printemps que pour l'été, des valeurs plus élevées en 1985 et en 1988, années où les chi-carré sont significatifs;
- les valeurs des coefficients de JACCARD sont toujours plus élevées au printemps qu'en été.

Selon ces résultats, il y aurait donc, certaines années, "association" des deux espèces et indépendance certaines autres. L'"association" serait plus forte à la sortie de l'hiver qu'en été.

DISCUSSION

Avant d'aborder la discussion des résultats, il convient de rappeler que nous avons inclus dans l'analyse discriminante adaptée aux descripteurs métriques, des descripteurs non métriques ordonnés. Dès lors, nous avons utilisé l'analyse discriminante dans un but purement descriptif.

L'analyse statistique simple ne met en évidence aucune influence significative du facteur altitude quant à la répartition printanière ou estivale du chevreuil. Toutefois, considérée en interrelation avec les autres facteurs décrits, l'altitude devient déterminante.

L'altitude étant un facteur intégrateur de différents autres (climat, végétation, ...), une partie des informations qu'elle contient pourrait être redondante avec celles apportées par d'autres descripteurs du milieu, notamment avec ceux qui ressortent de l'analyse.

Cela ne semble pas être le cas. En effet, les représentations des facteurs TRX, PFS et LIS ne sont pas significativement différentes entre les parcelles d'altitude inférieure à 900 m et celles d'altitude supérieure ou égale à 900 m (TRX : $\epsilon = 0,72$, N.S.; PFS : $\kappa^2 = 0,076$, $p = 0,688$; LIS : $\kappa^2 = 2,55$, $p > 0,10$).

Le facteur altitude pourrait, dès lors, refléter l'influence des conditions climatologiques sur la répartition des animaux.

L'examen du tableau V révèle que certains hivers peuvent être longs et rigoureux. Ainsi, au mois d'avril 1986, la température moyenne est de 0,9°C alors qu'elle a oscillé entre 2,75° et 5,55° les autres années. Selon plusieurs auteurs, un manteau neigeux atteignant ou dépassant une épaisseur de 50 cm est critique pour le chevreuil car, aux difficultés de déplacement, s'ajoutent celles d'accéder à une nourriture de qualité (CEDERLUND *et al.*, 1980; RUSSEL, 1932 in STAINES, 1974; BAILEY, 1960 in STAINES, *op cit.*).

Tableau V. Températures hivernales et printanières à 1130 m d'altitude (Orbey) (d'après les données de la station météorologique de Colmar).

mois	1977-1987	1984	1985	1986	1987	1988
Décembre	-0,25	0,75	1,25	-0,45	1,20	0,10
Janvier	-3,50	-2,65	-7,30	3,10	-7,20	1,10
Février	-2,95	-4,20	2,50	-8,20	-1,60	-2,15
Mars	0,20	-1,50	-1,25	0,05	-3,70	-1,95
Avril	2,70	2,75	3,45	0,90	5,55	4,30
Mai	6,90	5,00	8,05	9,75	4,80	9,55

Sur le Massif Vosgien, cette épaisseur critique peut se maintenir jusqu'à la mi-avril (fig. 1).

En réponse à la présence de neige, des mouvements saisonniers de chevreuils sont observés en Russie et en Sibérie (FORMOZOV, 1946 in CEDERLUND 1982; FLEROV, 1952 in STAINES, *op cit.*); ROBIN (1975) observe également des mouvements d'individus en région préalpine. BLANT *et al.* (1982) émettent l'hypothèse d'une migration hivernale vers les zones de plus basse altitude.

