

THESE

Présentée devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

présentée et soutenue publiquement le 16 juin 2008

par

Gilles BOURGOIN

**Etude des variations spatio-temporelles de l'activité
et de l'utilisation des ressources par les herbivores.**

**L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x
Ovis sp.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus*).**

Directeurs de thèse : M. Jean-Michel GAILLARD
M. Daniel MAILLARD

Jury : M. Dominique ALLAINE, Président
M. Gilles BOURDOISEAU
M. Stefano FOCARDI
M. Mark HEWISON

UMR 5558

Laboratoire de Biometrie et de Biologie Evolutive
Université Claude Bernard- Lyon I- Bâtiment Gregor Mendel
43, Boulevard du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne

Résumé : Etude des variations spatio-temporelles de l'activité et de l'utilisation des ressources par les herbivores. L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus*).

Face aux contraintes spatio-temporelles qu'ils peuvent rencontrer, les animaux doivent adopter des tactiques leur permettant d'assurer leur survie et leur reproduction. Nous avons cherché à identifier les tactiques d'utilisation des ressources et du temps ainsi que les facteurs de variation de cette utilisation dans deux populations de grands mammifères herbivores : le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Nous montrons que les mouflons sont particulièrement sensibles aux fortes chaleurs estivales et répondent en réduisant leur activité, notamment durant la période diurne. Concernant l'utilisation de l'habitat, les mouflons en activité utilisent davantage les habitats ouverts et moins les forêts de feuillus que les mouflons inactifs. Les données de localisation utilisées dans cette étude ont été obtenues à l'aide de colliers GPS dont le succès de localisation est influencé par le comportement de l'animal et les caractéristiques de l'habitat (végétation, topographie). Enfin, nous montrons que les femelles chevreuil modifient la taille de leur domaine vital en fonction principalement de la richesse du milieu, du nombre de faons, de leur âge et de la saison. Les résultats obtenus à partir de ces deux études de cas mettent en évidence l'existence de modifications de l'activité et de l'utilisation des ressources par les grands mammifères herbivores en fonction de leur état et en réponse aux variations environnementales.

Mots-clés : mouflon, *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp., chevreuil, *Capreolus capreolus*, activité, domaine vital, utilisation de l'habitat, GPS, Géo-Positionnement par Satellites, échec de localisation, Caroux-Espinouse, Trois-Fontaines.

Abstract: Study of the spatio-temporal variations of the activity and the use of the resources by herbivores. The case studies of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) and roe deer (*Capreolus capreolus*).

According to the spatio-temporal constraints encountered, animals should adopt tactics enabling them to ensure their survival and reproduction. We sought to identify the tactics of resource use and time-budget as well as the factors causing their variation in two populations of large mammalian herbivores: the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) and the roe deer (*Capreolus capreolus*). We found that mouflon were particularly sensitive to strong summer heats and responded by decreasing their activity, in particular during the diurnal period. Concerning the habitat use, active mouflon used more the open habitats and less the deciduous forests than inactive mouflon. The location data used in this study came from GPS collars whose fix success is influenced by both animal behaviour and habitat characteristics (vegetation, topography). Lastly, we found that female roe deer adjusted the size of their home range according mainly to the abundance of resources, the number of fawns at heel, their age and the season. Based on these two case studies, our results highlight that large mammalian herbivores can adjust their activity and resource use according to their internal state and in response to changes of environmental conditions.

Keywords: mouflon, *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp., roe deer, *Capreolus capreolus*, activity, home range, habitat use, GPS, Global Positioning System, location failure, Caroux-Espinouse, Trois-Fontaines.

Unité : UMR 5558, Laboratoire de Biometrie et de Biologie Evolutive
Universite Claude Bernard - Lyon I - Batiment Gregor Mendel
43, Boulevard du 11 novembre 1918 ; 69622 Villeurbanne

Remerciements

Je souhaite remercier Mark Hewison et Stefano Focardi pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse.

Merci à Dominique Allainé d'avoir bien voulu endosser le rôle de président du Jury.

Je tiens à remercier chaleureusement Jean-Michel Gaillard et Daniel Maillard sans qui je n'aurai pas eu l'opportunité de réaliser ce travail de thèse. Merci Jean-Michel pour toutes ces discussions que nous avons pu avoir au cours de ces longs trajets Lyon-St Etienne et pour ton enthousiasme communicant. Merci à Daniel pour m'avoir donné toute liberté dans mon travail. J'espère que nous pourrons continuer à travailler ensemble.

Merci à Gilles Bourdoiseau de faire parti de ce jury et de m'offrir la possibilité de renouer avec la pratique vétérinaire.

Un grand merci à Georges Janeau et Simon Benhamou pour leur aide précieuse et leurs nombreux conseils même si je n'ai pas encore eu le temps de tout mettre en pratique au cours de ces trois années.

Merci à Mathieu Garel pour m'avoir communiqué son amour du mouflon et du Caroux malgré son climat exécrationnel. En espérant pouvoir continuer à travailler ensemble.

Merci également à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à ce travail : Eric Marty, Dominique Dubray, Marina Tronhot, la brigade de Bédarieux, le GIEC, l'ONF ainsi que les nombreux stagiaires de Fagairrolles.

Je tiens également à remercier la Fédération des Chasseurs de l'Hérault pour son soutien financier.

A tous les GROS members et autres amis du labo qui se reconnaîtront.

Aux amis extérieurs à la fac, vétos ou non

A ceux que j'ai oubliés.

A mes parents

A mes frères et ma sœur

A mamie

Aux « pièces rapportées »

A Virginie

A papi

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

<p>Président de l'Université Vice-président du Conseil Scientifique Vice-président du Conseil d'Administration Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire Secrétaire Général</p>	<p>M. le Professeur L. COLLET M. le Professeur J.F. MORNEX M. le Professeur J. LIETO M. le Professeur D. SIMON M. G. GAY</p>
--	---

SECTEUR SANTE

<p>Composantes UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche UFR de Médecine Lyon-Nord UFR de Médecine Lyon-Sud UFR d'Odontologie Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques Institut Techniques de Réadaptation Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine</p>	<p>Directeur : M. le Professeur P. COCHAT Directeur : M. le Professeur X. MARTIN Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY Directeur : M. O. ROBIN Directeur : M. le Professeur F. LOCHER Directeur : M. le Professeur MATILLON Directeur : M. le Professeur P. FARGE</p>
---	--

SECTEUR SCIENCES

<p>Composantes UFR de Physique UFR de Biologie UFR de Mécanique UFR de Génie Electrique et des Procédés UFR Sciences de la Terre UFR de Mathématiques UFR d'Informatique UFR de Chimie Biochimie UFR STAPS Observatoire de Lyon Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de Lyon IUT A IUT B Institut de Science Financière et d'Assurances</p>	<p>Directeur : Mme. le Professeur S. FLECK Directeur : M. le Professeur H. PINON Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID Directeur : M. le Professeur G. CLERC Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE Directeur : M. le Professeur A. GOLDMAN Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE Directeur : Mme. le Professeur H. PARROT Directeur : M. C. COLLIGNON Directeur : M. le Professeur R. BACON Directeur : M. le Professeur J. LIETO Directeur : M. le Professeur M. C. COULET Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS</p>
--	--

Table des matières

Introduction générale	1
------------------------------------	----------

Partie I. Présentation des espèces et des sites	11
--	-----------

1. Taxonomie et systématique	13
2. Caractéristiques morphologiques	14
3. Organisation sociale et reproduction	16
4. Régime alimentaire et habitat	17
5. Présentation des sites et des populations	18
5.1. Le massif du Caroux-Espinouse et ses mouflons	18
5.2. Le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines	29

Partie II. Etude du rythme d'activité des mouflons	33
---	-----------

1. Introduction	35
2. Présentation des données	36
2.1. Colliers GPS et bilan des données d'activité	36
2.2. Description des capteurs de mouvement	38
3. What determine seasonal variations in activity patterns of a large herbivore? Balancing requirements with constraints	40
3.1. Introduction	40
3.2. Materials and methods	42
3.2.1. Study area	42
3.2.2. Female activity	43
3.2.3. Factors of variation in female activity	45
3.2.4. Co-inertia analysis	48
3.3. Results	49
3.3.1. Activity Data	49
3.3.2. Factors influencing females' activity	51
3.4. Discussion	53

4. Sensibilité des mouflons à la chaleur	56
4.1. Introduction	56
4.2. Matériel et méthodes	57
4.2.1. Données d'activité	57
4.2.2. Ephémérides et données climatiques	59
4.2.3. Analyses statistiques	60
4.3. Résultats	64
4.3.1. Patron journalier de l'activité	64
4.3.1. Répartition journalière de l'activité	70
4.4. Discussion	70
5. Patron journalier d'activité	73

Partie III. Avancées et limites de la localisation des animaux à l'aide de récepteurs GPS..... 77

1. Localisation par VHF ou GPS ?	79
2. Principes de fonctionnement du système de localisation GPS.....	81
3. Erreurs de localisation	82
3.1. Précisons la précision	82
3.2. Facteurs influençant la qualité des localisations	83
3.2.1. Disponibilité sélective	83
3.2.2. Nombre et configuration spatiale des satellites	83
3.2.3. Autres causes	84
3.2.4. Conséquences lors de suivis d'animaux par GPS.....	85
3.3. Gérer la qualité des localisations.....	86
3.3.1. La correction différentielle	86
3.3.2. Tri des localisations selon leur qualité	87
4. Les échecs de localisation.....	87
5. Présentation de nos données	88
5.1. Colliers GPS et programmation	88
5.2. Données de localisation récoltées et traitements appliqués.....	89
5.3. Répartition temporelle des échecs de localisation.....	92
5.4. Conséquences	93
5.5. What determines GPS fix success when monitoring free-ranging animals?.....	95
5.5.1. Introduction	95

5.5.2. Material and methods	98
5.5.3. Results	105
5.5.4. Discussion.....	109
5.5.5. Management implications.....	113

Partie IV. Utilisation des ressources par le chevreuil et le mouflon ..115

1. Introduction	117
2. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer	119
2.1. Introduction	120
2.2. Material and methods	122
2.2.1. Study area	122
2.2.2. The roe deer	122
2.2.3. Home range size	123
2.2.4. Habitat features at the landscape scale	123
2.2.5. Habitat features at the home range scale	124
2.2.6. Reproductive success.....	125
2.2.7. Statistical analyses	125
2.3. Results	127
2.4. Discussion	130
3. Influence de l'activité sur l'utilisation de l'habitat par le mouflon.....	134
3.1. Introduction	134
3.2. Matériel et méthodes	137
3.2.1. Données de localisation et d'activité	137
3.2.2. Définition des périodes	138
3.2.1. Cartes	139
3.2.2. Analyses.....	139
3.1. Résultats	139
3.2. Discussion	145

Synthèse générale.....149

Perspectives159

Références bibliographiques	165
--	------------

Table des figures

- Fig. 1 - Femelle de mouflon et son agneau (en haut) et groupe de mouflons mâles adultes avec en arrière plan à gauche, une femelle et son jeune (en bas). (Photographies : Alexandre Mokrzycki).....14
- Fig. 2 - Photographies d'un chevreuil male (en haut) et d'un faon caché (en bas). (Photographies : en haut : www.kevicar.com, en bas : Denis Bourgoin).15
- Fig. 3 - Localisations géographiques du massif du Caroux-Espinouse (CE) et du Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines (TF).19
- Fig. 4 - Représentation en trois dimensions du massif du Caroux-Espinouse et de sa Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS, zone plus claire, superficie = 1704 ha, d'après Garel 2006). La surface représentée correspond globalement à l'aire d'extension actuelle de la population. (D'après Garel 2006).20
- Fig. 5 - Photographies de différents types de végétations et de reliefs rencontrés sur le massif du Caroux-Espinouse : (a) lande à genêt avec en fond une forêt de conifère ; (b) vue de la partie sud-ouest du plateau du Caroux couvert d'une lande à bruyère-callune-graminée et en fond, le roc Caroux ; (c) vue plus rapprochée de la lande ; (d) versant ouest du plateau du Caroux avec à droite le roc Caroux. (Photographies : a-c : Eric Marty, d :Gilles Bourgoin).21
- Fig. 6 - Diagrammes climatiques des stations Météo France de Fraïsse-sur-Agoût (période 1990-2002) et des Aires (période de 1995-2001) représentant les valeurs mensuelles moyennes (\pm erreur-type sur la moyenne [ETM]) de la température journalière moyenne et des précipitations cumulées. Ces deux stations météo du Caroux-Espinouse subissent respectivement des influences climatiques océaniques de montagne et méditerranéennes.23
- Fig. 7 - Diagramme climatique des valeurs mensuelles moyennes des précipitations cumulées et des températures moyennes journalières enregistrées à la station Météo France de Cambon-et-Salvergues (900m). Cette station est la plus

représentative du climat rencontré sur le plateau du Caroux de par son altitude et sa situation géographique (située à 9.9 km du plateau).	23
Fig. 8 - Précipitations cumulées (mm) enregistrées à la station Météo France de Cambon-et-Salvergues (900m) du 15 juin au 31 juillet de chaque année, entre 1989 et 2006. Le trait en pointillés représente la valeur de précipitations cumulées en 2003. (d'après Garel 2006).	25
Fig. 9 - Représentation en trois dimensions de la zone du plateau du Caroux et de la végétation rencontrée. La carte de végétation a été réalisée à partir d'images aériennes de 2001. Abréviations utilisées pour les classes de végétation : Chêne vert ép. : forêt de chênes verts peu denses, Cult. homme : cultures pour l'homme, Mix : forêt mixte feuillus-conifères, Cult. gibier : cultures à gibier. La zone en noir correspond à une zone non cartographiée.	26
Fig. 10 - Agneau de mouflon capturé à l'aide d'une cage-piège. (Photographie : Nicolas Georges).....	27
Fig. 11 - Diagramme climatique représentant les valeurs mensuelles moyennes (\pm erreur type sur la moyenne [ETM]) de la température journalière moyenne et des précipitations cumulées (période 1975-1998).	29
Fig. 12 - Carte des parcelles forestières, routes et types de végétation rencontrés sur le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines (superficie de 1360 ha enclos) en Champagne-Ardenne, France (carte de l'année 2004).	30
Fig. 13 - Photographies des différents types de végétation et des routes rencontrés sur le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines en Champagne-Ardenne, France : (a) coupe rase ; (b) fourrée < 3m ; (c) fourrée > 3m ; (d) taillis-sous-futaie avec trouée ; (e) route ; (f) chablis. (D'après Widmer & Saïd 2004).	31
Fig. 14 – (a) Collier (Global Positioning System) 3300S-révision 2 de la marque Lotek. Ce collier est équipé du système drop off (boîtier noir sur le côté droit du collier en cuir) permettant de déclencher l'ouverture du collier en cuir à distance ; (b) pose d'un collier GPS sur une femelle de mouflon cornue.	38

Fig. 15 - Mean values of (a) the proportion of time active per day; (b) the proportion of daily activity occurring during daytime and corrected for daytime duration; (c) the number of active bouts per day and (d) the length of active bouts of female mouflon in year 2003 (○), 2004 (●) and 2005 (●) in the Caroux-Espinouse, France. Symbol size is proportional to the number of females used to compute the value (between 2 and 7 females). The dashed lines represent the weighted mean activity value computed from the data of all the females.....50

Fig. 16 - Projection of (a) the months, (b) tested variables and (d) activity variables on the first and second axes of the co-inertia plane. (c) Representation of the proportion of co-inertia explained by each of the 4 axes (first to fourth: from left to right). Months are numbered from 1 for January to 12 for December. ADF: acid detergent fibre, ADL: acid detergent lignin, DD: daytime duration, FN: faecal nitrogen, INDVI: integrated NDVI, INDVIDiff: difference of integrated NDVI with the previous month, IAB: the length of active bouts, M: minerals, MaxT: maximal temperature, MeanT: mean temperature, MinT: minimal temperature, nAB: number of active bouts, NDF: neutral detergent fibre, pA: proportion of time active per day, pADt: proportion of daily activity occurring during daytime and corrected for daytime duration, RLC: reproductive life cycle period. See text for more details.52

Fig. 17 - Distribution des distances entre femelles de mouflon suivies à l'aide de colliers GPS en juillet 2003 et 2005 dans le massif du Caroux-Espinouse. Les lignes horizontales des boîtes représentent, du bas vers le haut, le premier quartile, la médiane (en gras) et le troisième quartile. Les lignes verticales représentent les points extrêmes dont l'éloignement de la boîte est au maximum de 1.5 fois la distance interquartile. Les cercles blancs représentent les valeurs éloignées de plus de 1.5 fois la distance interquartile. Les lignes horizontales en pointillés gris représentent les valeurs de distance 0 et 80 mètres.58

Fig. 18 - (a) Pourcentage de temps journalier passé en activité en fonction de la température moyenne observée au cours du jour considéré et précédent (Tmean1), (b) pourcentage d'activité durant la période diurne en fonction de la température journalière maximale (Tmax) et (c) durée des périodes d'activité en

fonction de la température minimale(Tmin). Les cercles représentent les valeurs moyennes observées (\pm ETM) et leur diamètre est proportionnel à la taille de l'échantillon. Les lignes correspondent aux valeurs prédites à partir du modèle sélectionné (Tab. 3) pour une durée de jour moyenne en juillet (15heures).....65

Fig. 19 - Pourcentage de l'activité journalière par période de la journée en fonction de la température maximale (Tmax). Les cercles représentent les valeurs moyennes observées (\pm ETM) et leur diamètre est proportionnel à la taille de l'échantillon. Les lignes correspondent aux valeurs prédites à partir du modèle sélectionné (en gras, Tab. 4) pour une durée de jour moyenne en juillet (15heures).68

Fig. 20 - Répartition horaire de l'activité journalière (en %) des femelles de mouflon dans le Caroux-Espinouse de 2003 à 2006. Le nombre de colliers GPS ayant permis de réaliser les courbes (n) est donné par année (par ordre chronologique). En abscisse, la nuit est représentée par les bandes noires, le jour par les bandes blanches et l'aurore par les bandes grises. Nous avons considéré le crépuscule astronomique ici (i.e., soleil 18° sous l'horizon).74

Fig. 21 - Principe de triangulation par satellites. Connaissant la position des satellites dans l'espace, le récepteur GPS se situe sur la sphère de rayon « d » (distance GPS-satellite) et de centre le satellite. L'utilisation simultanée de 2 autres satellites permet de déterminer deux localisations possibles du récepteur (points blancs) par intersection des sphères. Une des deux localisations est facile à éliminer car le point se trouve soit dans l'espace ou se déplace à une vitesse trop importante. (D'après Trimble Navigation Ltd. 2002).82

Fig. 22 - Représentation de la précision et de l'exactitude de mesures. Le centre de chaque cible correspond à la véritable valeur que l'on cherche à mesurer. Les mesures avec une bonne précision et une bonne exactitude sont recherchées.83

Fig. 23 - Echecs de localisation en pourcentage du nombre de localisations attendues par mois au cours de la période de suivi 2003-2006 dans la zone du plateau du Caroux. La taille des cercles est proportionnelle au nombre de tentatives de

localisations. Le trait en pointillé représente les valeurs mensuelles moyennes pondérées.	92
Fig. 24 - Pourcentage d'échecs de localisation par heure au cours de quatre périodes de l'année.	94
Fig. 25 - Relationship between GPS fix success (PAF) and temperature (corrected temperature + mean observed temperature, i.e., 13.6) when the female mouflon is active (a) and inactive (b). Corrected temperature corresponds to the residuals of the model regressing temperature on the animal activity. Filled circles (\pm 95% CI) are observed values grouped by class of temperature from GPS collars (1,000 resampling). Symbols are proportional to the sample size. Continuous line (median) and dotted lines (2.5% and 97.5% quantiles) are model predicted values.	104
Fig. 26 - Relationship between the GPS probability of acquiring a fix (PAF) and vegetation class (predicted values) for the mean value of corrected available sky (a) and available sky (corrected available sky + mean available sky, i.e., 0.34) in open habitats (b). Corrected available sky corresponds to the residuals of the model regressing available sky on vegetation class. For further details, see Fig. 25.....	108
Fig. 27 - Picture of a young male mouflon which was sleeping under rocks.....	112
Fig. 28 - Relationship between home range size (ha) and total biomass (in kg) within the home range for roe deer females at Trois-Fontaines (France).....	128
Fig. 29 - An example of three contrasted home ranges (HR) (in terms of number of patches, NP) within the Territoire d'Etude et d'Expérimentation of Trois-Fontaines, (1,360 ha of enclosed forest in eastern France). Home range size has been standardized for period (period 1), year (2001) and reproductive success (RS).....	131
Fig. 30 - Evolution de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse entre 1955 et 1992 (Bousquel 1999, Sourie 2004). Les limites de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage sont représentées par le trait noir. La zone en noir	

(« Autres ») sur la carte de 1982 correspond à une zone non cartographiée. La superficie est d'environ 11 550 ha.	136
Fig. 31 - Localisations spatiales des 16 femelles de mouflons capturées sur le plateau (surface blanche sur la figure) et équipées de colliers GPS entre 2003 et 2005 (chaque couleur représente une femelle). Une seule femelle utilise le versant est du plateau, quatre le versant sud (dont la femelle 463) et 11 le versant ouest.....	138
Fig. 32 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif », en haut) et des variables d'habitat (en bas) sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur l'année. Abréviations employées : expo : exposition (le « Expo 0 » correspondant aux zones planes), veg : végétation, Cult. gibier : cultures à gibier, Chêne vert ép. : forêt de chênes verts peu denses, Mix : forêt mixte feuillus-conifères.	140
Fig. 33 - Distribution des altitudes utilisées par les femelles mouflons du versant ouest du plateau du Caroux lorsqu'elles sont actives (en gris) et inactives (en blanc).	141
Fig. 34 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif ») et des variables d'habitat sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur les périodes de mars à mi-juin (a), et de mi-juin à août (b). Pour les abréviations, voir Fig. 32.....	142
Fig. 35 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif ») et des variables d'habitat sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur les périodes de septembre à novembre (a), et de décembre à février (b). Pour les abréviations, voir Fig. 32.	143
Fig. 36 - Distribution des altitudes utilisées par les femelles mouflons du versant ouest du plateau du Caroux lorsqu'elles sont actives (en gris) et inactives (en blanc) au cours de chacune des quatre périodes de l'année considérées.	144

Liste des tableaux

- Tab. 1 - Périodes et durée d'enregistrement des mouvements par les colliers GPS posés sur des femelles mouflons capturées sur le plateau du Caroux entre 2003 et 2005.....37
- Tab. 2 - Nombre de localisations GPS utilisées pour le calcul des distances séparant les femelles de mouflon au cours des mois de juillet 2003 et 2005 dans le massif du Caroux-Espinouse. Les localisations GPS ont été enregistrées au cours de périodes de 2 jours allant du dimanche matin au mardi matin suivant (voir Partie III pour plus de détails sur la programmation des colliers GPS).59
- Tab. 3 - Effet des variables climatiques (T_{min} : température minimale, T_{mean} : température moyenne, T_{max} : température maximale et IS : indice de sécheresse) et de la durée du jour (dJ) sur le pourcentage de temps actif par 24h (pA), le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (pAD) et la durée moyenne des périodes d'activité (IAB). Nous avons testé l'effet des variables climatiques du jour considéré, et des valeurs moyennes sur le jour considéré et les 1 à 5 jours précédents (notées de 1 à 5).62
- Tab. 4 - Effet des variables climatiques (T_{min} : température minimale, T_{mean} : température moyenne, T_{max} : température maximale et IS : indice de sécheresse), de la période du jour (per) et de la durée du jour (dJ) sur le pourcentage de l'activité journalière qui a eu lieu au cours de chaque période de la journée (perA). Nous avons testé l'effet des variables climatiques du jour considéré, et des valeurs moyennes sur le jour considéré et les 1 à 5 jours précédents (notées de 1 à 5).66
- Tab. 5 - Bilan des données de localisation recueillies pour chaque collier GPS posé entre 2003 et 2005 sur le plateau du Caroux. Chaque collier a enregistré des localisations au cours de « périodes » d'une durée de 48 h (1 à 3 périodes par mois). La durée du suivi de chaque animal ainsi que les mois suivis sont

indiqués. Le nombre de localisations réussies ainsi que le pourcentage de localisations réussies par rapport au nombre total de localisations attendu est fourni. Le nombre de localisations restantes après avoir supprimé celles supposées avoir une forte erreur de localisation est également indiqué.90

Tab. 6 - Set of logistic regression models fitted to predict the GPS fix success (PAF) in relation to animal activity and corrected temperature (i.e., residuals of the regression of temperature on animal activity). We computed mean AICc weights by averaging AIC weights of each model over the 1,000 subsamples.103

Tab. 7 - Parameter estimates (CI 95%) based on 1,000 replications of the best model (see Tab. 6, model in bold) expressing GPS fix success as a function of the corrected temperature and animal activity.104

Tab. 8 - Set of logistic regression models fitted to predict the GPS fix success (PAF) in relation to vegetation class and corrected available sky (i.e., residuals of the regression of available sky on vegetation class). We computed mean AICc weights by averaging AIC weights of each model over the 1,000 subsamples.106

Tab. 9 - Parameter estimates (CI 95%) based on 1,000 replications of the best model (see Tab. 8, model in bold) expressing GPS fix success as a function of corrected available sky and vegetation class.107

Tab. 10 - Ranking of the top 19 candidate regression models describing the relationship between home range size and habitat variables and reproductive success for female roe deer (N = 51) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005. Predictors included year, reproductive success (RS), periods of annual life cycle (P), number of patches (NP), dry biomass per m² (QH), total biomass (biomass), age of roe deer (age), visibility (vis), and the interaction between reproductive success and period of the year (P.RS). Δ AIC refers to the change in AIC between a given model and the best model (i. e., model with the lowest AIC). AIC weights (w_i) measure the likelihood of a model to be the best among the set of models tested and sum to 1.0. AIC of the null model was 1595.261.126

Tab. 11 - Parameter estimates, standard errors (SE), and statistical significance under Model 1 in Tab. 10. The model describes the effects of year, period of annual life cycle (Period), reproductive success (RS), number of patches (NP), age of roe deer, and the interaction between reproductive success and period on home range size of female roe deer (N = 51) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005129

Tab. 12 - Increase of home range size (in ha) for different number of fawns (0, 1, 2 or 3 fawns) and during different annual periods of the roe deer life cycle (period 1: gestation time, period 2: fawning time, period 3: lactation period) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005129

Introduction générale

Les animaux subissent en permanence des fluctuations de leur environnement. Il peut s'agir de modifications prévisibles (e.g., les variations saisonnières du climat) ou stochastiques (e.g., ouragans, incendies, Sæther 1997). Certaines variations de l'environnement sont liées à l'homme et à ses activités. Celui-ci modifie et façonne son environnement selon ses besoins créant des autoroutes ou rasant des forêts (Skole & Tucker 1993). Ainsi, les activités humaines ont entraîné la dégradation, la fragmentation ou la suppression de plus de 80 % des forêts originelles (Forman 1995). Dans certains cas, les changements peuvent être plus brutaux pour les animaux : ainsi, de nombreuses espèces, notamment de grands mammifères herbivores, ont été introduites dans des pays où elles n'étaient pas présentes à l'origine. C'est le cas par exemple du chamois (*Rupicapra rupicapra*), du tahr de l'Himalaya (*Hemitragus jemlahicus*) ou bien encore du daim (*Dama dama*) introduits en Nouvelle-Zélande (Forsyth & Duncan 2001). Mais les activités humaines ont aussi des conséquences écologiques à une échelle beaucoup plus large avec, par exemple, le réchauffement climatique global observé ces dernières décennies (Easterling *et al.* 1997, Mann *et al.* 1999, Watkinson *et al.* 2004).

Face à un environnement changeant, un individu doit faire des choix et adopter des tactiques qui auront une influence sur sa survie et son succès reproducteur à long terme (une mesure de la valeur sélective de l'individu ou *fitness*). La meilleure tactique à adopter, pour une situation donnée, dépend des tactiques alternatives disponibles et de leur performance respective. La tactique retenue par la sélection naturelle sera celle qui assure à l'individu la meilleure transmission de ses gènes aux générations futures (Krebs *et al.* 1993).

La capacité d'un individu à couvrir ses besoins métaboliques contribue donc à une part essentielle de sa valeur sélective. La théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging Theory*) a été développée pour déterminer la meilleure tactique qu'un individu devrait adopter afin de maximiser sa valeur sélective (Stephens & Krebs 1986, Cezilly & Benhamou 1996). Il doit pour cela essayer de maximiser l'efficacité de son comportement d'approvisionnement en fonction des contraintes énergétiques et temporelles auxquelles il est soumis (Schoener 1971). Face à plusieurs types de ressources alimentaires exploitables, un animal doit sélectionner celle qui est la plus profitable. S'il cherche à maximiser son acquisition d'énergie, alors la ressource la plus profitable est

celle dont le rapport entre le gain net en énergie et le temps de capture et de manipulation est le plus élevé. Cependant, lorsque l'abondance de la proie la plus profitable est trop faible, il peut être nécessaire d'inclure également des proies de moindre profitabilité dans le régime afin d'avoir un taux net d'acquisition d'énergie espéré à long terme plus élevé (MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1971). La sélection de ressources dépend donc de leur profitabilité mais également de leur abondance. Dans le cas d'un herbivore, les proies sont certes abondantes mais de faible qualité et de composition variable, rendant les modèles d'optimisation beaucoup plus complexes que pour des carnivores. Le choix des plantes ingérées doit donc aussi se faire en fonction de besoins de l'animal autres que l'énergie, tels que la nécessité d'avoir un régime alimentaire équilibré (Westoby 1974, Rapport 1980), d'acquérir des nutriments essentiels (e.g., le sodium, Belovsky 1978) ou bien encore, d'éviter les métabolites secondaires toxiques (Freeland & Janzen 1974).

Les tactiques adoptées pour l'exploitation des proies doivent également prendre en compte leur distribution spatiale. En effet, les ressources alimentaires se distribuent généralement de manière hétérogène dans l'espace donnant lieu à des zones homogènes de ressources (appelées parcelles ou *patch*) séparées par des espaces où les ressources sont nettement plus rares (MacArthur & Pianka 1966). Même si l'animal se trouve dans une parcelle riche en proies, son exploitation entraîne une diminution de la densité de proies, et donc du taux de rencontre de l'animal avec les proies restantes. Arrivé à un certain stade d'exploitation de la parcelle, il peut s'avérer plus rentable de quitter la parcelle pour aller en exploiter une autre. Le théorème de la valeur marginale (*Marginal Value Theorem*, Charnov 1976) prédit que l'animal doit quitter la parcelle lorsque le taux net instantané d'acquisition d'énergie est égal au taux moyen dans l'habitat ; le temps optimal d'exploitation d'une parcelle augmentant avec la distance la séparant des autres parcelles. Nous définissons ici l'habitat comme l'ensemble des ressources et des conditions réunies en un lieu et responsables de la présence (incluant la survie et la reproduction) d'un organisme donné ; la qualité de l'habitat dépendant de la capacité de l'environnement à fournir les conditions appropriées à la persistance de l'organisme (Hall *et al.* 1997).

