

Gestion

La structure de la population influence-t-elle la reproduction chez le cerf ?

par Sabine Bertouille, Marie-Christine Flamand, Guillaume Tavier, Philippe Moës, Didier Robe



© J-P G.

Dans le massif forestier de Saint-Hubert en Belgique, les profils génétiques des cerfs sont observés afin de pouvoir mettre en évidence les facteurs qui influencent la reproduction de cette espèce.

Le prélèvement par la chasse et les mortalités liées aux infrastructures humaines (accident de roulage, animaux pris dans les clôtures) peuvent influencer la structure de la population sur pied. Les populations de cerfs chassées en Région wallonne, comme dans la plupart des pays européens, comportent trop souvent un déficit en cerfs mâles âgés. Dans le cadre d'une gestion quantitative et qualitative des cerfs mâles, il est intéressant d'essayer de comprendre l'impact de la structure d'âge des mâles sur la dynamique de population ainsi que les conséquences qui en découlent en terme de diversité génétique. Les mécanismes cités dans la littérature par lesquels les mâles peuvent affecter activement la démographie de la population chez les Ongulés sauvages sont résumés ci-dessous.

En général, aucun effet négatif d'un déséquilibre dans la proportion des mâles et femelles adultes n'a été ob-

servé sur le taux de fécondité des femelles, excepté dans les cas d'un déséquilibre extrême où le taux de fécondité des jeunes femelles est affecté (Ginsberg et Milner-Gulland 1994). En effet, un seul mâle est capable de féconder un grand nombre de femelles au cours d'une courte période en élevage : jusqu'à 50 femelles pour 1 cerf mâture et jusqu'à 10 pour 1 jeune cerf (Haigh et Hudson, 1993). Néanmoins, un rapport des sexes biaisé en faveur des femelles est souvent corrélé, dans les populations chassées, avec une structure d'âge des mâles biaisée en faveur des subadultes (Mysterud et al 2002), entraînant une proportion de cerfs subadultes participant à la reproduction, plus élevée (Bonenfant et al. 2004 ; Lorian et al 2000). Différentes études (revue dans Mysterud et al 2002) démontrent que non seulement la présence de mâles peut induire un œstrus chez les femelles, mais également que l'âge des mâles disponibles est un facteur favorisant. Les femelles auraient tendance à préférer se reproduire avec un partenaire mature plutôt qu'un subadulte, quitte à



patienter jusqu'au prochain œstrus (+/-18 jours) (Mysterud et al 2002). De même, la période de reproduction peut s'étendre sur plusieurs cycles œstriens quand la proportion de subadultes dans la population est importante (Crichton 1992 in Laurian et al 2000). Noyes et al 1996 ont montré qu'un rapport des sexes fortement biaisé et un manque de cerfs mâles adultes entraîne un retard et une moins bonne synchronisation des conceptions, d'autant plus importante que les mâles sont jeunes.

Or, dans un environnement rythmé par les saisons, pour une espèce qui a un cycle de reproduction une fois par an, le temps est une contrainte. Attendre un cycle, c'est prendre le risque d'une mise bas plus tardive. Le pic des naissances étant synchronisé avec le développement de la végétation printanière et le pic du niveau de protéine de la végétation, une naissance tardive peut avoir pour conséquence une masse corporelle plus faible en début d'hiver et une probabilité accrue de mortalité lors d'hivers rigoureux. De même, un retard de croissance acquis en début de vie pénalisera tout particulièrement les individus mâles pour lesquels la masse corporelle adulte constitue une qualité importante pour le succès reproducteur. Cependant, Holand et al (2006) ont montré que chez le Renne, les femelles concevant plus tard pouvaient réduire la durée de la gestation de plus ou moins 10 jours, mais que leurs faons avaient un poids plus faible à la naissance (-9,2 %) ainsi qu'en automne (-14,7 %). De plus, si les femelles nées tardivement n'atteignent pas la masse corporelle seuil, nécessaire pour entrer en œstrus à l'automne suivant, elles devront attendre une année supplémentaire avant de se reproduire (Bertouille et de Crombrughe, 2001 ; Solberg et al 2001) ; ce qui diminue d'autant le taux de fécondité de la population. Enfin, une mise bas tardive peut également réduire la fertilité future de la mère (Clutton-Brock, 1983). Par ailleurs, la synchronisation des naissances peut être une stratégie pour réduire le taux de prédation des faons pendant leurs premières semaines de vie.

