

Utilisation de l'habitat forestier par le cerf (*Cervus elaphus*) dans le massif d'Is-sur-Tille (Côte-d'Or)

Nicolas Morellet, Benoît Guibert, François Klein
et Christian Demolis

L'étude de l'utilisation des ressources par les animaux est fondamentale en écologie, elle permet notamment de mieux comprendre la survie des individus d'une espèce (Manly *et al.*, 1993). La compréhension des relations entre l'animal et son milieu passe par l'identification des ressources nécessaires à l'animal pour subvenir à ses besoins et des conditions d'exploitation de ces ressources. Pour une meilleure gestion des populations de cervidés, il paraît donc indispensable de différencier les facteurs régissant la sélection de l'habitat par le cerf (*Cervus elaphus*).

Hutchinson (1958) a montré les aspects multivariés de la niche écologique. Par analogie, cette notion peut être étendue à l'habitat. Les ruminants disposent dans leur habitat d'un éventail de ressources pour lesquelles un choix peut s'établir (Owen-Smith et Novellie, 1982). Pour étudier l'utilisation de ces ressources par les cervidés, nous avons relevé des indices de fréquentation sur placettes, notamment l'abondance de fumées et la masse abrutie (évaluation de la masse ligneuse consommée). L'abondance de fèces peut-être considérée comme un bon indice d'utilisation relative du milieu (Neff, 1968, Collins et Urness, 1979, 1981, Leopold *et al.*, 1984, Edge et Marcum, 1989), mais de nombreux auteurs ont remis en cause cette méthode, considérant que les animaux défèquent davantage lorsqu'ils sont actifs et notamment lorsqu'ils mangent ou se déplacent. C'est pourquoi, nous proposons la masse de ligneux abrutie, issue de l'inventaire de gagnage (Ballon *et al.*, 1992), comme indice permettant d'apporter des compléments d'information sur l'activité alimentaire. D'autres méthodes telles que

le radiotracking existent, mais elles sont basées sur des suivis individuels et ne peuvent donc que difficilement être extrapolées au niveau de l'ensemble de la population.

Dans la présente étude, nous étudions l'influence de diverses variables de l'habitat sur l'abondance de fumées et la masse abrutie par le cerf en forêt d'Is-sur-Tille (Côte-d'Or), à l'aide d'une régression PLS (*partial least square* - encadré). Ainsi, nous voulons isoler parmi les variables de l'habitat décrites, celles qui agissent sur ces variables biologiques et, dans une certaine mesure, sur l'utilisation du milieu par le cerf.

Matériel et méthodes

■ Site d'étude

La zone d'étude se situe dans le département de la Côte-d'Or, à une vingtaine de kilomètres au nord-ouest de Dijon. Elle couvre environ 5 000 hectares et comprend la forêt domaniale d'Is-sur-Tille et les forêts communales de Francheville, Frenois, Moloy, Vaux-Saules et Vernot. Elle s'intègre dans le massif forestier d'Is-sur-Tille (16 000 hectares de forêt), principalement exploité en taillis sous futaie, et situé sur un plateau calcaire découpé en nombreuses vallées et combes. En ce qui concerne le climat, les précipitations annuelles sont comprises entre 800 et 1 000 mm en moyenne. Le mois le plus froid est le mois de janvier, avec une température moyenne de 1,3°C et les mois les plus chauds sont juillet et août avec des températures moyennes de 17,5°C. Dans ce massif forestier, la population de cerfs élaphe est numériquement très importante, comme en témoignent les plans

Cet article a été publié dans la revue « *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife* » n° 16 de décembre 1996 éditée par l'Office national de la Chasse que nous remercions vivement de son autorisation de reproduction.

Nicolas Morellet
Cemagref
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson
Benoît Guibert
ONF,
Direction technique
et commerciale,
2 av. de St-Mandé,
75570 Paris cedex 12
François Klein
ONC, CNERA
Cervidés, Sanglier,
au Bord du Rhin,
67150 Gerstheim
Christian Demolis
ONF,
14 rue Plançon,
BP 329,
25017 Besançon

Encadré

Qu'est-ce que la régression PLS

La régression PLS est une méthode de régression permettant de considérer un grand nombre de variables explicatives. Lorsque les variables explicatives sont fortement corrélées et/ou sont en grand nombre par rapport aux observations, la régression PLS apparaît comme une alternative à la régression multiple classique. La régression PLS permet d'élaborer un modèle (équation linéaire) comportant l'ensemble des variables explicatives. Cette méthode, contrairement à la régression pas à pas, ne consiste pas en l'élimination de variables.

Pour une approche détaillée de la régression PLS, nous vous invitons à consulter Tenenhaus *et al.*, (1995). Dans le cas de la régression de première génération, c'est-à-dire lorsqu'il n'y a qu'une seule variable à expliquer, la méthode consiste à chercher une combinaison des variables explicatives qui maximise la covariance avec la variable dépendante Y (Chessel, comm pers). Cette combinaison sert pour prédire Y par régression simple. Ensuite, on réitère cette opération avec les résidus, c'est-à-dire avec la part résiduelle de la variable dépendante et des variables explicatives (on retire la prévision de la variable dépendante et la combinaison prédictive des variables explicatives). On réalise ainsi un compromis entre la régression multiple de Y sur $X_1 \dots, X_m$ et l'analyse en composantes principales des $X_1 \dots, X_m$ (Tenenhaus *et al.*, 1995).

de chasse passés réalisés variant de deux à six cerfs aux 100 ha entre 1986-1987 et 1992-1993.