Il faut aussi considérer qu'un individu vit généralement au sein d'une communauté d'individus, et qu'il doit par conséquent partager les ressources disponibles. Le modèle de la distribution libre idéale (*Ideal Free Distribution*, Fretwell & Lucas 1970)

étudie la relation entre la distribution des individus et leur valeur sélective. Partant des hypothèses que les animaux sont libres de se déplacer et qu'ils ont une connaissance parfaite de la qualité des habitats, ils devraient se répartir entre les habitats de sorte à maximiser leur valeur sélective. A l'équilibre, les individus ont tous la même valeur sélective, même s'ils utilisent des habitats de qualité différente.

Lors des phases d'acquisition d'énergie, un individu ne peut pas se contenter de maximiser la quantité d'énergie mais il doit composer avec les contraintes environnementales, telles que l'accessibilité environnementale, la disponibilité des ressources ou bien le risque de prédation. Ainsi, le risque de prédation peut obliger les animaux à utiliser des habitats dans lesquels les ressources alimentaires sont moins profitables mais où le risque de prédation est moins élevé (e.g., Festa-Bianchet 1988, Fortin *et al.* 2005, Hernandez & Laundre 2005, Grignolio *et al.* 2007). De même, les conditions rencontrées peuvent être telles (e.g., conditions climatiques, abondance de proies), qu'il peut s'avérer plus coûteux d'essayer d'acquérir des ressources alimentaires que de restreindre son activité et de la reporter à des périodes plus propices (Belovsky 1981, Racey & Swift 1985, Belovsky & Slade 1986, Schmitz 1991). C'est alors plus le gain net d'énergie qui doit être considéré. L'utilisation de ressources de protection (principalement représentées par la végétation ou la topographie), aussi bien pendant l'activité que l'inactivité, permet de limiter les pertes énergétiques liées aux conditions climatiques rencontrées ou bien encore de limiter les risques de prédation (Mysterud & Østbye 1999). Jusque-là, nous avons surtout parlé de l'acquisition des ressources, mais il faut aussi considérer que pour couvrir ses besoins métaboliques, un animal doit digérer les aliments ingérés. Dans le cas des ruminants, le processus de digestion nécessite une étape de rumination ; l'alternance de périodes d'alimentation et de périodes de rumination constituant la part essentielle de leur rythme d'activité (e.g., Craighead *et al.* 1973, Tustin & Parkes 1988, Moncorps *et al.* 1997, Parker *et al.* 1999, Shi *et al.* 2003). La quantité d'aliments ingérés par jour dépend donc, soit de la vitesse d'ingestion (Spalinger & Hobbs 1992, Gross *et al.* 1993), soit du temps nécessaire à leur digestion (Moen 1973, Westoby 1974, Owen-Smith & Novellie 1982). Ces deux facteurs limitants sont affectés par les fluctuations spatio-temporelles de l'abondance et de la qualité des ressources alimentaires disponibles. Ainsi, un même animal peut être contraint aussi bien par l'ingestion des aliments que par leur digestion (Wilmshurst *et al.* 1999).

Pour chaque espèce, on peut définir sa niche écologique, i.e. l'hypervolume dans un espace à n dimensions définissant l'ensemble des conditions environnementales permettant à cette espèce de survivre et de se reproduire (Hutchinson 1957). En l'absence de prédation, de compétition ou de dérangement, on parlera de « niche fondamentale » (Hutchinson 1957). Cette situation est idéale et, dans la réalité, du fait des interactions biotiques qui ne manquent pas d'exister, les individus d'une espèce sont contraints et ne peuvent utiliser qu'une portion de la niche fondamentale, appelée « niche réalisée » (Hutchinson 1957). Les conditions environnementales rencontrées (provisoirement ou non) peuvent parfois être telles que les animaux ne peuvent pas répondre à leurs besoins, quelles que soient les tactiques qu'ils adoptent. La survie des individus et/ou leur capacité à assurer leur descendance peut alors être fortement affectée (Boussès *et al.* 1994, Gaillard *et al.* 1997, Fisher *et al.* 2001, Hadjisterkotis 2001).

L'étude des tactiques des individus en réponse aux variations des conditions et des contraintes qu'ils peuvent rencontrer permet de déterminer les facteurs susceptibles d'affecter leur valeur sélective. Jusqu'à présent, nous avons surtout parlé des tactiques décidées à l'échelle de l'individu en réponse aux différentes situations qui peuvent être rencontrées. Cependant, les choix effectués à l'échelle de l'individu ont des conséquences à l'échelle de la population (Sutherland 1996). Ainsi, l'étude des décisions prises à l'échelle individuelle et de leur variabilité permet d'évaluer les répercussions qu'elles peuvent avoir à l'échelle de la population. On est alors davantage en mesure d'estimer les besoins de l'espèce, ce qui constitue une connaissance préalable indispensable lorsque, par exemple, des mesures de gestion doivent être mises en place.

D'après ce que nous avons pu voir précédemment, les tactiques que peuvent adopter les individus ont des répercussions sur leur utilisation du temps et de l'espace. Au cours de ce travail, nous avons souhaité identifier les facteurs dont les variations peuvent obliger les animaux à modifier leur utilisation du temps (Partie II) et de l'espace (Partie III), et déterminer les tactiques adoptées par les individus en réponse aux modifications de ces facteurs. Or, les conditions et les contraintes rencontrées par les animaux varient aussi bien dans le temps que dans l'espace et diffèrent selon l'échelle considérée. Dès lors, les réponses des animaux peuvent être dissemblables entre les échelles spatio-temporelles. Ainsi, dans le cas d'études traitant par exemple d'un processus hiérarchique tel que la sélection d'habitat (Johnson 1980), il a été montré que les facteurs impliqués dans la

sélection d'habitat différent selon les échelles spatiales (e.g., Orians & Wittenberger 1991, Apps *et al.* 2001, Anderson *et al.* 2005b, Dussault *et al.* 2005) et les périodes (e.g., Palomares & Delibes 1992, Mysterud *et al.* 1999, Mahoney & Virgl 2003) considérées. Ainsi, les résultats obtenus à une échelle donnée ne seront pas forcément généralisables aux autres échelles et peuvent conduire à des interprétations erronées si l'échelle spatio-temporelle utilisée n'est pas adaptée à l'étude. Une compréhension complète des mécanismes et des réponses mis en jeu nécessite par conséquent de réaliser des études à différentes échelles pertinentes pour l'espèce considérée. Nous avons donc étudié les réponses des individus à différentes échelles temporelles et spatiales.

Nous avons choisi de travailler sur deux populations de grands mammifères herbivores qui nous paraissaient particulièrement intéressantes ici : le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines (Champagne-Ardenne). La population du Caroux-Espinouse est intéressante de par sa situation géographique et les contraintes subies. En effet, située dans le sud de la France et à la confluence de trois courants climatiques, la population de mouflons fait face à des conditions climatiques variables incluant des étés chauds et secs (Baudière 1962, Thiebaut 1971, Garel *et al.* 2004). De plus, elle subit depuis son origine une dégradation rapide de son habitat (fermeture du milieu) suite à la déprise des activités agricoles (Bousquel 1999, Sourie 2004, Garel *et al.* 2007). La population de chevreuils de Trois-Fontaines se situe par contre dans un milieu très riche pour cette espèce. Le fait également que le territoire soit enclos empêche les individus d'émigrer et permet de contrôler leur densité par le tir ou leur exportation (Gaillard *et al.* 2003a). Il est dès lors possible d'étudier les tactiques des animaux en réponse aux variations de densité.

L'intérêt de travailler sur ces deux populations réside aussi dans les différences biologiques et écologiques entre ces deux espèces. D'un point de vue du régime alimentaire, le mouflon s'alimente principalement de graminées et d'herbacées (Cugnasse *et al.* 2001a) et est qualifié de paisseur (*grazer sensu* Hofmann 1989) tandis que le chevreuil, se nourrissant surtout avec des espèces ligneuses (Duncan *et al.* 1998), est un cueilleur (*browser sensu* Hofmann 1989). Les contraintes énergétiques diffèrent également entre ces deux espèces. Le chevreuil n'accumule pas de réserves énergétiques

(Holand 1992), et ne peut par conséquent compter que sur la nourriture absorbée pour couvrir ses dépenses. Ceci est particulièrement vrai au moment de la reproduction (*income breeder*, Andersen *et al.* 2000a), tandis que le mouflon utilise l'énergie accumulée à l'avance (*capital breeder*). De plus, le chevreuil est une espèce produisant généralement deux jeunes par portée (Danilkin & Hewison 1996, Andersen *et al.* 2000a). L'allocation maternelle d'énergie dans la reproduction est donc plus importante que pour le mouflon qui ne produit généralement qu'un seul jeune (Garel *et al.* 2005a). En plus du coût lié à l'élevage des jeunes, les faons chevreuil restent cachés pendant que leur mère s'alimente à distance (comportement de type *hider*, Walther 1965, Lent 1974) ce qui limite la surface exploitable par les mères, alors que l'agneau mouflon suit rapidement les déplacements de sa mère (*follower*).

Nous allons commencer ce travail par une étude des variations du rythme d'activité mensuel puis journalier de femelles de mouflon afin de déterminer quels facteurs peuvent influencer leur utilisation du temps et les tactiques adoptées (Partie II). Nous nous pencherons également sur l'utilisation de l'espace en commençant par l'étude des sources de variation de la taille du domaine vital des femelles de chevreuil (Partie III). Les fortes contraintes énergétiques et spatiales que peuvent rencontrer les femelles de chevreuil ainsi que la durée du suivi de cette population sont parfaitement appropriées à cette étude. Puis nous étudierons l'utilisation de l'habitat par les femelles de mouflon en fonction de leur activité et de la saison (Partie III). Cette dernière étude ainsi que celle portant sur l'activité des mouflons ont été permises grâce au marquage d'animaux à l'aide de colliers GPS (*Global Positioning System* ou Géo-Positionnement par Satellites). Nous présenterons donc au début de la Partie II les principes de l'estimation de l'activité des animaux en liberté puis dans la partie suivante (Partie III), nous nous attarderons un peu plus sur l'acquisition des données de localisation. En effet, comme pour toute donnée exploitée, il convient d'en connaître les limites et les sources de biais. Nous présenterons donc le principe de fonctionnement de la localisation par satellites ainsi que ses limites : les erreurs et les échecs de localisation. Ces problèmes ne survenant pas aléatoirement, ils peuvent biaiser les résultats d'analyse d'utilisation de l'habitat. C'est pourquoi, avant d'analyser ces données, nous avons évalué l'influence de l'animal et des facteurs environnementaux sur les échecs de localisation. Enfin, nous reprendrons et discuterons

dans une synthèse générale l'ensemble des résultats présentés ainsi que les perspectives qui en découlent.

Partie I. Présentation des espèces et des sites

1. Taxonomie et systématique

Le mouflon et le chevreuil appartiennent à la classe des Mammifères et au groupe des Ongulés caractérisé par la présence d'une production cornée entourant la dernière phalange, appelée onglon ou sabot. Les Ongulés marchent donc sur l'extrémité de leurs phalanges et différents ordres sont distingués selon le nombre de doigts ayant persisté au cours de l'évolution. Avec deux doigts par membre, le mouflon et le chevreuil appartiennent à l'ordre des Artiodactyles, regroupant les espèces possédant un nombre pair de doigts (2 ou 4 doigts porteurs). La présence d'un pré-estomac compartimenté, leur capacité à régurgiter les aliments pour les remastiquer ainsi que l'absence d'incisives à la mâchoire supérieure les classe dans le sous-ordre des Ruminants.

Les deux espèces appartiennent cependant à des familles différentes : le mouflon appartient à la famille des Bovidés car il produit des cornes persistantes tandis que le chevreuil produit des bois caducs, et appartient donc aux Cervidés. Le chevreuil appartient au genre *Capreolus*. On compte deux sous-espèces de chevreuils : le chevreuil de Sibérie (*Capreolus pygargus*) et le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) auquel nous nous intéresserons ici (Danilkin & Hewison 1996). Le mouflon appartient au genre *Ovis* qui regroupe aussi bien les ovins sauvages (mouflons) que domestiques (moutons, Fig. 1). D'après la révision taxonomique proposée par Cugnasse (1994), les mouflons habitant les îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne et Chypre) sont dénommés *Ovis gmelini musimon*. Cependant ce terme ne devrait pas s'appliquer aux populations qui ont été introduites sur le continent Européen à partir de mouflons originaires de Corse et de Chypre. En effet, de nombreuses hybridations ont eu lieu avec des moutons sauvages et domestiques (Türcke & Schmincke 1965, Uloth 1972, Cugnasse 1994) ayant entraîné des modifications phénotypiques des individus (Türcke & Schmincke 1965, Pfeffer 1967, De Beaufort 1970, Uloth 1972, Cugnasse 1988, Briedermann 1992, Lüps *et al.* 2003, Garel *et al.* 2005a, Piegert & Uloth 2005). Il est donc préférable de désigner ces populations hybrides sous la dénomination scientifique *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. et sous le nom commun « mouflon méditerranéen » selon les recommandations de Cugnasse (1994). Dans ce travail, nous ferons principalement référence au mouflon méditerranéen que nous désignerons sous le terme « mouflon » par mesure de simplification. Pour de plus amples détails sur la taxonomie du mouflon, se référer à Garel (2006).

2. Caractéristiques morphologiques

Le mouflon et le chevreuil sont deux ongulés de taille moyenne et similaire (70-77 cm au garrot pour le mouflon et 60-70 cm pour le chevreuil). Les chevreuils adultes pèsent en moyenne entre 18 et 32 kg, les mâles (brocards) étant un peu plus gros que les femelles (chevrettes). Cependant le dimorphisme sexuel entre les deux sexes reste faible chez le chevreuil (rapport entre la masse corporelle des mâles et celle des femelles inférieur à 1,10 à Trois-Fontaines, Gaillard *et al.* 1993b). Dans le cas du mouflon, la différence de masse corporelle entre les deux sexes est plus marquée, avec des poids de 30-37 kg pour les béliers et de 18-22 kg pour les brebis (poids éviscéré, Garel *et al.* 2007).



Fig. 1 - Femelle de mouflon et son agneau (en haut) et groupe de mouflons mâles adultes avec en arrière plan à gauche, une femelle et son jeune (en bas). (Photographies : Alexandre Mokrzycki).



Fig. 2 - Photographies d'un chevreuil male (en haut) et d'un faon caché (en bas). (Photographies : en haut : www.kevicar.com, en bas : Denis Bourgoïn).

Seuls les chevreuils mâles portent des bois (Fig. 2). Les bois sont des structures osseuses caduques, mesurant 17-26 cm, et dont le développement suit un cycle annuel : ils sont en velours à partir de janvier, le velours tombe en mars-avril puis les bois tombent en novembre-décembre (Danilkin & Hewison 1996, Sempéré *et al.* 1998). Tous les mouflons mâles portent des cornes. Il s'agit d'un étui corné emboîté sur une cheville osseuse, qui s'enroule en grandissant et peut atteindre 96 cm (Fig. 1). La croissance est maximale dans les premières années de vie de l'animal puis ralentie (Garel *et al.* 2005c). Chez le mouflon, les cornes ne sont pas uniquement l'attribut des mâles mais peuvent se retrouver aussi chez les femelles. Leurs cornes sont cependant très différentes de celles des mâles : elles sont généralement dissymétriques, de section fine et dépassent rarement les 20 cm (Pfeffer 1967). Selon les populations, la présence de cornes chez les femelles est très variable. Ainsi, dans les populations originelles de Corse, 10% des femelles

portent des cornes à Asco contre 75% à Bavella (Maudet & Dubray 2002) tandis que certaines populations hybrides peuvent même n'avoir aucune femelle cornue (dans les massifs des Bauges et de Gap-Chaudun, De Beaufort 1970, Chauvière 1978).

3. Organisation sociale et reproduction

Le mouflon est une espèce grégaire qui vit en groupes composés la plupart du temps d'individus adultes du même sexe (Bon *et al.* 1990, Le Pendu *et al.* 1995, Cransac *et al.* 1998). On retrouve ainsi principalement les groupes de mâles adultes et les groupes dits matriarcaux, composés de femelles adultes et de leurs jeunes de l'année en cours et de l'année précédente. Le mouflon présente donc une ségrégation sexuelle sauf pendant le rut (Le Pendu *et al.* 1995, Cransac *et al.* 1998). Pendant cette période, les mâles matures, très mobiles, sont à la recherche de femelles en œstrus et donnent lieu à la formation de groupes mixtes (Auvray 1983, Cransac *et al.* 1998). Le rut a lieu principalement de mi-octobre à fin décembre (Bon *et al.* 1993). Après une période de gestation de 148-159 jours, les femelles donnent généralement naissance à un agneau entre fin mars et fin mai (Bon *et al.* 1993), le taux de gémellité variant d'une population à l'autre (0-34%, Boussès & Réale 1998, Garel *et al.* 2005a).

Les chevreaux en milieu forestier ne sont pas grégaires et vivent généralement seuls ou en petit groupes de 2-3 individus (généralement la mère et ses faons, Danilkin & Hewison 1996). Des regroupements peuvent toutefois être observés en automne et en hiver avec des tailles de groupes plus élevées en milieux ouverts (Danilkin & Hewison 1996, Hewison *et al.* 2001). Les mâles sont même territoriaux du printemps jusqu'au rut, qui a lieu de juillet à mi-août (Danilkin & Hewison 1996, Sempéré *et al.* 1998). La gestation des chevrettes se caractérise par une diapause embryonnaire de 4 mois due à une implantation différée de l'ovocyte. Ainsi, les naissances n'ont lieu que 10 mois après l'accouplement. Malgré cela, une assez forte synchronie des naissances est présente chez cette espèce puisque 80% des naissances ont lieu sur moins de 30 jours, la majorité en mai (Gaillard *et al.* 1993c, Linnell & Andersen 1998). Les chevrettes donnent généralement naissance à deux faons (1-3 faons, Danilkin & Hewison 1996, 1-3 faons, Andersen *et al.* 2000a).

Les jeunes mouflons et chevreuils présentent deux types différents de comportements après leur naissance. Le faon reste couché, immobile et dissimulé par la végétation (Fig. 2) tandis que sa mère s'alimente à distance (50-150m) afin de ne pas dévoiler la présence et la localisation de son jeune (Espmark 1969, Linnell *et al.* 1998). On dit alors que le jeune a un comportement de type « caché » (*hider*, Walther 1965, Lent 1974) lui permettant de limiter la probabilité d'être détecté par un prédateur en milieu fermé ainsi que ses dépenses énergétiques. Dans le cas de l'agneau du mouflon, celui-ci se lève rapidement après sa naissance, lui permettant ainsi de suivre sa mère dans ses déplacements. L'agneau adopte donc un comportement de type « suiveur » (*follower*) qui est vu comme une tactique de limitation de la prédation en milieu ouvert.

4. Régime alimentaire et habitat

Le régime alimentaire du mouflon est principalement composé de graminées et d'herbacées non-graminéennes (Cugnasse *et al.* 2001a). Ces plantes ont des parois cellulaires épaisses et riches en fibres (e.g., la cellulose) demandant un processus de digestion long (Demment & Van Soest 1985). Cette caractéristique du régime alimentaire classe les mouflons parmi les animaux de type pisseurs (*grazer sensu* Hofmann 1989) comme le mouton ou la vache. A l'opposé, le chevreuil se nourrit majoritairement d'éléments végétaux facilement et rapidement digestibles, riches en contenu intracellulaire soluble et pauvres en parois cellulaires. Ainsi, les feuilles d'arbres et d'herbacées constituent une proportion importante du régime alimentaire du chevreuil (Duncan *et al.* 1998) le classant donc parmi les cueilleurs (*browser sensu* Hofmann 1989).

Le chevreuil et le mouflon sont capables d'utiliser une très grande variété d'espèces végétales (> 100) mais un faible nombre d'espèces constitue la majorité du régime alimentaire (e.g., Pfeffer 1967, Homolka 1991, Danilkin & Hewison 1996, Tixier & Duncan 1996, Cransac *et al.* 1997b, Duncan *et al.* 1998), ce qui leur vaut souvent le qualificatif de « gourmets éclectiques ». Cet éclectisme leur permet d'adapter la composition de leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité et de l'accessibilité des espèces et donc de l'habitat et de la saison. Cet éclectisme et cette plasticité

alimentaires ont sans doute fortement contribué au succès des implantations et à l'extension des populations de chevreuil et de mouflon dans des milieux très contrastés.

La composition du régime alimentaire reflète les besoins en habitats des animaux. Ainsi, le mouflon utilise préférentiellement les vastes espaces ouverts, riches en végétation herbacée mais apprécie également les fortes pentes ainsi que les escarpements rocheux en tant que zone refuge (Pfeffer 1967, Bon *et al.* 1995). Des exigences similaires sont également observées chez les autres espèces de mouflon (Geist 1971, Shannon *et al.* 1975, Schaller 1977, Risenhoover & Bailey 1985, McKinney *et al.* 2003). Par contre, le chevreuil utilise plutôt les forêts, aussi bien caducifoliées, de conifères ou Méditerranéennes ainsi que les landes ou les marais. L'habitat typique est composé de mosaïques de forêts riches en arbustes et de milieux ouverts (Danilkin & Hewison 1996, Lister *et al.* 1998). Il affectionne tout particulièrement les écotones de lisière (Tufto *et al.* 1996, Saïd & Servanty 2005).

5. Présentation des sites et des populations

5.1. Le massif du Caroux-Espinouse et ses mouflons

Le massif du Caroux-Espinouse (43° 38' N, 2° 58' E), couvrant une superficie de 20 000 ha, est situé à l'extrémité sud du massif central (Fig. 3, Garel, 2006). Il appartient au massif de l'Agoût et au grand ensemble de la Montagne Noire (Baudière 1970) et culmine à 1124 m (sommets de l'Espinouse). D'un point de vue administratif, ce massif appartient à la région Languedoc-Roussillon et plus précisément, au département de l'Hérault (34), à la limite des départements du Tarn (81) et de l'Aveyron (12). Il fait partie du Parc Naturel Régional du Haut Languedoc.

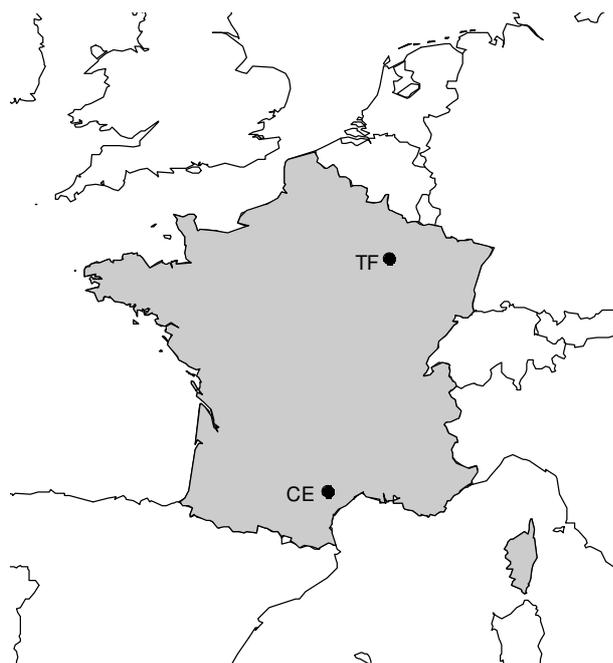


Fig. 3 - Localisations géographiques du massif du Caroux-Espinouse (CE) et du Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines (TF).

Au sein de ce massif, on retrouve la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) couvrant une superficie de 1704 ha (Fig. 4). Cette réserve est gérée conjointement et contractuellement par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS, chargé des études sur la faune et la flore) et l'Office National des Forêts (ONF, chargé de la gestion directe de la réserve). Adjacents à cette réserve, s'ajoutent également 114 ha en arrêté de protection de biotope et appartenant à l'ONCFS (Saïdi 2002).

- **Topographie**

Quatre grands types de reliefs peuvent être distingués (Fig. 4, Auvray, 1983) :

- Les grands versants : situés au nord et au sud, ils sont abrupts, découpés et d'accès difficile. Ils présentent des versants secondaires dont l'altitude varie entre 260 et 1000 m.

- Les plateaux : ils surmontent les versants précités. On trouve ainsi un grand plateau à l'ouest du sommet de l'Espinouse, le plateau du Caroux (1090 m) au sud, le Plo des Brus (1098 m) et le plo de Flamboyau (1123 m) au nord.
- Les vallées : souvent profondes (dénivelés de 300-400 m) et d'orientation générale Nord-Sud et dont la plus grande est la vallée du Vialais. Cette vallée constitue la majeure partie de la superficie de la RNCFS du Caroux-Espinouse.
- Un secteur vallonné à l'Est avec des pentes plus douces.

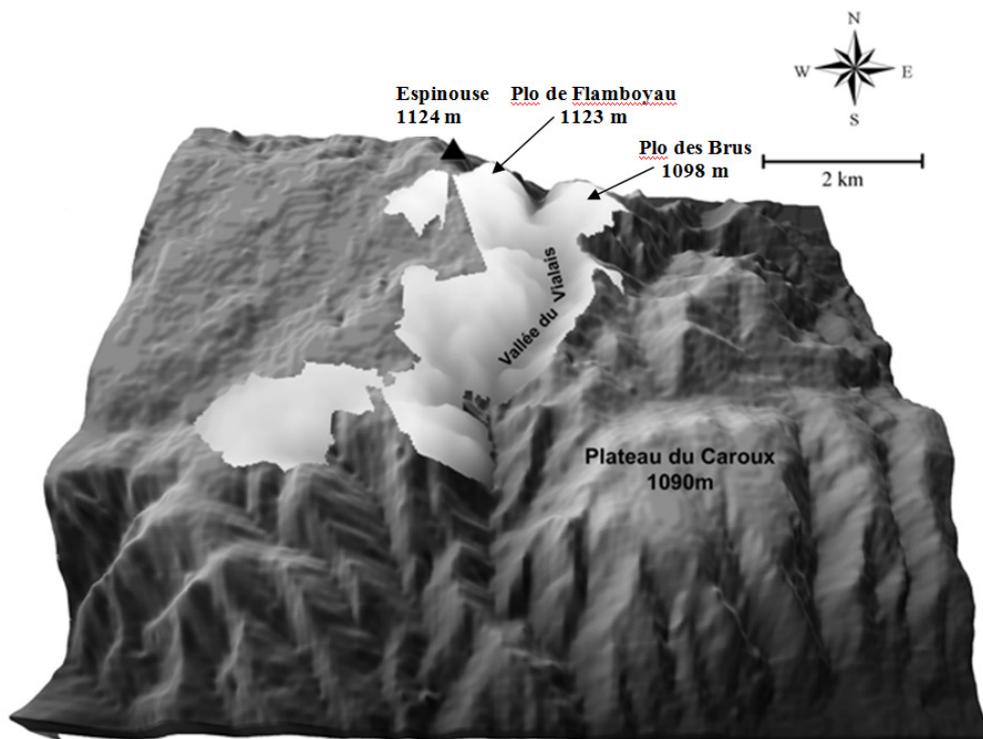


Fig. 4 - Représentation en trois dimensions du massif du Caroux-Espinouse et de sa Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS, zone plus claire, superficie = 1704 ha, d'après Garel 2006). La surface représentée correspond globalement à l'aire d'extension actuelle de la population. (D'après Garel 2006).

- **Végétation**

Dans les vallées et sur les versants, la végétation rencontrée est généralement constituée de caducifoliés avec notamment des forêts de hêtres (*Fagus sylvatica*), de

châtaigniers (*Castanea sativa*) et, au sud du massif, de chênes (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. ilex*, Auvray 1983). Sur les hauts des versants et les plateaux, on retrouve des plantations de résineux (principalement de pin sylvestre *Pinus sylvestris*, pin noir d'Europe *P. nigra* et épicéa commun *Picea abies*), des ligneux bas et des arbustes (myrtille *Vaccinium myrtillus*, callune *Calluna vulgaris*, bruyère *Erica cinerea*, *E. scoparia*, genêt *Cytisus oromediterraneus*, *C. scoparius*, *Genista anglica*, *G. pilosa*, Fig. 5). La présence aussi de zones tourbeuses et herbeuses (fétuques *Festuca paniculata*, *F. ovina*, agrostide capillaire *Agrostis capillaris*) et de cultures à gibier (principalement de seigle *Secale cereale* et d'avoine *Avena sativa*) a une importance particulière pour l'alimentation du mouflon (Cugnasse *et al.* 2001a).