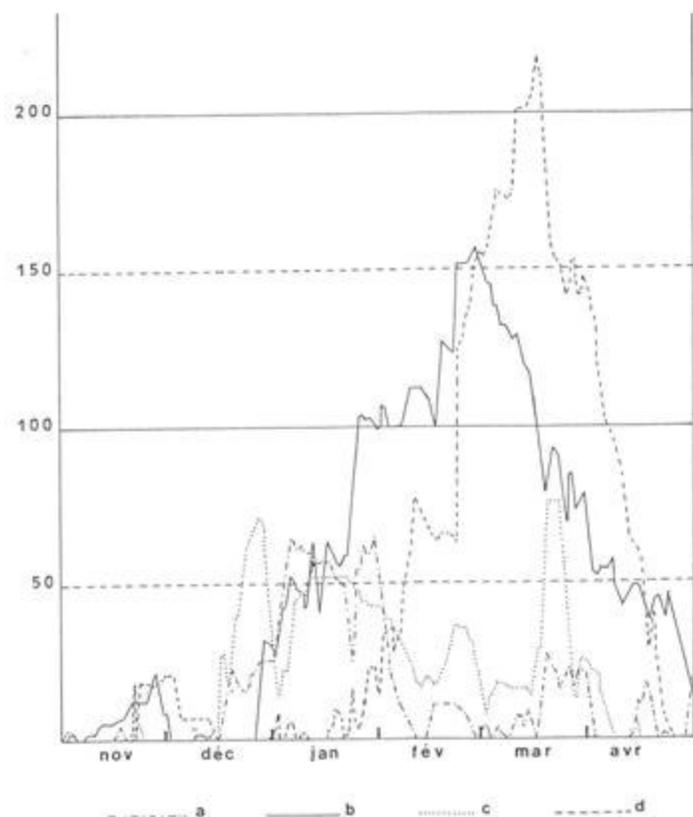


Fig. 1. Épaisseur du manteau neigeux (cm) à 1130 m d'altitude (Orbey) (d'après les données de la Station météorologique de Colmar).

a : hiver 1984-1985, b : hiver 1985-1986, c : hiver 1986-1987, d : hiver 1987-1988.

Toutefois, CEDERLUND (1982), en Suède, n'observe pas de déplacement mais une réduction de la taille des domaines vitaux journaliers (pour les chevrettes) lorsqu'augmente l'épaisseur du manteau neigeux. La diminution de cette dernière est suivie par une extension des déplacements journaliers. L'auteur note une adaptation rapide du chevreuil à ces fluctuations et pense que l'absence de mouvements peut être la conséquence de l'affouragement artificiel.

Il n'est pas exclu que la présence de postes d'affouragement (principalement destinés au cerf et au sanglier) sur le massif étudié influe sur le comportement du chevreuil. L'insuffisance des renseignements obtenus quant à la localisation des postes d'affouragement ne nous autorise pas à tester un éventuel pouvoir attractif de ces postes.

Parmi les facteurs caractérisant le milieu forestier, le pourcentage de résineux semble être celui qui affecte le plus la répartition du chevreuil. Son importance est vraisemblablement liée à leur valeur refuge. OZOGA (1968), étudiant les variations microclimatiques dans une forêt marécageuse, montre que les peuplements de conifères (de 18 à 28 cm de diamètre) offrent la meilleure protection contre le froid, le vent et la neige pour le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*). Dans les Hautes-Alpes, pendant la période hivernale, des concentrations d'animaux sont observées dans les zones résineuses présentant un couvert dense alors qu'en été, les chevreuils fréquentent plus volontiers le mélezin où les strates arbustive et herbacée sont bien développées (LEONARD & MARSOLLIER, 1987). Les résineux pourraient également assurer des zones de quiétude aux animaux subissant une pression touristique importante été comme hiver, ainsi que les dérangements occasionnés par la chasse.

Cependant, une comparaison des moyennes de résineux entre les parcelles où le chevreuil est observé et celles où il n'a jamais été vu ne montre pas de différence significative ($\epsilon = 0,25$). L'influence du facteur TRX ne s'exprime, comme pour l'altitude, qu'en interrelation avec l'ensemble des facteurs du milieu.