■ Recueil des données

Cette étude a été effectuée juste avant le débournement de la végétation, ce qui donne une image de la situation en fin d'hiver. Les relevés de terrain ont été réalisés du 2 février au 25 mars 1993 (voir Proudhon *et al.*, 1995). Six types de peuplements forestiers ont été échantillonnés :

- taillis sous futaie dont la dernière coupe date de moins de 10 ans (TSF<10) (33 placettes) ;
- taillis sous futaie dont la dernière coupe date de 10 à 20 ans (TSF 10-20) (33 placettes) ;
- taillis sous futaie dont la dernière coupe date de plus de 20 ans (TSF>20) (56 placettes) ;
- futaie de hêtre (FH) ou taillis vieilli dont la réserve est riche en hêtres et s'apparentant à de la futaie de hêtre (22 placettes) ;
- futaie sur souche de hêtre (FHrg), dans laquelle des opérations de régénérations naturelles de hê-

tre ont été entreprises. Elle se situe entre la coupe d'ensemencement et la coupe définitive (32 placettes) ;

– régénération (Rg) ou plantation de hêtre au stade fourré ou gaulis (17 placettes).

Dans chaque type de peuplement forestier, des placettes circulaires de 10 m de rayon ont été inventoriées. Le nombre de placettes affecté à chaque peuplement a été calculé proportionnellement à sa surface (193 au total sur ce massif de 5 000 ha). Cette règle n'a pas été suivie pour les types de peuplements forestiers peu représentés, où le nombre de placettes a été majoré, au détriment du type le plus abondant (taillis sous futaie de plus de 20 ans). Les placettes ont été positionnées à l'aide de grilles à mailles carrées, de taille variable suivant le taux d'échantillonnage, de sorte que nous avons réalisé un compromis entre échantillonnage stratifié et échantillonnage aléatoire systématique (mailles de 800 m de côté pour le TSF>20, 400 m de côté pour les TSF<10 et TSF 10-20 et de 200 m de côté pour les FH, FHrg et Rg).

Sur chacune de ces placettes, des variables de l'habitat et des indices de fréquentation ont été évalués. Les recouvrements de la futaie, du taillis, du sous-étage, de la régénération et des morts-bois ont été quantifiés à l'aide de six classes (recouvrement < 1 %, de 1 à 5 %, de 5 à 20 %, de 20 à 50 %, de 50 à 75 %, > 75 %) dans cinq strates de hauteur (strate 5 : moins de 1 m, strate 4 : de 1 à 2 m, strate 3 : de 2 à 4 m, strate 2 : de 4 m à 2/3 Ho (hauteur dominante du peuplement) et strate 1 : de 2/3 Ho à Ho (Proudhon *et al.*, 1995). Ainsi, nous avons pu déterminer le nombre de strates de hauteur présentes (parmi les 5 décrites) dans chacune des placettes de 10 m de rayon. Chaque placette a été dotée d'une note d'homogénéité (note subjective de 1 à 3, d'homogène à hétérogène), qui nous informe sur la cohérence de la placette par rapport au type de peuplement dont elle est issue.

Dans trois zones imbriquées (dans un rayon de 100 m, de 100 à 200 m et de 200 à 400 m autour de la placette), nous avons compté le nombre de types de peuplements, tels qu'ils ont été définis précédemment. Nous avons également déterminé la surface de cultures agricoles (pour en tirer le pourcentage de cultures agricoles) et la longueur totale de routes et de chemins forestiers dans chacune de ces zones circulaires. Parmi les variables du milieu, nous n'avons conservé que celles suffi-

Utilisation de l'habitat forestier par le cerf (*cervus elaphus*) dans le massif d'Is-sur-Tille (Côte-d'Or)

Tableau I. – Liste des variables d'habitat décrites sur les 193 placettes du massif d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993, avec leur unité, la surface prise en compte pour un rayon donné et, le cas échéant, la hauteur de la végétation (source : Proudhon *et al.*, 1995), pour l'étude de la fréquentation et de l'alimentation du cerf, *Cervus elaphus*. ▼

Variable	Unité	Surface considérée	Strates					
			1	2	3	4	5	
Distance à la lisière la plus proche	hm	variable						
Distance à la culture de colza la plus proche	hm	variable						
Distance à la culture de céréales d'hiver la plus proche	hm	variable						
Distance au village le plus proche	hm	variable						
Distance à l'habitation la plus proche	hm	variable						
Nombre de types de peuplement	de 1 à 7	r_1, r_2, r_3 (d)						
Longueur de route forestière	dam	r_3						
Longueur de chemin forestier	dam	r_1, r_2, r_3						
Pourcentage de cultures agricoles	pourcentage	r_3						
Recouvrement de la futaie (diamètre > à 17,5 cm)	classe de 1 à 6 (a)	10 m	X					
Recouvrement du taillis (diamètre entre 2,5 et 17,5 cm)	classe de 1 à 6	10 m	X	X				
Recouvrement du sous-étage (diamètre < à 2,5 cm)	classe de 1 à 6	10 m			X	X	X	
Recouvrement du mort-bois	classe de 1 à 6	10 m			X	X	X	
Recouvrement de la régénération	classe de 1 à 6	10 m					X	
Pente	degré	10 m						
Nombre de strates	de 0 à 5	10 m						
Pénétrabilité (de pénétrable à impénétrable)	classe de 1 à 5	10 m						
Visibilité moyenne (c)	m	variable						
Homogénéité (de homogène à hétérogène)	classe de 1 à 3	10 m						
Nombre de tiges de futaie	tiges/ha	10 m						
Nombre de tiges de petit bois	tiges/ha	10 m						
Nombre de tiges de bois moyen	tiges/ha	10 m						
Nombre de tiges de gros bois	tiges/ha	10 m						
Pourcentage de hêtres (<i>Fagus sylvatica</i> , diamètre > à 20cm)	pourcentage	10 m						
Pourcentage de chênes (<i>Quercus</i> sp., diamètre > à 20 cm)	pourcentage	10 m						
Pourcentage de fruitiers (diamètre > à 20 cm)	pourcentage	10 m						
Pourcentage de feuillus divers (diamètre > à 20 cm)	pourcentage	10 m						
Recouvrement des espèces végétales de moins de 1,80 m	classe de 1 à 7 (b)	3,6 m						
Recouvrement du sol nu	classe de 1 à 7	3,6 m						
Potentialités alimentaires (Ballon <i>et al.</i> , 1992)	sans unité	3,6 m						

