

FORÊT • NATURE

OUTILS POUR UNE GESTION
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

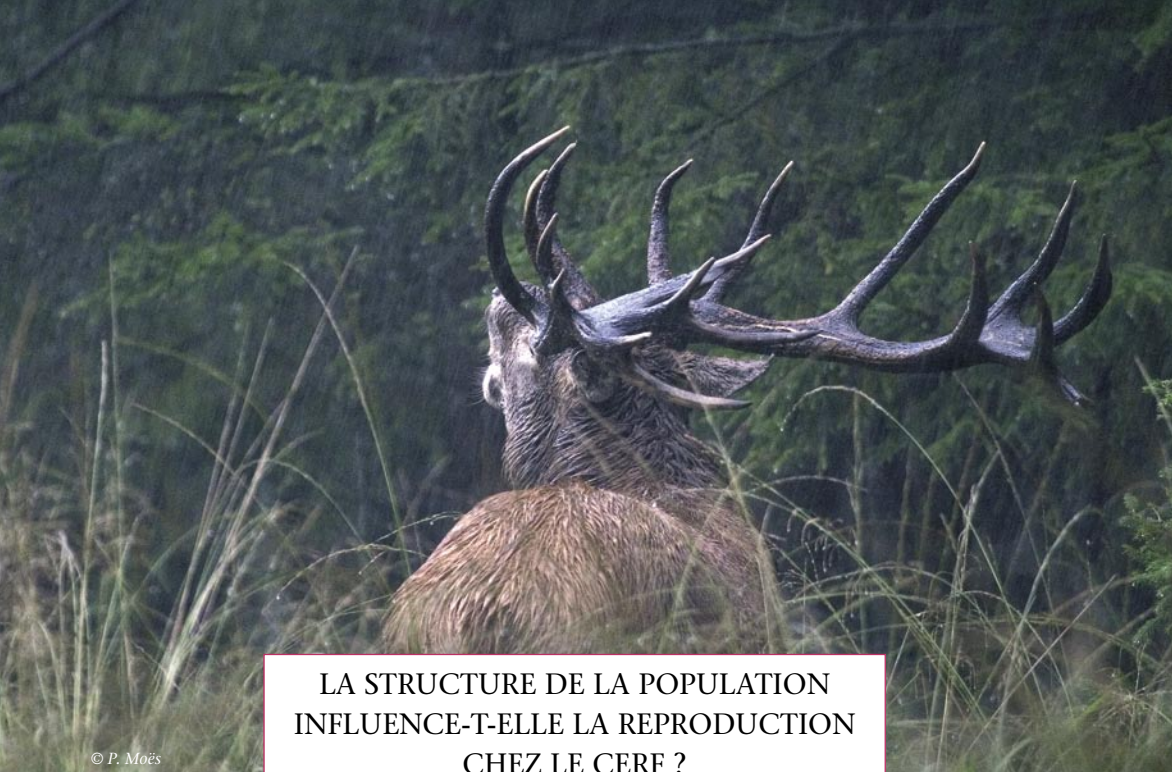
foretnature.be

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. info@foretnature.be. T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :
librairie.foretnature.be

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :
foretnature.be

Retrouvez les anciens articles de la revue
et d'autres ressources : **foretnature.be**



© P. Moës

LA STRUCTURE DE LA POPULATION INFLUENCE-T-ELLE LA REPRODUCTION CHEZ LE CERF ?

SABINE BERTOUILLE – MARIE-CHRISTINE FLAMAND
GUILLAUME TAVIER – PHILIPPE MOËS – DIDIER ROBE

Dans le massif forestier de Saint-Hubert, 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 (accidents de roulage, animaux pris dans les clôtures) peuvent influencer la structure d'une population sur pied. Les populations de cerf 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 po-

pulation ainsi que les conséquences qui en découlent en termes 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 observé sur le taux de fécondité des femelles, excepté dans les cas d'un déséquilibre extrême où le taux