Il en est de même pour la présence de feuillus dans le sous-étage. Un chi-carré, calculé sur base du dénombrement des parcelles avec présence de feuillus dans le sous-étage fréquentées ou non par le chevreuil et des parcelles sans feuillus dans le sous-étage fréquentées ou non par les animaux, ne s'avère pas significatif ($p = 0,687$).

Rappelons que ce dernier facteur ainsi que le taux de recouvrement des essences forestières et la présence de lisière, sont moins déterminants dans les choix du chevreuil.

La relative importance de la présence de feuillus dans le sous-étage est à relier au régime alimentaire de l'espèce. Sur le Massif Vosgien, comme dans d'autres régions, les feuilles vertes entrent dans la composition du régime (BIRKENSTOCK, 1987; MAIZERET et TRAN MANH SUNG, 1984). Il est fort probable que la présence de feuillus accessibles présente un caractère attractif pour les chevreuils vivant dans une région où les résineux représentent 80% de la couverture forestière.

Le rôle des lisières s'explique par l'attrait d'une végétation généralement abondante mais surtout diversifiée.

La valeur élevée accordée par l'analyse au taux de recouvrement des essences forestières (REF) ne correspond pas, comme on aurait pu l'imaginer, à celle attribuée au taux de recouvrement du sous-étage (RSE) et au taux de recouvrement de la strate herbacée (RSH). En effet, le développement de ces deux strates dépend partiellement de la quantité de lumière qu'elles reçoivent donc du taux de recouvrement des essences forestières.

Une analyse discriminante (C-1) (tableau IV), réalisée après exclusion du facteur REF, ne modifie pas de manière sensible les valeurs des facteurs SET et SCV. Le facteur REF semble donc représenter l'importance d'un couvert dense. Il renforce ainsi l'hypothèse de l'intérêt des zones refuges en milieu de moyenne montagne.

Quant au caractère non déterminant de la strate herbacée, il pourrait être le signe d'une disponibilité alimentaire suffisante pour la population actuelle. Toutefois, une description beaucoup plus fine (quantité, qualité et distribution spatiale des ressources alimentaires) serait souhaitable.

Le fait que le chevreuil semble indifférent aux différents types forestiers rejoint les résultats obtenus en forêt feuillue: SEMPERE (1982) et BIDEAU *et al.* (1985) constatent que tous les types forestiers peuvent se retrouver en proportions variables dans la composition du domaine vital.

Toutefois, le chevreuil n'est que partiellement dépendant des facteurs du milieu. Les facteurs comportementaux et sociaux influent vraisemblablement sur la distribution des individus. Les observations de BIDEAU *et al.* (1987) vont dans ce sens; la "qualité" des congénères, en particulier le degré de parenté, est un facteur déterminant dans le choix du site de stabilisation du jeune alors que la structure du milieu n'influence pas ce choix.

En ce qui concerne les relations cerf-chevreuil, nous avons montré qu'il existait, certaines années, une "association" entre les deux espèces alors que les deux ongulés semblent évoluer indépendamment les autres années. L'"association" serait plus forte à la sortie de l'hiver qu'en été.

Lorsque la valeur du coefficient de JACCARD ainsi que les résultats des tests chi-carré sont mis en relation avec la fluctuation des I.K.A. pour le cerf* et pour le chevreuil (fig. 2), il apparaît clairement que l'"association" cerf-chevreuil n'est significative que lorsque les chevreuils sont plus abondants sur le massif étudié. En effet, en 1985 et en 1988, les niveaux d'effectifs sont sensiblement égaux et les plus élevés des 4 années, tandis que pour le cerf, il semble que les effectifs n'ont cessé de décroître depuis 1985. Cette diminution de la population de cerf se traduit par un coefficient de JACCARD moins élevé en 1988 qu'en 1985, donc par une association moins forte.

Nous ne pensons pas qu'il y ait une véritable association biologique mais que ces résultats doivent plutôt être interprétés en termes d'exploitation des ressources.