(a) (1) recouvrement < 1%, (2) de 1 à 5%, (3) de 5 à 20%, (4) de 20 à 50%, (5) de 50 à 75%, (6) > 75%.

(b) (1) recouvrement nul, (2) recouvrement < 1%, (3) de 1 à 5%, (4) de 5 à 20%, (5) de 20 à 50%, (6) de 50 à 75%, (7) > 75%.

(c) la visibilité moyenne est obtenue à partir de 4 mesures obtenues à l'aide d'un cadre carré, d'arête 1 m, découpé en 16 carreaux de surfaces égales, placé à 30 cm au-dessus du sol, au centre de la placette; elle a été définie comme la distance maximale à laquelle, huit carreaux au moins sont aperçus par l'observateur. La mesure a été réalisée dans quatre directions; celle où la distance a été jugée maximale par l'observateur, la direction opposée, et les deux directions perpendiculaires.

(d) r_1 : rayon < 100 m, r_2 : de 100 à 200 m, r_3 : de 200 à 400 m.

samment représentées (fréquence d'apparition, sur l'ensemble des placettes, supérieure à 10 %) et non redondantes, soit 65 variables (tableau 1, avec la liste exhaustive des variables).

Comme indice de fréquentation du milieu par le cerf, nous avons retenu l'abondance de tas de fumées, et comme indice de consommation de ligneux, la masse abroutie. Les fumées ont été recherchées en sillonnant méticuleusement toute la placette de 10 m de rayon. Pour obtenir la masse abroutie, un inventaire de gagnage (Ballon *et al.*, 1992) a été réalisé. Pour chaque espèce ligneuse vivante, présente à une hauteur inférieure à 1,80 m (hauteur maximale accessible par le cerf), on a évalué ses taux de recouvrement et d'abroutis-

sement. La masse abroutie correspond à la somme des produits des taux de recouvrement et d'abroutissement des espèces ligneuses et semi-ligneuses présentes sur la placette. Elle renseigne donc sur la quantité de végétal ligneux prélevée sur chaque placette (elle n'a pas réellement d'unité).

■ Analyse des données

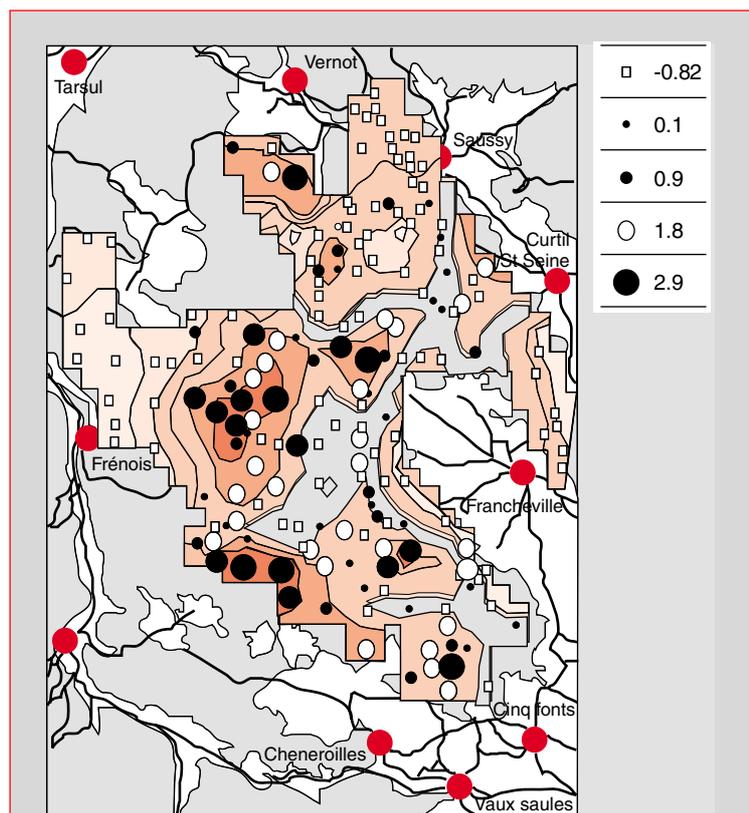
L'objectif de ce travail étant d'estimer l'importance de chacune des variables du milieu pour rendre compte de la fréquentation des peuplements forestiers et de la consommation de ligneux par les cervidés, nous avons utilisé la régression *partial least square* (PLS) ou régression partiellement aux moindres carrés (Hoskuldsson, 1988 ; Tenenhaus *et al.*, 1995). La régression PLS possède la particularité d'autoriser des régressions avec de nombreuses variables. Elle a été réalisée avec la presque totalité des variables du milieu pour l'abondance de fumées, et seulement une partie pour la masse abroutie. En effet, il n'est pas possible de conserver le taux de recouvrement des espèces ligneuses et la potentialité alimentaire qui interviennent directement dans le calcul de la masse abroutie. Nous n'avons pas non plus utilisé l'abondance de fumées comme variable explicative de la masse abroutie, car le cerf peut rechercher certaines placettes pour d'autres raisons que l'alimentation, telles que le repos. De toutes façons, la présence de fumées ne renseigne que sur la présence de l'animal et pas sur l'activité exercée sur la placette. Or, si nous observons un abroutissement dans un milieu, on sait alors que les animaux ont occupé ce milieu à un instant donné et l'abondance de fumées n'apporte donc rien de plus.