Par conséquent, la structure de la population, en ayant un effet sur le timing des mises bas, peut induire des effets non négligeables sur la dynamique de la population.

Il a été démontré, par ailleurs, que l'âge et la condition physique des femelles influencent également la date d'ovulation, les femelles plus âgées et en meilleure condition ayant tendance à ovuler plus tôt dans la saison que les plus jeunes et celles ayant une masse corporelle plus faible (Albon al 1986, Mitchell et Lincoln 1973).

Dans les populations avec un rapport des sexes fortement biaisé en faveur des femelles, on observe durant la période de reproduction des harems de grande taille tenus par quelques cerfs dominants, ce qui conduit à une grande variation dans le succès reproducteur individuel des cerfs, quelques mâles seulement étant responsables de la majorité de la descendance (Clutton-

Brock, 1982). Par ailleurs, lorsque le rapport des sexes est mieux équilibré, la compétition entre mâles est plus intense, la demande énergétique nécessaire pour défendre un grand nombre de femelles peut devenir telle qu'elle mette à mal le succès reproducteur lui-même. On observe alors une distribution plus uniforme des femelles dans les harems avec une diminution de la taille des harems couplée à une augmentation de leur nombre, telles qu'observées dans la Réserve Nationale de la Petite Pierre (France) (Bonenfant et al, 2004) ; ceci devrait avoir pour conséquence une diminution de la variance du succès reproducteur, un plus grand nombre de cerfs ayant accès à la reproduction.

La structure de la population aurait donc également des conséquences en terme de diversité génétique de la population.

Nous présentons ici les premiers résultats de l'étude en cours dans laquelle nous investiguons : 1) les taux de fertilité et de fécondité des femelles, 2) la participation des mâles à la reproduction, 3) les dates et l'étalement des naissances ainsi que les effets de l'âge et de la condition physique des femelles et des mâles sur les dates de conceptions.

La première population étudiée est une population comprenant un grand nombre de cerfs mâles âgés, faisant l'objet par ailleurs, d'un suivi intensif par fichage photographique et collecte de mues, si bien qu'on peut considérer que depuis 2006, l'âge de 95 % des cerfs de plus de 5 ans est connu avec précision.

Site d'étude

Cette étude est réalisée sur le secteur 1 (14 000 ha) de l'Unité de Gestion Cynégétique de Saint-Hubert (40 000 ha), situé dans le massif forestier de Saint-Hubert (Belgique). Il est constitué de 33 territoires de chasse et est relativement isolé par de grandes infrastructures routières et ferroviaires (N4, N89 et voie ferrée Bruxelles-Luxembourg) qui limitent les échanges de populations.

Population

La population de cerfs du massif forestier de Saint-Hubert (Nord) est une population en libre parcours, gérée qualitativement depuis plus de 20 ans avec le double objectif de rééquilibrer le rapport des sexes et d'augmenter la proportion de cerfs âgés. Si bien qu'y vit actuellement la population de cerfs comprenant probablement le plus grand nombre d'individus mâles adultes en Région Wallonne ; de 7 à 12 % des cerfs mâles prélevés à la chasse annuellement depuis 2000, ont plus de 9 ans.

Parallèlement à cette évolution de la structure de la population, la taille des harems observés pendant la période de rut a fortement diminué et actuellement, de petits groupes comprenant un cerf accompagné de

quelques femelles et de leur faon sont la norme sur une grande partie du territoire (observations personnelles).