de fécondité des jeunes femelles est affecté⁶. En effet, un seul mâle est capable de féconder un grand nombre de femelles au cours d'une courte période (en élevage : jusqu'à cinquante femelles pour un cerf mâture et jusqu'à dix pour un jeune cerf⁷). 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 sub-adultes¹² entraînant une proportion de cerfs sub-adultes participant à la reproduction plus élevée³⁻¹⁰. Différentes études (revues dans MYSTERUD *et al.*¹²) 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 sub-adulte, quitte à patienter jusqu'au prochain œstrus (environ 18 jours)¹². De même, la période de reproduction peut s'étendre sur plusieurs cycles œstriens quand la proportion de sub-adultes dans la population est importante¹⁰. NOYES *et al.*¹³ ont montré qu'un rapport des sexes fortement biaisé et un manque de cerfs mâles adultes entraînent 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 annuel, le temps est une contrainte. Attendre un prochain œstrus, 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.*⁸ 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 reproduire²⁻¹⁵ ; 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 mère⁵. 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 faible¹⁻¹¹.

Dans les populations avec un rapport des sexes fortement biaisé en faveur des fe-

nelles, 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 descendance⁴. 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)³ ; 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 termes 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 conception.

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 hectares) de l'Unité de Gestion Cynégétique de Saint-Hubert (40 000 hectares), situé dans le massif forestier de Saint-Hubert (Belgique). Il est constitué de trente-trois territoires de chasse et est relativement isolé par de grandes infrastructures routières et ferroviaire (N4, N89 et voie ferrée Bruxelles-Luxembourg) qui limitent les échanges de populations.

POPULATION

La population de cerf 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 cerf 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).

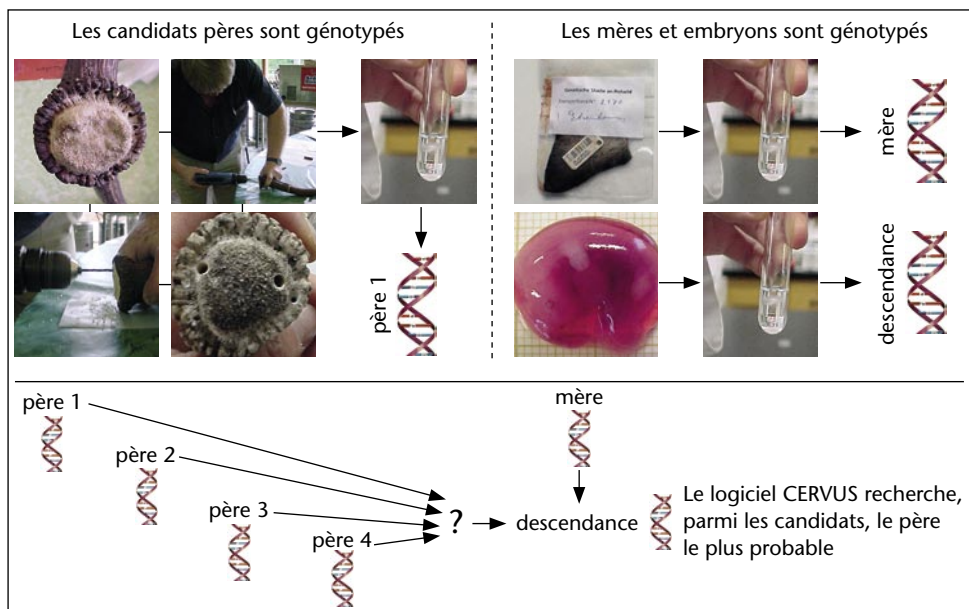


Figure 1 – Test de paternité.

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.

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 pa-

ternité 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 (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 littérature¹⁴. Les dates de mise bas correspondent aux dates de conception 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 de pères identifiés au cours des saisons de chasse 2005-2006 et 2006-2007.