L'ensemble des traitements statistiques et des représentations graphiques a été réalisé grâce au logiciel ADE.4 (Thioulouse *et al.*, 1995) et les variables cartographiées ont été normées.

Résultats

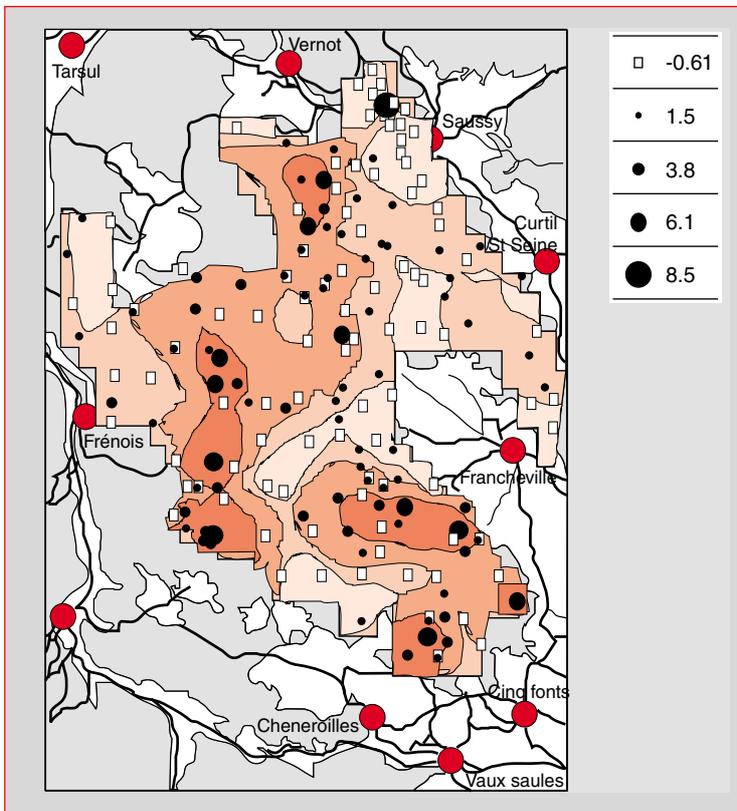
■ Influence de l'activité humaine sur l'abondance de fumées et la masse abroutie

L'abondance de fumées et la masse abroutie sur chacune des placettes (figures 1 et 2) montrent que certaines parties du secteur sont délaissées. Il y a un certain gradient dans la répartition des fumées, mais également des taches de plus forte abondance. Dans la partie nord-est d'une part, et dans



▲ Figure 1. – Courbes de niveau de l'abondance de fumées de cerfs *Cervus elaphus*, avec leur importance (norme du nombre de tas de fumées de cerfs par placette) sur 193 placettes circulaires de 10 m de rayon dans le secteur d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993. La variable « fumée » est transformée : $Y = \text{norme}(\log(\text{nombre de fumées par placette} + 1))$, le logarithme « écrase » les différences et linéarise la variable, et le fait de normer améliore la lisibilité de la carte. Trait noir fin = limite de l'aire d'étude.

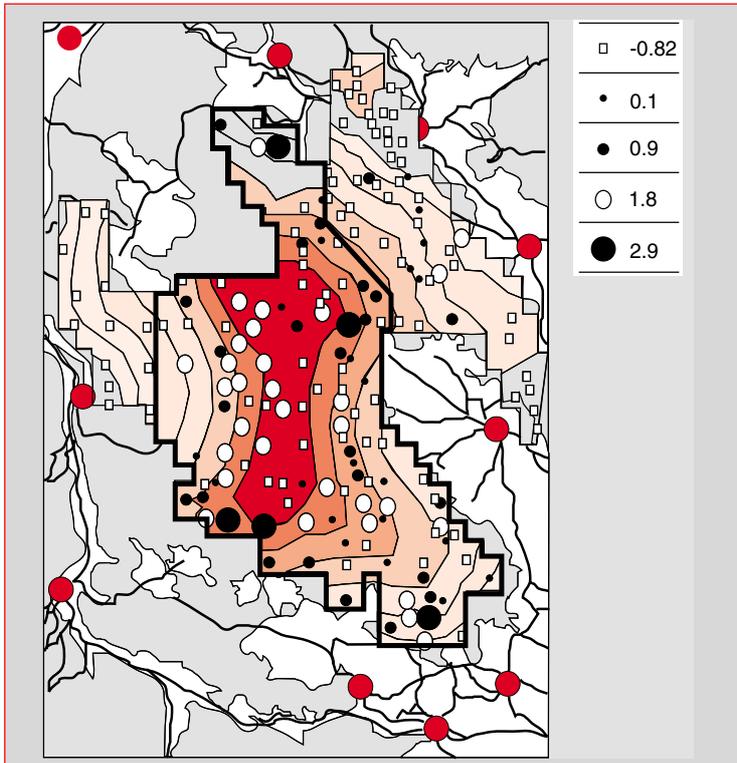
Figure 2. – Courbes de niveau de la masse abrutie par le cerf, *Cervus elaphus*, avec la valeur normée (somme des produits du recouvrement et de la consommation des espèces ligneuses par placette - sans unité - sur 193 placettes circulaires de 10 m de rayon dans le secteur d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993. Trait noir fin = limite de l'aire d'étude. ▶



la partie ouest d'autre part, la forêt apparaît pratiquement inoccupée. Or ce sont les parties les plus proches des plus gros villages (figure 3). Les fumées semblent donc localisées à une certaine distance des villages sauf, pour la partie sud. Tout se passe comme si le cerf évitait la proximité des gros villages et des grandes routes. En fait, les trois villages présents dans la partie sud sont des petits hameaux, ayant sans doute une incidence moindre vis-à-vis du cerf.