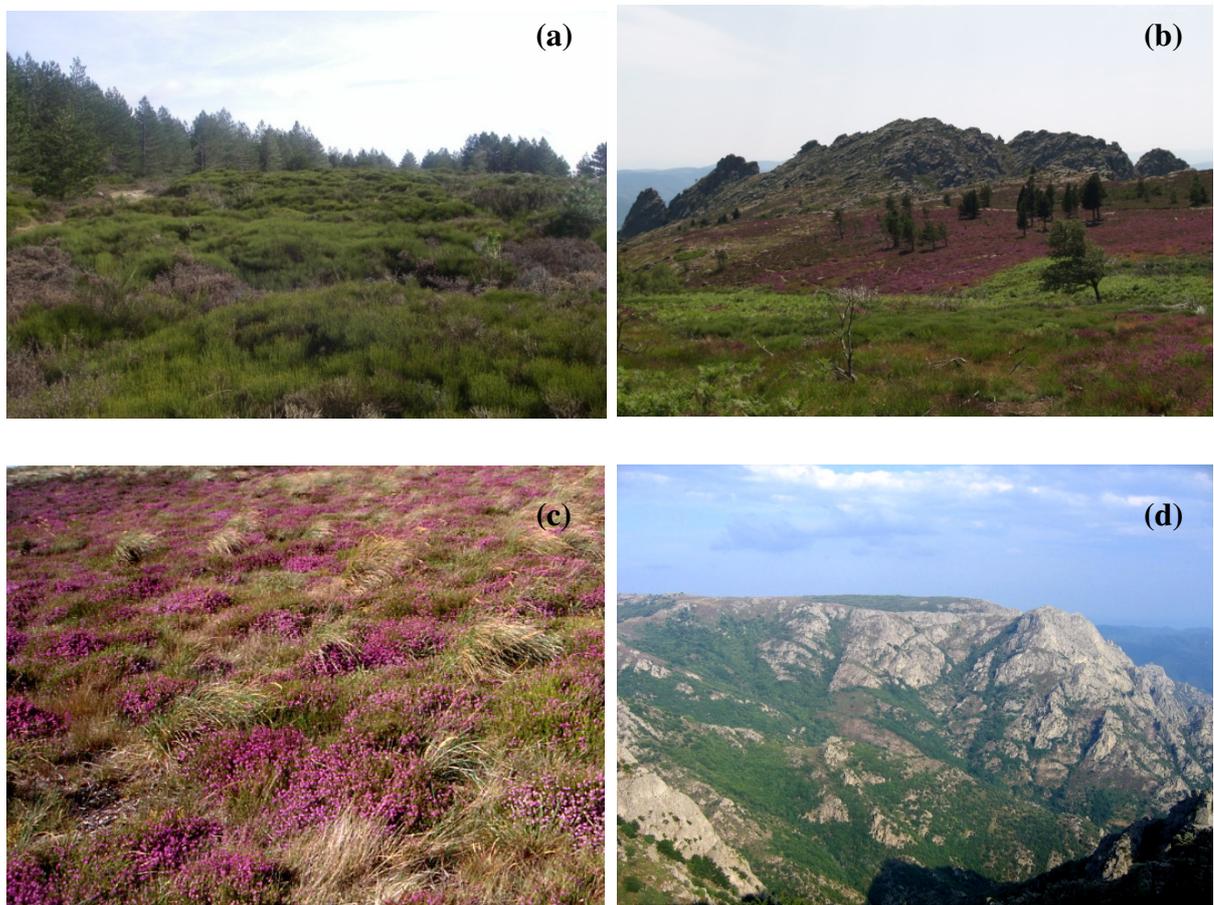


Fig. 5 - Photographies de différents types de végétations et de reliefs rencontrés sur le massif du Caroux-Espinouse : (a) lande à genêt avec en fond une forêt de conifère ; (b) vue de la partie sud-ouest du plateau du Caroux couvert d'une lande à bruyère-callune-graminée et en fond, le roc Caroux ; (c) vue plus rapprochée de la lande ; (d) versant ouest du plateau du Caroux avec à droite le roc Caroux. (Photographies : a-c : Eric Marty, d : Gilles Bourgoïn).

- **Climat**

De par sa situation géographique et son relief, le Caroux-Espinouse se situe à la confluence de trois régimes climatiques : océanique, méditerranéen et montagnard (Thiebaut 1971). On observe une prédominance des climats océaniques et montagnards dans les parties ouest et nord du massif avec de fortes pluviosités de septembre à avril, de faibles températures de décembre à février et une forte amplitude thermique (Fig. 6). Le climat méditerranéen prédomine dans la partie sud du massif avec des étés chauds et secs (Baudière 1962, Thiebaut 1971, Garel *et al.* 2004). La pluviométrie est cependant assez variable d'une année sur l'autre selon la dominance de l'une ou l'autre des tendances (Fig. 6). Les vents jouent un rôle prédominant dans le climat du massif. Ils soufflent les deux tiers de l'année et sont parfois violents. On dénote deux courants antagonistes : les vents du Nord et du Nord-Ouest qui sont dominants presque toute l'année, et les vents du Sud et du Sud-Est. Les chutes de neige ont lieu entre décembre et avril et sont généralement peu fréquentes (12 ± 4 [ET¹] jours à 900 m). De plus, elles ne concernent la plupart du temps que les zones les plus élevées et la neige ne persiste que quelques jours à quelques semaines (Garel 2006).

¹ ET :écart-type

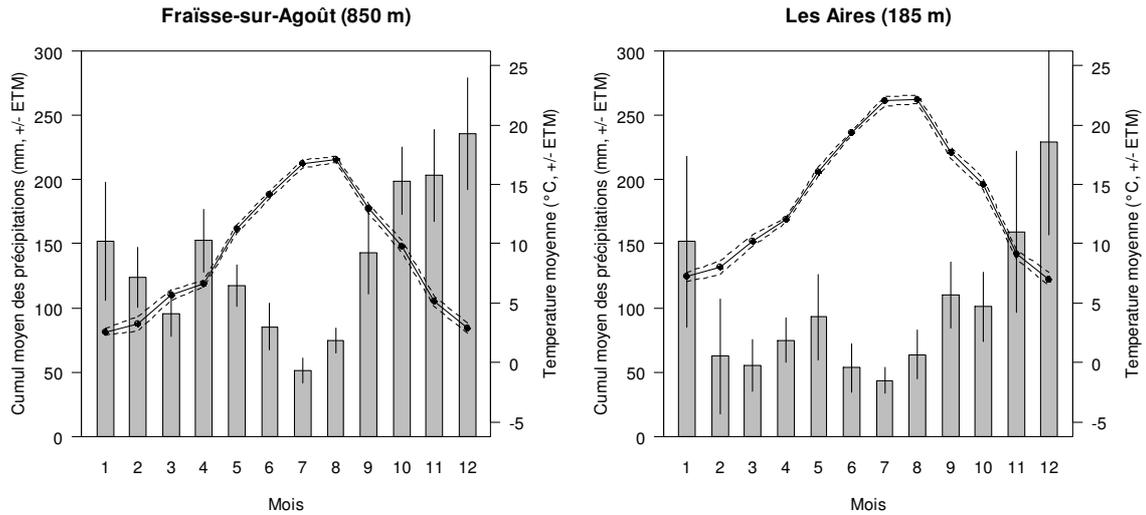


Fig. 6 - Diagrammes climatiques des stations Météo France de Fraïsse-sur-Agoût (période 1990-2002) et des Aires (période de 1995-2001) représentant les valeurs mensuelles moyennes (\pm erreur-type sur la moyenne [ETM]) de la température journalière moyenne et des précipitations cumulées. Ces deux stations météo du Caroux-Espinouse subissent respectivement des influences climatiques océaniques de montagne et méditerranéennes.

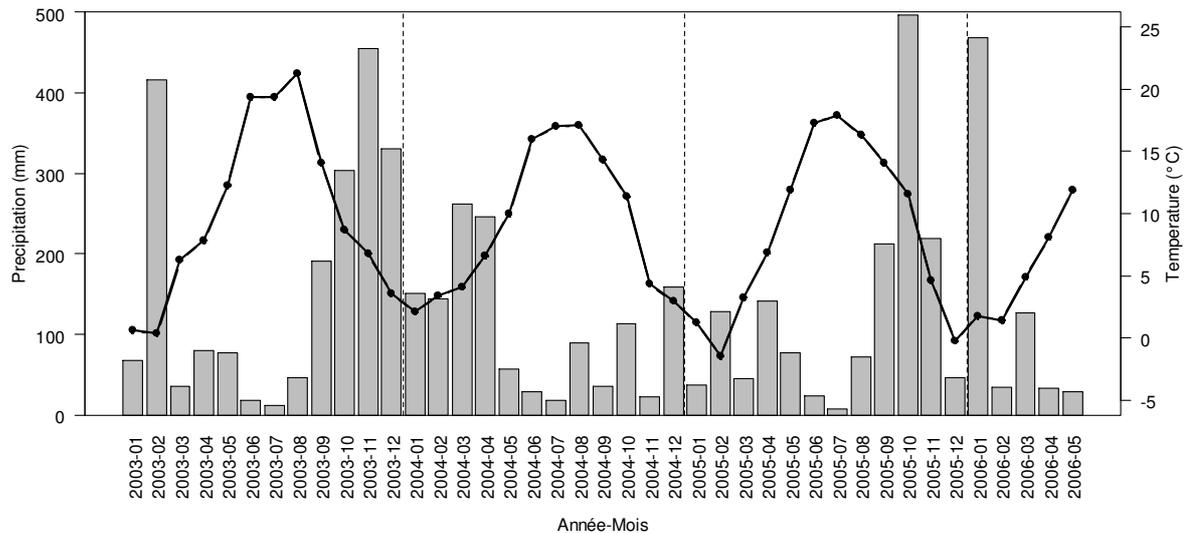


Fig. 7 - Diagramme climatique des valeurs mensuelles moyennes des précipitations cumulées et des températures moyennes journalières enregistrées à la station Météo France de Cambon-et-Salvergues (900m). Cette station est la plus représentative du climat rencontré sur le plateau du Caroux de par son altitude et sa situation géographique (située à 9.9 km du plateau).

Notre étude porte sur le suivi de mouflons entre 2003 et 2006. Au cours de cette période, les animaux ont rencontré des conditions climatiques très variables d'une année à l'autre. L'année 2003 fut exceptionnellement chaude et sèche en Europe (et plus particulièrement l'été, Levinson & Waple 2004). Les températures moyennes enregistrées en été (juin-août) sur une large zone européenne centrée sur la Suisse ont dépassé d'environ 3° C celles enregistrées entre 1961-90 (Schär *et al.* 2004). Des températures plus élevées que la moyenne ont également été enregistrées au cours de l'automne et de l'hiver 2003. Les températures enregistrées en décembre en Europe étaient 2° C au-dessus de la moyenne saisonnière (Levinson & Waple 2004). Ces conditions climatiques exceptionnelles ont été rencontrées au Caroux-Espinouse avec un été (juin-août) très chaud ($20 \pm 0.2^{\circ} \text{C}$ [$\pm \text{ETM}^2$] à 900 m) et sec (76.3 mm, Garel *et al.* 2004) et un hiver relativement doux par rapport aux deux hivers suivants (3 ± 0.4 , 1 ± 0.4 et $0.9 \pm 0.3^{\circ} \text{C}$ [$\pm \text{ETM}$] à 900 m respectivement entre décembre-février 2003-2004, 2004-2005 et 2005-2006, Fig. 7). La pluviométrie est très variable selon les années (Fig. 7, Fig. 8) avec notamment de fortes précipitations de septembre 2003 à avril 2004 (2083 mm à 900 m) par rapport aux deux années suivantes (681 mm et 1635 mm, respectivement, Fig. 7). Si l'on regarde le niveau des précipitations durant la période la plus sèche de l'année (15 juin au 31 juillet, Garel, 2004) au cours de la période 1989-2006, on remarque que la sécheresse de 2003 (précipitations cumulées = 11.3 mm) n'est pas un phénomène unique mais que des niveaux de précipitations encore plus faibles ont été enregistrés en 1989 (1.5 mm) et en 2005 (10.2 mm, Fig. 8).

² ETM : erreur-type sur la moyenne

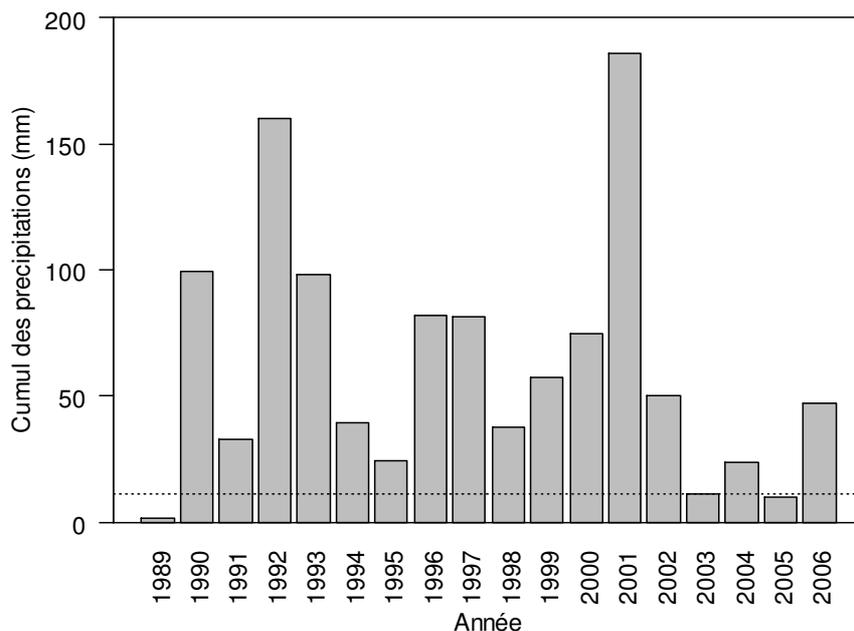


Fig. 8 - Précipitations cumulées (mm) enregistrées à la station Météo France de Cambon-et-Salvergues (900m) du 15 juin au 31 juillet de chaque année, entre 1989 et 2006. Le trait en pointillés représente la valeur de précipitations cumulées en 2003. (d'après Garel 2006).

- **Le plateau du Caroux**

Notre étude portera sur une zone restreinte du massif du Caroux-Espinouse : le plateau du Caroux. Situé dans la partie sud-est du massif (Fig. 4), le plateau a une superficie de 374 ha et se situe à une altitude moyenne de 1050 m (Cugnasse & Garel 2006). Le versant sud du plateau descend à une altitude de 200 m environ, le versant nord, à 800 m. La végétation diffère selon la zone considérée (Fig. 9). La végétation du plateau est principalement représentée par des landes (landes à bruyère et callune, landes à genêt et landes à fougère *Pteridium aquilinum*). On y trouve également deux zones tourbeuses (non représentées sur la Fig. 9), des forêts (pins, hêtres) ainsi que des cultures à gibier. Sur le versant sud, elle est principalement représentée par des forêts plus ou moins denses de chênes verts sur un sol très rocailleux. Sur les versants ouest et est, ce sont des forêts de feuillus (du plateau vers la vallée : hêtres, châtaigniers puis chênes verts) qui dominent. On trouve des forêts de hêtre sur le versant nord du plateau, des landes à bruyère et callune et des landes à fougère, ainsi que des prairies en bas du versant.

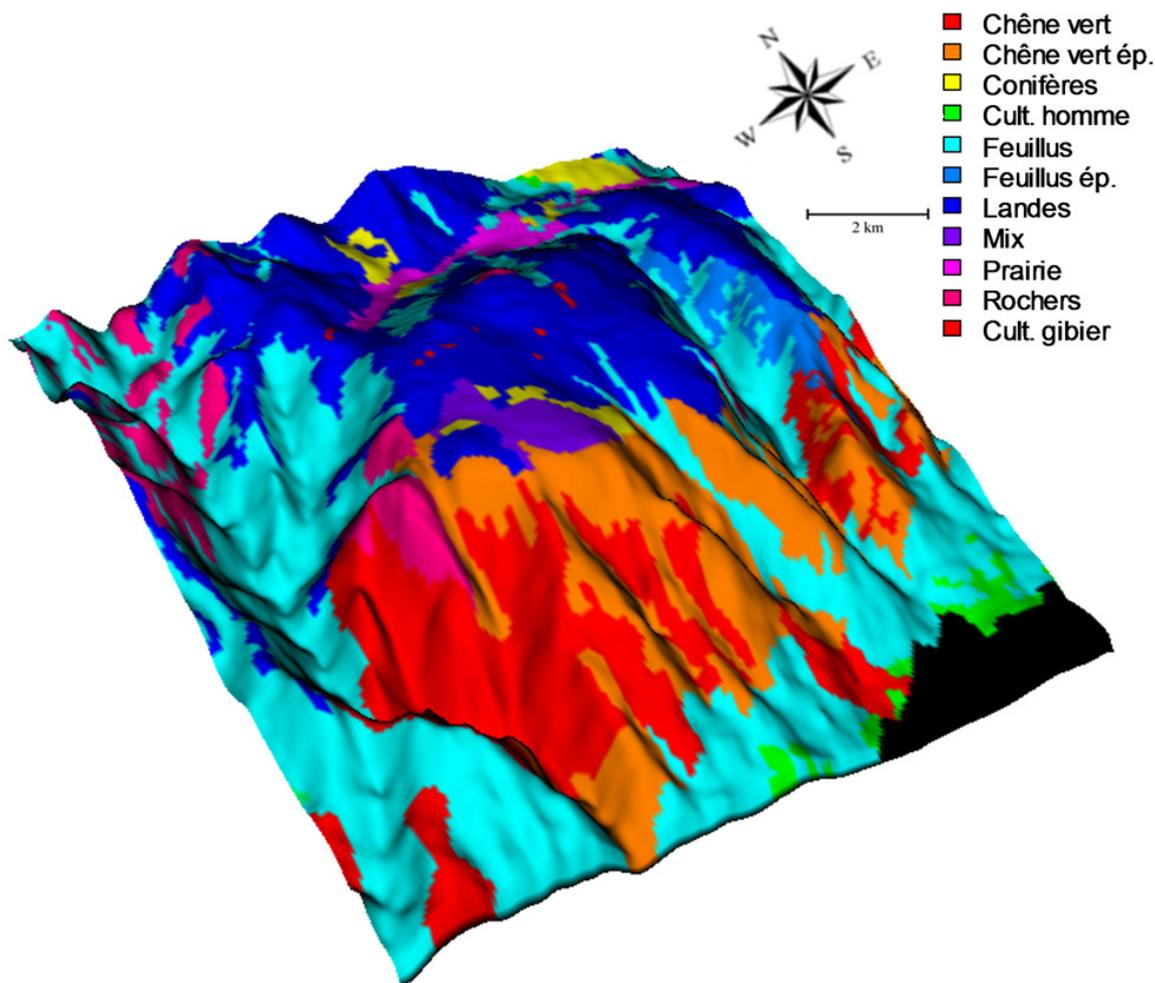


Fig. 9 - Représentation en trois dimensions de la zone du plateau du Caroux et de la végétation rencontrée. La carte de végétation a été réalisée à partir d'images aériennes de 2001. Abréviations utilisées pour les classes de végétation : Chêne vert ép. : forêt de chênes verts peu denses, Cult. homme : cultures pour l'homme, Mix : forêt mixte feuillus-conifères, Cult. gibier : cultures à gibier. La zone en noir correspond à une zone non cartographiée.

- **La population de mouflons**

La population de mouflons du Caroux-Espinouse a été créée à partir de 19 individus introduits entre 1956 et 1960 (Garel *et al.* 2005a). Elle forme une unité indépendante et est considérée comme la plus importante population de mouflons en France (Cugnasse 1997). Son suivi scientifique est effectué depuis 1974 par l'ONCFS (Cugnasse 1982) en collaboration avec les gestionnaires locaux et divers partenaires scientifiques (IRGM-INRA de 1986 à 1998, CNRS). Le suivi de cette population depuis plus de 30 ans ont permis d'acquérir de nombreuses connaissances sur le mouflon.

Chaque année des captures sont réalisées (71 ± 37 [ET] individus par an depuis 1974. De nombreuses méthodes de captures ont été testées et/ou sont utilisées régulièrement sur le site : cage-piège (Fig. 10), filet tombant, fusil hypodermique, filet linéaire, lacet à patte, piège soft coyote, phéromones sexuelles, capture au rapace dressé (Cugnasse 1982, Cugnasse *et al.* 2001b, Cugnasse & Garel 2006). Les captures se font principalement par cage-piège mais également à l'aide des deux filets tombants situés sur le plo des Brus et le plateau du Caroux. Les captures ont servi à l'exportation d'animaux pour l'introduction ou le renforcement de populations (de 1974 à 1999, Cugnasse 1992, Cugnasse & Houssin 1993) et au marquage individuel (boucle auriculaire, visuel, émetteur VHF [*Very-High Frequency*], récepteur GPS [*Global Positioning System*]). Les prélèvements se font aussi par le tir d'animaux à la chasse avec une moyenne de 107 ± 34 mâles et 110 ± 45 femelles prélevés par an (période 1973-2003, Garel *et al.* 2005b).



Fig. 10 - Agneau de mouflon capturé à l'aide d'une cage-piège. (Photographie : Nicolas Georges).

Les mesures d'abondance (indice ponctuel et indice aérien d'abondance) montrent globalement une stabilité locale des effectifs depuis 1989, avec une diminution plus ou moins marquée sur la période 2000-2003 lorsque les plans de chasse ont été fortement augmentés (Garel *et al.* 2005b), tandis que l'on observe une augmentation de l'aire d'extension de la population (Garel 2006). Les suivis biométriques (animaux capturés et

animaux prélevés à la chasse) de cette population ont permis par ailleurs de mettre en évidence une baisse de la qualité phénotypique des individus (période 1976-2003), avec notamment une diminution de la qualité des trophées (10.7-46.3 %) et une baisse de la masse corporelle des adultes (mâles et femelles, 17.8-18.3 %) et des agneaux (12.8-14.3 %, Garel *et al.* 2007). Les changements phénotypiques observés résultent probablement à la fois des pratiques de chasse (chasse sélective au trophée) et d'une baisse de la qualité des habitats suite à la fermeture du milieu (voir Partie IV - 3, Garel, 2007).

5.2. Le Territoire d'Étude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines

Le Territoire d'Étude et d'Expérimentation (TEE) est situé dans la forêt domaniale de Trois-Fontaines dans la région Champagne-Ardenne (48°43' N, 4°56' E, Fig. 3). Ce territoire est entièrement clôturé et s'étend sur une superficie de 1360 ha.

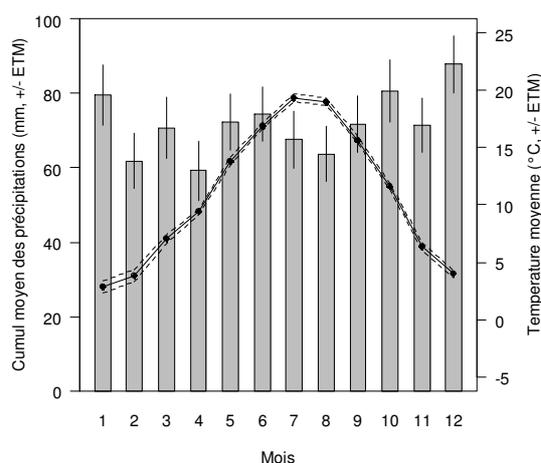


Fig. 11 - Diagramme climatique représentant les valeurs mensuelles moyennes (\pm erreur type sur la moyenne [ETM]) de la température journalière moyenne et des précipitations cumulées (période 1975-1998).

Le climat est proche du climat continental avec des hivers relativement froids (décembre-février : $3.6 \pm 0.3^\circ \text{C}$) et longs, et des étés chauds (juillet-août : $19.2 \pm 0.2^\circ \text{C}$, Fig. 11). La végétation arborée du site est dominée par des hêtres (*Fagus sylvatica*) et des chênes (*Quercus* sp.) matures (Fig. 12 et Fig. 13). Les taillis sont majoritairement composés de charme (*Carpinus betulus*) et dans une moindre mesure, de noisetiers (*Corylus avellana*) et de tilleuls (*Tilia cordata*), et les sous-bois, de lierre (*Hedera helix*) et de ronces (*Rubus* sp.). Suite à la tempête Lothar en décembre 1999, 400 ha ont subi une diminution du couvert (Klein & Toïgo 2003, Widmer *et al.* 2004).

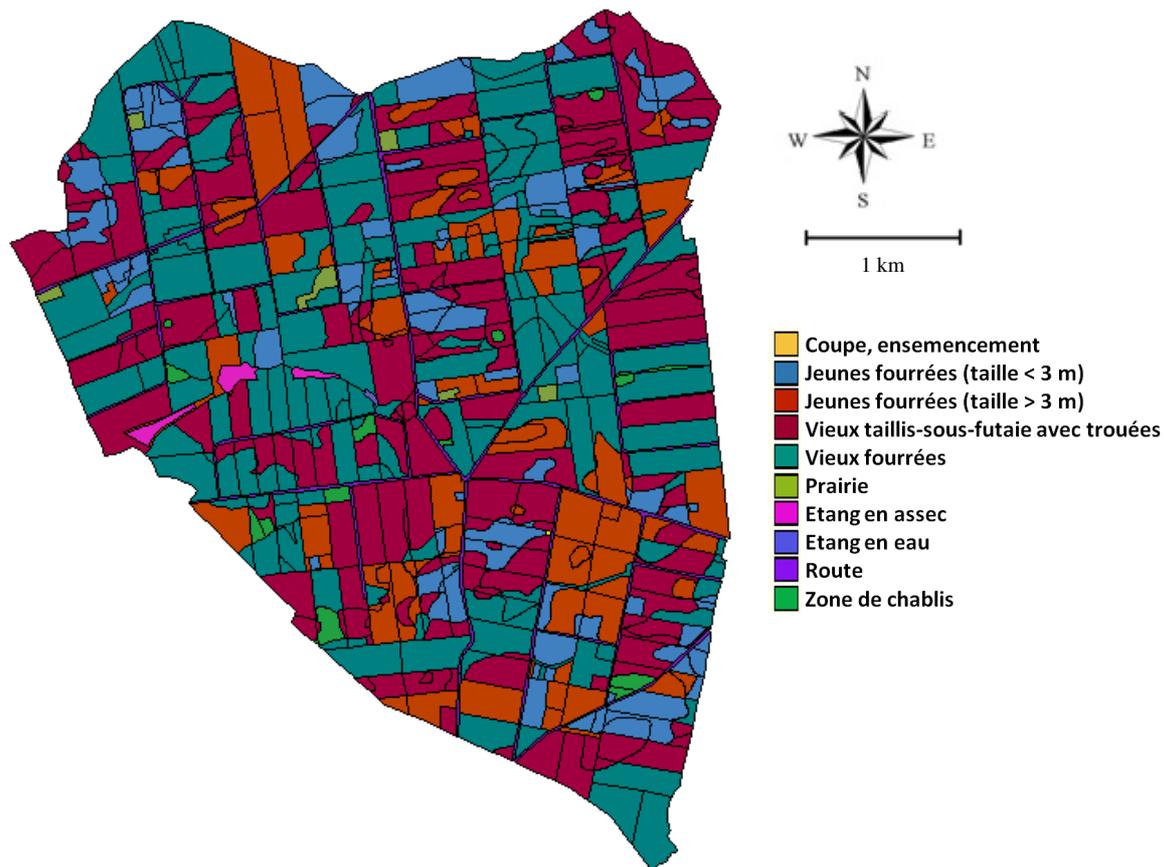


Fig. 12 - Carte des parcelles forestières, routes et types de végétation rencontrés sur le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines (superficie de 1360 ha enclos) en Champagne-Ardenne, France (carte de l'année 2004).

La population de chevreuils de Trois-Fontaines est suivie depuis 1976 par la méthode de Capture-Marquage-Recapture (Gaillard *et al.* 1993a). Chaque année, 150-250 animaux adultes sont capturés entre décembre et mars à l'aide de filets linéaires et équipés d'un marquage individuel (boucle auriculaire, visuel, émetteurs VHF [Very-High Frequency], récepteurs GPS [Global Positioning System]). Ainsi, plus de 70 % des individus âgés de plus de 1 an possèdent un marquage individuel. Parmi les individus capturés, certains sont exportés (60-200 individus), permettant de maintenir un effectif de 200-250 individus de plus de 1 an en mars (de 1977 à 2000, Gaillard *et al.* 1993a, Gaillard *et al.* 1997). Par contre, de 2001 à 2003, les exportations ont été arrêtées, entraînant une augmentation de la densité. De plus, du 15 avril au 30 juin de chaque année, les faons sont capturés et marqués (20-70 faons par an, Gaillard *et al.* 1997, Gaillard *et al.* 1998). Les résultats de ce suivi intensif montrent que les femelles âgées de 2 ans et plus, se reproduisent toutes (Gaillard *et al.* 1998). La survie annuelle est de 0.82

et 0.93 pour les mâles et femelles adultes, respectivement (Gaillard *et al.* 1993a). Cette population très productive présente un taux de croissance annuel (λ) de 1.37, proche de la valeur maximal pour le chevreuil (Gaillard *et al.* 1992).

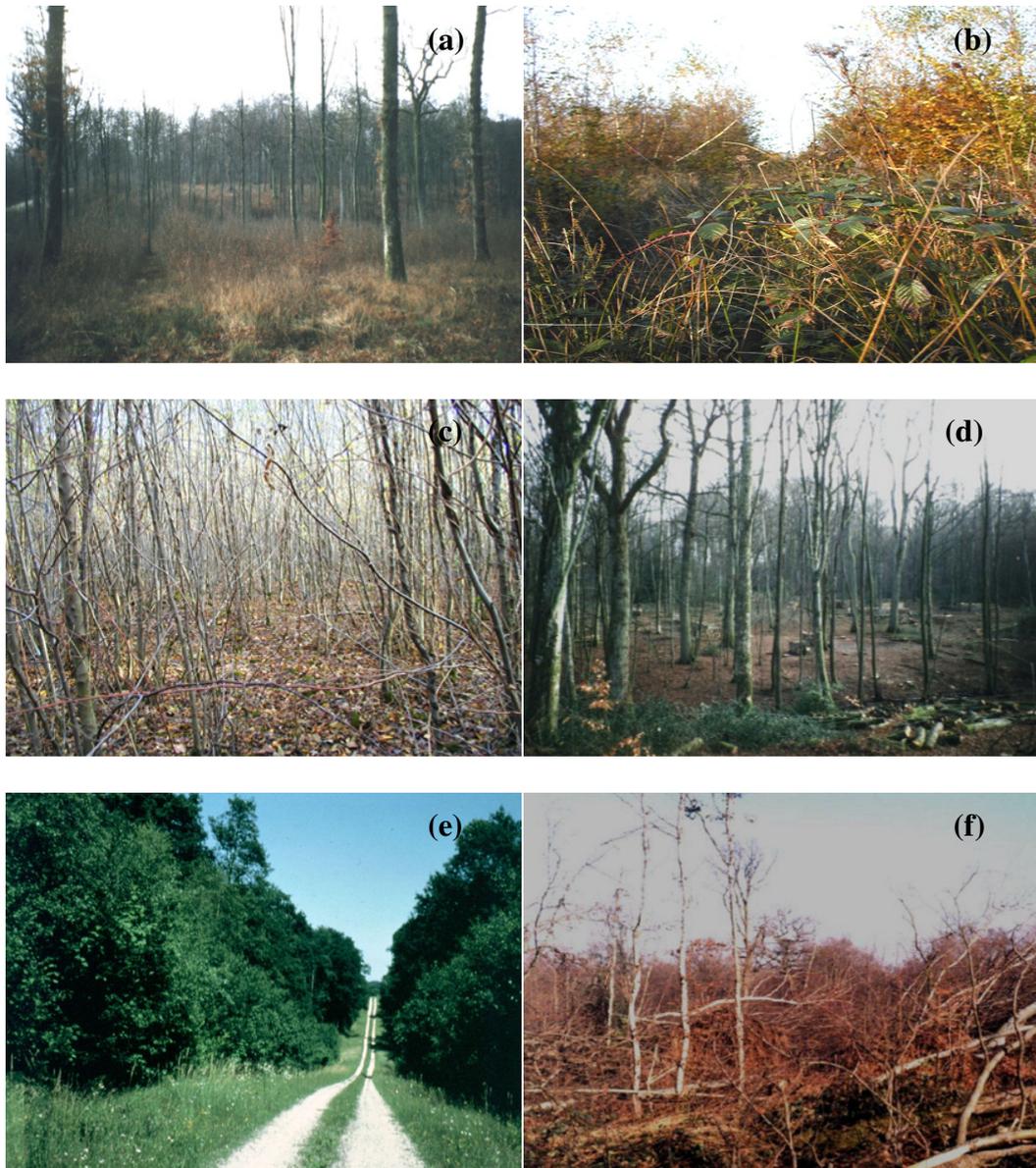


Fig. 13 - Photographies des différents types de végétation et des routes rencontrés sur le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines en Champagne-Ardenne, France : (a) coupe rase ; (b) fourrée < 3m ; (c) fourrée > 3m ; (d) taillis-sous-futaie avec trouée ; (e) route ; (f) chablis. (D'après Widmer & Saïd 2004).