PREMIERS RÉSULTATS

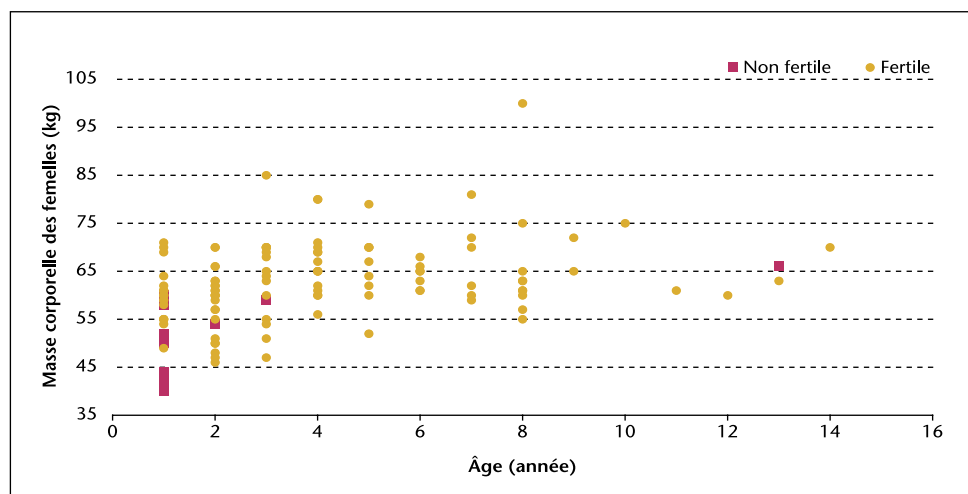
Taux de fertilité des biches

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 (figure 2).

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



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
53553E	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			

Quasi toutes les biches de 2 ans et plus sont fertiles année après année.

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, 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 comptabilisée 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

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, cinq mâles sont pères au moins deux fois, et les vingt-cinq autres embryons ont tous des pères différents. En 2006, deux mâ-

les sont pères trois fois, deux mâles sont pères deux fois et les vingt-trois autres embryons ont des pères différents (tableau 3). Ainsi sur trente-cinq embryons en 2005, trente pères différents ont été identifiés et sur les trente-trois embryons récoltés en 2006, vingt-sept 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 cerf adulte 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, sept 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, un faon vigoureux et « enhardé » 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 faons 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 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).

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).

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

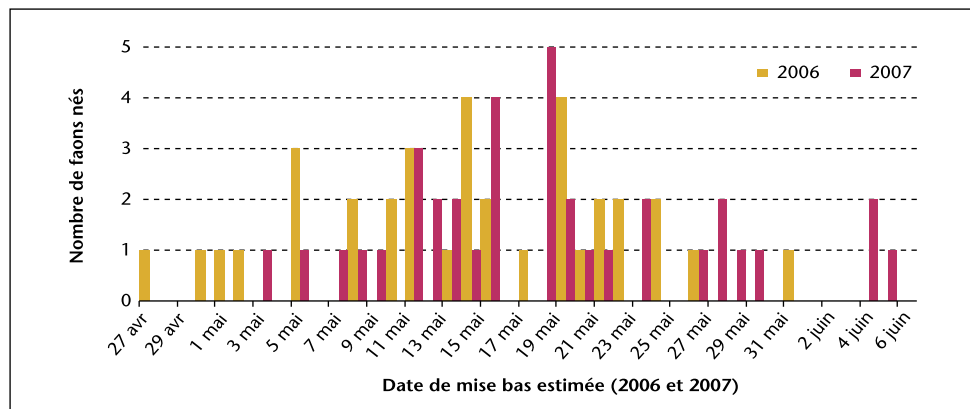
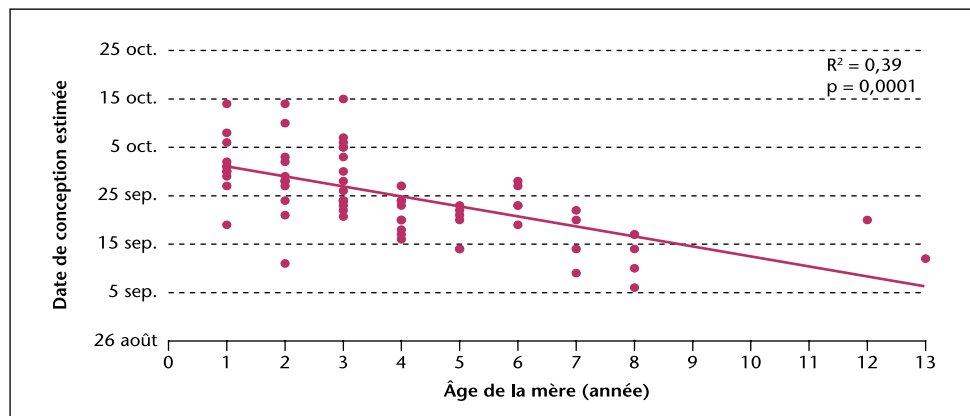


Figure 4 – Influence de l'âge de la mère sur la date de conception estimée.