Pour la régression PLS, nous n'avons conservé que les placettes situées dans la partie centrale (environ 3 400 ha) et dans le sud du graphique (figure 3) afin d'analyser les facteurs autres que la distance aux villages, soit 127 placettes au lieu de 193, et 62 variables, dont la masse abrutie, au lieu de 65 (suppression de trois espèces en raison d'une réduction de la fréquence d'apparition). En procédant de cette manière, nous nous sommes affranchis du problème lié à la présence de gradient dans les données. Par contre, on conserve toujours une forte structure spatiale dans les données, donc une forte autocorrélation positive entre placettes voisines. Comme les corrélations positives engendrent une sous-estimation de la variance des estimateurs, c'est-à-dire un rejet trop fréquent de l'hypothèse nulle, nous avons retenu le seuil de 1 % pour seuil de signification des tests.

Figure 3. – Courbes de niveau de la distance au village (m) le plus proche avec la valeur, sur chacune des 193 placettes circulaires de 10 m de rayon, de l'abondance de fumées (nombre de fumées par placette) dans le secteur d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993. La variable « fumée » est transformée : $Y = \text{norme}(\log(\text{nombre de fumées par placette} + 1))$, le logarithme « écrase » les différences et linéarise la variable, et le fait de normer améliore la lisibilité de la carte. Trait noir fin = limite de l'aire d'étude. Trait noir épais = aire utilisée pour la régression PLS. ▶



■ Prédiction de l'abondance de fumées

Le nombre de tas de fumées de cerfs varie de 0 à 14 par placette. La régression PLS entre la variable «norme (log fumées + 1)» et les 62 variables normées du milieu est significative (P=0,008 pour 1 000 permutations). Le modèle permet d'expliquer 28,6 % de la variabilité totale (R²=0,286). D'après les coefficients PLS figurant dans le tableau 2, huit variables participent le plus dans l'analyse (coefficients supérieurs à 0,05) : le nombre de peuplements entre 100 et 200 m de la placette, entre 200 et 400 m, les chemins forestiers entre 200 et 400 m, le sous-étage et le mort-bois en strate cinq (hauteurs inférieures à 1 m), la masse abrutie,

le recouvrement de l'aubépine, *Crataegus* sp, et du chêne, *Quercus* sp. La régression PLS de ces huit variables explicatives sur l'abondance de fumées est significative (P=0,0001 pour 1 000 permutations).

L'abondance de fumées est ainsi inversement corrélée au nombre de peuplements forestiers présents dans un rayon de 100 à 400 m autour de la placette. Dans un rayon de 100 m, le coefficient PLS prend une valeur moindre, sans doute en raison d'une surface concernée également moindre. Les animaux sont également sensibles à la diversité des types de peuplements environnants, évitant les zones avec de nombreux types de peuplements forestiers. Dans un rayon de 200 à 400 m, les

Tableau 2. – Valeurs des coefficients de la régression PLS entre les 62 variables explicatives et l'abondance de fumées de cerf, *Cervus elaphus*, sur le secteur d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993 (en gras figurent les variables qui participent le plus à l'analyse), sur 127 placettes circulaires de 10 m de rayon. Méthode de régression *partial least square*, de Hoskuldsson (1988).

Variable	Coefficient PLS	Variable	Coefficient PLS
Pente	-0,026	Sous étage 5	0,055
Nombre de strates	-0,020	Mort-bois 3	0,001
Pénétrabilité	0,013	Mort-bois 4	-0,001
Visibilité	0,031	Mort-bois 5	0,055
Homogénéité	0,023	Régénération 5	-0,003
Distance à la lisière	-0,029	Érable champêtre (<i>Acer campestre</i>)	0,013
Distance aux céréales	-0,024	Charme commun (<i>Carpinus betulus</i>)	0,034
Distance au colza	-0,020	Noisetier (<i>Corylus avellana</i>)	0,032
Distance à l'habitation	-0,038	Aubépine (<i>Crataegus</i> sp.)	0,057
Distance au village	-0,007	Hêtre (<i>Fagus sylvatica</i>)	-0,012
Nombre de tiges/ha	-0,024	Frêne commun (<i>Fraxinus excelsior</i>)	0,036
Nombre de petit bois/ha	-0,031	Chêne (<i>Quercus</i> sp.)	0,054
Nombre de bois moyen/ha	-0,012	Sorbier blanc (<i>Sorbus aria</i>)	0,006
Nombre de gros bois /ha	-0,018	Alisier torminale (<i>Sorbus torminalis</i>)	0,043
% de hêtres (<i>Fagus sylvatica</i>)	-0,027	Cornouiller mâle (<i>Cornus mas</i>)	0,007
% de chênes (<i>Quercus</i> sp.)	0,035	Cornouiller sanguin (<i>Cornus sanguinea</i>)	0,023
% de fruitiers	0,010	Lierre (<i>Hedera helix</i>)	-0,011
% de divers	-0,006	Troène (<i>Ligustrum vulgare</i>)	-0,010
Nombre de peuplement (r ₁)	-0,030	Groseiller des Alpes (<i>Ribes alpinum</i>)	-0,035
Nombre de peuplement (r₂)	-0,053	Rosier (<i>Rosa</i> sp.)	0,024
Nombre de peuplement (r₃)	-0,052	Ronce (<i>Rubus fruticosus</i>)	0,028
Route forestière (r ₃)	-0,033	Brachypode des bois (<i>Brachypodium sylvaticum</i>)	0,032
Chemins forestiers (r ₁)	-0,023	Fétuque à feuilles de deux sortes (<i>Festuca heterophylla</i>)	0,031
Chemins forestiers (r ₂)	0,021	Carex (<i>Carex</i> sp.)	0,010
Chemins forestiers (r₃)	0,056	Sol nu	-0,027
% de cultures agricoles (r ₃)	0,013	Mousses	0,007
Futaie	-0,002	Seslerie (<i>Sesleria</i> sp.)	0,014
Taillis 1	-0,010	Euphorbe (<i>Euphorbia</i> sp.)	0,015
Taillis 2	-0,036	Potentille (<i>Potentilla</i> sp.)	0,024
Sous étage 3	0,000	Potentialité alimentaire	0,044
sous étage 4	0,014	Masse abrutie	0,085