**Partie II. Etude du
rythme d'activité des
mouflons**

1. Introduction

La recherche et l'ingestion d'aliments constituent tout au long de l'année la part essentielle de la phase d'activité des ruminants (e.g., Craighead *et al.* 1973, Tustin & Parkes 1988, Moncorps *et al.* 1997, Parker *et al.* 1999, Shi *et al.* 2003) et leur rythme d'activité peut être résumé par une alternance de périodes d'alimentation et de périodes de rumination. Un animal est considéré comme inactif, dans ce travail, quand il est couché (au repos, en rumination ou en train de dormir).

En réponse aux modifications de facteurs propres ou extérieurs à l'animal, celui-ci adopte des tactiques afin de maximiser son gain net d'énergie sur le long terme. Elles peuvent avoir des répercussions, par exemple, sur la durée des phases d'activité, la durée des phases d'inactivité ou bien encore, sur leur répartition dans le temps. Afin d'identifier les facteurs susceptibles d'entraîner des modifications de l'utilisation du temps par les animaux et leur réponse, l'idéal serait d'étudier l'influence d'un seul facteur à la fois et de contrôler les autres. Cependant, en conditions naturelles, de nombreux facteurs varient en même temps, tels que les conditions climatiques et l'abondance et la qualité de la nourriture. Par conséquent, à moins de travailler en milieu totalement contrôlé (ce qui en soit n'est de toute façon pas réalisable), il est difficile de tester séparément l'effet de différents facteurs. L'expérimentation en milieu contrôlé est rendue encore plus compliquée et onéreuse lorsque les animaux étudiés sont de grande taille. Dans certains cas, notamment lorsque l'on souhaite tester l'influence d'un facteur en particulier, on peut étudier la réponse d'animaux étudiés en parallèle et soumis à différentes valeurs de ce facteur. Ainsi, on peut par exemple étudier l'influence de l'élevage des jeunes sur le rythme d'activité des mères en comparant l'activité de femelles suitées et non suitées suivies en parallèle. Les animaux étant suivis en parallèle, ils subissent les mêmes variations des facteurs environnementaux (e.g., conditions climatiques) ce qui permet de limiter l'impact de facteurs confondants. Utilisant ce principe, des études ont ainsi testé, par exemple, l'effet de la densité des animaux (Coulombe 2006), de la lactation (Toigo 1999, Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Blanchard 2005, Hamel & Côté 2008), du sexe et/ou de la masse corporelle (Ruckstuhl 1998, Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Michelena *et al.* 2006) sur l'activité des animaux ou bien encore la synchronie de l'activité entre les animaux au sein d'un groupe ou entre groupes (Michelena *et al.* 2006).

Dans le cadre de cette étude, nous avons décidé de travailler en deux étapes. Dans un premier temps, nous souhaitons identifier les principaux facteurs affectant l'activité des femelles mouflon ainsi que leurs réponses à ces facteurs au cours d'une année. Nous nous sommes donc intéressés aux variations mensuelles de l'activité et de nombreux facteurs, aussi bien environnementaux que liés au cycle de reproduction des animaux. Une fois les facteurs les plus influents sur l'activité des animaux identifiés, il est ensuite possible, dans un deuxième temps, d'étudier plus en détails l'effet d'un ou plusieurs facteurs d'intérêt en limitant l'influence des autres facteurs. Ceci est permis en travaillant sur une période (ici, le mois) et à une échelle de temps (la journée ou au sein de la journée) plus restreintes ; la période choisie étant suffisamment courte pour limiter les variations des facteurs qui ne nous intéressent pas.

Les connaissances sur le rythme d'activité du mouflon sont relativement pauvres et souvent limitées à la période diurne et/ou à une période de l'année (Auvray 1983, Langbein *et al.* 1997b, Moncorps *et al.* 1997, Langbein & Scheibe 2001), telle que la période de mise-bas et d'élevage des jeunes (Khazraie 1989, Langbein *et al.* 1998a, Langbein *et al.* 1998b) ou du rut (Gonzalez *et al.* 2001). Il en est de même pour les autres *Ovis* sauvages (*Ovis canadensis mexicana* : Miller *et al.* 1984, Alderman *et al.* 1989, *Ovis canadensis canadensis* : Ruckstuhl 1998). Nous profiterons donc également de cette partie pour compléter nos connaissances sur le rythme d'activité des mouflons puisque nous avons eu l'opportunité d'enregistrer les mouvements des animaux tous les jours sur une période de presque un an par animal (Tab. 1) et aussi bien le jour que la nuit.

2. Présentation des données

2.1. Colliers GPS et bilan des données d'activité

Au cours de notre étude, nous avons équipé 16 femelles mouflon de colliers GPS (*Global Positioning System* ou Géo-Positionnement par Satellites) 3300S-révision 2 de la marque Lotek (Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada, Fig. 14) sur le plateau du Caroux. Des capteurs optionnels ont été rajoutés à ces colliers afin d'enregistrer la température ambiante et les mouvements du collier.

Tab. 1 - Périodes et durée d'enregistrement des mouvements par les colliers GPS posés sur des femelles mouflons capturées sur le plateau du Caroux entre 2003 et 2005.

Année de pose	Colliers / Femelles	Date de début du suivi	Date de fin du suivi	Durée du suivi (en jours)
2003				
	391	17/05/2003	31/05/2004	380
	392	12/06/2003	03/05/2004	326
	393	19/06/2003	14/06/2004	361
	394	17/05/2003	31/05/2004	380
	395*	17/05/2003	31/10/2003	167
	396	17/05/2003	06/06/2004	386
	462	25/06/2003	21/05/2004	331
	463	24/06/2003	07/06/2004	349
2004				
	783	03/07/2004	02/08/2005	395
	785	16/06/2004	02/08/2005	412
	786	21/06/2004	12/09/2005	448
	787	03/07/2004	02/08/2005	395
	808	13/06/2004	05/08/2005	418
2005				
	831	14/06/2005	14/08/2006	426
	834*	13/05/2005	11/12/2005	212
	1196	27/07/2005	18/06/2006	325
			Moyenne	357
			Ecart-type	75

* : femelles mortes avant la fin de vie des batteries des colliers GPS

Huit colliers ont été posés en 2003, 5 en 2004 et 3 en 2005 (Tab. 1). Sur ces 16 colliers, deux ont été retirés avant que la batterie du collier ne soit déchargée (animaux tirés à la chasse). Ils ont pu enregistrer les mouvements des animaux toutes les 5 min pendant 167 et 212 jours. Si l'on exclut ces 2 colliers, les 14 colliers restants ont enregistré des données sur plus d'un an (381 ± 39 [ET] jours). L'utilisation de capteurs de mouvements intégrés dans les colliers GPS permet donc de suivre l'activité de chaque animal à une échelle de temps très fine (une donnée toutes les 5 min) sur un cycle annuel. Du fait d'un dysfonctionnement des capteurs de mouvements du collier 396 posé en 2003, les données de ce collier ne seront pas utilisées dans cette partie.

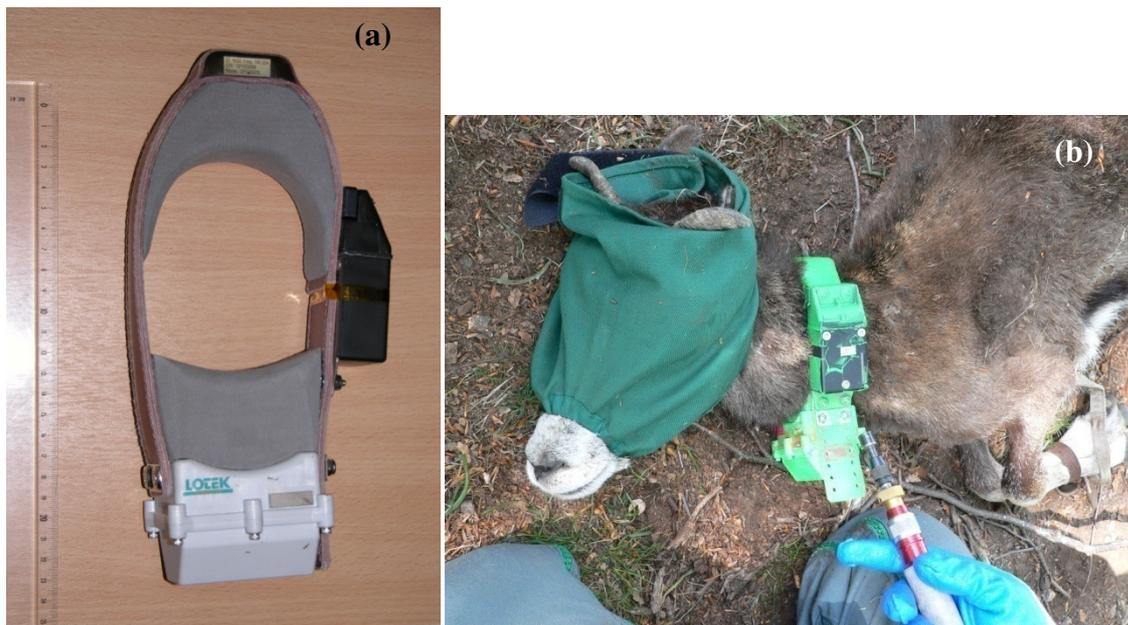


Fig. 14 – (a) Collier (Global Positioning System) 3300S-révision 2 de la marque Lotek. Ce collier est équipé du système drop off (boitier noir sur le côté droit du collier en cuir) permettant de déclencher l'ouverture du collier en cuir à distance ; (b) pose d'un collier GPS sur une femelle de mouflon cornue.

2.2. Description des capteurs de mouvement

Deux capteurs de mouvements sont intégrés dans chaque collier GPS. Chaque capteur est constitué d'un cylindre à l'intérieur duquel se déplace une bille. Dès que la bille entre en contact avec l'une ou l'autre des extrémités du cylindre, un évènement est compté. Pour chaque période de 5 min, le collier comptabilise et enregistre le nombre total d'évènements pour chacun des cylindres; les valeurs allant de 0 à 255 (Lotek Engineering Inc. 2003). Les deux cylindres sont orthogonaux entre eux et parallèles au sol quand le collier est en position verticale. Lorsque le collier est placé sur l'animal, un cylindre se retrouve orienté selon l'axe rostro-caudal de l'animal tandis que le second est orienté selon l'axe latéro-latéral. Les deux capteurs de mouvements ne sont donc pas sensibles aux mêmes mouvements de la tête et du cou de l'animal ; le premier est plus sensible aux mouvements d'avant-arrière et/ou verticaux de la tête et du cou tandis que le deuxième, aux mouvements latéraux (Lotek Engineering Inc. 2003, Ungar *et al.* 2005). Nous les nommerons respectivement capteur FB (pour *Forward-Backward*) et capteur LR

(pour *Left-Right*). Le capteur de mouvements FB permet également de connaître le pourcentage de temps que l'animal a passé la tête en bas (i.e, angle d'inclinaison du collier par rapport à la verticale supérieur à 7.5°) pour chaque période de 5 min (capteur HD pour *Head Down*) à l'aide d'un micro-contrôleur spécifique (Lotek Engineering Inc., *communication personnelle*). Un collier enregistre donc trois valeurs de mouvements (LR, FB et HD) pour chaque période de 5 min, de sa mise en marche jusqu'à la fin de vie des batteries.

Un dispositif de récupération à distance des colliers GPS (*drop off*) a été ajouté en option sur les colliers (Fig. 14). Placé sur le côté du collier en cuir du GPS, il maintient fermé celui-ci. Lorsque l'on souhaite récupérer un collier équipant un animal, on peut déclencher à distance son ouverture à l'aide d'une antenne et d'un émetteur radio. Cependant, du fait de sa position latérale sur le collier et de son poids, il déséquilibre le collier qui présente alors une inclinaison de côté d'environ 30° lorsqu'il est fixé sur le cou de l'animal. Il semble que cette inclinaison latérale du collier diminue la sensibilité du capteur LR (Dubray D., *données non publiées*).

A partir des trois valeurs (FB, LR et HD) fournies par les capteurs de mouvements par période de 5 min, il s'agit de déterminer si l'animal était actif (debout immobile, alimentation, déplacement, autres activités) ou inactif (couché). Une phase de calibration est donc nécessaire. Pour cela, des observations d'activité de femelles mouflons équipées de colliers GPS ont été réalisées en milieu naturel. La procédure complète de calibration des capteurs est détaillée dans la partie 3.2.2. ci-dessous.

3. What determine seasonal variations in activity patterns of a large herbivore? Balancing requirements with constraints

Abstract - Balancing energetic requirements is a complex process governed by the animal's current condition and its physiological state and by the local environment. In response to these factors, animals are expected to adapt their activity patterns. Based on continuous monitoring of 14 GPS-collared animals in southern France, we studied how environmental conditions and life cycle events shape the monthly activity patterns of free-ranging female mouflon. More specifically, we analyzed total daily activity, diurnal activity, length of activity bouts and number of activity bouts. We performed multivariate analyses to account for the relationship between several inter-correlated explanatory variables and monthly activity variables. Mouflon decreased their daily activity, diurnal activity and length of activity bouts during the hot summer months. Such changes might allow animals to reduce thermoregulation costs. The resulting higher activity in winter compared to summer indicates that summer is the most limiting period for large herbivores in Mediterranean areas. Both the number of active bouts and the daily activity increased during spring, when females have access to increased food quality, which ensures a faster digestion, and when they may face high energetic requirements due to reproduction.

Bourgoin Gilles, Garel Mathieu, Van Moorter Bram, Dubray Dominique, Maillard Daniel, Marty Eric & Gaillard Jean-Michel. What determine seasonal variations in activity patterns of a large herbivore? Balancing requirements with constraints. Article soumis à *Canadian Journal of Zoology*.

3.1. Introduction

Optimal foraging theory (OFT, Charnov 1976, Stephens & Krebs 1986) predicts the foraging tactic an animal should adopt to maximize its energy acquisition per unit of foraging time. According to Stephens and Krebs (1986), the physiological state and the condition (e.g., gut fill volume, bite size, reproductive status, hormonal state, body reserves) of animals, and environmental conditions (e.g., forage abundance and quality, climatic conditions, population density, human disturbance) are the main constraints for such an optimization.

Both low food abundance (e.g., height, density, Illius & Gordon 1987, McGilloway *et al.* 1999) and high fiber content (Shipley & Spalinger 1992, Abijaoude *et al.* 2000) decrease the short-term intake rate of ruminants. Thus, longer feeding bouts are necessary to fill the rumen on sparse vegetation of low quality, whereas low food quality leads also to longer rumination and retention periods and to lower voluntary food intake (e.g., Burns *et al.* 1997, Abijaoude *et al.* 2000). Hence, the daily energy intake is limited either by ingestion (i.e., handling and searching for food) or by digestion (i.e., the "rumen fill theory", Moen 1973, Westoby 1974) depending on respectively food availability or food quality (Wilmshurst *et al.* 1999). As climatic conditions control plant abundance and quality, the limitation for an individual's daily intake will likely change between seasons.

Adverse climatic conditions increase the risk of hyper- or hypothermia for ruminants. Ruminants generate heat from metabolism, muscular activity (locomotion, mastication, digestive motility) and rumen fermentation (Silanikove 2000, Morand-Fehr & Doreau 2001). As homeotherms, they are expected to adapt their behavior and physiological state in order to maintain a constant body temperature independently of ambient temperature (Silanikove 2000, Morand-Fehr & Doreau 2001, Cain *et al.* 2006). When facing adverse climatic conditions (e.g., precipitation, low or high temperatures, snow cover) ruminants can limit the costs of thermoregulation by seeking for cover (Mysterud & Østbye 1999), decreasing global activity and/or switching activity to more favorable periods (e.g., Beier & McCullough 1990).

In addition to the variation of the environmental conditions, animals are confronted with seasonal variations of their energetic requirements. Endogenous seasonal variations (cued by photoperiod, Brown *et al.* 1979, Loudon 1994) of metabolism, voluntary food intake (even when fed *ad libitum*, Weber & Thompson 1998, Mesteig *et al.* 2000) and locomotion activity (Daan & Aschoff 1975) have been observed, with the highest values occurring during periods with long days. Energy requirements and level of activity both vary according to the reproductive status of females. Energetic requirements of reproductive females peak during the late-pregnancy and early lactation periods (Ofstedal 1985, Clutton-Brock 1991), leading to increase the daily forage intake (Stanley *et al.* 1993, Kaske & Groth 1997) and the level of activity (Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Hamel & Côté 2008) of females.

Therefore, to meet a long-term positive energy balance, animals should adapt their foraging behavior and activity patterns to their internal state and to the current environmental conditions (Stephens & Krebs 1986, Owen-Smith 1994). Few studies on free-ranging ungulates have been performed to cover both diurnal and nocturnal periods over one complete annual cycle (but see Craighead *et al.* 1973, Georgii 1981, Alderman *et al.* 1989, Cederlund 1989, Jeppesen 1989, Beier & McCullough 1990, Green & Bear 1990). Here, we filled this gap by studying the effects of environmental conditions and life cycle periods on activity patterns of free-ranging female Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) in southern France. We expected that (H1) forage availability and quality should influence the activity pattern, with longest feeding bouts when food is sparse and shortest ruminating bouts when high quality food is available. As adverse climatic conditions lead to increase energetic expenditure of thermoregulation, we expected females to decrease (H2a) their global activity so to limit heat loss during winter (i.e., when low temperatures, strong wind and precipitation occur, Thiebaut 1971). The high temperatures during the hot Mediterranean summer (Thiebaut 1971, Garel *et al.* 2004) should also lead mouflon to decrease their level of activity so to limit heat stress (H2b). Conversely, as wind and precipitation both favor heat loss; they should positively influence the level of activity during summer. At the day scale, (H2c) mouflon were expected to decrease their activity during the coldest daily period in winter (i.e. night-time) to limit heat loss, whereas the reverse should be observed in summer.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Study area

The population of mouflon inhabits the Caroux-Espinouse area (43°38'N, 2°58'E) in the south-western border of the Massif Central, in southern France. Elevation ranges from 300 to 1,124 meters. The confluence of three climatic influences (atlantic, mediterranean and mountain) in this area leads to hot and dry summers (mean daily temperature = $18 \pm 0.2^\circ$ C, cumulative precipitation = 105 ± 18 mm in June-August 2003-2005 at 900 m), wet autumns (cumulative precipitation = 683 ± 256 mm in September-November 2003-2005 at 900 m) and fairly cold winters (mean daily temperature = $1.6 \pm$

0.2° C in December-February 2003-2006 at 900 m). During winter, snow occurs usually for few days in a year (18 ± 1 days in December-April 2003-2006 at 900 m).

Forests are composed of beech (*Fagus sylvatica*), chestnut (*Castanea sativa*), evergreen oak (*Quercus ilex*) and coniferous (*Pinus* sp.), whereas open areas are mainly covered by moorlands of heather (*Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*) and broom (*Cytisus purgans*, *C. scorparius*), mixed with grasses (e.g., *Festuca panicula*, *F. ovina*, *Agrostis capillaries*). For further information on the study area, see Garel *et al.* (2005a).

3.2.2. Female activity

- **Motion sensors**

We equipped 14 females with Lotek 3300S (revision 2) GPS collars (Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada) from 2003 to 2005. Movements were recorded using two perpendicular captive-ball tilt switches inside GPS collars. Each motion sensor is composed of a ball inside a cylinder. At each end of the cylinder, a pin registers a count each time the ball contacts it with a maximal count value of 255 for each five-minute period. As motion sensors are on perpendicular axis and parallel to the ground when the collar is vertical, they are not sensitive to the same type of movements. In fact, one motion sensor is most sensitive to left-right movements (LR sensor), whereas the other sensor is most sensitive to forward-backward movements (FB sensor, Lotek Engineering Inc. 2003). The FB sensor also computes the proportion of time an individual is head down (i.e., collar angle with vertical position is higher than 7.5°) for each five-minute period (HD). Hence, in our data set from GPS collars, we have three motion values (called LR, FB and HD) for each 5 min period.

- **Calibration**

Direct observations of free-ranging females fitted with GPS collars are difficult in the study area because of irregular topography and habitat closure (Garel *et al.* 2007). We thus calibrated the measure of activity from direct observations of four free-ranging collared (Lotek 3300S) mouflon females in the Parc Naturel Regional des Bauges (Alps, France, 45°40' N, 6°13' E, see Garel *et al.* 2005a). Two of us (GB and BVM) recorded females' activity using tape recorder and digital clock synchronized on GPS time during 8

days (from June 27th to July 13th, 2006). Animals were classified either as inactive when they were lying (i.e., sleeping, ruminating or resting) or as active (i.e., feeding, standing, travelling or doing other activities such as interactions or scratching). Only 5 min. periods of complete activity or inactivity were used during calibration (N = 586; 84 active periods and 502 inactive periods).

After standardization (i.e., centered and scaled) of the motion sensor data (three movement data from GPS collars: LR, FB and HD, see above) of each focal individual, we performed a linear discriminant analysis (Krzanowski & Marriot 1994) that allowed us to split observations into active vs. inactive class according to motion sensor values. The model was computed on a random sub-sample of the data set (50% of the data) using an equal *a priori* class membership probability (i.e., $p = 0.5$). Then, we applied the model on the remaining data (50%) and looked at the proportion of 5 min. periods correctly classified as either active or inactive.

Based on 1,000 replicates of this procedure, we obtained high success rates with 85.4% (CI95% = [77.4; 93.6]) and 87.3% (CI95% = [81.9; 91.6]) of animals correctly classified as active or as inactive, respectively. After the calibration procedure the whole dataset (N = 586 periods) was used to compute a new linear discriminant model. This model was applied on data collected from the 14 free-ranging females studied here, again after standardization of the data from their motion sensors.

- **Activity data and explanatory variables**

Data were collected from June 2003 to December 2005. For each month of a given year, we had activity data from 2 up to 7 females (mean = 5.1, $SD^3 = 1.4$) and for each female we recorded activity from 5 to 14 months (mean = 10.3, $SD = 3.2$).

As activity patterns of ruminants consist of a succession of inactive and active bouts, we considered that an activity/inactivity bout began when at least 3 successive 5 min. active/inactive periods occurred. Based on this data set, we computed the average

³ Standard deviation

values for each month of (1) the proportion of time a female was active per day (pA); (2) the proportion of daily activity that occurred during daytime after correcting for daytime duration (pADt); (3) the number of active bouts per day (nAB), and (4) the length of active bouts (lAB).

As large mammalian herbivores spend most of their active time feeding (e.g., Moncorps *et al.* 1997, Shi *et al.* 2003), we assumed that the time mouflon spend active should mostly reflect their foraging activity. We used a temporal resolution of one month, as most commonly used (e.g., Jeppesen 1989, Beier & McCullough 1990). The month unit also captures seasonal variations in environmental conditions and life cycle. Moreover, some of the explanatory factors we studied were not measured at a temporal scale finer than a month (see below). Hence, data were averaged for each month of each year (“period”). Using a linear mixed model with constant term as fixed effect and female identity as random effect (Pinheiro & Bates 2000), we computed the observed variability in nAB, lAB, pADt and pA accounted for by the female identity after log transformation of nAB and lAB and arcsinus transformation of pA and pADt.

In this study, we would assess the global pattern of activity. In addition, no one of our factors of variation in female activity was measured at the individual scale but rather at the population level (see below). Hence, our analyses were performed on the activity data of an averaged individual (i.e., we computed the mean of the females’ activity measures for each period).

3.2.3. Factors of variation in female activity

- **Food quality**

From June 2003 to December 2005, we collected pellet samples of mouflon (mean = 57.9, SD = 9) twice each month in open areas. Pellets (N = 1800) were dried at 60° C during 72 h, then grinded. We used the near infrared reflectance spectroscopy (Foley *et al.* 1998) analysis to assess the chemical composition of pellets. The method consists in measuring the absorption of the near infrared radiation (400-2500 nm) by the organic compounds of the sample, which provides information on the chemical components of the pellets.

However, a calibration procedure has first to be performed in order to determine the chemical composition of the pellets from the spectral analysis. Therefore, we performed reference chemical analyses on 120 samples to measure their neutral detergent fiber (NDF), acid detergent fiber (ADF), acid detergent lignin (ADL, Van Soest *et al.* 1991), mineral (M) and fecal nitrogen (FN) contents. We regressed these measures on corresponding infrared spectra using polynomial least-squared regressions (Tenenhaus *et al.* 1995). After this calibration procedure, we applied the model on the spectra of the 1,800 samples and we computed the monthly average value for each of the chemical components.

The fecal nitrogen (FN) content is one of the indices that may be used to partly assess food quality (Holloway *et al.* 1981, Hodgman *et al.* 1996). On the contrary, an increase of cell-wall constituents in the diet (expressed by NDF, ADF and ADL) leads to longer rumination and retention periods and to a decrease of food intake (e.g., Burns *et al.* 1997, Abijaoude *et al.* 2000).

- **Vegetation biomass**

The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) allows the assessment of vegetation phenology at a large spatial scale (Reed *et al.* 1994). NDVI is derived from the ratio of red to near-infrared reflectance and is known to be strongly correlated with aboveground net primary productivity, leaf area in canopy and absorbed photosynthetic active radiation (for reviews see Kerr & Ostrovsky 2003, Pettorelli 2005).

We used data from SPOT images (spatial resolution: 1 x 1 km, temporal resolution: 10 days) to assess the variability in vegetation biomass (Saint 1996). As we studied the activity of an averaged individual, we focused on the variability of the vegetation biomass at large scale. So, we computed NDVI-values using the 23 pixels covering the area used by the 14 studied females. We applied a moving average filter (Kendall & Stuart 1976) on NDVI time series in order to limit the negative influence of clouds on prediction of field biomass. Then, for each 10 day-period, the highest NDVI-value of the 23 pixels was retained (see Holben 1986) and then, for each month, we computed the sum of the 3 corresponding values (integrated NDVI [INDVI], see Reed *et al.* 1994). We also computed the change of the INDVI value between months

(INDVIDiff) to estimate the periods of vegetation flush or senescence on the whole area used by the 14 females. Only the computed INDVI- and INDVIDiff-values will be used in the rest of the study as the study is performed at the month scale.

- **Climatic conditions**

For each month, we took the average minimal, maximal and mean daily temperatures and the average wind speed. We also computed the total rainfall that occurred during the month. Climate data at the Cambon et Salvergues (temperature and rainfall; elevation: 900 m, location: 43°37' N and 02°51' E, distance from the study area: 9.9 km) and Fraïsse-Murat (wind speed; elevation: 1041 m, location: 43°38' N and 02°49' E, distance from the study area: 13.2 km) were obtained from Météo France weather stations.

- **Reproductive life cycle periods of females**

Different life cycle periods were distinguished within the year to reflect temporal variation in energetic requirements and metabolic costs of females: (1) “early gestation” from November to January; (2) “late gestation” from February to March; (3) “early lactation” from April to May; (4) “late lactation” in June and (5) “non-reproductive stage” from July to October (Pfeffer 1967, Bon *et al.* 1993).

Although direct observations of reproductive status were not available, we assumed that most collared females were reproducing because of the high pregnancy rates observed in this population (0.81 and 0.91 for yearlings and adults, respectively, Garel *et al.* 2005a). All females but one was recorded during the high energetic requirement period (i.e., end-gestation and lactation periods) as adults.

- **Daytime duration**

We computed the daytime duration (DD) from the time of sunrise and sunset using the software from the Institut de Mécanique Céleste et de Calcul des Ephemerides, IMCCE (www.imcce.fr/imcce_fr.html).

3.2.4. Co-inertia analysis

According to the high number of inter-correlated explanatory variables ($N = 14$) used in our study, we performed a co-inertia analysis (Dolédéc & Chessel 1994, Dray *et al.* 2003). This method provides a measure of the relationships between two data sets and for each data set many variables can be included in the analysis without restrictive assumptions of independence (Dolédéc & Chessel 1994). In addition, the relationship between the explanatory variables and the different measures of the activity pattern can be assessed within the same analysis.

Co-inertia analysis is a multivariate analysis maximizing the co-inertia (i.e., the concordance) between two data arrays. For each period (rows), the first array with the explanatory variables included in columns the environmental factors and the reproductive life cycle periods of females, while the second array included the activity measures of the average individual.

In a first step, we performed separate multivariate analyses of each data array (i.e., the explanatory and the explained variables) to find the axes maximizing the variability (or inertia) for both arrays. We weighted the activity measures using the number of females included in the computation (between 2 and 7 females per period). We thus gave more weight in the analysis to data with large sample size. From the Principal Component Analysis (PCA) performed on the activity data (called PCA1) the two first principal components (PC) were retained (accounting for 62.8% and 26.0% of the observed variation in activity patterns, respectively). From the PCA extended for including both discrete and continuous variables (Hill & Smith 1976) and performed on the explanatory variables (called here PCA2) we also retained the two first axes (accounting for 46.0% and 18.1% of the observed variation in explanatory factors, respectively).

Then, we performed the co-inertia analysis to find new axes in the PCA1 hyper-volume (“activity axis”) and new axes in the PCA2 hyper-volume (“explanatory variables axis”) so that the squared covariance between the new projections of the periods on the activity axis and on the explanatory variables axis was maximal (see Dray *et al.* 2003 for further details on the method). To test the significance of the resulting correlation between the two new sets of coordinates resulting from the co-inertia analysis, we

performed a randomization test (Dolédec & Chessel 1994). After random permutation of the rows from both arrays a new co-inertia analysis provided a new correlation; after replicating this procedure 1,000 times we obtained a distribution of the correlations when the structure between both arrays is random due to the permutations. We then compared the correlation coefficients from the original data set to this distribution to assess their level of significance.

We performed statistical and co-inertia analyses with R 2.6.0 (Ihaka & Gentleman 1996) using library “ade4” (Chessel *et al.* 2004). We conducted linear discriminant analyses using the function “lda” in the “MASS” library (Venables & Ripley 2002) and linear mixed model, using the function “lme” in library “nlme” (Pinheiro *et al.* 2005).