Méthodes

Pendant les saisons de chasse 2005 et 2006, les utérus et ovaires des femelles tirées ont été récoltés.

La grande majorité des mues des cerfs mâles de 4 ans et plus sont récoltées de manière systématique sur l'ensemble du secteur. Grâce à ces mues, on dispose de matériel biologique duquel on va extraire l'ADN nécessaire au génotypage des cerfs mâles.

Pour déterminer si un mâle a fécondé avec succès une femelle, des tests de paternité ont été effectués sur les embryons prélevés dans l'utérus des biches tirées à la chasse. De cette manière, les mères sont identifiées avec certitude. Le profil génétique des candidats pères âgés de 4 ans et plus, et encore en vie, est réalisé à partir d'ADN extrait du tissu osseux des mues. Celui des animaux plus jeunes est effectué à partir de bout d'oreille ou d'un morceau de muscle prélevé sur l'animal tiré pendant la saison de chasse. Pour chaque embryon, le logiciel CERVUS compare le profil génétique de l'embryon avec celui de sa mère et recherche le père le plus probable parmi l'ensemble des candidats pères (Figure 1).

La présence de corps jaune dans les ovaires indique que la biche est entrée en œstrus et qu'elle est sexuellement mature. Elle est alors considérée comme fertile. Le taux de fertilité correspond donc au nombre de femelles fertiles sur le nombre total de femelles analysées.

Le taux de fécondité correspond, lui, au nombre de femelles présentant un embryon ou une vésicule embryonnaire dans l'utérus, sur le nombre total des femelles analysées.

Les dates de conception sont estimées à partir de mesures réalisées sur les embryons et d'équations publiées dans la littérature (REVOL et WILSON 1991). Les dates de mise bas correspondent aux dates de conceptions auxquelles on a ajouté la durée moyenne de gestation (233 jours). Ces dates estimées coïncident généralement bien avec les observations réalisées en forêt au moment des mises bas.

Le tableau 1 reprend le nombre d'utérus et d'embryons prélevés, de candidats pères génotypés et finalement

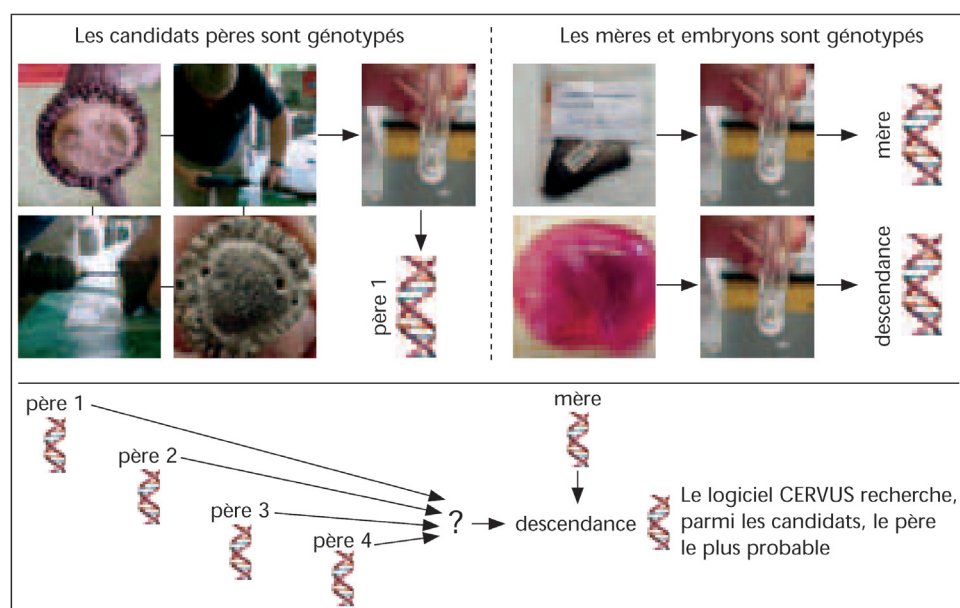


Figure 1 – Test de paternité.