La littérature n'évoque guère le problème du partage des ressources entre ces deux espèces. Néanmoins, on sait que le chevreuil, à l'inverse du cerf, nettement herbivore, consomme principalement des végétaux ligneux et semi-ligneux (GOFFIN et de CROMBRUGGHE, 1976; PICARD *et al.*, 1985). D'après STAINES *et al.* (1984), le chevreuil est plus abondant que le cerf dans les types forestiers de 9 à 15 ans; le cerf ne s'y trouverait pas suffisamment à l'abri.

Dans notre cas, il semble que lorsque les chevreuils sont en faible densité, ils peuvent se répartir dans le milieu de manière à utiliser des ressources et des zones non exploitées par les cerfs tandis qu'en période de fortes densités, tout se passe comme s'ils étaient obligés de fréquenter les mêmes endroits que le cerf.

Cette interprétation est confortée par le fait qu'au printemps, époque critique, le degré d'association cerf-chevreuil est plus élevé qu'en été, saison où les ressources alimentaires et les abris sont les plus abondants.

* La méthode des I.K.A. (cf. 3.1) n'est pas strictement adaptée au cerf. Une des conditions d'application de cette méthode, la répartition aléatoire des individus, ne peut être supposée respectée vu le caractère grégaire du cerf. Cette condition est également violée lors des comptages hivernaux de chevreuils réalisés au phare. Dans ce cas, GAILLARD (1988) conseille de considérer pour le calcul de l'I.K.A., non plus le nombre d'individus observés mais bien le nombre de groupes rencontrés. Il considère que cette manière de procéder est acceptable pour évaluer le sens de la fluctuation des effectifs de cerf fréquentant notre zone d'étude (comm. pers.).

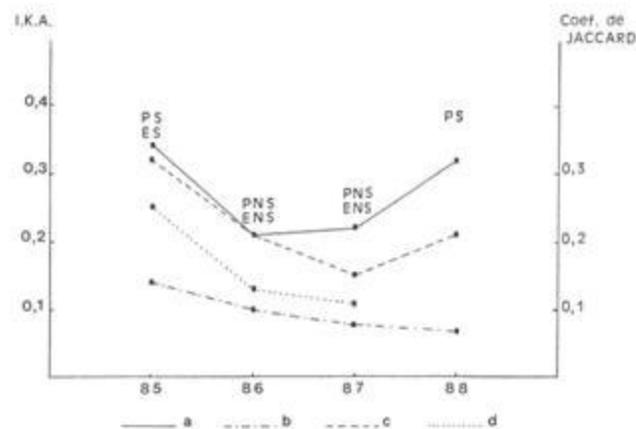


Fig. 2. Mise en relation du coefficient de JACCARD, des résultats du test de Chi-carré et des Indices Kilométriques d'Abondance (I.K.A.).

a : variations des I.K.A. chevreuil, b : variations des I.K.A. cerf, c : coefficients de JACCARD pour les printemps, d : coefficients de JACCARD pour les étés, PS : chi-carré significatif pour les printemps, PNS : chi-carré non-significatif pour les printemps, ES : chi-carré significatif pour les étés, ENS : chi-carré non-significatif pour les étés.

CONCLUSIONS

La répartition spatiale du chevreuil, en milieu de moyenne montagne, semble surtout modulée par l'altitude et par le pourcentage de résineux présents dans le milieu.

L'importance de l'altitude pourrait être le reflet de l'influence de l'épaisseur du manteau neigeux sur l'utilisation de l'espace par le chevreuil tandis que les résineux fourniraient des zones de refuges efficaces contre les conditions météorologiques critiques et les dérangements.

Le taux de recouvrement des essences forestières, la présence de feuillus dans le sous-étage ainsi que la présence de lisières exercent un léger pouvoir attractif sur les animaux.

Toutefois, aucun de ces facteurs, pris isolément, n'explique la distribution spatiale du chevreuil.

Par suite, il faut en conclure que l'occupation de l'espace relève de compromis entre différents facteurs qui, dans l'habitat considéré, sont nécessaires à la vie du chevreuil.