chemins sont favorables. L'abondance de fumées est également liée à la présence du sous-étage et du mort-bois en strate cinq. Enfin, l'abondance de fumées est corrélée à la masse abrutie, à la présence de l'aubépine à celle et du chêne.

■ Prédiction de la masse abrutie

La régression PLS effectuée entre la variable masse abrutie (normée) et les 36 variables du milieu (normées), toujours pour la partie centrale du secteur est très significative ($P < 0,0001$ pour 1 000 permutations), le modèle expliquant 36,6 % de l'inertie totale ($R^2 = 0,366$). Au vu des coefficients PLS supérieurs à 0,1 (tableau 3), sept variables semblent pouvoir être distinguées (le nombre de strates, l'homogénéité, la distance au village, le taillis en strates un et deux, le sous-étage et le mort-bois en strate cinq). La régression PLS de ces sept variables explicatives sur la masse abrutie est significative ($P = 0,0001$ pour 1 000 permutations).

Les recouvrements des taillis un et deux (hauteurs supérieures à 4 m) sont corrélés négativement à la consommation, tandis que ceux du sous-étage cinq et du mort-bois cinq le sont positivement. Ce dernier résultat a déjà été trouvé pour l'abondance de fumées. Nous avons également une corrélation négative avec le nombre de strates du peuplement forestier. Les animaux recherchent les milieux ri-

ches en strates basses, en particulier le sous-étage et le mort-bois en strate cinq et évitent les taillis. L'hétérogénéité du peuplement forestier semble également jouer un rôle important. Plus le peuplement est hétérogène, plus il apparaît intéressant du point de vue alimentaire. Enfin, nous obtenons une corrélation négative avec la distance au village : plus la distance au village est grande, moins le milieu semble exploité. Or, nous avons provoqué cette corrélation en conservant dans l'analyse parmi les placettes proches des villages seulement celles exploitées par le cerf (figure 2). Il ne faut donc pas accorder trop d'importance à ce résultat.

Discussion

■ Considérations méthodologiques

L'image de la répartition spatiale des fumées obtenue à la suite de notre échantillonnage par placettes est déformée. En effet, la collecte de données a été réalisée sur une longue période, si bien qu'entre la première observation et la dernière, les animaux ont probablement pu modifier leur occupation du milieu. Pour pallier à ce genre d'inconvénient, il aurait fallu d'abord décrire le milieu et positionner les placettes, puis, dans un second temps, relever l'abondance des fumées sur cha-

Variable	Coefficient PLS	Variable	Coefficient PLS
Pente	-0,009	Nombre de peuplement (r_1)	-0,047
Nombre de strates	-0,121	Nombre de peuplement (r_2)	-0,068
Pénétrabilité	0,030	Nombre de peuplement (r_3)	-0,068
Visibilité	0,078	Route forestière (r_3)	0,012
Homogénéité	0,133	Chemins forestiers (r_1)	0,045
Distance à la lisière	-0,001	Chemins forestiers (r_2)	0,063
Distance aux céréales	-0,006	Chemins forestiers (r_3)	0,051
Distance au colza	-0,021	% de cultures agricoles (r_3)	-0,054
Distance à l'habitation	-0,100	Futaie	-0,049
Distance au village	-0,015	Taillis 1	-0,118
Nombre de tiges/ha	-0,030	Taillis 2	-0,160
Nombre de petit bois/ha	-0,001	Sous étage 3	0,051
Nombre de bois moyen/ha	-0,013	Sous étage 4	0,074
Nombre de gros bois /ha	-0,064	Sous étage 5	0,112
% de hêtres (<i>Fagus sylvatica</i>)	-0,025	Mort-bois 3	-0,066
% de chênes (<i>Quercus</i> sp.)	0,009	Mort-bois 4	-0,022
% de fruitiers	0,014	Mort-bois 5	0,147
% de divers	-0,020	Régénération 5	0,015

◀ Tableau 3. – Valeurs des coefficients de la régression PLS entre les 36 variables explicatives du milieu et la masse abrutie par le cerf, *Cervus elaphus*, sur le secteur d'Is-sur-Tille (Côte d'Or) en février-mars 1993 (en gras figurent les variables qui participent le plus à l'analyse), sur 127 placettes circulaires de 10 m de rayon. Méthode de régression *partial least square* de Hoskuldsson (1988).

cune d'entre elles. La prise de données concernant les fumées doit être la plus rapide possible pour obtenir l'image la plus précise à un instant donné.