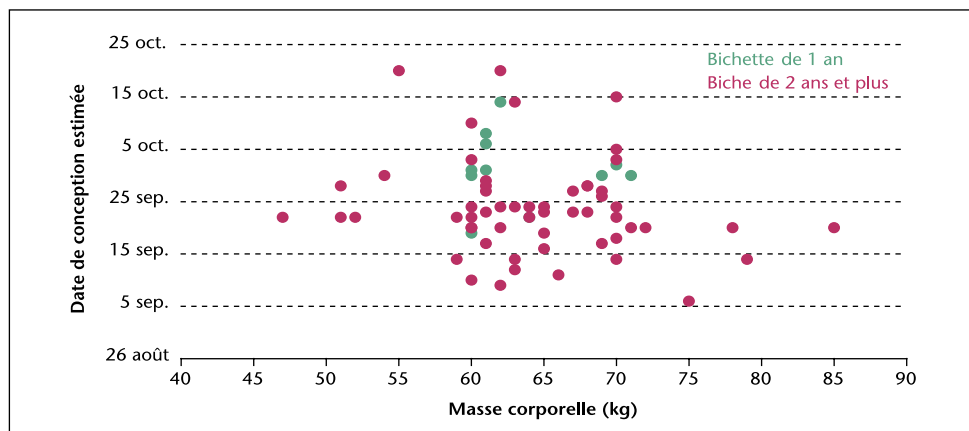


Figure 5 – Influence de la masse corporelle de la mère sur la date de conception estimée.

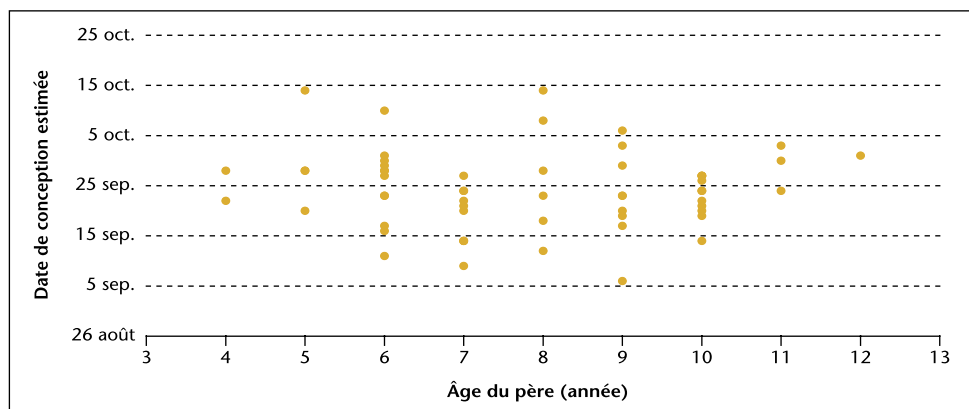


Figure 6 – Influence de l'âge du père sur la date de conception estimée.

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 entendu pas de l'entièreté de 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 4).

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 synchro-

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

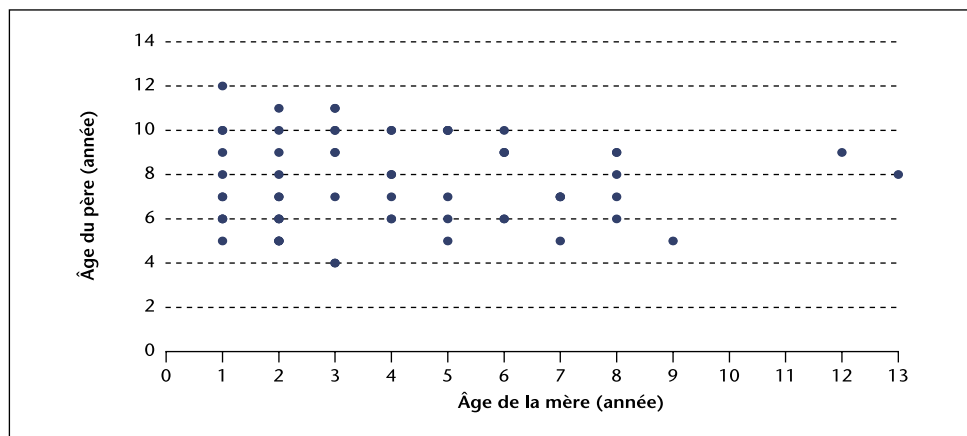


Figure 7 – Relation entre l'âge de la mère et l'âge du père.