Toutefois, les facteurs du milieu n'expliquent que partiellement la distribution spatiale du chevreuil.

Un dernier aspect s'avère être susceptible d'influencer la fréquentation de certains endroits par les chevreuils : le cerf. Les chevreuils n'utiliseraient les zones exploitées par le cerf que sous la pression d'un niveau d'effectifs élevé.

Cette étude permet donc de mieux comprendre l'intégration du chevreuil dans un milieu de moyenne montagne et puisqu'il est clairement établi que le chevreuil est la proie principale des lynx réintroduits sur le Massif Vosgien, elle contribuera à mieux comprendre le mode d'occupation de l'espace de ce prédateur.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les adjudicataires qui ont permis le suivi de la population de chevreuils. Nous remercions également l'Office National des Forêts qui nous a aimablement autorisé à consulter les plans d'aménagement. Nos remerciements s'adressent aux techniciens, F. LEGER et E. MAISONNETTE, à A. OBERKAMPF qui a assuré la traduction allemande du résumé ainsi qu'aux stagiaires de la Station d'Alsace et du Massif Vosgien sans qui le travail de terrain n'aurait pu être réalisé.

BIBLIOGRAPHIE

- BIDEAU E., VINCENT J.P., QUERE J.P. & ANGIBAUT J.P., 1983 — Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). 1. Cas des mâles. *Acta oecol. Oecol. appl.*, 4 (2) : 163-284.
- BIDEAU E., VINCENT J.P. & MAUBLANC M.L., 1985 — Organisation spatiale et sociale d'une population de chevreuils en faible densité. *Proc. XVIIIth Congress of the International Union of Game Biologists*, Brussels, September 17-21 : 223-230.
- BIRKENSTOCK D., 1987 — Contribution à la définition du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) en zone de montagne et en milieux acidiphiles par l'analyse de contenus stomacaux. O.N.F. - C.N.E.R.A. Cervidés-sanglier.
- BLANT M., CHAPPUIS F. & MAIRE J.A., 1982 — La biologie du chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans le canton de Neuchâtel (Suisse). Mémoire de licence. Institut de Zoologie. Université de Neuchâtel, 105 pp.
- CEDERLUND G., 1981 — Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Viltrevy*, 11 : 169-247.
- CEDERLUND G., 1982 — Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. *Viltrevy*, 12 (2) : 39-61.
- CEDERLUND G., 1983 — Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in central Sweden. *Acta theoriol.*, 28 (30) : 443-460.
- CEDERLUND G., LJUNGQVIST H., MARKGREN G. & STALFELT F., 1980 — Foods of moose and roe deer at Grimsö in central Sweden - Results of rumen content analyses. *Viltrevy*, 11 : 169-247.
- FRUSINSKI B., LABUDZKI L. & WLAZELKO M., 1983 — Habitat, density and spatial structure of the forest roe deer population. *Acta theoriol.*, 28 (16) : 243-258.
- GAILLARD J.M., 1988 — Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères : l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse de doctorat, Laboratoire de biométrie - Université Claude Bernard (Lyon), 308 pp.
- GOFFIN R.A. & de CROMBRUGGHE S., 1976 — Régime alimentaire du cerf (*Cervus elaphus* L.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et critères de capacité stationnelle de leurs habitats. *Mammalia*, 40 (3) : 355-376.