Saison de chasse	Biches tirées	Utérus récoltés	Embryons ou vésicules	Test de paternité	Candidats pères	Pères trouvés
2005	103	64	42	42	188	35
2006	106	68	43	43	120	33

Tableau 1 – Nombre d'utérus et d'embryons prélevés, de candidats pères génotypés et de pères identifiés au cours des saisons de chasse 2005 et 2006.

© Forêt wallonne n°92

de pères identifiés au cours des saisons de chasse 2005-2006 et 2006-2007.

Premiers résultats

Taux de fertilité des biches

L'analyse des corps jaunes révèle que 71 % des femelles de 1 an et 98 % des femelles de 2 ans et plus étaient fertiles en 2005 et 56 % des femelles de 1 an et 96 % des femelles de 2 ans et plus l'étaient en 2006.

Influence de l'âge et de la masse corporelle sur la fertilité des biches

Chez les bichettes (1 an) la probabilité d'être fertile augmente avec la masse corporelle. En dessous de 45 kg, aucune n'était fertile et toutes celles dont la masse corporelle dépassait 60 kg, l'étaient. Quasi toutes les biches de 2 ans et plus sont fertiles année après année (Figure 2).

Taux de fécondité des biches

Il y a un risque de sous-estimation du taux de fécondité, d'une part, parce qu'entre le moment de la conception et le moment où les premières vésicules embryonnaires sont visibles à l'œil nu, il s'écoule quelques semaines et d'autre part, parce qu'une biche n'ayant pas été fécondée au cours d'un premier œstrus peut l'être au cours d'un suivant, et donc être compta-



bilisée comme non gestante, alors qu'elle l'aurait peut-être été plus tard.

Le tableau 2 montre comment, en fonction de la date à partir de laquelle les prélèvements sont comptabilisés, les taux de fécondité calculés évoluent. Il faut noter que bien évidemment, au plus on retarde cette date, au plus le nombre d'échantillons diminue.

Participation des cerfs mâles à la reproduction

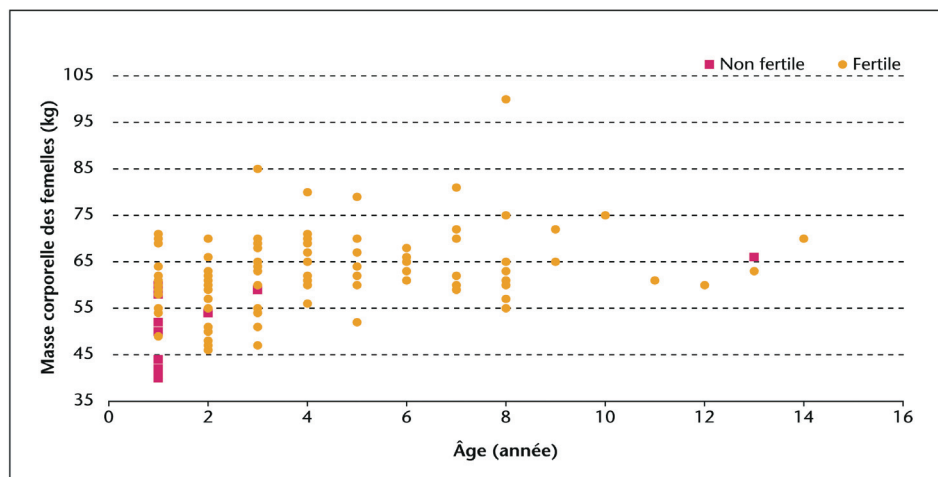
Données comptabilisées à partir du	Nombre total	1 an Nombre fécondes	Proportion fécondes (%)	Nombre total	2 ans et plus Nombre fécondes	Proportion fécondes (%)
1 ^{er} octobre	33	14	42	102	77	75
23 octobre	20	11	55	73	62	85
16 novembre	12	6	50	42	37	88
1 ^{er} décembre	8	5	63	23	21	91

Tableau 2 – Évolution des taux de fécondité calculés en fonction de la date d'échantillonnage.