La sélectivité du cerf pour son habitat repose sur des processus complexes. Dans cette étude, nous n'avons pas une liste exhaustive des variables susceptibles d'influencer l'occupation du milieu par le cerf. Staines (1976) a montré en Écosse l'importance du vent glacial et de la température sur l'utilisation spatiale du milieu par le cerf. Il n'est donc pas surprenant que nous obtenions des modèles explicatifs qui n'expliquent au mieux qu'environ 37 % de la variabilité.

■ *Utilisation du milieu par le cerf*

Le cerf semble n'occuper que certaines parties du massif forestier d'Is-sur-Tille. Ce massif est encadré par des villages, des routes et des champs qui délimitent la forêt. Il faut noter que la structure globale du paysage dépend de tout un ensemble de facteurs. Il est donc difficile de déterminer celui qui est le plus important. Armleder *et al.*, (1994), affirment que l'animal ne choisit pas son habitat en fonction de variables indépendamment les unes des autres, mais plutôt en fonction d'une combinaison de variables, qui produit un habitat.

Le cerf paraît être gêné par la présence de gros villages et de routes importantes. Ceci a déjà été mis en évidence pour le wapiti, *Cervus canadensis*. En effet, Hayden-Wing (1979) a montré que l'occupation du milieu par le wapiti dépendait de l'activité humaine, et Morgantini et Hudson (1979) ont expliqué que la sélection de l'habitat par le wapiti était fortement reliée à l'heure du jour et à la proximité de routes. Par contre, à Is-sur-Tille, la présence des chemins forestiers serait attractive entre 200 et 400 m autour de la zone occupée. Or les chemins forestiers sont souvent en fond de vallée, et cette distance correspond souvent au sommet des versants avoisinants, ce qui confirmerait l'attrait du cerf pour les flancs de colline et les points culminants, lui offrant un bon champ de vision (Staines, 1977).

L'abondance de fumées renseigne sur le temps passé à différentes occupations, et notamment à s'alimenter, sur chacune des placettes (Collins et Urness, 1981). Ainsi, l'abondance de fumées dépend en partie de la masse abrutie. La première nous informe sur l'occupation du milieu cumulée sur une

période variable. La seconde représente une image synthétique de la consommation exercée sur les espèces ligneuses pendant toute la période hivernale et automnale.

La prédiction de l'abondance de fumées peut assez bien être faite par le taux de recouvrement du sol par l'aubépine et le chêne. L'aubépine, tout comme le chêne, font partie des espèces bien consommées en période hivernale et offrent une certaine protection latérale pour les animaux. Mais le cerf choisit probablement son milieu sur des bases alimentaires qui n'ont été que partiellement prises en compte dans cette analyse. En effet, l'inventaire de gagnage n'a été réalisé que sur les espèces ligneuses et juste avant le débourrement de la végétation. Or, le cerf s'alimente également beaucoup en périphérie du massif forestier, notamment dans les cultures agricoles avoisinantes.

Parmi l'ensemble des strates décrites, les strates basses (inférieures à 1 m) semblent influencer positivement le choix du cerf. L'abondance de fumées comme la masse abrutie montrent que le cerf les utilise préférentiellement. Le cerf peut rechercher ce type d'habitat pour différentes raisons. Il peut lui permettre de se cacher, mais également de se procurer des ressources alimentaires. Par contre, les taillis de plus de quatre mètres seraient moins fréquentés par le cerf. Lorsque la canopée est bien développée, il parvient peu de lumière au sol susceptible de favoriser la végétation et, par conséquent, peu de ressources alimentaires sont disponibles à ce niveau. Ces résultats sont en accord avec ceux d'Irwin et Peek (1983) sur le wapiti, et ceux de Staines et Welch (1984) sur le cerf en Écosse, qui montrent que les animaux préfèrent les jeunes stades des successions écologiques.

Le cerf aurait donc tendance à fuir les zones riches en types de peuplement forestier. Il va donc rechercher les parcelles suffisamment étendues et éviter leur périphérie. Nous parlons bien de diversité du milieu en types de peuplement et non de diversité du milieu en espèces végétales. Pendant cette époque de l'année, les ouvriers forestiers travaillant dans les parcelles forestières pourraient gêner le cerf, il se réfugierait au centre de certains types de peuplement. De plus, nous pouvons également supposer que le cerf recherche des types de peuplement d'une taille suffisante pour satisfaire ses besoins. Cependant, la masse

abrutie est influencée par l'hétérogénéité de la placette par rapport au type de peuplement environnant. Le cerf semblerait rechercher les placettes plus hétérogènes, dans un type de peuplement donné, pour s'alimenter. Les placettes offriraient davantage de ressources alimentaires. □

Remerciements

Nous tenons à remercier D. Chessel pour son aide et ses précieux conseils en analyse de données. Nous re-

mercions J. Thioulouse, S. Champely et G. Yoccoz pour les discussions enrichissantes. Nous remercions A. Pavé et J.-M. Gaillard pour leurs critiques constructives et pour avoir corrigé et amélioré les différentes versions de cet article.