nisation 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 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 conception 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 en termes d'âge et de rapport des sexes. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ ALBON S.D., MITCHELL B., HUBY B.J., BROWN D. [1986]. Fertility in female Red deer (*Cervus elaphus*) : the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool. Lond.* **209** : 447-460.
- ² BERTOUILLE S., DE CROMBRUGGHE S. [2002]. Fertility of red deer in relation to area, age, body mass, and mandible. *Z. Jagdwiss.* **48**, Supplement : 87-98.
- ³ BONENFANT C., GAILLARD J.-M., KLEIN F., MAILLARD D. [2004]. Variation in harem size of red deer (*Cervus elaphus* L.) : the effects of adult sex ratio and age-structure. *J. Zool. Lond.* **264** : 1-9.
- ⁴ CLUTTON-BROCK T.H., GUINNESS F.E., ALBON D.D. [1982]. *Behaviour and Ecology of*

Two Sexes. Edingburgh Univerity Press, Edingburgh.

- ⁵ CLUTTON-BROCK T.H., GUINNESS F.E., ALBON D.D. [1983]. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* **52** : 367-383
- ⁶ GINSBERG J.R., MILNER-GULLAND E.J. [1992]. Sex-biased harvesting and population dynamics in Ungulates : Implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology* **8** : 157-166.
- ⁷ HAIGH J.R., HUDSON R.J. [1999]. *Farming Wapiti and Red deer*. Mosby-Year Book Inc, St. Louis.
- ⁸ HOLAND O., MYSTERUD A., ROED K.H., COULSON T., GJOSTEIN H., WELADJI R.B., NIEMINEN M. [2006]. Adaptative adjustment of offspring sex ratio and maternal reproductive effort in an iteroparous mammal. *Proc. R. Soc. B*. **273** : 293-299.
- ⁹ LANGVATN R. , LOISON A. [1999]. Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildl. Biol.* **5** : 213-223.
- ¹⁰ LAURIAN C., OUELLET J.-P., COURTOIS R., BRETON L., SAINT-ONGE S. [2000]. Effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology* **37** : 515-531.
- ¹¹ MITCHELL B., LINCOLN G.A. [1973]. Conception dates in relation to age and condition in two populations of Red deer in Scotland. *J. Zool. Lond.* **171** : 141-152.
- ¹² MYSTERUD A., COULSON T., STENSETH N.C. [2002]. The role of males in dynamics of ungulate populations. *Journal of Animal Ecology* **71** : 907-915.
- ¹³ NOYES J.H., JOHNSON B.K., BRYANT L.D., FINDHOLT S.L., THOMAS J. [1996]. Effects of bull age on conception dates and pregnancy rates of cow elk. *J. Wildl. Manage.* **60** : 508-517.
- ¹⁴ REVOL B., WILSON P.R. [1991]. Foetal ageing in farmed red deer using real-time ultraso-

nography. *Annual Reproduction Science* **25** : 241-253.

- ¹⁵ SOLBERG E.J., LOISON A., RINGSBY T.H., SAETHER B.E., HEIM M. [2002] Biased adult sex ratio can affect fecundity in primiparous moose *Alces alces*. *Wildl. Biol.* **8** : 117-128.

*Nous adressons nos plus vifs remerciements à toutes les personnes qui ont contribué à la collecte des données (titulaires du droit de chasse, agents de la DNF, gardes-chasse, « vi-
deurs », ramasseurs de mues...).*

SABINE BERTOUILLE

S.Bertouille@mrw.wallonie.be
Laboratoire de la Faune sauvage
et de Cynégétique,
Centre de Recherche de la Nature,
des Forêts et du Bois,
Ministère de la Région wallonne
Avenue Maréchal Juin, 23
B-5030 Gembloux

MARIE-CHRISTINE FLAMAND

marie-christine.flamand@uclouvain.be
Convention MRW-UCL,
Institut des Sciences de la Vie,
Université Catholique de Louvain

GUILLAUME TAVIER

gtavier@hotmail.com
vzw Wildlife and Man asbl

PHILIPPE MOËS

philippe.moes@skynet.be
Division de la Nature et des Forêts,
Ministère de la Région wallonne

DIDIER ROBE

didier.robe@skynet.be
Garde chasse particulier à Nassogne