3.3. Results

3.3.1. Activity Data

We found that 19.9%, 16.7%, 5.3% and 3.3% of the observed variability was accounted for by the female identity in nAB, lAB, pADt and pA, respectively. This indicates that, at least for pADt and pA, female heterogeneity was very low, so that most of the variation in activity patterns was caused by temporal variation (i.e., differences between months).

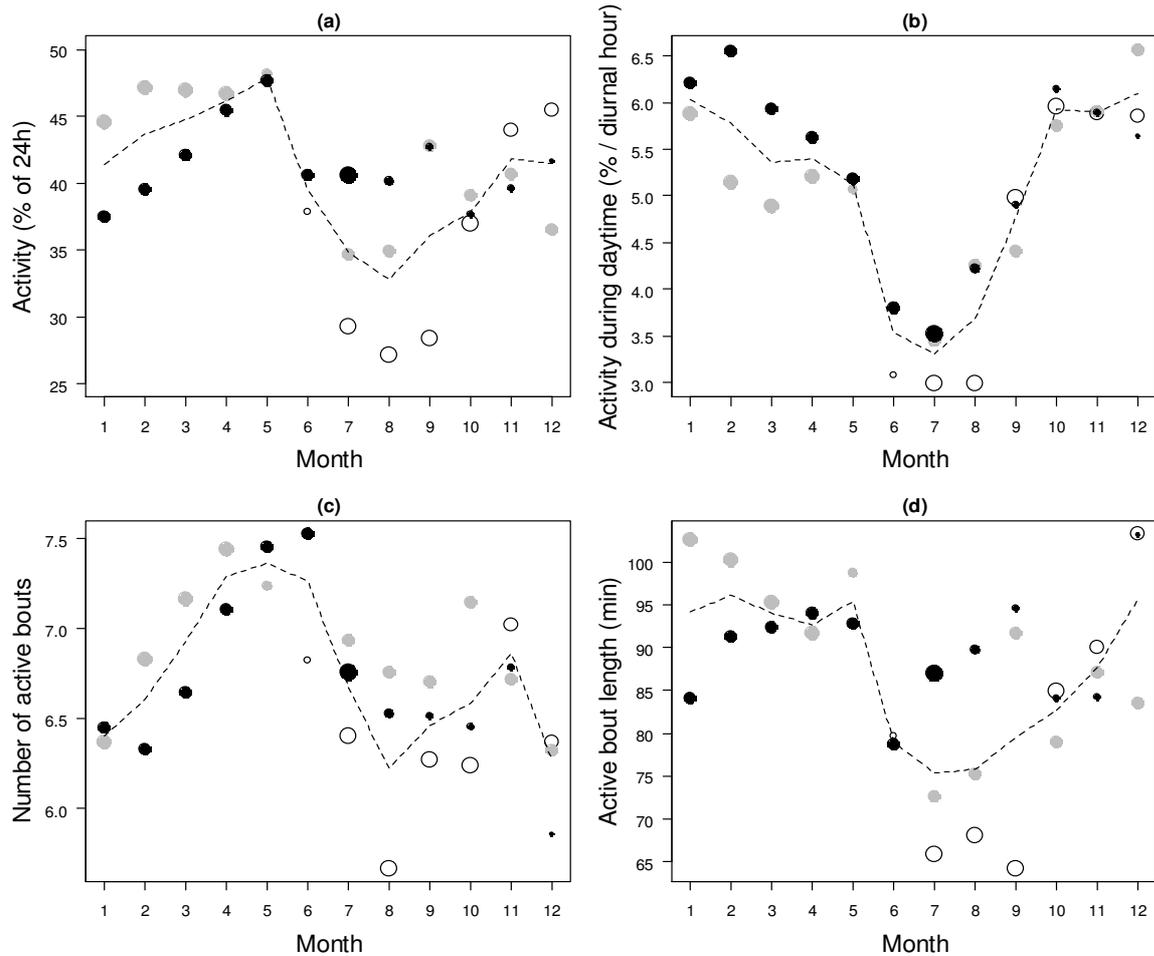


Fig. 15 - Mean values of (a) the proportion of time active per day; (b) the proportion of daily activity occurring during daytime and corrected for daytime duration; (c) the number of active bouts per day and (d) the length of active bouts of female mouflon in year 2003 (\circ), 2004 (\bullet) and 2005 (\bullet) in the Caroux-Espinouse, France. Symbol size is proportional to the number of females used to compute the value (between 2 and 7 females). The dashed lines represent the weighted mean activity value computed from the data of all the females.

The proportion of time a female was active per day (pA) increased from January onwards (41.3%), to reach a peak in May (47.9%, Fig. 15a), whereas the proportion of activity during daytime (pADt) slowly decreased during the same period (from 6.0 to 5.1 %/diurnal hour, Fig. 15b). Together with the increased activity, the number of activity bouts increased (nAB; from 6.4 to 7.4, Fig. 15c) but not their length (mean = 94.5 min, Fig. 15d). A strong decrease of pA, pADt and of the length of active bouts (LAB) occurred in June (Fig. 15a, b and d, respectively) and of the number of active bouts in July (Fig. 15c). The lowest values of pA, pADt and LAB occurred during the summer months (June-

August, mean observed value: 35.7%, 3.5% / diurnal hour and 76.8 min, respectively; Fig. 15a, b and d). From September to November, the four descriptors of the activity rose.

3.3.2. Factors influencing females' activity

The co-inertia analysis accounted for 52.2% of the co-structure between the activity and the explanatory variables. Most of the covariance (85.3%) was accounted for by the first axis of the co-inertia and 13.2% by the second axis (Fig. 16c). The correlations between the projections of the periods on the first/second co-inertia axis in the activity variables and the first/second co-inertia axis in the explanatory variables ($r=0.84$ and 0.65 , respectively) were significantly different from zero (randomization tests: $p < 0.001$ and $p = 0.006$, respectively).

In the explanatory variables, the first co-inertia axis opposed hot summer (from June to August) and cool winter (from November to March, Fig. 16a, b) periods. The summer period is characterized by high temperatures (meanT, maxT and minT), high biomass (INDVI) and long days (DD), whereas during the winter period low temperatures, higher wind velocities and increased precipitation occurred. Females were in the late lactation (June) and early non-reproductive stage (July and August) periods during the summer and were pregnant (from November to March) during the winter (Fig. 16a, b). While the first axis corresponded to a thermal gradient, the second co-inertia axis clearly separated the growing season (from April to June; called spring in the following) from the rest of the year (Fig. 16a, b). During spring, the flush of the vegetation occurred (high INDVI_{diff} values), leading to a rich diet (i.e., high nitrogen content [FN] and low cell-wall content), reaching a peak in May. Spring was also the birthing season and lactation for pregnant females.

In the activity variables, the first co-inertia axis accounted for the variation of the length of active bouts (IAB) and for the proportion of daily activity during daytime (pADt), whereas the second axis was highly associated with variation in the number of active bouts (nAB, Fig. 16d). The proportion of time a female was active per day (pA) was represented in both axes of the co-inertia analysis.

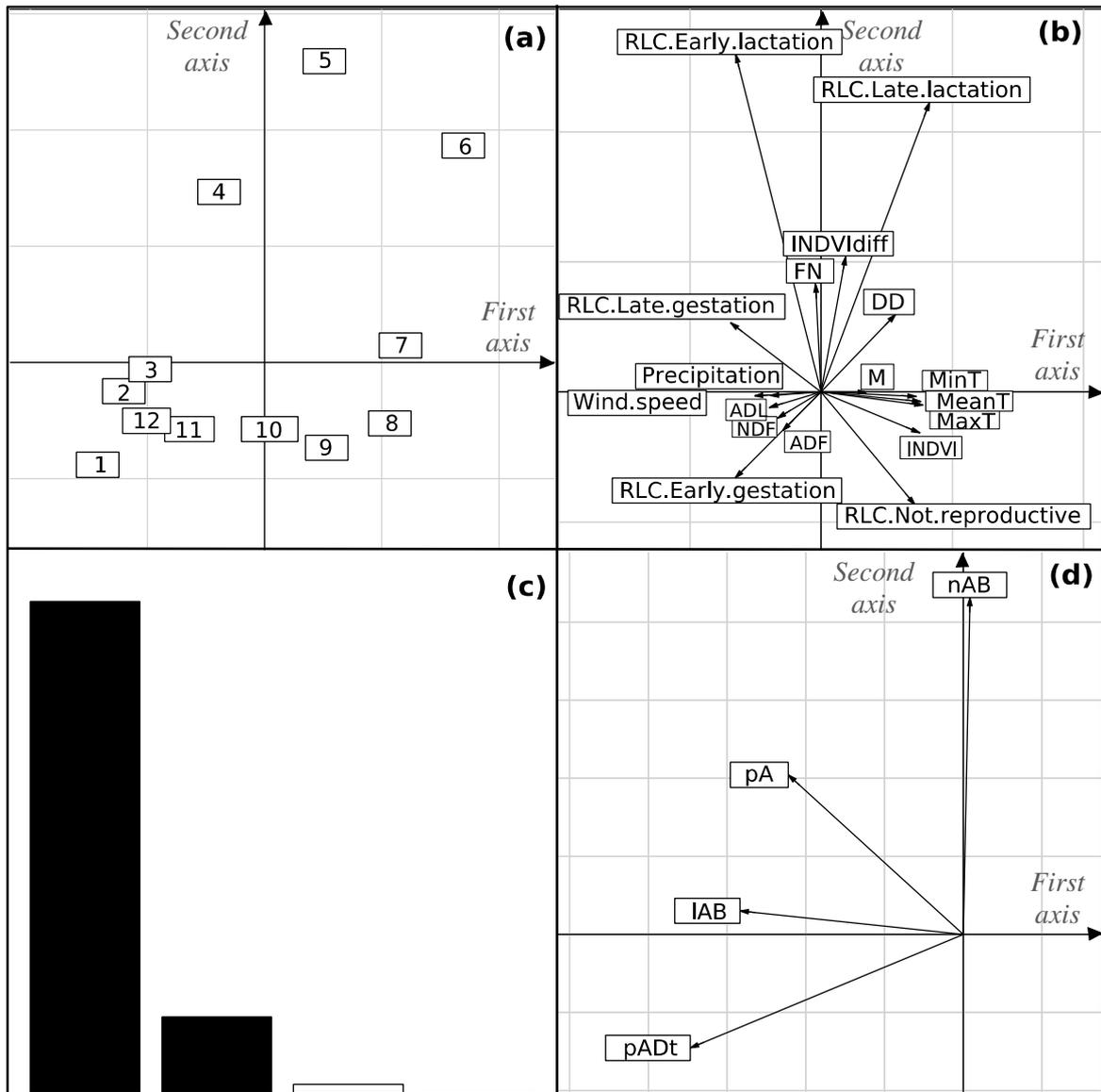


Fig. 16 - Projection of (a) the months, (b) tested variables and (d) activity variables on the first and second axes of the co-inertia plane. (c) Representation of the proportion of co-inertia explained by each of the 4 axes (first to fourth: from left to right). Months are numbered from 1 for January to 12 for December. ADF: acid detergent fibre, ADL: acid detergent lignin, DD: daytime duration, FN: faecal nitrogen, INDVI: integrated NDVI, INDVIdiff: difference of integrated NDVI with the previous month, IAB: the length of active bouts, M: minerals, MaxT: maximal temperature, MeanT: mean temperature, MinT: minimal temperature, nAB: number of active bouts, NDF: neutral detergent fibre, pA: proportion of time active per day, pADt: proportion of daily activity occurring during daytime and corrected for daytime duration, RLC: reproductive life cycle period. See text for more details.

Most of the co-variance (85.3%, Fig. 16c) occurred among IAB, pADt and pA, and thermal variations. The lowest values of IAB, pADt and pA occurred during summer (from June to September; Fig. 16a, b and d) while higher values occurred during winter

(from November to March; Fig. 16a, b and d). Most of the variations of nAB and to some extent, variations of pA, were associated with changes in vegetation quality and reproductive status. The proportion of time a female was active per day and nAB were both highest during spring (Fig. 16a, b and d).

3.4. Discussion

We tested hypotheses on the factors influencing the activity pattern of 14 free-ranging mouflon females inhabiting in the Caroux-Espinouse. Our dataset allowed reliable inference on the monthly variations of the daily activity and the proportion of activity during daytime, especially because the among-individual variability was weak for these variables (3.3% and 5.3%). However, the length and the number of active bouts were more variable among individuals (16.7% and 19.9%). Hence, conclusions about the link between variations of bouts patterns and tested variables should be interpreted more cautiously. For the environmental variables, we observed the highest values of INDVI in summer when grasses (i.e., the main component of mouflon's diet, Faliu *et al.* 1990, Cransac *et al.* 1997b) are dry and sparse. INDVI index was therefore not really representative of the biomass of grasses, limiting our capacity to state on forage availability influence on the activity pattern.

We clearly showed that female mouflon have seasonal variations in their activity pattern. However, not all activity characteristics responded in the same way. Similar results were found in a German population studied from February to July (33-46% with a peak in April, Langbein *et al.* 1997b, Langbein & Scheibe 2001). Only few studies of northern ungulates have reported higher activity levels in winter than in summer as we did here (Clutton-Brock *et al.* 1982, Pépin *et al.* 2006). Indeed, most previous studies have been performed in northern areas and showed opposite results with highest activity in spring-summer (Craighead *et al.* 1973, Georgii 1981, Cederlund 1989, Jeppesen 1989, Beier & McCullough 1990, Green & Bear 1990, Berger *et al.* 2002, Loe *et al.* 2007). Such a discrepancy is most likely explained by the Mediterranean conditions encountered here (high temperatures and low precipitation), thermal gradient being the most important driver of the variations in females' activity (Fig. 16b).

Similarly to our results, reduced dry matter intake ((Silanikove 1992), shorter meals (Hayasaka 1997), less global activity (Belovsky & Slade 1986, Beier & McCullough 1990, Owen-Smith 1998) and more nocturnal activity (Beier & McCullough 1990, Maloney *et al.* 2005) have been observed when ungulates experience heat stress due to high temperatures. These responses facilitate thermoregulation by lowering the heat generated from rumen fermentation, muscular activity (locomotion, mastication, digestive motility) and metabolism (Silanikove 2000, Morand-Fehr & Doreau 2001). Hence, the marked decrease of global activity and length bouts, and the switch towards nocturnal activity observed in summer (in support of our assumptions H2b and c, Fig. 15a, d and b) clearly demonstrate the negative influence of heat on female activity. Linked to high temperatures, drought is a characteristic of the Mediterranean summers. Summers 2003 and 2005 were extremely dry (Garel *et al.* 2004) and were likely to decrease activity patterns of mouflon. The lack of water limits the ability of ungulates to thermo-regulate (Silanikove 2000, Cain *et al.* 2006) and it induces similar feeding responses as heat (Silanikove 1992, Burgos *et al.* 2001). Hence, drought and heat may have cumulative effects to decrease foraging and global activity (Silanikove 1992).

Winter temperature leads animals to concentrate their activity during the warmer periods of the day (5.8 in winter *vs.* 3.5% / diurnal hour in summer, Fig. 15b) for energy conservation, in support of our assumption H2c (e.g., Beier & McCullough 1990). However, the higher daily activity in winter than in summer (42.6% *vs.* 35.7%, respectively, Fig. 15a), suggests that summer climatic conditions (high temperatures, low wind speed and heavy precipitation) were more constraining than winter climatic conditions (cold temperatures, high wind speed and little precipitation) in our study area (more support of H2b compared to H2a). The relatively mild winter conditions in our study site suggest that the difference in proportion of daytime activity is a response to the summer rather than to the winter conditions.

During spring, the level of activity and the number of feeding bouts rose while shorter resting bouts occurred (in support of H1, Fig. 15a, c and d, Cederlund 1989, Jeppesen 1989, Pépin *et al.* 2006). The increased food quality during spring leads to a higher passage rate of the digesta through the digestive tract (e.g., Burns *et al.* 1997, Abijaoude *et al.* 2000). It allows ruminants to eat again sooner and hence, to increase the number of feeding/resting bouts as well as their total activity.

Other studies have shown that energetic requirements strongly increase during the last third of gestation and even more during the first weeks of lactation (Oftedal 1985, Clutton-Brock 1991), leading pregnant and lactating females to spend more time foraging than non-reproductive females (Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Hamel & Côté 2008). In addition, the passage rate of digesta through the digestive tract increases when females are pregnant or lactating (Stanley *et al.* 1993, Kaske & Groth 1997). The reproductive status of the females we monitored was unknown, but they were most likely pregnant according to the high pregnancy rate observed in the studied population (Garel *et al.* 2005a). Assuming that most of our females gave birth, it may also partly explain the increase of daily active time and of the number of active bouts from late gestation (February-March) to early lactation (April-May, Fig. 15a, c and Fig. 16), even when food quality was low, as in February and March (Fig. 16a, b).

Additional assumptions could be made for the increase of activity during spring. First, the voluntary food intake of ungulates increased with day length during spring (Brown *et al.* 1979, Loudon 1994). It may explain the increase of activity from January to May in parallel with day length increase (Fig. 16a, b). Second, the rise of activity during spring might be linked to the need of rebuilding body condition lost during winter. This latter and the improved forage quality at this time are likely to explain the rise of daily activity also reported for male ungulates in spring (Jeppesen 1989, Beier & McCullough 1990).

From the study of activity patterns at the monthly scale, we pointed out the sensitivity of female mouflon to the summer conditions. In addition, we observed during the same season a decrease of adult body mass and of lamb survival in 2003, during an exceptionally dry and hot summer (Garel *et al.* 2004). As hot and dry summers might become more frequent (Schär *et al.* 2004) and even be more severe (Paeth & Hense 2005) in the future, both activity and population dynamics of mouflon in Mediterranean areas might change.

4. Sensibilité des mouflons à la chaleur

4.1. Introduction

Il semble donc que les températures estivales soient fortement contraignantes pour les mouflons. Afin d'étudier plus en détails leur réaction face aux variations de température, nous pouvons travailler à une échelle temporelle plus fine et sur une période réduite. Ceci permet de limiter au maximum l'influence d'autres facteurs susceptibles d'influencer le rythme d'activité des femelles (e.g., allaitement, phénologie de la végétation). Au sein de la période estivale, le mois de juillet est la période la plus appropriée pour cette étude. Tout d'abord, il s'agit du mois le plus chaud et sec de l'année (précipitations cumulées en juillet 2003, 2004 et 2005 : 11.3, 18.4 et 7.6 mm, respectivement, Fig. 7). De plus, Pfeffer (1967) avait observé qu'une pluie fine et continue n'affectait pas le comportement des animaux en alimentation et qu'elle faisait juste se lever les animaux couchés. Les faibles précipitations de juillet (valeur maximale sur une journée observée durant l'étude = 9.3 mm) ne devraient donc pas avoir de conséquences importantes sur le comportement des animaux, au contraire du mois d'août durant lequel les orages sont fréquents. Ensuite, il a été montré que la lactation influence le rythme d'activité des femelles (Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Hamel & Côté 2008). Comme le statut reproducteur de nos femelles n'est pas connu, nous préférons nous focaliser sur une période au cours de laquelle les femelles suitées et non-suitées ont des besoins métaboliques similaires, i.e., la période post-sevrage. Enfin, une période d'étude courte permet également de limiter les influences liées aux changements de la phénologie, de la disponibilité des plantes et de la durée du jour. Ainsi, en réalisant notre étude sur le mois de juillet, nous limitons l'influence de nombreux facteurs sur l'activité des femelles mouflon.

Les résultats de l'étude précédente ont montré que le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (corrigé par la durée du jour ; pADt), la durée moyenne des périodes d'activité (IAB) ainsi que le pourcentage de temps actif par 24h (pA) étaient fortement influencés par les conditions estivales mais pas le nombre de séquences d'activité journalière (nAB). Nous étudierons donc ici, à l'échelle de la journée, comment l'animal modifie pA, pADt et IAB en réponse à la température ambiante. Toujours pour des

raisons de limitations des coûts énergétiques liés à la thermorégulation, nous pouvons faire les hypothèses suivantes : (H1) lorsque la température ambiante augmente, pA, pADt et IAB diminuent ; (H2) si le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (pADt) varie inversement à la température ambiante, alors nous pouvons supposer que les femelles diminuent leur activité au cours des périodes les plus chaudes de la journée au profit des heures les plus fraîches (nuit, début de matinée et fin de soirée). Enfin, si ce sont effectivement les fortes chaleurs qui affectent les animaux, alors (H3) les valeurs des variables d'activité dépendront avant tout de la température journalière maximale.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Données d'activité

Les données d'activité utilisées sont les mêmes que celles de l'étude précédente mais seules les données enregistrées au cours des mois de juillet pour les années 2003 et 2005 sont retenues. Les données de 14 colliers ont ainsi été utilisées dans cette partie. Le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (pAD) sera utilisé dans cette étude et non pADt car la durée du jour est prise en compte dans les modèles.

Le fait que des moutons présentent une plus forte synchronie de leur activité avec les individus de leur groupe qu'avec ceux non visibles d'un autre groupe (Michelena *et al.* 2006) suggère une non-indépendance des données d'activité si les mouflons sont dans un même groupe. Des études sur le mouflon considèrent que des animaux appartiennent à des groupes différents s'ils présentent des comportements ou des déplacements non-coordonnés, ce qui est observé pour des distances supérieures à 80 m entre les animaux (e.g., Le Pendu *et al.* 1995, Le Pendu *et al.* 1996). Les données de localisation fournies par les colliers GPS (voir Partie III), nous permettent d'estimer les distances entre les femelles étudiées. Les valeurs médianes observées de distance entre les femelles sont toutes supérieures 80 m (Fig. 17, médiane pour les femelles 391-393 = 115 m) ce qui permet de penser que les femelles étaient la plupart du temps dans des groupes différents au cours des suivis GPS. Du fait de la programmation des colliers, ces données de distance entre les femelles ne nous informent que pour une période courte (entre 2-10 jours, Tab. 2). Cependant, comme les groupes de mouflons sont peu stables dans le temps

et que les animaux changent souvent de groupes (Cugnasse 1993), nous ferons l'hypothèse dans cette étude que les femelles étudiées sont indépendantes.

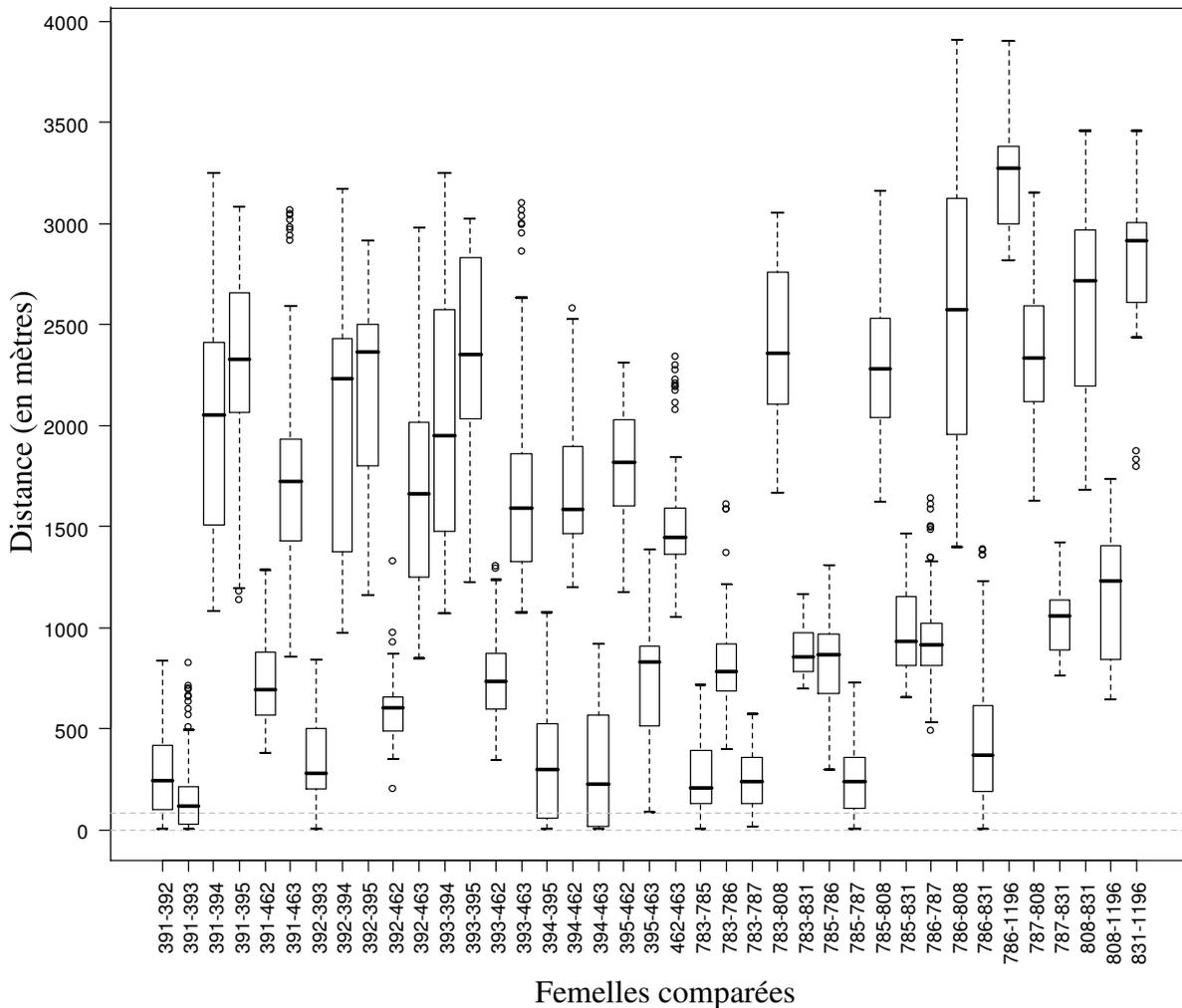


Fig. 17 - Distribution des distances entre femelles de mouflon suivies à l'aide de colliers GPS en juillet 2003 et 2005 dans le massif du Caroux-Espinouse. Les lignes horizontales des boîtes représentent, du bas vers le haut, le premier quartile, la médiane (en gras) et le troisième quartile. Les lignes verticales représentent les points extrêmes dont l'éloignement de la boîte est au maximum de 1.5 fois la distance interquartile. Les cercles blancs représentent les valeurs éloignées de plus de 1.5 fois la distance interquartile. Les lignes horizontales en pointillés gris représentent les valeurs de distance 0 et 80 mètres.

Les données météorologiques sont enregistrées par période de 24h allant de 06h00 à 06h00 (heures données en UTC, i.e., Temps Universel Coordonné) le lendemain matin, les jours ont été définis sur la même base horaire ainsi que les calculs d'activité. De plus, afin de regarder comment l'animal répartit son activité journalière en fonction du climat, les jours ont été divisés en 12 périodes de 2 heures à partir de 06h00. Nous avons alors

calculé le pourcentage de l'activité journalière ayant eu lieu au cours de chaque période (perA).

Tab. 2 - Nombre de localisations GPS utilisées pour le calcul des distances séparant les femelles de mouflon au cours des mois de juillet 2003 et 2005 dans le massif du Caroux-Espinouse. Les localisations GPS ont été enregistrées au cours de périodes de 2 jours allant du dimanche matin au mardi matin suivant (voir Partie III pour plus de détails sur la programmation des colliers GPS).

Femelles	Nombre de localisations	Nombre de périodes	Femelles	Nombre de localisations	Nombre de périodes
391-392	127	2	462-463	77	2
391-393	137	2	783-785	310	4
391-394	133	2	783-786	326	4
391-395	142	2	783-787	280	4
391-462	96	2	783-808	284	4
391-463	107	2	783-831	76	1
392-393	137	2	785-786	322	4
392-394	116	2	785-787	301	4
392-395	129	2	785-808	290	4
392-462	86	2	785-831	85	1
392-463	88	2	786-787	288	4
393-394	121	2	786-808	333	5
393-395	134	2	786-831	130	2
393-462	92	2	786-1196	41	1
393-463	92	2	787-808	276	4
394-395	142	2	787-831	83	1
394-462	84	2	808-831	105	2
394-463	106	2	808-1196	34	1
395-462	98	2	831-1196	38	1
395-463	115	2			

4.2.2. Ephémérides et données climatiques

Au cours du mois de juillet, le soleil se lève en moyenne à 04h23 (04h12-04h38) et se couche à 19h24 (19h10-19h32). La durée du jour (dJ) diminue donc de 48 min au cours de ce mois.

Les températures journalières moyennes, maximales et minimales ainsi que la pluviométrie ont été mesurées à la station météorologique Météo France de Cambon et Salvergues (43°37' N and 02°51' E) située à 9.9 km à l'ouest de notre site d'étude. Afin d'avoir une variable synthétique pour la température et la pluviométrie permettant d'estimer le degré de sécheresse, nous avons utilisé un indice de sécheresse (indice de Bagnoul-Gaussen), i.e. la précipitation journalière moins deux fois la température moyenne journalière (Dajoz 1982, Gaillard *et al.* 1997, Garel *et al.* 2004). Afin de prendre en compte un éventuel effet cumulatif ou retard du climat sur l'activité des femelles, nous avons aussi calculé pour chacune des variables climatiques (températures moyenne, minimale et maximale et indice de sécheresse) la valeur moyenne observée au cours du jour considéré et des 1-5 jours précédents.

4.2.3. Analyses statistiques

L'effet de chacune des variables climatiques (effet linéaire et quadratique) sur les variables d'activité (pA, pADt et IAB) a été testé séparément à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes en corrigeant pour l'influence de l'animal/collier et de l'année (effets aléatoires, Gelman & Hill 2007). Des régressions logistiques ont été réalisées pour pA et pADt tandis qu'une erreur normale a été utilisée pour expliquer IAB. Pour la variable expliquée pA, nous avons considéré le nombre de périodes de 5 min au cours desquelles l'animal était actif (« succès ») et le nombre de périodes où il était inactif (« échec ») par jour. De la même manière, pour pADt, nous avons considéré le nombre de périodes de 5 min pendant lesquelles l'animal était actif durant la période diurne (« succès ») et durant la nuit (« échec ») par jour. Pour les variables aléatoires, chaque animal étant suivi au cours d'une seule année, nous avons considéré un modèle aléatoire emboîté (*nested effect*) avec les femelles au sein des années.

Souhaitant déterminer la meilleure variable explicative parmi les variables climatiques, nous avons réalisé un modèle par variable climatique. Comme la durée de la période diurne est connue pour influencer la prise alimentaire et le temps passé en activité par les animaux (Daan & Aschoff 1975, Loudon 1994), nous l'avons incluse comme co-variable afin de corriger les effets liés aux changements de durée du jour (Hill *et al.* 2004). Le modèle avec la plus faible valeur de critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) pour les faibles valeurs d'échantillon est choisi comme meilleur modèle

(Burnham & Anderson 2002). De la même manière, parmi les modèles retenus (un modèle par variable climatique), la meilleure variable climatique explicative est celle dont le modèle présente la plus faible valeur d'AICc.