Tableau 3 – Nom et âge des pères identifiés à partir des embryons récoltés au cours des saisons de chasse 2005 et 2006.

Embryon	2005 Père	Âge	Embryon	2006 Père	Âge
53552E	Bock	7	611247E	Agassi	10
53280E	Boomerang	6	611251E	Agassi	10
53282E	Boomerang	6	611252E	Agassi	10
53290E	Choupette	6	611038E	Assym	8
53319E	Danyel	9	611190E	Commissaire	6
53325E	Danyel	9	611036E	Franck	9
53460E	Derx	9	611130E	Hubert	6
53413E	Désolé	9	611113E	Julos	7
53397E	Drosera	5	611017E	Kenya	7
53475E	FauxSonneur	9	611098E	Keops	5
53476E	FauxSonneur	9	611050E	KingKong	7
53259E	Franck	8	611046E	Kivu	11
53341E	Harpon	6	611020E	Leo	10
53385E	Jipé	6	611188E	LeSonneur	10
53402E	Jipé	6	64047E	LeSonneur	10
53281E	José	4	611103E	Mobistar	7
53339E	Keops	4	611085E	Partage	9
53260E	KingKong	5	611232E	Parus	6
53322E	Lediscret	10	611238E	Parus	6
53353E	LeSonneur	9	611203E	Phil	8
53338E	Lucifer	10	611162E	PigKroll	7
53264E	Muse	11	611042E	Pinto	8
53283E	Nelson	7	611030E	Plie	10
53272E	Orignal	9	611227E	Porcinet	7
53411E	Orignal	9	611072E	Rapha	5
53345E	Partage	9	611191E	Sylvestre	9
53388E	Phil	7	611086E	Thalès	5
53400E	Porcinet	6	611202E	Tif	
53396E	Sato	5	611105E	Tretta	8
53387E	Sauterelle	7	611107E	Tretta	8
53399E	Stephane	12	611109E	Tretta	8
53293E	Trajan	5	611043E	unnamed cast antler	5
53336E	Tretta	7	611028E	Vigneron	10
53414E	Tristan	7			
53296E	Vince	6			

Figure 2 – Influence de l'âge et de la masse corporelle sur la fertilité des biches et bichettes.



© Forêt wallonne n°92

Il est important de rappeler qu'il faut rester très prudent lors de l'interprétation des résultats concernant la participation des cerfs mâles à la reproduction. En effet, le nombre d'embryons récoltés est faible par rapport au nombre total d'embryons qui ont été conçus et le prélèvement des biches dans l'espace ne se fait pas toujours de façon aléatoire. Ces premiers résultats demandent donc à être étoffés et l'étude devra se poursuivre sur plusieurs années mais on peut d'ores et déjà suggérer que la reproduction des mâles ne semble pas être la seule affaire de quelques dominants. En effet, en 2005, 5 mâles sont pères au moins 2 fois, et les 25 autres embryons ont tous des pères différents. En 2006, 2 mâles sont pères 3 fois, 2 mâles sont pères 2 fois et les 23 autres embryons ont des pères différents (Tableaux 3 et 4). Ainsi sur 35 embryons en 2006 et 2007, 30 pères différents ont été identifiés et sur les 33 embryons récoltés en 2006, 27 pères différents ont été identifiés.

L'âge des pères varie de 4 à 12 ans en 2005 et de 5 à 11 ans en 2006. Dans un système où la reproduction ne semble pas restreinte à quelques cerfs dominants, on peut s'attendre à ce que la répartition des pères dans les différentes classes d'âge de cerfs adultes soit liée à la proportion de ces classes d'âge dans la population. Ainsi, si on trouve relativement peu de cerfs de 10 ans et plus parmi les pères de notre échantillon, c'est vraisemblablement parce que depuis 2006, suite au tir quasi-systématique des individus atteignant l'âge de 10 ans, la part de cerfs de 10 ans et plus a fortement diminué et on ne trouve plus de cerfs âgés de plus de 12 ans dans la population.