- HERRENSCHMIDT V., LEGER F. & TERRIER G., 1986 — Mode d'occupation spatiale des lynx (*Felis lynx* L.) introduits dans le massif vosgien. Premiers résultats. *Gibier Faune Sauvage*, 3 : 67-81.
- HERRENSCHMIDT V. & LEGER F., 1987 — Le lynx (*Lynx lynx* L.), dans le nord-est de la France. La colonisation du massif jurassien français et la réintroduction de l'espèce dans le massif vosgien. Premiers résultats. *Ciconia*, 11 (2) : 131-151.
- JANEAU G., QUERE J.P., SPITZ F. & VINCENT J.P., 1981 — Etude par radiotracking des variations saisonnières de l'étendue du domaine vital de cinq chevreuils (*Capreolus capreolus* L.). *Biology of Behaviour*, 6 : 291-309.
- LEBART L., MORINEAU A. & TABARD N., 1977 — Techniques de la description statistique. Dunod, Paris, 351 pp.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1979 — Ecologie numérique. Vol. 1 : Le traitement multiple des données écologiques, 197 pp.; Vol. 2 : La structure des données écologiques, 247 pp. Ed. Masson, Paris.
- LEONARD P. & MARSOLLIER D., 1987 — Enquête sur la situation du chevreuil à l'automne 1983 dans le Nord-Est du département des Hautes-Alpes. *Bull. mens. O.N.C.*, 111 : 39-43.
- MAIZERET C. & TRAN MANH SUNG D., 1984 — Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage*, 3 : 63-103.
- MAUBLANC M.L., 1986 — Utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu ouvert. *Gibier Faune Sauvage*, 3 : 297-311.
- MAUBLANC M.L., BIDEAU E. & VINCENT J.P., 1985 — Données préliminaires sur la tendance grégaire chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) en milieu ouvert, durant l'automne et l'hiver; comparaison avec le milieu forestier. *Mammalia*, 49 (1) : 3-11.
- OZOGA J.J., 1968 — Variations in microclimate in a conifer swamp deer yard in northern Michigan. *J. Wild. Manage.*, 32 (3) : 574-585.
- PICARD J.F., CABURET A. & OLEFFE P., 1985 — Etude du régime alimentaire automnal et hivernal du cerf (*Cervus elaphus* L.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) par l'analyse des contenus stomacaux. *Proc. XVIIIth Congress of the International Union of Game Biologists*, Brussels, Sept. 17-21 : 439-446.
- ROBIN von K., 1975 — Räumliche Verschiebungen von markierten Rehhen (*Capreolus capreolus* L.) in einem voralpinen Gebiet der Ostschweiz. *Z. Jagdwiss.*, 21 : 145-163.
- SEMPERE A., 1979 — Utilisation et évolution du domaine vital chez le chevreuil mâle européen déterminées par radiotracking. *Biology of Behaviour*, 1 : 75-87.
- SEMPERE A., 1982 — Fonction de reproduction et caractères sexuels secondaires chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) : variations saisonnières et incidences sur l'utilisation du budget temps-espace. Thèse de doctorat. Université François-Rabelais (Tours).
- STAINES B.W., 1974 — A review of factors affecting deer dispersion and their relevance to management. *Mammal Rev.*, 4 (3) : 79-91.
- STAINES W.B. & WELCH D., 1984 — Habitat selection and impact of roe (*Cervus elaphus* L.) and roe (*Capreolus capreolus* L.) deer in Sitka spruce plantation. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 82B : 303-319.
- STRANDGAARD H., 1972 — The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. *Danish. Rev. Game Biol.*, 7 : 1-205.
- STRANDGAARD H., 1978 — Densité des populations et croissance des animaux chez le chevreuil : perspectives nouvelles. *Bull. mens. O.N.C.*, nov. 1978 : 149-160.
- TURNER D.C., 1979 — An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behaviour*, 71 (3-4) : 246-274.
- VINCENT J.P., BIDEAU E. & MAIRE F., 1979 — Vers une nouvelle méthode de recensement du chevreuil. *Bull. mens. O.N.C.*, n° Sp. *Scien. Tech. Déc.* 79 : 207-226.
- VINCENT J.P. & BIDEAU E., 1982 — Note sur la détermination d'un coefficient de visibilité en forêt : application au recensement du chevreuil. *Acta oecol. Oecol. applic.*, 3 (3) : 257-262.
- ZEJDA J., 1978 — Field grouping of roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland region. *Folia zoologica*, 27 (2) : 111-122.