L'effet des variables climatiques sur la proportion de l'activité journalière au cours de chaque période de la journée (perA) a été estimé selon la même méthode. Des régressions logistiques ont été réalisées en utilisant pour perA le nombre de périodes de 5 min en activité (« succès ») et en inactivité (« échec ») au cours de chacune des périodes de la journée. Les modèles testés incluent en plus la période de la journée ainsi que son interaction avec la durée du jour et avec la variable climatique testée.

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R 2.6.0 (Ihaka & Gentleman 1996) avec la fonction « lmer » de la librairie « lme4 » (Bates & Sarkar 2007).

Tab. 3 - Effet des variables climatiques (Tmin : température minimale, Tmean : température moyenne, Tmax : température maximale et IS : indice de sécheresse) et de la durée du jour (dJ) sur le pourcentage de temps actif par 24h (pA), le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (pAD) et la durée moyenne des périodes d'activité (IAB). Nous avons testé l'effet des variables climatiques du jour considéré, et des valeurs moyennes sur le jour considéré et les 1 à 5 jours précédents (notées de 1 à 5).

Variable explicative testée	pA		pAD		IAB	
	Model retenu	AICc	Model retenu	AICc	Model retenu	AICc
Température minimale						
Tmin	Tmin + dJ	2856.3	Tmin + dJ	4459.6	Tmin	3965.4
Tmin1	Tmin1 + dJ	2859.0	Tmin1 + dJ	4423.9	nul	3970.3
Tmin2	Tmin2 + dJ	2842.5	Tmin2 + dJ	4439.4	nul	3970.3
Tmin3	Tmin3 + dJ	2863.9	Tmin3 + dJ	4445.5	nul	3970.3
Tmin4	nul	2871.2	Tmin4 + dJ	4420.6	nul	3970.3
Tmin5	nul	2871.2	Tmin5 + dJ	4452.1	nul	3970.3
Température moyenne						
Tmean	Tmean + dJ	2709.7	Tmean + dJ	3275.4	nul	3970.3
Tmean1	Tmean1 + dJ	2705.5	Tmean1 + dJ	3664.1	nul	3970.3
Tmean2	Tmean2 + dJ	2724.8	Tmean2 + dJ	3930.6	nul	3970.3
Tmean3	Tmean3 + dJ	2758.4	Tmean3 + dJ	4132.5	nul	3970.3
Tmean4	Tmean4 + dJ	2788.6	Tmean4 + dJ	4269.0	nul	3970.3
Tmean5	Tmean5 + dJ	2812.5	Tmean5 + dJ	4382.2	nul	3970.3

« + » : effet additif, « x » : interaction, « ² » : effet quadratique.

Tab. 3 - Suite

Variable explicative testée	pA		pAD		IAB	
	Model retenu	AICc	Model retenu	AICc	Model retenu	AICc
Température maximale						
Tmax	Tmax + dJ	2724.0	Tmax + dJ	2443.9	nul	3970.3
Tmax1	Tmax1 + dJ	2709.0	Tmax1 + dJ	2987.5	nul	3970.3
Tmax2	Tmax2 + dJ	2747.0	Tmax2 + dJ	3458.2	nul	3970.3
Tmax3	Tmax3 + dJ	2755.3	Tmax3 + dJ	3778.4	nul	3970.3
Tmax4	Tmax4 + dJ	2769.3	Tmax4 + dJ	3962.8	nul	3970.3
Tmax5	Tmax5 + dJ	2790.6	Tmax5 + dJ	4150.2	nul	3970.3
Indice de sécheresse						
IS	IS + dJ	2778.6	IS + dJ	3124.9	nul	3970.3
IS1	IS1 + dJ	2721.8	IS1 + dJ	3448.0	nul	3970.3
IS2	IS2 + dJ	2719.7	IS2 + dJ	3776.6	nul	3970.3
IS3	IS3 + dJ	2759.4	IS3 + dJ	4026.7	nul	3970.3
IS4	IS4 + dJ	2788.6	IS4 + dJ	4179.7	nul	3970.3
IS5	IS5 + dJ	2816.7	IS5 + dJ	4315.7	nul	3970.3

« + » : effet additif, « x » : interaction, « ² » : effet quadratique.

4.3. Résultats

4.3.1. Patron journalier de l'activité

Les variations de pourcentage de temps passé en activité par jour (pA) sont le mieux expliquées par la température moyenne au cours du jour considéré et précédent (Tmean1, Tab. 3). La température moyenne de la veille a donc également une influence sur le temps passé en activité des femelles mouflons. Le temps passé en activité par jour décroît lorsque Tmean1 augmente (pente = -0.039 ± 0.003 [ET], $p < 0.001$, Fig. 18a). Le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour (pAD) dépend également de la température maximale mais uniquement du jour considéré (Tmax, Tab. 3). Il décroît (pente = -0.115 ± 0.002 , $p < 0.001$) lorsque Tmax augmente (Fig. 18b). Quant à la durée moyenne des périodes d'activité (IAB), celle-ci diminue (pente = -1.1675 ± 0.443 , $p < 0.001$) lorsque la température minimale du jour considéré (Tmin) augmente (Tab. 3, Fig. 18c). Comme attendu, la durée du jour influence le temps que les animaux passent en activité (pA, $p < 0.001$) mais aussi sa répartition dans le temps (pAD, $p < 0.001$, Tab. 3). Par contre il n'y a aucune relation entre IAB et la durée du jour.

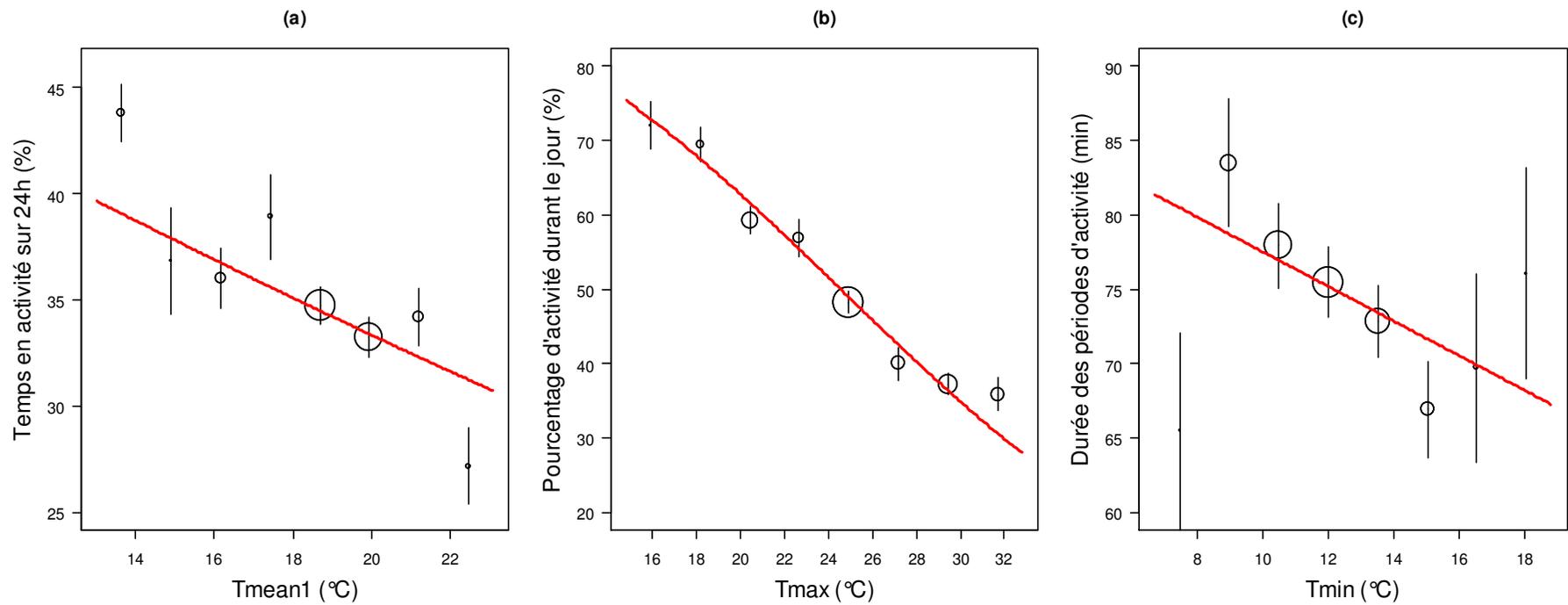


Fig. 18 - (a) Pourcentage de temps journalier passé en activité en fonction de la température moyenne observée au cours du jour considéré et précédent (T_{mean1}), (b) pourcentage d'activité durant la période diurne en fonction de la température journalière maximale (T_{max}) et (c) durée des périodes d'activité en fonction de la température minimale (T_{min}). Les cercles représentent les valeurs moyennes observées (\pm ETM) et leur diamètre est proportionnel à la taille de l'échantillon. Les lignes correspondent aux valeurs prédites à partir du modèle sélectionné (Tab. 3) pour une durée de jour moyenne en juillet (15 heures).

Tab. 4 - Effet des variables climatiques (T_{min} : température minimale, T_{mean} : température moyenne, T_{max} : température maximale et IS : indice de sécheresse), de la période du jour (per) et de la durée du jour (dJ) sur le pourcentage de l'activité journalière qui a eu lieu au cours de chaque période de la journée ($perA$). Nous avons testé l'effet des variables climatiques du jour considéré, et des valeurs moyennes sur le jour considéré et les 1 à 5 jours précédents (notées de 1 à 5).

Variable explicative testée	Model retenu	AICc
Température minimale		
T_{min}	$T_{min} + per + T_{min}^2 + dJ + per \times T_{min} + per \times T_{min}^2 + per \times dJ$	28573.0
T_{min1}	$T_{min1} + per + T_{min1}^2 + dJ + per \times T_{min1} + per \times T_{min1}^2 + per \times dJ$	28528.2
T_{min2}	$T_{min2} + per + T_{min2}^2 + dJ + per \times T_{min2} + per \times T_{min2}^2 + per \times dJ$	28321.5
T_{min3}	$T_{min3} + per + T_{min3}^2 + dJ + per \times T_{min3} + per \times T_{min3}^2 + per \times dJ$	28164.2
T_{min4}	$T_{min4} + per + T_{min4}^2 + dJ + per \times T_{min4} + per \times T_{min4}^2 + per \times dJ$	28096.8
T_{min5}	$T_{min5} + per + T_{min5}^2 + dJ + per \times T_{min5} + per \times T_{min5}^2 + per \times dJ$	28150.7
Température moyenne		
T_{mean}	$T_{mean} + T_{mean}^2 + per + dJ + per \times T_{mean} + per \times dJ$	26371.8
T_{mean1}	$T_{mean1} + per + T_{mean1}^2 + dJ + per \times T_{mean1} + per \times T_{mean1}^2 + per \times dJ$	26633.2
T_{mean2}	$T_{mean2} + per + T_{mean2}^2 + dJ + per \times T_{mean2} + per \times dJ$	26371.8
T_{mean3}	$T_{mean3} + T_{mean3}^2 + per + dJ + per \times T_{mean3} + per \times T_{mean3}^2 + per \times dJ$	27321.4
T_{mean4}	$T_{mean4} + T_{mean4}^2 + per + dJ + per \times T_{mean4} + per \times T_{mean4}^2 + per \times dJ$	27664.5
T_{mean5}	$T_{mean5} + T_{mean5}^2 + per + dJ + per \times T_{mean5} + per \times T_{mean5}^2 + per \times dJ$	27888.0

« + » : effet additif, « x » : interaction et « ² » : effet quadratique.

Tab. 4 - Suite.

Variable explicative testée	Model retenu	AICc
Température maximale		
Tmax	Tmax + Tmax² + per + dJ + per x Tmax + per x dJ	25195.8
Tmax1	Tmax1 + per + dJ + per x Tmax1 + per x dJ	25912.4
Tmax2	Tmax2 + per + dJ + per x Tmax2 + per x dJ	26562.6
Tmax3	Tmax3 + Tmax3 ² + per + dJ + per x Tmax3 + per x Tmax3 ² + per x dJ	26946.1
Tmax4	Tmax4 + per + dJ + per x Tmax4 + per x dJ	27294.4
Tmax5	Tmax5 + Tmax5 ² + per + dJ + per x Tmax5 + per x Tmax5 ² + per x dJ	27552.1
Indice de sécheresse		
IS	IS + per + dJ + per x IS + per x dJ	26236.5
IS1	IS1 + IS1 ² + per + dJ + per x IS1 + per x IS1 ² + per x dJ	26472.1
IS2	IS2 + per + dJ + per x IS2 + per x dJ	27090.0
IS3	IS3 + per + dJ + per x IS3 + per x dJ	27465.2
IS4	IS4 + per + dJ + per x IS4 + per x dJ	27705.7
IS5	IS5 + per + dJ + per x IS5 + per x dJ	27927.0

« + » : effet additif, « x » : interaction et « ² » : effet quadratique.

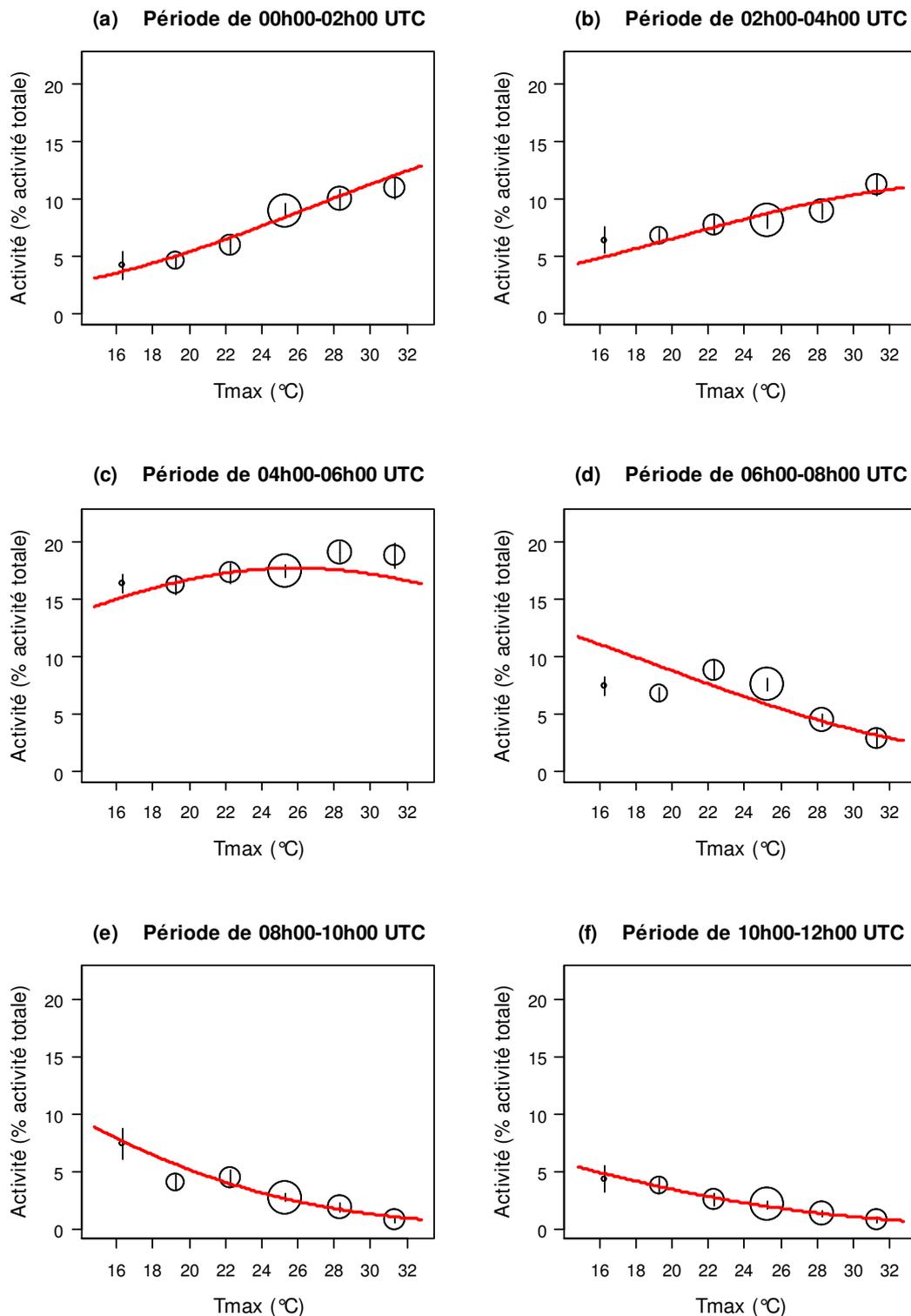


Fig. 19 - Pourcentage de l'activité journalière par période de la journée en fonction de la température maximale (T_{max}). Les cercles représentent les valeurs moyennes observées (\pm ETM) et leur diamètre est proportionnel à la taille de l'échantillon. Les lignes correspondent aux valeurs prédites à partir du modèle sélectionné (en gras, Tab. 4) pour une durée de jour moyenne en juillet (15heures).

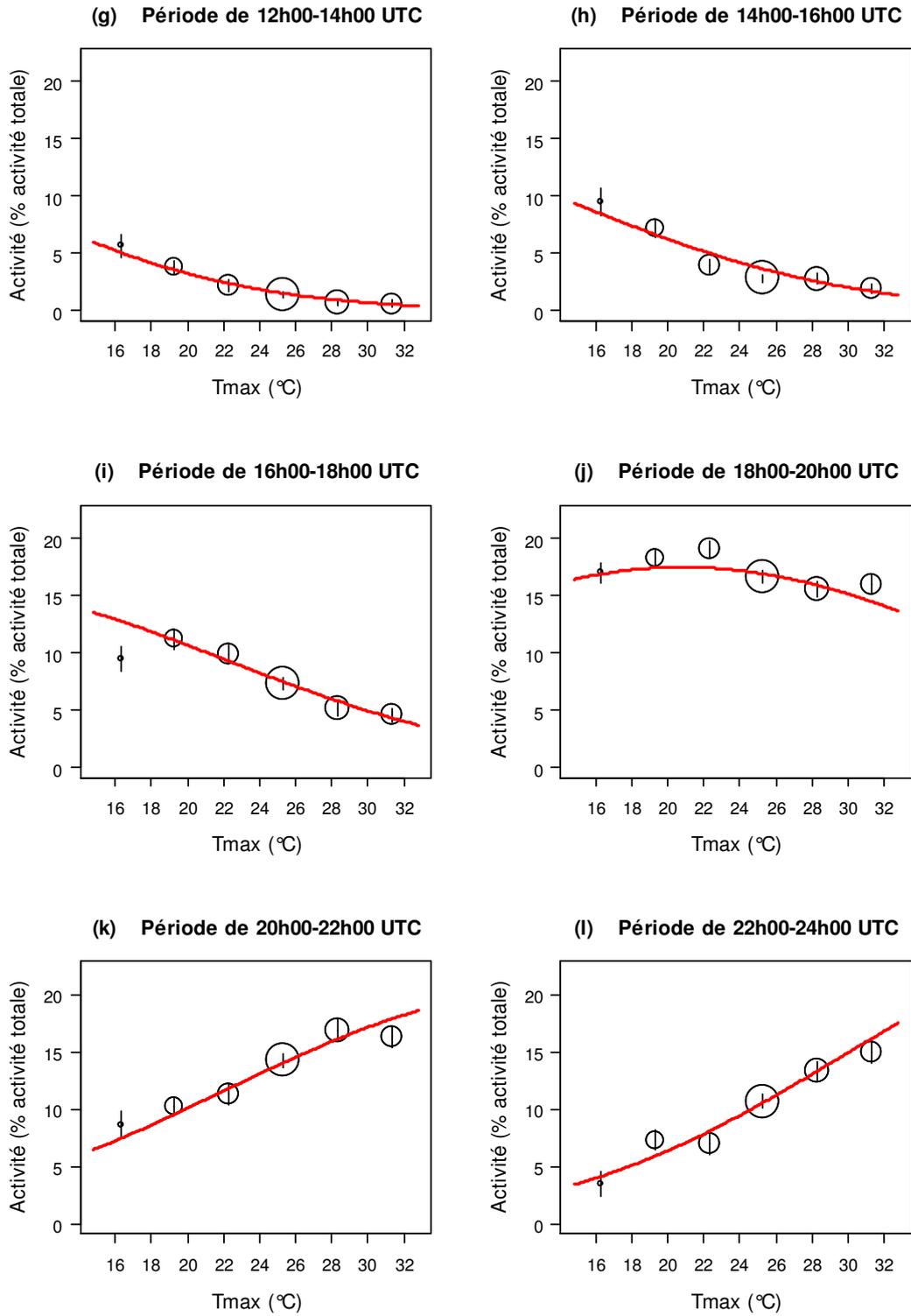


Fig. 19 - Suite.

4.3.1. Répartition journalière de l'activité

Il apparaît clairement que l'activité des femelles n'est pas répartie uniformément au cours de la journée ($p < 0.001$, Tab. 4, Fig. 19). De plus, cette répartition est influencée par la durée du jour (en interaction avec la période du jour, $p < 0.001$) ainsi que la température maximale enregistrée le jour considéré ($p < 0.001$, Tab. 4). Ainsi, plus il fait chaud, moins les femelles sont actives pendant chacune des périodes du jour entre 06h00 et 18h00 ($p < 0.001$, Fig. 19d-i) En contrepartie de cette diminution de l'activité au cours de la journée, les femelles accroissent leur activité nocturne (périodes entre 20h00 et 04h00 : $p < 0.001$, Fig. 19a-b et k-l). Les femelles restent toujours très actives autour du lever (Fig. 19c) et du coucher du soleil (Fig. 19j) quel que soit Tmax. L'activité augmente avec Tmax (surtout autour du lever du soleil) puis diminue au-delà d'une valeur seuil de Tmax ; la valeur seuil étant plus élevée pour la période autour du lever que du coucher du soleil.

4.4. Discussion

En travaillant à l'échelle du mois (Partie II - 3), nous avons vu que les fortes températures estivales obligent les femelles mouflon à modifier leur patron d'activité : les femelles réduisent leur activité journalière ainsi que la durée des phases d'activité et sont plus actives pendant la nuit. Cette fois-ci, nous avons trouvé les mêmes modifications du patron d'activité lorsque la température augmentait (en accord avec H1), mais à l'échelle de la journée, démontrant ainsi une réponse rapide des animaux aux contraintes thermiques. Des études précédentes avaient déjà mis en évidence l'influence négative d'une augmentation de la température sur le temps passé en activité par les animaux (e.g., Belovsky & Slade 1986, Beier & McCullough 1990, Owen-Smith 1998, Maloney *et al.* 2005) ainsi que sur sa répartition entre le jour et la nuit (Leclerc & Lecrivain 1979, Beier & McCullough 1990, Maloney *et al.* 2005). En accord avec H1, les valeurs de pA, pAD et IAB diminuent lorsque la température augmente. Cependant, seul le pourcentage d'activité ayant lieu durant le jour diminue avec la température journalière maximale (en accord partiel avec H3). Le pourcentage de temps actif par 24h et IAB diminuent respectivement avec la température moyenne enregistrée depuis la veille (Tmean1) et la

température minimale du jour considéré (T_{min}). Il y a donc un effet cumulatif de la température sur le temps passé en activité.

La durée des périodes d'activité diminue lorsque c'est la température journalière minimale qui augmente (Tab. 3, Fig. 18c, rejet partiel de H3). Un animal produit de la chaleur par son métabolisme, son activité musculaire ou bien encore les fermentations des aliments dans le rumen. En plus, il échange de la chaleur avec son milieu. Il peut en gagner par radiation (rayonnement solaire), conduction (échanges avec le sol, par exemple) ou convection (échanges avec l'air) si la température ambiante est élevée, soit au contraire, il peut en céder au milieu (radiation, conduction, convection et évaporation, Silanikove 2000, radiation, conduction, convection et évaporation, Morand-Fehr & Doreau 2001). Plus la température de l'air sera faible, plus l'animal perdra de la chaleur en faveur du milieu. Les faibles températures ambiantes permettent donc à l'animal de dissiper plus facilement la chaleur produite par son activité musculaire et sa prise alimentaire et donc d'être actif plus longtemps en limitant les coûts de thermorégulation.

Lorsque la température journalière maximale est faible, les femelles sont majoritairement actives pendant la journée confirmant le caractère majoritairement diurne du mouflon (Pfeffer 1967). Il a été montré chez le mouflon (Auvray 1983, Khazraie 1989, Langbein *et al.* 1997b, Langbein *et al.* 1997a, Langbein & Scheibe 2001), mais aussi chez de nombreuses autres espèces de mammifères et d'oiseaux (Aschoff 1966, Leclerc & Lecrivain 1979, Georgii 1981, Tustin & Parkes 1988, Green & Bear 1990, Langbein *et al.* 1997b), que les animaux présentaient des pics d'activité autour des périodes aube/lever du soleil et coucher du soleil/crépuscule (distribution bimodale de l'activité), même chez des espèces poly-phasiques comme le chevreuil (Cederlund 1981, Jeppesen 1989). On observe effectivement les plus fortes valeurs d'activité au cours des périodes 04h00-06h00 (heure moyenne de lever du soleil : 04h23, Fig. 19c) et 18h00-20h00 (heure moyenne de coucher du soleil : 19h24, Fig. 19j). L'animal reste cependant relativement actif de 06h00-08h00 le matin (Fig. 19d) et reprend une activité en fin d'après-midi entre 16h00-18h00 (Fig. 19i). En dehors de ces périodes, les animaux sont donc principalement au repos ou en rumination.

La baisse de l'activité pendant le jour (Fig. 18b), et principalement durant les heures les plus chaudes (de 06h00 à 18h00, Fig. 19d-i), est très nette lorsque la

température croît (en accord avec H2). En contrepartie, les femelles sont plus actives pendant la nuit (Fig. 19a-b et k-l), i.e., pendant la période la plus fraîche. Les mouflons deviennent alors principalement nocturnes. Un tel changement de la répartition temporelle de l'activité en fonction de la température ambiante permet de limiter les coûts énergétiques nécessaires à la thermorégulation (Cain *et al.* 2006). Il faut également prendre en compte le fait que les processus de thermorégulation, à travers la transpiration et le halètement, ont aussi un coût en eau pour l'organisme (Cain *et al.* 2006) et que les besoins en eau augmentent avec la température ambiante (Leclerc & Lecrivain 1979, Silanikove 2000, Morand-Fehr & Doreau 2001). Or, durant les heures fraîches de la nuit, l'eau contenue dans l'air se condense sur les plantes les rendant plus appétentes (Leclerc & Lecrivain 1979) et permet aussi à l'animal de s'hydrater tout en mangeant (Cain *et al.* 2006).

La durée du jour est connue pour influencer le rythme d'activité des animaux et la prise alimentaire (Daan & Aschoff 1975, Brown *et al.* 1979, Loudon 1994) aussi bien chez des espèces diurnes (babouin chacma *Papio Cynocephalus ursinus*, Hill *et al.* 2004) que nocturnes (sanglier *Sus scrofa*, Maillard 1998). Il ressort clairement de nos analyses que les variations de durée du jour, même au cours d'un mois (diminution de 48 min au cours du mois de juillet), ont une influence sur l'activité d'une espèce qui n'est pourtant pas totalement diurne.

Au sein d'une journée chaude, l'animal se nourrit peu pendant la période chaude du jour et limite sa prise alimentaire aux périodes fraîches de la journée (nuit, aube et crépuscule). Par conséquent, les animaux ont une contrainte de temps pour s'alimenter. Une expérience sur des moutons a été effectuée afin de tester leur capacité à maintenir leur taux d'ingestion journalier malgré une restriction du temps disponible pour s'alimenter (Iason *et al.* 1999). Les auteurs ont montré que les animaux qui n'avaient pas accès à la nourriture de 18h30 à 09h00 s'alimentaient moins longtemps par jour que ceux qui avaient un accès continu aux pâturages. Ils répondaient à cette contrainte principalement en augmentant leur taux d'ingestion instantané ainsi qu'en s'alimentant au cours de séquences plus longues et moins nombreuses. De cette manière, les animaux s'alimentant sur des prairies hautes (hauteur d'herbe = 5.5 cm) arrivaient à compenser la diminution du temps de pâturage et avaient ingéré une quantité d'aliments similaire aux animaux ayant un accès continu aux pâturages. Par contre, ceux s'alimentant sur une

prairie rase (hauteur d'herbe = 3 cm) avaient une ingestion journalière plus faible et n'arrivaient donc pas à compenser la diminution du temps de pâturage. Il a été montré que les conditions extrêmes rencontrées au cours de l'été 2003 pouvaient entraîner une réduction de 30 % de la production végétale par rapport à l'année 2002 (Ciais *et al.* 2005). Dans le cas du mouflon pendant l'été 2003, on peut penser que les animaux ont eu du mal à compenser la faible durée de pâturage du fait que les herbacées étaient rares et desséchées. La plus faible masse des animaux adultes mâles et femelles tirés lors de la saison de chasse de 2003-2004 (i.e., après l'été le plus chaud observé au cours de notre suivi) par rapport aux trois saisons de chasse précédentes (-3.4 ± 0.8 kg, Garel *et al.* 2004) semble conforter cette hypothèse.

5. Patron journalier d'activité

Les animaux présentent généralement deux principaux pics d'activité par jour (Aschoff 1966). Ce patron journalier d'activité a été montré chez de nombreux ongulés : cerf élaphe *Cervus elaphus* (Georgii 1981, Berger *et al.* 2002) ; cerf à queue blanche *Odocoileus virginianus* (Beier & McCullough 1990) ; mouflon (Auvray 1983, Langbein *et al.* 1997b) ; chevreuil (Bubenik 1960, Cederlund 1981, Jeppesen 1989) ; élan *Alces alces* (Cederlund 1989) ; wapiti *Cervus elaphus canadensis* (Green & Bear 1990) ; tahr *Hemitragus jemlahicus* (Tustin & Parkes 1988) ; guib harnaché *Tragelaphus scriptus* (Wronski *et al.* 2006) ; mouton *Ovis aries* (Leclerc & Lecrivain 1979).