Date de mise bas et étalement des naissances

Les dates de mise bas estimées ont eu lieu du 27 avril au 31 mai 2006 et du 3 mai au 5 juin 2007 (Figure 3).

Les observations directes en forêt lors d'opérations de marquage de faons nouveau nés ont permis de corroborer les dates de naissance estimées à partir des mesures réalisées sur les embryons. Au total, 7 faons ont été marqués au printemps 2006. Leurs dates de naissance s'échelonnaient du 10 mai au 1^{er} juin. Les marquages de faons nouveau-nés ont commencé le 12 mai. Ce jour-là, 1 faon vigoureux et « enhardi » a été aperçu, faon que nous avons estimé à plus de 10 jours. D'autre part, un faon nouveau né a été observé avec sa mère sur gagnage, un 29 avril. Et, par ailleurs, un faon tacheté, ayant moins de 3 mois et demi et prélevé le 15 octobre, était vraisemblablement né après le 1^{er} juillet.

Les naissances semblent donc s'étaler sur au moins 2 mois. La majorité d'entre elles ont cependant lieu durant le mois de mai. Les mises bas semblent avoir été plus tardives de quelques jours en 2007 par rapport à 2006, les dates médianes étant situées les

Figure 3 – Dates de naissance estimées d'après les mensurations des embryons.

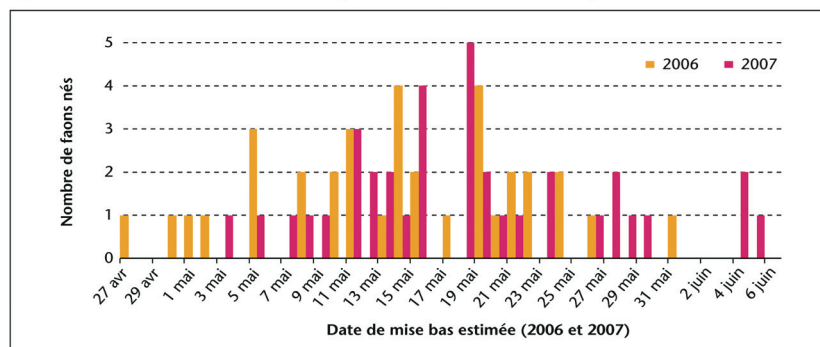
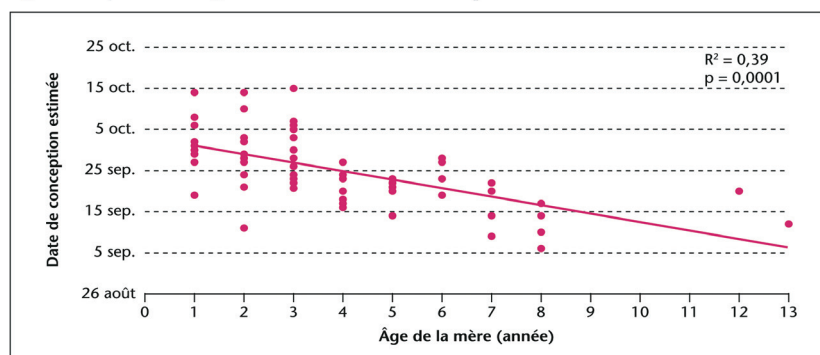


Figure 4 – Influence de l'âge de la mère sur la date de conception estimée.



© Forêt wallonne n°92

14 et 18 mai respectivement. Cependant en 2006 comme en 2007, la moitié des dates de naissances estimées sont regroupées sur une dizaine de jours (2006 : 8 au 20 mai; 2007 : 12 au 23 mai).