Le logiciel de traitement de données ADE-4 (Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales), est un logiciel scientifique disponible sur Internet à l'adresse suivante : <http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE-4.html>

Résumé

L'influence de l'habitat sur la fréquentation du milieu et la consommation de ligneux par le cerf *Cervus elaphus*, en forêt d'Is-sur-Tille (Côte-d'Or), a été étudiée à l'aide d'une régression PLS (partial least square) avec comme variables indépendantes l'abondance de fumées (indice de fréquentation du milieu) et la masse abrutie de ligneux (indice de la consommation ligneuse), et comme variables explicatives respectivement 62 et 36 variables descriptives de l'habitat. L'abondance de fumées et la masse abrutie de ligneux ont été mesurées du 2 février au 25 mars 1993 sur 193 placettes circulaires de 10 m de rayon réparties dans six types de peuplements forestiers. Les résultats semblent indiquer que le cerf est sensible à la structure globale du paysage et notamment aux facteurs anthropiques. Il a tendance à n'occuper qu'une certaine partie de la forêt suffisamment distante des villages et des routes. Dans l'espace utilisé, le cerf est susceptible d'exercer une certaine sélectivité à l'égard des différentes composantes du milieu. Son choix s'établit en partie sur des bases alimentaires : il occupe préférentiellement les milieux riches en strates basses (inférieures à 1 m) et tend à fuir les zones présentant de nombreux types de peuplements forestiers. Nous avons trouvé une relation positive entre l'abondance de fumées sur la placette et la présence de chemins forestiers à une distance de 200 à 400 m autour de la placette. Nous supposons que cette relation reflète l'attrait du cerf pour les points culminants qui offrent une bonne visibilité. En effet, les chemins forestiers sont fréquemment en fond de vallée et la distance de 200 à 400 m correspond souvent au sommet des versants avoisinants.

Abstract

The influence of habitat on a locality's frequentation rate and the consumption of woody plants by red deer (*Cervus elaphus*) has been studied in the Is-sur-Tille forest (Côte d'Or), using PLS (partial least squares) regression; the independent variables are the abundance of pellets (an index of the rate at which a locality is frequented) and the browsed mass of woody plants (an index of the consumption of woody plant material), and the causal variables are 62 and 36 variables (respectively) describing the habitat. The abundance of pellets and the browsed mass of woody plant material were measured from the 2nd of February to the 25th of March 1993 on 193 circular experimental plots, radius 10 metres, distributed over six types of forest plantations. The results seem to indicate that the deer are sensitive to the overall structure of the countryside and particularly to anthropic factors. They tend to occupy only certain parts of the forest sufficiently remote from villages and roads. Within the space used, the deer are likely to be selective to a certain degree with regard to different components of the environment. Their choice is in part based on food-related criteria: they prefer to occupy areas rich in lower layers (below 1 metre) and tend to avoid areas with many types of forest plantations. We have found a positive link between the abundance of pellets on the experimental plot and the presence of forestry tracks at a distance of 200 to 400 metres around the experimental plot. We assume that this relationship reflects the appeal of the deer for peaks which represent good vantage points. The forestry tracks are often at the bottom of the valley and the distance of 200 to 400 metres often corresponds to the summit of adjacent slopes.

Bibliographie

- ARMLEDER, H.-M., WATERHOUSE, M.-J., KEISKER, D.-G., DAWSON, R.-J., 1994. Winter habitat use by mule deer in the central interior of British Columbia. *Can. J. Zool.*, 72 : 1721-1725.
- BALLON, P., GUIBERT, B., HAMARD, J.-P., BOSCARDIN, Y., 1992. Evolution of roe deer browsing pressure in the forest of Dourdan. *In: Proceedings of the International Symposium Ongulés/Ungulates 91*, F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzales et S. Aulagnier, eds. S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris-Toulouse: 513-518.
- HAYDEN-WING, L.-D., 1979. Elk use of mountain meadows in the Idaho primitive area. *In: North American elk: ecology, behavior and management*, M.S. Boyce et L.D. Hayden-Wing, eds. Univ. Wyoming, Laramie: 40-46.
- HOSKULDSSON, A., 1988. PLS regression methods. *J. Chemometrics*, 2: 211-228.
- HUTCHINSON, G.-E., 1958. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- IRWIN, L.-L., & PEEK J.-M., 1983. Elk, *Cervus elaphus*, foraging related to forest management and succession in Idaho. *Can. Field-Natur.*, 97 (4) : 443-447.
- MANLY, B.-F.-J., MCDONALD, L.-L., THOMAS, D.-L., 1993. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Chapman and Hall. London, U. K., 177 p.
- MORGANTINI, L.-E., & HUDSON, R.-J., 1979. Human disturbance and habitat selection in elk. *In: North American elk: ecology, behavior and management*, M.S. Boyce et L.D. Hayden-Wing, eds. Univ. Wyoming, Laramie: 132-139.
- PROUDHON, P.-H., GUIBERT, B., KLEIN, F., DEMOLIS, C.-H., 1995. Rôles et fonctions des différents types de peuplements forestiers en période hivernale vis-à-vis des grands cervidés. Cas du massif forestier d'Is-sur-Tille (Côte-d'Or). *Revue. For. Fr.*, XLVII (2): 137-150.
- STAINES, B.-W., 1976. The use of natural shelter by red deer (*Cervus elaphus*) in relation to weather in North-east Scotland. *J. Zool.*, 180 : 1-8.
- STAINES, B.-W., 1977. Factors affecting the seasonal distribution of red deer (*Cervus elaphus*) at Glen Dye, north-east Scotland. *Ann. appl. Biol.*, 87 : 495-512.
- STAINES, B.-W., WELCH, D., 1984. Habitat selection and impact of red (*Cervus elaphus* L.) and roe (*Capreolus capreolus* L.) deer in a Sitka spruce plantation. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 82B : 303-319.
- TENENHAUS, M., GAUCHI, J.-P., MÉNARDO, C., 1995. Régression PLS et applications. *Revue. Stat. Appl.*, : 43 : 7-63.
- THIOULOUSE, J., DOLÉDEC, S., CHESSEL, D., OLIVIER, J.-M., 1995. ADE software: Multivariate analyses and graphical display of environmental data. *In: Software per l'ambiente*, G. Guariso and A. Rizzoli, eds. Patron editore, Bologna: 57-62.