Il s'agit d'un cycle endogène puisque les animaux conservent ce patron d'activité même en environnement constant (Aschoff 1966). La période du cycle étant d'environ 24h, on parle de cycle circadien. En conditions naturelles, le rythme circadien est entraîné par des facteurs environnementaux périodiques (« donneurs de temps » ou « Zeitgeber », Aschoff 1960), dont le principal est l'alternance du jour et de la nuit. Les deux pics principaux d'activité sont généralement synchronisés sur les levers et couchers du soleil (ou l'aube et le crépuscule, Fig. 20, Aschoff, 1966). Ainsi, lorsque la durée de la phase d'éclairement varie, l'écart entre les deux pics est modifié de la même manière.

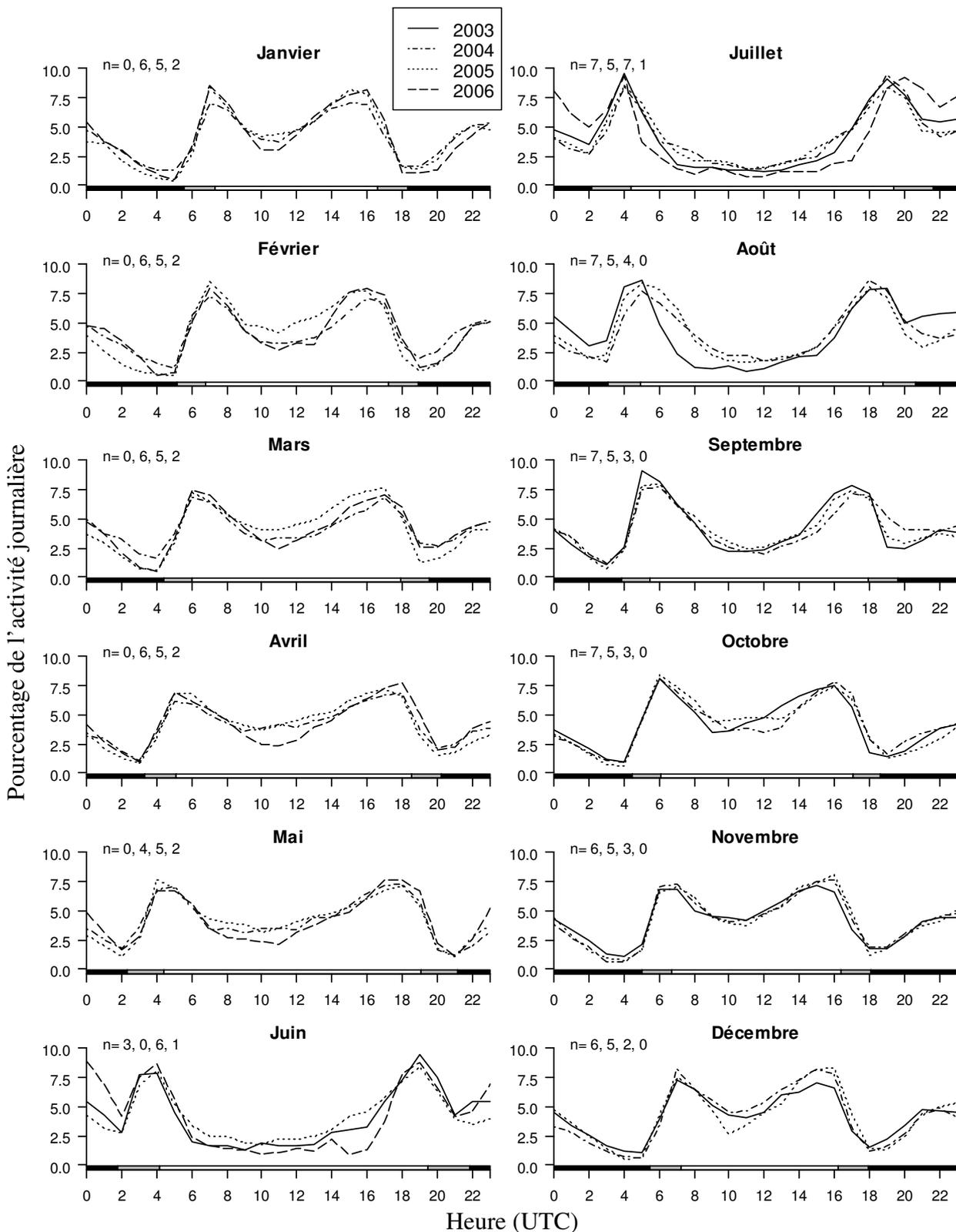


Fig. 20 - Répartition horaire de l'activité journalière (en %) des femelles de mouflon dans le Caroux-Espinouse de 2003 à 2006. Le nombre de colliers GPS ayant permis de réaliser les courbes (n) est donné par année (par ordre chronologique). En abscisse, la nuit est représentée par les bandes noires, le jour par les bandes blanches et l'aurore par les bandes grises. Nous avons considéré le crépuscule astronomique ici (i.e., soleil 18° sous l'horizon).

Ce type de répartition de l'activité au cours de la journée est marqué chez le mouflon (Fig. 20). Tout au long de l'année, les femelles présentent un pic d'activité autour du lever du soleil et un second autour du coucher du soleil. Le pic d'activité du matin débute à l'aube avec le maximum d'activité lorsque le soleil se lève puis diminue. Le deuxième pic d'activité débute en fin d'après-midi et l'activité est de plus en plus forte jusqu'au coucher du soleil. Elle diminue alors pendant le crépuscule. De plus, les écarts dans la répartition journalière de l'activité est faible entre les années de notre période d'étude. L'heure d'apparition des pics d'activité est liée à la course du soleil. L'alternance du jour et de la nuit semble être un « Zeitgeber » majeur pour le déclenchement des pics d'activité et plus généralement, dans la répartition journalière de l'activité. Cependant, à moins de réaliser des expérimentations spécifiques en milieu contrôlé, il n'est pas possible de certifier que l'alternance du jour et de la nuit est le principal « Zeitgeber » par rapport à tout autre facteur présentant la même périodicité que l'alternance du jour et de la nuit (Van Someren 2003).

Plus les journées sont courtes (en hiver), plus les femelles restent actives tout au long de la journée. En été, l'inverse est observé avec des journées longues mais des femelles majoritairement actives la nuit. Comme nous l'avons vu, les contraintes climatiques limitent les périodes favorables à l'activité et influencent fortement la répartition journalière de l'activité. Ainsi, il est préférable pour l'animal d'être actif pendant les heures chaudes en hiver (i.e., le jour) et fraîches en été (i.e., la nuit).

Un troisième pic d'activité, plus ou moins marqué selon les saisons, a lieu au milieu de la nuit. En été, les animaux ont tendance à conserver un niveau d'activité assez élevé tout au long de la nuit. En hiver, les nuits étant longues, le pic nocturne est clairement séparé des deux pics d'activité principaux. Le temps important séparant les pics principaux d'alimentation en hiver pourrait expliquer ce pic d'activité en milieu de nuit, malgré les contraintes thermiques. Ce troisième pic apparaissant tout au long de l'année et quel que soit le temps séparant le pic d'activité du soir du pic du matin, on peut penser qu'il fait partie du rythme endogène du mouflon.

Partie III. Avancées et limites de la localisation des animaux à l'aide de récepteurs GPS

1. Localisation par VHF ou GPS ?

A l'heure actuelle, la localisation des animaux à Trois-Fontaines se fait à l'aide de colliers équipés d'émetteurs VHF (*Very-High Frequency*) ou de récepteurs GPS (*Global Positioning System* ou Géo-Positionnement par Satellites). Dans le Caroux-Espinouse, seuls les colliers GPS sont actuellement employés pour localiser les animaux.

La localisation des animaux équipés d'émetteurs VHF se fait par la méthode de triangulation : connaissant sa position et à l'aide d'une antenne réceptrice, d'un récepteur et d'une boussole, le manipulateur détermine dans quelle direction se situe le collier (White & Garrott 1990). Deux mesures ou plus sont réalisées en des points différents du site. Le report sur une carte des directions permet de déterminer la localisation du collier (i.e., à l'intersection des droites). Cependant, de nombreuses sources d'imprécision des mesures de direction existent : détermination de la localisation du manipulateur, lecture de la direction sur la boussole, matériel utilisé, nombre de mesures réalisées, topographie, végétation, conditions climatiques ou bien encore si l'animal est en déplacement au moment de la localisation (White & Garrott 1990, Maillard 1996, Withey *et al.* 2001). On peut alors calculer un intervalle de confiance autour de l'estimation des directions et ainsi déterminer une ellipse de confiance associée à la localisation estimée de l'animal (Lenth 1981, White & Garrott 1990).

La localisation d'individus porteurs d'émetteurs VHF fournit de bons résultats à Trois-Fontaines et est relativement facile à mettre en œuvre. En effet, bien qu'étant un milieu boisé, le site de Trois-Fontaine est relativement plat, ce qui limite les échos (i.e., lorsque le signal VHF est réfléchi par une surface), et possède en plus un réseau de chemins et de routes très développé permettant de se déplacer rapidement et facilement dans le site. Ainsi plusieurs mesures d'un même animal peuvent être réalisées en divers endroits du site en peu de temps afin de le localiser précisément. Ainsi, le polygone d'erreur autour de la localisation est de moins de 1 ha (Widmer *et al.* 2004). Les mesures de localisation à l'aide de colliers VHF ont déjà été utilisées dans le Caroux-Espinouse et ont permis d'améliorer notre connaissance sur l'utilisation de l'espace par le mouflon (Dubois *et al.* 1992, Dubois *et al.* 1993). Cependant, le Caroux-Espinouse est un massif montagneux, escarpé et rocheux. Les échos sont donc nombreux, rendant la localisation

difficile et imprécise. Ainsi, les tests réalisés sur le site ont montré que le polygone d'erreur était de 15 ha (Dubois 1989, Dubois *et al.* 1992). De plus, le relief compliqué et retarde l'accès aux sites de mesures. Les données sont donc difficiles à obtenir et de qualité médiocre.

Le développement des colliers GPS pour le suivi d'animaux à la fin des années 80 s'est donc présenté comme une alternative intéressante puisqu'ils peuvent fournir des localisations plus précises (Haller *et al.* 2001) et en plus grand nombre (Rumble *et al.* 2001) que les colliers VHF. De plus, les colliers se localisent automatiquement selon une programmation pré-définie, aussi bien le jour que la nuit et quelles que soient les conditions climatiques rencontrées. Bien que les colliers soient onéreux à l'achat, ils permettent une économie de temps et d'argent (personnel, véhicules, Rumble *et al.* 2001) puisque les seules interventions sur le terrain sont : la pose du collier, son suivi régulier à l'aide de l'émetteur VHF inclus (pour vérifier son fonctionnement et si l'animal est toujours vivant) et enfin sa récupération (lorsque l'animal est mort ou que la batterie est déchargée). Pour toutes ces raisons, des animaux ont été équipés de colliers GPS à Trois-Fontaines et au Caroux-Espinouse

A l'heure actuelle, les colliers émetteurs VHF ne sont utilisés au Caroux-Espinouse que pour le suivi de la mortalité des agneaux (Garel *et al.* 2004). C'est donc à partir des données GPS que seront réalisées nos études portant sur le mouflon tandis que les données de localisation VHF réalisées à Trois-Fontaines seront d'une précision suffisante pour notre étude sur le chevreuil (Partie IV - 2).

Comme pour toute méthode de mesure, il est nécessaire d'en connaître le fonctionnement ainsi que les limites. Nous allons donc présenter dans un premier temps le principe de la localisation par les GPS. Nous nous intéresserons après aux problèmes inhérents au système de localisation (erreurs et échecs de localisation) ainsi qu'aux facteurs les favorisant. Au fur et à mesure, nous verrons comment ces connaissances ont été appliquées aux données de suivi des mouflons du Caroux-Espinouse afin d'en améliorer la qualité et de déterminer les sources d'échec de localisation.

2. Principes de fonctionnement du système de localisation GPS

Le système de positionnement global ou *Global Positioning System* (GPS) a été développé par le Département de la Défense des Etats-Unis. Ce système utilise une constellation de 24 satellites NAVSTAR (NAVigation Satellite Timing And Ranging) placés en orbite haute (environ 20000 km) et un récepteur (le collier GPS ici, Garmin International Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

Chaque satellite envoie en permanence un signal codé qui lui est propre, ce qui permet au récepteur de calculer le temps apparent de propagation du signal du satellite jusqu'au récepteur et donc, la distance estimée les séparant. En fait, on parle de pseudo-distance (*pseudo-range*) car le temps apparent de propagation est affecté, par exemple, par le ralentissement de la propagation causé par l'ionosphère et la troposphère, les réflexions du signal et aussi par les décalages entre les horloges du satellite et du récepteur. En effet, le récepteur ne possède pas d'horloge aussi précise que celles des satellites (horloge atomique) ce qui fait que la synchronisation entre les 2 horloges n'est pas parfaite, pouvant entraîner parfois un calcul erroné de la distance satellite-récepteur et donc des erreurs importantes de localisation (un écart de 1/1000 de seconde entraîne une erreur de localisation de plus de 300 km, Santerre & Bilodeau 1996, Garmin International Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

Si la position des satellites ainsi que la distance les séparant du récepteur sont connues, trois satellites devraient suffire pour localiser le récepteur par triangulation (Fig. 21). Cependant, un quatrième satellite est nécessaire pour pouvoir prendre en compte les décalages entre les horloges et calculer précisément une localisation en 3 dimensions (3D, Santerre & Bilodeau 1996, 3D, Garmin International Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

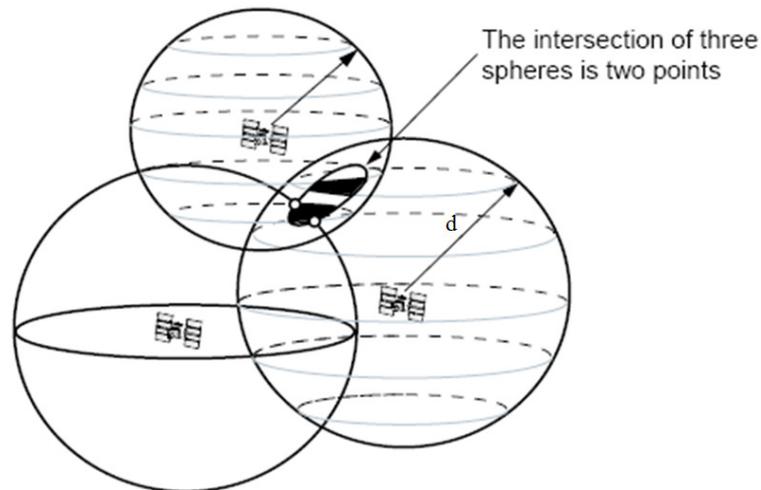


Fig. 21 - Principe de triangulation par satellites. Connaissant la position des satellites dans l'espace, le récepteur GPS se situe sur la sphère de rayon « d » (distance GPS-satellite) et de centre le satellite. L'utilisation simultanée de 2 autres satellites permet de déterminer deux localisations possibles du récepteur (points blancs) par intersection des sphères. Une des deux localisations est facile à éliminer car le point se trouve soit dans l'espace ou se déplace à une vitesse trop importante. (D'après Trimble Navigation Ltd. 2002).

3. Erreurs de localisation

3.1. Précisons la précision

Deux notions importantes sont à considérer lorsque l'on veut évaluer la qualité de données mesurées : la précision et l'exactitude (Sokal & Rohlf 1981, Scherrer 1982). Lorsque l'on réalise plusieurs fois la mesure d'un même élément, si les valeurs obtenues sont proches, alors on dira que la mesure est précise (Fig. 22). On parle aussi de reproductibilité des mesures. Les valeurs obtenues, qu'elles soient précises ou non, ne correspondent cependant pas toujours à la valeur exacte de l'objet mesuré. L'écart entre la valeur réelle et la valeur mesurée (erreur) permet d'estimer l'exactitude des mesures. Exactitude et précision constituent donc des critères de qualité des mesures et seront donc recherchés.

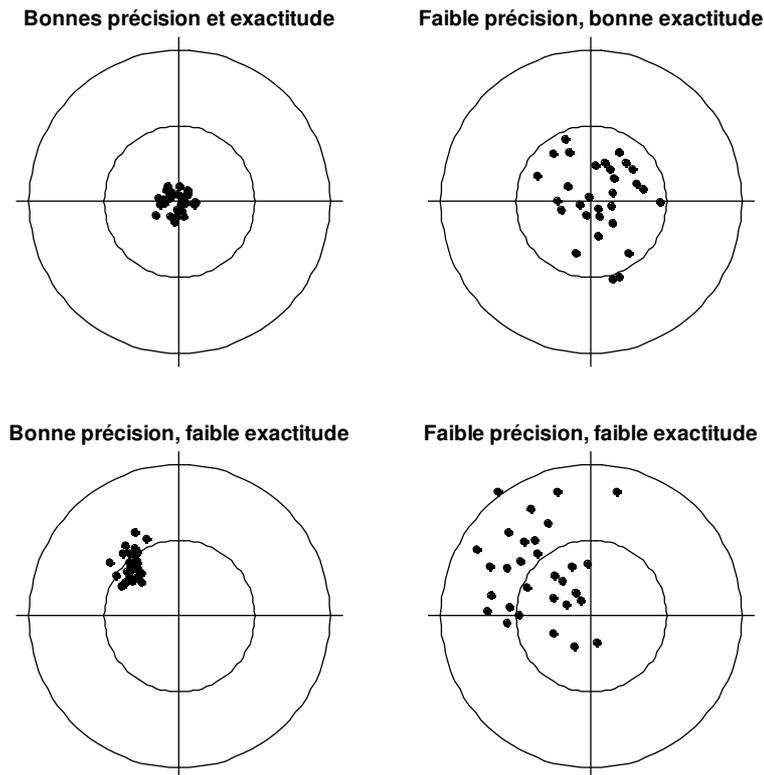


Fig. 22 - Représentation de la précision et de l'exactitude de mesures. Le centre de chaque cible correspond à la véritable valeur que l'on cherche à mesurer. Les mesures avec une bonne précision et une bonne exactitude sont recherchées.

3.2. Facteurs influençant la qualité des localisations

3.2.1. Disponibilité sélective

Jusqu'en mai 2000, le Département de la Défense des Etats-Unis dégradait volontairement les signaux des satellites (disponibilité sélective ou *Selective Availability* [SA]) afin de limiter la précision et l'exactitude des localisations pour le domaine civil. Suite à l'arrêt de cette dégradation des signaux, une amélioration importante de la qualité des localisations a été observée (Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002).

3.2.2. Nombre et configuration spatiale des satellites

Le nombre de satellites utilisé par le récepteur pour se localiser a une influence forte sur la qualité des localisations. Ainsi, plus le nombre de satellites contacté pour se

localiser est important, meilleure est la qualité de la localisation (Hulbert & French 2001, Cargnelutti *et al.* 2007). De plus, lorsqu'au moins 4 satellites sont visibles, le récepteur peut calculer une localisation 3D. Par contre, avec seulement 3 satellites, le récepteur ne peut calculer qu'une localisation en 2 dimensions (2D) et doit utiliser pour cela les valeurs d'altitude des localisations 3D précédentes. Les localisations 2D sont donc de moins bonne qualité que les localisations 3D (e.g., Moen *et al.* 1996b, Lewis *et al.* 2007). Cet écart peut être d'autant plus élevé lors du suivi des déplacements d'un animal en montagne du fait des changements d'altitude entre les localisations (Sager-Fradkin *et al.* 2007).

La qualité de l'estimation de la position du récepteur dépend aussi de la répartition des satellites dans l'espace : une bonne répartition des satellites dans le ciel (bonne géométrie) constitue une situation préférable à celle où les satellites se retrouvent tous dans une même portion du ciel (faible géométrie). La dégradation de précision ou *dilution of precision* (DOP) est un paramètre permettant de quantifier l'impact de la configuration des satellites sur la qualité de la localisation : plus la configuration des satellites est mauvaise, plus la valeur de la DOP est élevée et plus la localisation estimée du récepteur a des chances d'être éloignée de sa vraie localisation (Rempel *et al.* 1995, Santerre & Bilodeau 1996, Sigrist *et al.* 1999). Le nombre de satellites peut jouer sur la DOP car plus le récepteur reçoit de signaux d'un grand nombre de satellites, plus la probabilité d'avoir une bonne configuration satellitaire est forte.

3.2.3. Autres causes

- Fabricant et modèle du collier GPS utilisé (Di Orio *et al.* 2003, Hansen & Riggs 2008).
- Multi-trajet (*multipath*) : on parle de multi-trajet lorsque le signal envoyé par le satellite est réfléchi une ou plusieurs fois par des surfaces avant de parvenir au récepteur. Cela entraîne une mauvaise estimation de la pseudo-distance satellite-récepteur (Arbour & Santerre 1996).
- Une autre source d'erreur provient de ce que l'on fait l'hypothèse que le signal envoyé par le GPS se déplace à vitesse constante (vitesse de la lumière). Or lorsque le signal traverse l'ionosphère et la troposphère, celui-ci est ralenti ce qui fausse

l'estimation de la distance satellite-récepteur (Garmin International Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

- Il peut aussi y avoir des erreurs dans l'estimation de la position du satellite (éphémérides) ou bien des erreurs d'horloges (Garmin International Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

3.2.4. Conséquences lors de suivis d'animaux par GPS

La théorie montre que les sources d'altération de la qualité des localisations sont nombreuses. Lors de l'utilisation sur le terrain de récepteurs GPS, certaines sources d'altération peuvent être favorisées. Ainsi, tout ce qui favorisera les multi-trajets (surfaces réfléchissantes) ou bien affectera le nombre de satellites visibles et les possibilités de configuration spatiale des satellites visibles (obstruction) aura un impact négatif sur la qualité des localisations. Ainsi, de nombreuses études de terrain ont montré une influence sur les erreurs de location de la topographie (e.g., D'Eon *et al.* 2002, Cain *et al.* 2005, e.g., Lewis *et al.* 2007), de la canopée (e.g., Di Orio *et al.* 2003, e.g., DeCesare *et al.* 2005, Hansen & Riggs 2008) ou bien encore de l'orientation du collier (D'Eon & Delparte 2005).

Les localisations de faible qualité n'interviennent donc pas de manière aléatoire mais peuvent être fortement favorisées par le milieu utilisé par l'animal et son comportement. Le manque de précision et d'exactitude des localisations pourra entraîner des biais dans les résultats des études traitant de l'utilisation de l'espace. Ainsi, si nous travaillons sur la sélection de l'habitat, les erreurs de localisation pourront faire croire par exemple, que l'animal se situait dans une lande (localisation observée) alors qu'en réalité, il était à 100 mètres de là, dans une forêt de pins (localisation réelle). Cet exemple, montre bien les conséquences que cela peut avoir sur les résultats d'études de l'utilisation de l'habitat. Les erreurs de localisation (mais aussi les échecs de localisation ; voir paragraphes 4 et 5.5 de cette partie) peuvent entraîner une sous- ou surestimation de la fréquentation de certains habitats et donc l'importance de la sélection ou de l'évitement de ces habitats (White & Garrott 1986, Nams 1989). Les risques de biais sont d'autant plus importants si on se trouve dans un paysage très fragmenté par rapport à l'erreur des localisations GPS (Visscher 2006). Il faut donc essayer de limiter cette source de biais.

3.3. Gérer la qualité des localisations

Nous allons voir deux procédés à notre disposition qui peuvent être employés afin d'améliorer la qualité du jeu de données de localisation. Nous pouvons, d'une part, améliorer la qualité des localisations et, d'autre part, supprimer les localisations les plus erronées.

3.3.1. La correction différentielle

Jusqu'en mai 2000, la dégradation volontaire des signaux par le Département de la Défense des Etats-Unis (SA) constituait une source majeure d'erreurs de localisation (Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002). Pour diminuer les erreurs générées par ce procédé, des corrections différentielles pouvaient être appliquées sur les données de localisation obtenues.

- **Principe**

Une station GPS fixe, de localisation connue (station de référence) est nécessaire. Elle doit se localiser pendant la même période que le récepteur GPS sur lequel on veut appliquer la correction et se situer à moins de 500 km. On peut alors calculer les erreurs dans la détermination des distances satellite-station de référence (correction différentielle) et en déduire les corrections à appliquer sur les localisations de notre récepteur (Garmin International Inc. 2000, Lotek Engineering Inc. 2000, Trimble Navigation Ltd. 2002).

- **Intérêts passés et actuels**

La correction différentielle, en corrigeant partiellement l'effet de la SA, permettait donc un gain important de qualité des localisations (Rempel & Rodgers 1997, Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002). Mais ce procédé permet également de corriger d'autres causes d'erreurs de localisation, comme les erreurs d'horloges et d'éphémérides ainsi que les ralentissements de signaux dans l'ionosphère et la troposphère. Le multi-trajet n'est, par contre, pas corrigé par ce procédé. De ce fait, même si la SA a été désactivée depuis 2000, la correction différentielle peut encore être utilisée pour améliorer la qualité des données (Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002). Le gain

de qualité après ce traitement est moins conséquent qu'auparavant ce qui fait que l'intérêt de la correction dépendra surtout de la qualité souhaitée des données.

3.3.2. Tri des localisations selon leur qualité

La configuration spatiale des satellites (mesurée par la DOP) devrait influencer la qualité des localisations et pourrait donc constituer un critère de sélection des localisations. Plusieurs études ont déjà montré une relation, généralement faible (Rempel *et al.* 1995, Moen *et al.* 1996b, Hulbert & French 2001, D'Eon & Delparte 2005, Lewis *et al.* 2007), entre DOP et qualité de la localisation : plus la valeur de DOP est élevée, moins bonne est la qualité de la localisation (e.g., Dussault *et al.* 2001, Adrados *et al.* 2002, D'Eon & Delparte 2005). L'erreur de localisation augmente plus rapidement avec la DOP pour les localisations 2D que 3D (Moen *et al.* 1996b, Cargnelutti *et al.* 2007, Lewis *et al.* 2007). Parfois il n'a pas pu être mis en évidence de relation entre l'erreur de localisation et la valeur de DOP des localisations 3D (Rempel *et al.* 1995, Rempel & Rodgers 1997).

L'utilisation d'une valeur seuil de DOP au-dessus de laquelle on supprime les localisations correspondantes permet d'améliorer la qualité du jeu de données (e.g., D'Eon & Delparte 2005, Lewis *et al.* 2007). Cependant, du fait de la faible relation entre la DOP et l'erreur de localisation, on risque avec cette procédure de supprimer des localisations de bonne qualité et d'en conserver d'autres ayant une erreur de localisation importante. De plus, elle entraîne une réduction de la taille du jeu de données plus ou moins importante selon la valeur seuil choisie de DOP (e.g., Lewis *et al.* 2007). Si l'on décide d'utiliser cette méthode, le choix de la valeur seuil doit se faire selon un compromis entre la quantité et la qualité des localisations (Lewis *et al.* 2007). Il est préférable également de prendre une valeur seuil de DOP plus faible pour les localisations 2D que pour les localisations 3D.

4. Les échecs de localisation

Un minimum de 3 (localisation 2D) ou 4 satellites (3D) visibles est nécessaire au récepteur afin qu'il puisse se localiser (Trimble Navigation Ltd. 2002). Cependant, il arrive que le récepteur ne reçoive de signaux que de 2 satellites ou moins. Il n'est alors

pas en mesure de donner sa position, ce qui conduit à une donnée manquante. On parlera d'échec de localisation lorsque le récepteur n'arrive pas à se localiser.

Par conséquent, tout ce qui peut « masquer » les satellites au récepteur GPS pourra entraîner une baisse du succès de localisation. Les facteurs responsables sont souvent similaires à ceux mis en cause dans l'augmentation des erreurs de localisations. Ainsi, les facteurs fréquemment impliqués sont la topographie (e.g., D'Eon *et al.* 2002, Cain *et al.* 2005) et les caractéristiques de la végétation, telles que la présence et la densité de la canopée ou bien encore la surface terrière (e.g., Rumble & Lindzey 1997, Di Orio *et al.* 2003, Frair *et al.* 2004, Janeau *et al.* 2004). Les déplacements et l'activité des animaux semblent également affecter le succès de localisation (e.g., Moen *et al.* 2001, Graves & Waller 2006, Cargnelutti *et al.* 2007).

Comme pour les erreurs de localisation, l'occurrence des échecs de localisation n'est pas aléatoire mais liée aux caractéristiques de l'habitat utilisé et/ou du comportement de l'animal. Dans le cas d'une étude de sélection d'habitat, on risque de ce fait de sous-estimer l'utilisation des habitats dans lesquels le succès de localisation est faible, au profit des habitats où le récepteur GPS se localise plus fréquemment (Rettie & McLoughlin 1999, Frair *et al.* 2004). Dès lors, il apparaît important de connaître les facteurs affectant le succès de localisation des récepteurs GPS.

5. Présentation de nos données

5.1. Colliers GPS et programmation

Afin d'étudier la sélection de l'habitat et les déplacements des femelles mouflon, des animaux ont été équipés de colliers GPS (Lotek 3300S). La programmation des localisations par les colliers a été décidée de façon à répondre à deux objectifs principaux : (1) étudier l'utilisation de l'habitat par les mouflons par l'étude de leurs déplacements. Pour cela, un intervalle de temps assez court entre deux localisations est donc nécessaire. (2) suivre les animaux sur un cycle annuel ce qui permet d'étudier l'influence d'autres facteurs de variation sur le comportement spatial des animaux (e.g., climat, disponibilité alimentaire). Cependant, la durée de vie des batteries des colliers étant limitée ainsi que la capacité de stockage des informations, il était nécessaire de

trouver un compromis entre la durée des périodes d'enregistrement de localisations et leur répartition dans le temps. Nous les avons donc programmés pour qu'ils se localisent toutes les 20 min pendant des périodes de 48 h (que nous appellerons « période » par la suite). Les périodes sont réparties sur toute l'année à raison d'une à trois par mois ; le suivi étant plus intensif au moment des périodes biologiques clés (mise-bas, rut).

5.2. Données de localisation récoltées et traitements appliqués

Les colliers ont enregistré des données de localisation au cours de périodes de 48h étalées sur 4 et 6 mois pour les deux femelles tuées et sur 11.6 ± 1.3 [ET] mois en moyenne pour les autres (Tab. 5). Les colliers sont parvenus à se localiser dans 82.4 ± 5.7 [ET] % des tentatives en moyenne, avec un minimum de 68.8% et un maximum de 90.4%.

Les données de localisation récupérées ont subi différents traitements afin d'améliorer leur qualité. En effet, comme les colliers sont programmés pour se localiser toutes les 20 min afin d'étudier les déplacements des animaux, nous souhaitons donc pouvoir travailler sur des localisations relativement précises (erreur de localisation < 10-20 m). Les traitements qui ont été réalisés sur les données sont les suivants :

Bien que la disponibilité sélective fût désactivée au moment de l'étude, nous avons tout de même réalisé une correction différentielle en post-traitement (après que les colliers aient été récupérés) de nos données afin de réduire les erreurs de localisation (Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002). Pour cela, nous avons utilisé les données de la station de référence de Montpellier ou de celle de l'INRA de Toulouse lorsque la première était en panne.