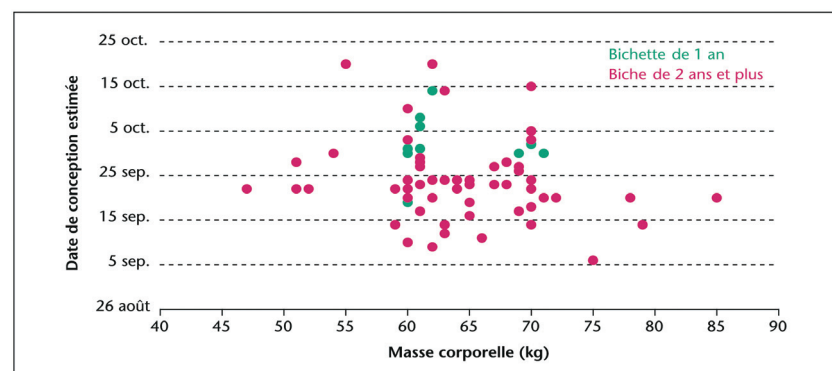


Figure 5 – Influence de la masse corporelle de la mère sur la date de conception estimée.

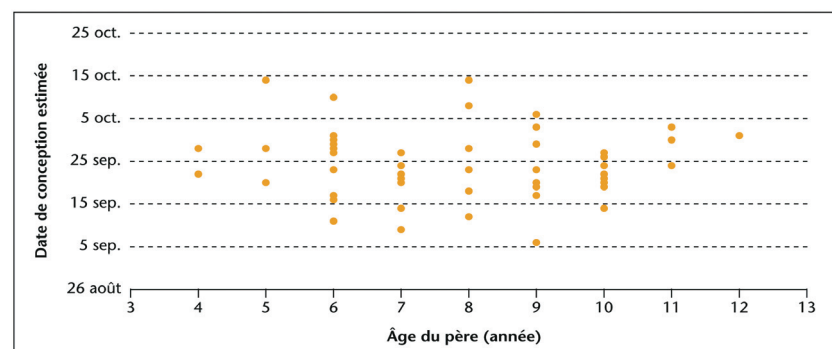


Figure 6 – Influence de l'âge du père sur la date de conception estimée.

Influence de l'âge et de la masse corporelle de la mère sur la date de conception estimée

La date de conception estimée est très significativement plus précoce chez les biches plus âgées ($F = 29,49$, $dl = 1,69$, $p < 0,0001$) suggérant que celles-ci entrent en œstrus les premières (Figure 4).

Il n'apparaît pas dans nos données de relation significative entre la masse corporelle de la mère et la date de conception. Pas pour les biches de 2 ans et plus et, étonnamment, pas non plus pour les bichettes. Cependant d'une part l'échantillon de bichettes est faible ($n = 12$) et d'autre part, la précision avec laquelle les masses corporelles sont rapportées est sans doute perfectible (Figure 5).

Influence de l'âge du père sur la date de conception estimée

L'âge du père ne semble pas avoir d'influence sur la date de conception (figure 6). Nous ne disposons bien sûr pas de toute la descendance engendrée par



un cerf au cours de la saison de reproduction. Néanmoins, il est intéressant de souligner deux cas particuliers. Les cerfs dénommés Tretta et Faux Sonneur se sont reproduits avec des biches plus âgées (13 et 12 ans) les 12 et 20 septembre et, plus tard, avec des biches plus jeunes (de 1 à 3 ans). Le cerf Agassi, quant à lui, s'est reproduit avec des biches de 5, 3 et 2 ans à quelques jours d'intervalle (Tableau 5). Pour essayer de voir si les biches plus âgées qui entrent en œstrus plus tôt se reproduisent préférentiellement avec des cerfs plus âgés, nous avons cherché une relation entre l'âge des mères et celui des pères (Figure 7). À ce stade, notre jeu de données ne permet pas d'établir une quelconque préférence des femelles pour des mâles en fonction de l'âge.

Conclusions

La structure du segment « mâle » de la population aurait tout d'abord un effet sur la possibilité individuelle des mâles à participer à la reproduction, avec une conséquence probable, mais à affiner sur la diversité génétique. Elle agirait également au niveau de la démographie de la population en intervenant, de manière assez subtile, sur la précocité et la synchronisation des naissances. Ce deuxième effet aurait ainsi des conséquences sur le taux de mortalité hivernale des faons d'abord et sur l'accès à la reproduction des femelles juvéniles ensuite.

Nos résultats, bien qu'encore très préliminaires, suggèrent d'ores et déjà que la participation à la reproduction des cerfs mâles de la population étudiée n'est pas

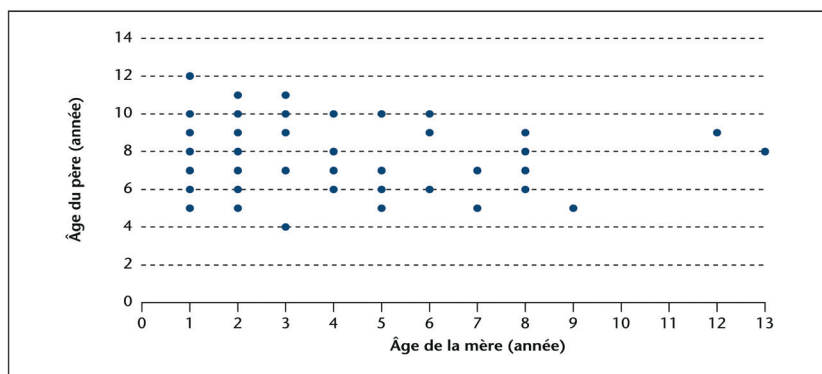


Figure 7 – Relation entre l'âge de la mère et l'âge du père.

restreinte à quelques cerfs dominants. En effet, 84 % des embryons dont le père a été identifié ont un père différent.

Néanmoins, les dates de naissances estimées sont étalées sur une période relativement longue, d'au moins 2 mois mais dont la moitié est concentrée sur une période d'une dizaine de jours.

Au stade actuel de notre étude, il n'est pas encore possible de décortiquer les effets respectifs du taux de participation des mâles à la reproduction et de facteurs intrinsèques comme l'âge et la masse corporelle des femelles et des mâles, sur les dates d'ovulation, de conceptions et de mise bas.

Non seulement cette étude devra se poursuivre encore plusieurs années avant de pouvoir donner lieu à des interprétations réellement fondées, mais il conviendrait idéalement de procéder aux mêmes études sur des populations moins bien équilibrées au niveau de l'âge et du rapport des sexes.

Tableau 4 – Cerfs identifiés comme pères à plusieurs reprises : relation entre la date de conception estimée et l'âge des mères.

Nom du père	Âge du père	Âge de la mère	Date de conception estimée
Agassi	10	5	21/09/06
Agassi	10	3	24/09/06
Agassi	10	2	27/09/06
Tretta	8	13	12/09/06
Tretta	8	1	08/10/06
Tretta	8	2	14/10/06
Boomerang	6	6	23/09/05
Boomerang	6	2	28/09/05
Danyel	9	3	23/09/05
Danyel	9	6	23/09/05
Faux Sonneur	9	12	20/09/05
Faux Sonneur	9	3	03/10/05
Jipé	6	2	11/09/05
Jipé	6	5	23/09/05
Orignal	9	6	19/09/05
Orignal	9	2	29/09/05
Parus	6	4	16/09/06
Parus	6	1	29/09/06
Le Sonneur	10	5	14/09/06
Le Sonneur	10	4	24/09/06

Sabine Bertouille
s.bertouille@mrw.wallonie.be

Marie-Christine Flamand,
marie-christine.flamand@uclouvain.be

Guillaume Tavie
gtavie@hotmail.

Philippe Moës
philippe.moes@skynet.be

Didier Robe,
didier.robe@skynet.be

Nous adressons nos plus vifs remerciements à toutes les personnes qui ont contribué à la collecte des données (titulaires du droit de chasse, agent de la DNF, gardes-chasses, "videurs", ramasseurs de mues...).