Les localisations supposées avoir une erreur de localisation supérieure à celle souhaitée ont été enlevées du jeu de données : 2D ayant une DOP > 5 ainsi que les localisations 3D avec une DOP > 10 (Adrados *et al.* 2002, Lewis *et al.* 2007).

Tab. 5 - Bilan des données de localisation recueillies pour chaque collier GPS posé entre 2003 et 2005 sur le plateau du Caroux. Chaque collier a enregistré des localisations au cours de « périodes » d'une durée de 48 h (1 à 3 périodes par mois). La durée du suivi de chaque animal ainsi que les mois suivis sont indiqués. Le nombre de localisations réussies ainsi que le pourcentage de localisations réussies par rapport au nombre total de localisations attendu est fourni. Le nombre de localisations restantes après avoir supprimé celles supposées avoir une forte erreur de localisation est également indiqué.

Année de pose	Femelles	Nombre de périodes complètes	Date de la première période	Date de la dernière période	Durée du suivi (en mois)	Localisations réussies (% de localisations attendues)	Localisations restantes après tri des données (% de localisations attendues)
2003							
	391	23	22/06/2003	18/05/2004	11	2784 (84.1)	2369 (71.5)
	392	21	22/06/2003	20/04/2004	10	2393 (79.1)	1992 (65.9)
	393	25	22/06/2003	08/06/2004	11.5	3084 (85.7)	2685 (74.9)
	394	23	22/06/2003	18/05/2004	11	2666 (80.5)	2199 (66.4)
	395*	8	22/06/2003	21/10/2003	4	924 (80.2)	780 (67.7)
	396	24	22/06/2003	02/06/2004	11	2843 (82.3)	2447 (70.8)
	462	22	14/07/2003	18/05/2004	10	2283 (72.1)	1837 (58.0)
	463	23	14/07/2003	02/06/2004	10.5	2280 (68.8)	1813 (54.7)
2004							
	783	30	25/07/2004	26/07/2005	12	3823 (88.5)	3214 (74.4)
	785	32	27/06/2004	26/07/2005	13	4066 (88.2)	3427 (74.4)
	786	38	27/06/2004	06/09/2005	14	4945 (90.4)	4180 (76.4)
	787	31	14/07/2004	26/07/2005	12	3646 (81.7)	2294 (67.1)
	808	33	27/06/2004	02/08/2005	13	3942 (83.0)	3357 (70.6)
2005							
	831	35	19/06/2005	08/08/2006	13.5	4326 (85.8)	3603 (71.5)
	834*	16	29/05/2005	29/11/2005	6	1892 (82.1)	1536 (66.7)
	1196	24	31/07/2005	13/06/2006	10.5	2970 (85.9)	2513 (72.7)
	Moyenne	25			10.8	3054 (82.4)	2559 (69.0)
	Ecart-type	7			2.6	1024 (5.7)	877 (5.9)

* : femelles mortes avant la fin de vie des batteries des colliers GPS.

Cependant, du fait de la faible qualité de la relation entre la DOP et l'erreur de localisation (Rempel *et al.* 1995, Moen *et al.* 1996b, Hulbert & French 2001, D'Eon & Delparte 2005, Lewis *et al.* 2007), des localisations avec une forte erreur peuvent persister. Un critère supplémentaire de sélection des données basé sur les déplacements des animaux a été appliqué en complément. Comme les animaux vertébrés présentent une certaine directionnalité dans leurs déplacements (Bovet & Benhamou 1988), un déplacement au cours duquel l'animal s'éloigne rapidement de la localisation précédente pour s'en rapprocher à la localisation suivante, est peu probable en conditions naturelles. Nous avons considéré qu'une localisation devait présenter une erreur de localisation importante lorsque les trois conditions suivantes étaient réunies : (1) le mouflon s'est déplacé à une vitesse supérieure à 0.3 km/h entre la localisation précédente et la localisation considérée, (2) à une vitesse supérieure à 0.3 km/h entre la localisation considérée et la localisation suivante et enfin (3) lorsque l'angle formé par ces trois localisations est inférieur à 40°.

L'utilisation de valeurs seuils de DOP pour trier les données a entraîné la suppression de 12.6 ± 1.2 % des données et 0.9 ± 0.3 % avec le dernier critère basé sur les déplacements des animaux.

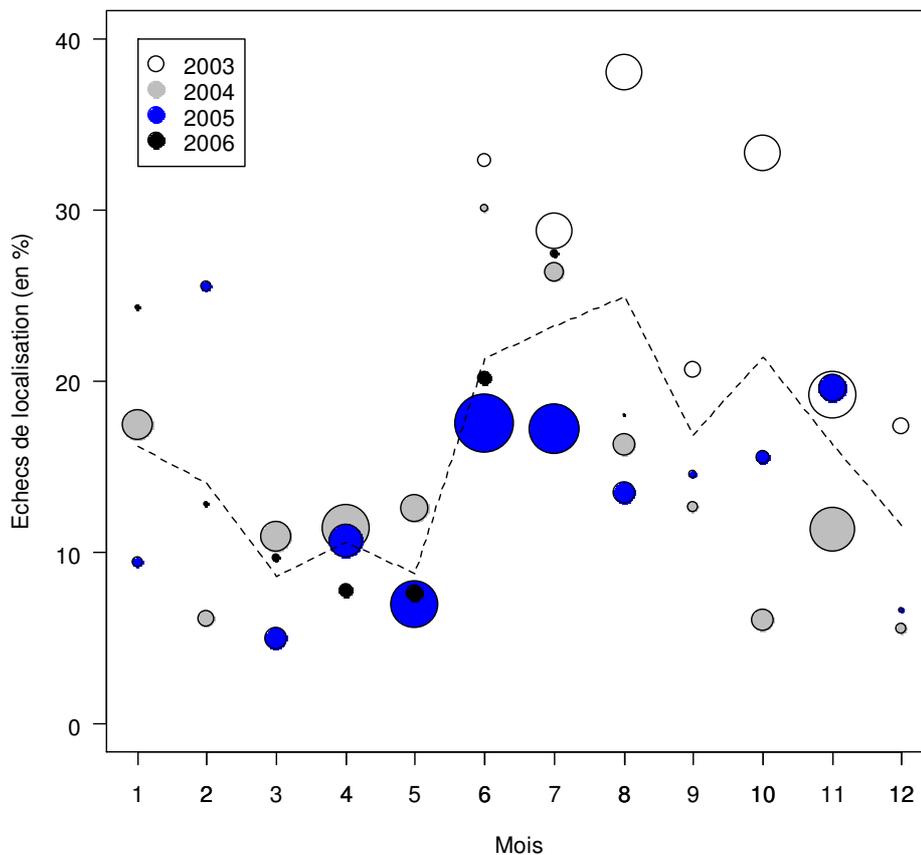


Fig. 23 - Echecs de localisation en pourcentage du nombre de localisations attendues par mois au cours de la période de suivi 2003-2006 dans la zone du plateau du Caroux. La taille des cercles est proportionnelle au nombre de tentatives de localisations. Le trait en pointillé représente les valeurs mensuelles moyennes pondérées.

5.3. Répartition temporelle des échecs de localisation

Le pourcentage d'échecs de localisation par rapport au nombre de localisations attendu varie en fonction de l'année de pose du collier : les colliers posés en 2003 (N = 8) se localisaient moins bien (20.9 ± 5.8 [ET] %) d'échecs de localisation) que les colliers posés en 2004 (N = 5, 13.6 ± 3.8 [ET] %) et en 2005 (N = 3, 15.4 ± 2.2 [ET] %, test de Wilcoxon : $p = 0.005$).

On observe également des différences de pourcentage d'échecs de localisation en fonction de la période de l'année (Fig. 23) : les échecs de localisation sont, en moyenne, les plus faibles durant les mois de mars à mai (9.4%). Les valeurs les plus élevées ont lieu durant l'été (juin à août ; 23.1%), sont plus faibles durant l'automne (septembre à novembre ; 18.0 %) et diminuent encore au cours de l'hiver (décembre à février ; 14.2%).

Regardons maintenant la répartition des échecs de localisation à une échelle de temps encore plus fine (i.e., répartition horaire) au sein de chacune des périodes de l'année définies ci-dessus (i.e., périodes pour lesquelles le pourcentage d'échecs de localisation est relativement homogène). Au cours de l'hiver, les échecs de localisation sont légèrement plus nombreux en fin de nuit-début de matinée (période 04h00-08h00) et plus faibles en milieu de journée (10h00-12h00 h, Fig. 24). En mars-mai, les échecs de localisation sont répartis de manière relativement homogène sur la journée, alors qu'en juin-août, on note une augmentation très marquée du pourcentage d'échecs de localisation entre 05h00-18h00. Quant à l'automne, les colliers se localisent avec moins de succès au cours de la deuxième partie de la journée (période 11h00-16h00). Enfin, si nous étudions la répartition des échecs de localisation au sein de chaque période de 48 h, il ressort qu'ils ne se répartissent pas de manière homogène sur les 48 h mais qu'ils présentent une corrélation temporelle (test du nombre de suites : $p < 0.05$).

5.4. Conséquences

D'après ce que nous avons pu voir, l'occurrence des échecs de localisation de nos colliers n'est pas aléatoire. Ils sont plus fréquents à certaines périodes de l'année (Fig. 23), à certaines heures de la journée (Fig. 24) et sont corrélés dans le temps. C'est au cours de l'été que les échecs sont les plus nombreux, et majoritairement pendant la période diurne.

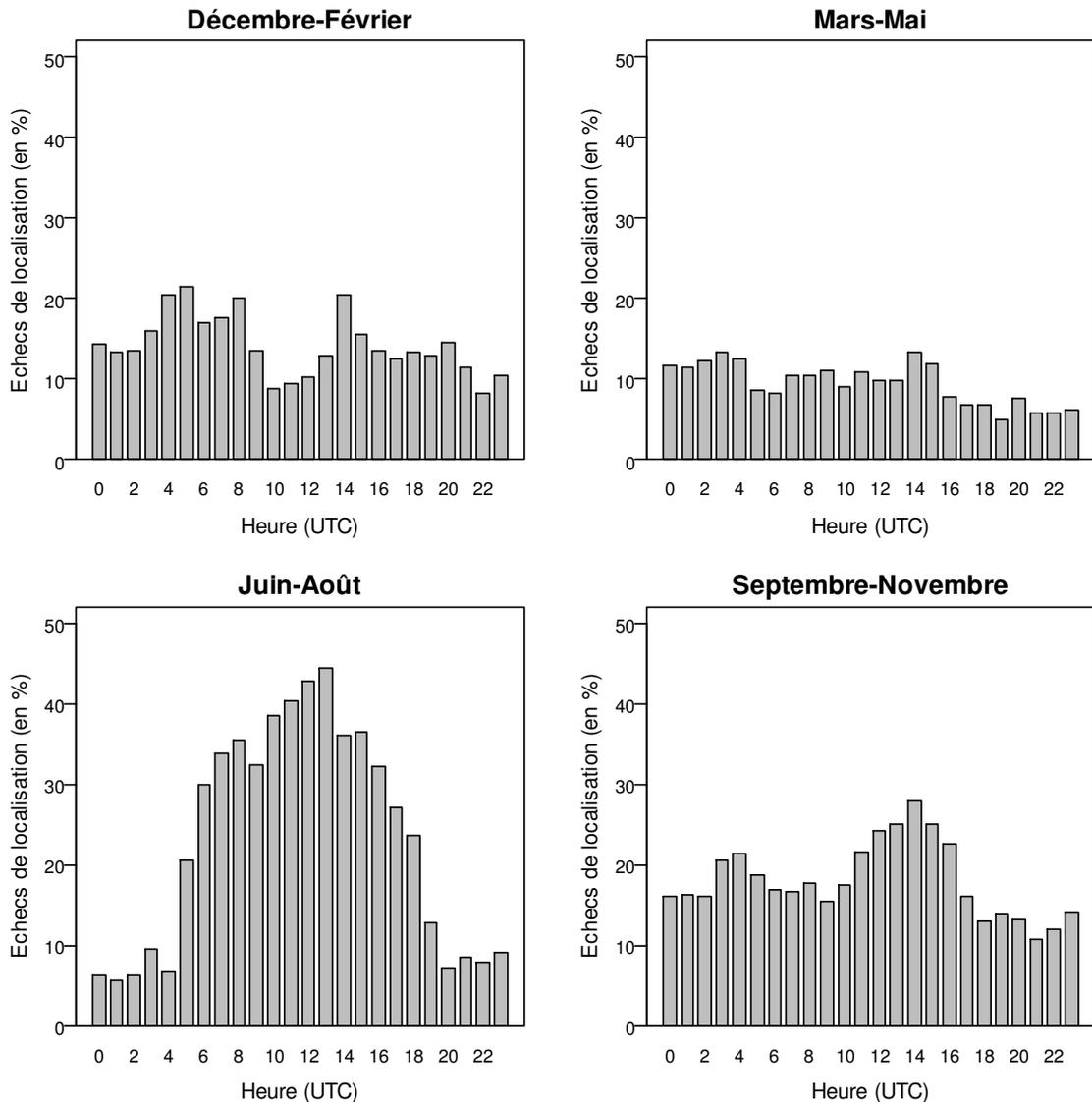


Fig. 24 - Pourcentage d'échecs de localisation par heure au cours de quatre périodes de l'année.

Jusque là, la végétation (e.g., Rumble & Lindzey 1997, Di Orio *et al.* 2003, Frair *et al.* 2004, Janeau *et al.* 2004), la topographie (e.g., D'Eon *et al.* 2002, Cain *et al.* 2005) ou encore l'activité de l'animal (e.g., Moen *et al.* 2001, Graves & Waller 2006, Cargnelutti *et al.* 2007) ont souvent été incriminés dans l'apparition des échecs de localisation. Or, les données de localisation ont été acquises dans le but d'étudier l'utilisation de l'habitat par les mouflons. S'il s'avère que certains habitats favorisent les échecs de localisation, leur utilisation sera sous-estimée par rapport à l'utilisation réelle qu'en fait l'animal. Donc, avant d'étudier la sélection de l'habitat à partir des données de

localisation GPS, il est important de connaître les facteurs affectant le succès de localisation.

5.5. What determines GPS fix success when monitoring free-ranging animals?

Abstract - As location failures in studies based on Global Positioning System (GPS) are not random, they may lead to misunderstanding animal distribution and habitat selection. Experimental studies have thus been designed to assess the factors influencing the probability of getting a GPS fix. However, on the field, experimental designs cannot mimic the real activity patterns of free-ranging animals. We assessed here factors influencing the success of GPS fixes using fine spatial and temporal scale data recorded from 13 collared free-ranging females of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) inhabiting a low mountainous area in southern France. We first accounted for the effects of temperature and animal activity. Then, we interpolated missing locations to quantify the influence of vegetation types and sky openness. The fix success was 7% lower in resting (0.84) than in active animals (0.91) at the average temperature (13.6° C) but remains similar and roughly constant at lower temperatures. While the fix success was poorly affected by increasing temperature above the average temperature in active animals (0.77 at 30° C), it strongly decreased in resting animals (0.41). These results probably involve behavioral variation in habitat use as temperature and activity strongly influence the use of cover areas in ungulates. Using interpolation, we found that the success of GPS fixes was strongly influenced by habitat types, increasing from 0.81 to 0.95 (on average sky openness of 34%) along a continuum going from forested to rock-open areas. After controlling for differences in vegetation, sky openness had a positive effect on fix success (from 0.71 to 0.92 in evergreen oak forest). By working on free-ranging animals and using information directly recorded from their collars, our approach should provide biologists with a more reliable method to account for bias in GPS studies as compared to costly and time-consuming experimentations performed so far.

Bourgoin Gilles, Garel Mathieu, Dubray Dominique, Maillard Daniel, Marty Eric & Gaillard Jean-Michel. What determines GPS fix success when monitoring free-ranging animals? Article soumis à *Journal of Wildlife Management*.

5.5.1. Introduction

The use of global positioning system (GPS) collars is becoming a popular tool and allows biologists to collect a large quantity of accurate location data on animals over short

time intervals and large spatial scale through automatic tracking. However, two main sources of errors have been associated with GPS location data (D'Eon *et al.* 2002, Frair *et al.* 2004, Lewis *et al.* 2007): location inaccuracy and failure to locate.

Location inaccuracy generally leads to a decrease in the strength of habitat selection or to a misclassification (White & Garrott 1986, Nams 1989, Visscher 2006). The magnitude of such biases depends on the degree of location error and on the landscape fragmentation (Visscher 2006). However, since the end of the voluntary satellite signals degradation by the US Army in May 2000, location inaccuracy is a less significant source of bias and the accuracy of GPS locations has strongly improved (Hulbert & French 2001, Adrados *et al.* 2002) and is most of the time better than the resolution of the used maps of habitats (e.g., Mahoney & Virgl 2003, Dussault *et al.* 2005).

We focus here on the second source of error, location failure, which occurs when the GPS collar fails to acquire a fix. This can markedly influence habitat selection studies because location failures are expected to be non-random. Several experimental studies on the field have been performed to assess the factors influencing the probability of acquiring a fix (PAF) such as topography (e.g., D'Eon *et al.* 2002, e.g., Cain *et al.* 2005, Hansen & Riggs 2008), animal activity and movements (e.g., Moen *et al.* 2001, Graves & Waller 2006, e.g., Cargnelutti *et al.* 2007), and vegetation characteristics (e.g., Rumble & Lindzey 1997, e.g., Di Orio *et al.* 2003, Frair *et al.* 2004, Janeau *et al.* 2004, Hansen & Riggs 2008). While such studies have undoubtedly led to improve our understanding of factors influencing location failure and have proposed GPS bias models that allow predicting the PAF as a function of influencing variables to correct habitat selection analysis, several problems still limit the optimal use of these models. First, the majority of the field trials have been performed using static GPS collars although it has been shown that collar movements can reduce the proportion of successful fix attempts (Edenius 1997, Cargnelutti *et al.* 2007). Moreover, among recent studies using mobile collars, most of them only accounted for the role of vegetation and topography on the PAF (DeCesare *et al.* 2005, Cargnelutti *et al.* 2007, Zweifel-Schielly & Suter 2007). Second, short fix intervals often used for test trials are likely to result in higher PAF than those obtained when using longer fix intervals typical of the analysis of free-ranging animals (Janeau *et al.* 2004, Cain *et al.* 2005). Third, the fix success of GPS collars on free-ranging animals

has been reported to be lower than that obtained during trials in the same study area (e.g., Sager-Fradkin *et al.* 2007, Zweifel-Schielly & Suter 2007). Thus, trial-based models of GPS bias failed to correct for the majority of missing data (D'Eon 2003, Sager-Fradkin *et al.* 2007) most likely because of the influence of animal behaviour on the PAF (Hebblewhite *et al.* 2007). However, when using field trials, reproducing and testing simultaneously all the associated components of animal behaviour (i.e., travelling speed, collar distance from the ground and position, and microhabitat selection among other factors) is virtually not possible. In such a context, one may question the benefits of such costly and time-consuming experimental approaches.

Alternatively, we used here GPS datasets collected from free-ranging animals (see also Graves & Waller 2006) to account for behavioural characteristics and habitat selection of the studied species. We assessed the factors influencing the PAF of GPS 3300S collar (Lotek Engineering Inc. 2003) fitted on Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) inhabiting a low mountainous area. First, only the influence of factors independent of animal location was tested as when GPS fails to locate no environmental information is available. We took advantage of temperature and calibrated motion sensors present on each collar to perform a fine scale analysis of the influence on PAF of animal behaviour and local temperature, two variables expected to partly reflect animal habitat use. Mediterranean summer is a highly stressing season for mouflons due to the hot temperatures and the drought (Garel *et al.* 2004). Hence, we predicted a negative influence of hot temperatures on PAF as ungulates generally switch their habitat use to look for areas with cover under stressing climatic conditions (Mysterud & Østbye 1999). Inactive mouflon should also negatively affect PAF due to the proximity from the ground of the GPS collar (Bowman *et al.* 2000, Graves & Radandt 2004) and the tendency to use covered (Mysterud & Østbye 1999) and steep rock areas, notably during summer (Auvray 1983) to seek for shade. Second, by using an interpolation process based on animal activity, we interpolated coordinates of missing location to directly account for habitat influence on PAF. As changes of vegetation and topography can influence the connexion with satellites, we predicted the PAF when mouflons used habitats with a low visibility (*i.e.*, forested and hemmed areas) to be lower than when they used more open habitat types (*i.e.*, high sky visibility and open areas).

5.5.2. Material and methods

- **Study area**

We studied mouflons in the Caroux-Espinouse massif situated on the southern border of the Massif Central, France (43°38' N, 2°58' E, Garel *et al.* 2005a). Elevation ranged from 150 m to 1,124 m above sea level. Climatic conditions consisted of dry summers (Garel *et al.* 2004), wet autumns and fairly cold winters (Thiebaut 1971). Wind is present throughout most of the year. The vegetation cover in open areas (especially the plateau top) mainly consists of heather moorlands (*Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*) and broom (*Cytisus purgans*, *C. scorparius*) mixed with grasses (e.g., *Festuca panicula*, *F. ovina*, *Agrostis capillaries*). Part of the plateau has also been replanted with coniferous woodland species (*Pinus* sp.), whereas beech (*Fagus silvatica*), chestnut (*Castanea sativa*) and evergreen oak (*Quercus ilex*) forests occur on the plateau slopes.

- **GPS collars**

Eight, four and three females were caught using traps on the Caroux plateau and fitted with GPS collars 3300S (Lotek Engineering Inc. 2003) in spring 2003, 2004 and 2005, respectively (for details on the population, see Garel *et al.* 2005a). GPS collars were scheduled to record animal location at intervals of 20 minutes on two-day periods (“recording period”), once to three times per month.

Location data were differentially corrected. As location error is likely to bias interpretation of GPS studies (Visscher 2006), we removed low accuracy locations (i.e., 2D locations with a PDOP > 5 and 3D locations with PDOP > 10, Adrados *et al.* 2002) from the dataset, leading to a substantial reduction of the location data. The proportion of missing locations increased from 18.1% (SE⁴ = 1.4) caused by failure to locate to 31.5% (SE = 1.5) caused by both failure to locate and removing low accuracy locations. Thus, bias of location error is reduced when low accuracy locations are removed, but the bias due to higher missing locations level is increased (Lewis *et al.* 2007). The use of the

⁴ Standard error

interpolation procedure might offer a reliable way to reduce biases caused by location failures and removed low accuracy locations. Removed low accuracy locations were not considered as location failures in the following analysis because GPS collars succeeded to acquire the locations.

Dual-axis motion sensors, from which animal activity was derived, recorded vertical and lateral animal head and neck movements (range from 0 to 255 for each motion sensor, Moen *et al.* 1996a) and the proportion of time the head was down at 5 min. intervals. Thermal sensors recorded local temperature each 5 min.

In 2003, collar movement sensors of two females were out of order and were removed from the study. Two ewes were harvested in autumn 2003 and 2005 (8 and 16 recording periods, respectively, i.e. 1152 and 2304 fix attempts). Other ewes (N = 11) were monitored from 20 to 35 recording periods (mean = 26.2, SE = 1.6) or from 2880 to 5040 fix attempts. For all the females (N = 13), an average of 18.6% of failed locations per animal was registered (SE = 1.6) ranging from 11.0 to 31.8%.

- **GPS bias covariates**

- **Mouflon activity**

Field observations were performed to calibrate motion sensors against animal activity. This study was performed on another mouflon population inhabiting open areas (in les Bauges, see Garel *et al.* 2005a) and for which females were fitted with the same GPS 3300S collars. Indeed, the topography and habitat closure in the Caroux population (Garel *et al.* 2007) limited the behavioural observations of GPS females. Two observers recorded activity of 4 free-living collared female mouflons for 8 days in 2006 (between June 27th and July 13th). Animals were classified either inactive when they were lying (sleeping, ruminating or resting) or active (feeding, standing, travelling and other activities such as interactions or scratching). Behaviour and time were recorded using a tape recorder and digital clock synchronized on GPS time. Only 5 min. periods of complete activity or inactivity were used in calibration (N = 586, 84 active periods, 502 inactive periods).

After standardisation of the motion sensors data for each animal, a linear discriminant analysis (Krzanowski & Marriot 1994) was performed on a random

subsample of the observation data set (50% of the data). We computed a linear function for classifying observations into active or inactive class according to motion sensor values and by using an equal prior probability to belong to each class ($p = 0.5$). The model was applied on the remaining data (50%) and we looked at the proportion of 5 min. periods correctly classified as active or inactive period. Based on 1,000 replicates of this procedure, animals were correctly classified in 85.4% (CI95% = [77.4; 93.6]) and 87.25% (CI95% = [81.9; 91.6]) of cases as active and inactive, respectively. After this calibration process, the whole dataset (N = 586 periods) was used to compute a new linear discriminant model. This model was applied on data collected on the 13 free-ranging females studied here after standardization of their motion sensors.

- **Getting environmental information**

Interpolation of the missing locations - To assess the topography and vegetation influence on the PAF, missing locations (i.e., failed and removed low accuracy locations) were interpolated. Using the simplest interpolation procedure the missing location is placed at the midpoint between the previous and the next successful location (e.g., Cargnelutti *et al.* 2007). To improve the interpolation process, we accounted for locations of a resting animal that do not change by including animal activity in the computation. Animal was placed at the same location when it was inactive during the 20 minutes separating two GPS locations (i.e., resting period). During a resting period, missing coordinates were approximated as the mean coordinates of the successful 3D locations (or 2D locations when no 3D locations were available) during this resting sequence. On the other hand, missing locations during an active sequence were interpolated as the midpoint between previous and next successful locations (with a limit of two successive missing locations to limit interpolation error). As a consequence, 34.4% of the missing locations cannot be interpolated.

The precision of the interpolation procedure was assessed using the six longest data sequences without missing locations. A proportion of locations (randomly selected in the range of observed proportion of missing locations per recording period, i.e., 5.6-73.6%) were randomly removed and then interpolated. The reliability of the interpolation was measured as the number of map pixels (resolution 81 m, see below) where the true location was and the pixel where the location was interpolated. This procedure was

bootstrapped 1,000 times. The interpolated locations (94,044 out of 140,067 removed locations) were most of the time in the same pixel (66.2%) and in the 8 neighbouring pixels (29.8%) of the true removed location (maximal difference observed = 4 pixels; 0.04%).

Maps of available sky and vegetation class - To assess terrain obstruction, the proportion of available sky (AS) was calculated using a 15 x 15 km point grid in the sky (250 m resolution), 100 m above the highest elevation (e.g., D'Eon *et al.* 2002) and a second point grid (81 m resolution) on the ground. For a point of the ground grid, we defined the AS as the proportion of points of the sky grid visible. A vegetation map (same resolution) was drawn using an aerial photography from the year 2001. Eight vegetation classes were distinguished on the Caroux plateau: open area, conifer forest, leaf-on deciduous forest (from 1st April to 31st October), leaf-off deciduous forest (from 1st November to 31st March), mixed deciduous & conifer, evergreen oak forest, sparse evergreen oak and rock area.

- **Statistical analysis**

Generalized linear mixed models (GLMM) were used to account for the effects on the PAF of (1) animal activity and climatic conditions, and (2) AS and vegetation class. Animal identity and recording period were used as crossed random effects (Gelman & Hill 2007). To get independent predictors, we accounted for the effect of factors (animal activity/vegetation class) on covariates (temperature/AS, respectively) by regressing the covariate on the corresponding factor (called corrected temperature/corrected AS thereafter).

We decided to fit models on data subsets of eight locations randomly sampled out of 144 for each animal-recording period couple to limit spatio-temporal autocorrelation between data (one record every 20 min.). In addition, working on the whole dataset (N > 44000) led to a very high statistical power leading any factor tested to have a significant effect and hence, a difficult interpretation of the results. This procedure was replicated 1,000 times.

For each of 1,000 subsamples, different candidate models including the quadratic effect of the linear variable and the interaction of the linear variable with the factor were

tested. Model selection was based on the Akaike weights (AICc weight, Burnham & Anderson 2002). Weights can be interpreted as the probability that a model is the best model given the data and the set of candidate models and thus, able to compare the relative performance of the models (Burnham & Anderson 2001). Using AICc weights from the 1,000 subsamples, mean AICc weights were computed for each candidate model. The most parsimonious model is the model with the highest mean AICc weight. We then fitted the best model on the 1,000 subsamples to get the distribution of parameter estimates (including differences between, for instance, vegetation-specific coefficients).

Statistical analyses, interpolation procedure and computation of available sky map were performed under R 2.6.0 (R Development Core Team 2007) using libraries “ade4” (Chessel *et al.* 2004) and “adehabitat” (Calenge 2006). Linear discriminant analyses were performed using the function “lda” in the “MASS” library (Venables & Ripley 2002) and GLMM, using the function “lmer” in library “lme4” (Bates & Sarkar 2007).

Tab. 6 - Set of logistic regression models fitted to predict the GPS fix success (PAF) in relation to animal activity and corrected temperature (i.e., residuals of the regression of temperature on animal activity). We computed mean AICc weights by averaging AIC weights of each model over the 1,000 subsamples.

Model ^a	Mean AICc weights
Null	0.0000
Corrected temperature	0.0000
Corrected temperature ²	0.0000
Activity	0.0000
Corrected temperature + corrected temperature ²	0.0000
Corrected temperature + activity	0.0081
Corrected temperature ² + activity	0.0000
Corrected temperature + corrected temperature ² + activity	0.0331
Corrected temperature + activity + corrected temperature x activity	0.1317
Corrected temperature ² + activity + corrected temperature ² x activity	0.0000
Corrected temperature + corrected temperature² + activity + corrected temperature x activity	0.4730
Corrected temperature + corrected temperature ² + activity + corrected temperature ² x activity	0.0449
Corrected temperature + corrected temperature ² + activity + corrected temperature x activity + corrected temperature ² x activity	0.3092

^a In model notation, “+” corresponds to additive effects, “x” to interaction, and “²” to the quadratic effect of covariable. The selected model (highest mean AICc weights) occurs in bold type.

Tab. 7 - Parameter estimates (CI 95%) based on 1,000 replications of the best model (see Tab. 6, model in bold) expressing GPS fix success as a function of the corrected temperature and animal activity.

Parameter	Coefficient
Intercept	2.285 [2.077; 2.506]
Corrected temperature	-0.025 [-0.055; 0.004]
Corrected temperature ²	-0.003 [-0.004; -0.001]
Inactive	-0.647 [-0.879; -0.432]
Corrected temperature x inactive	-0.057 [-0.089; -0.025]

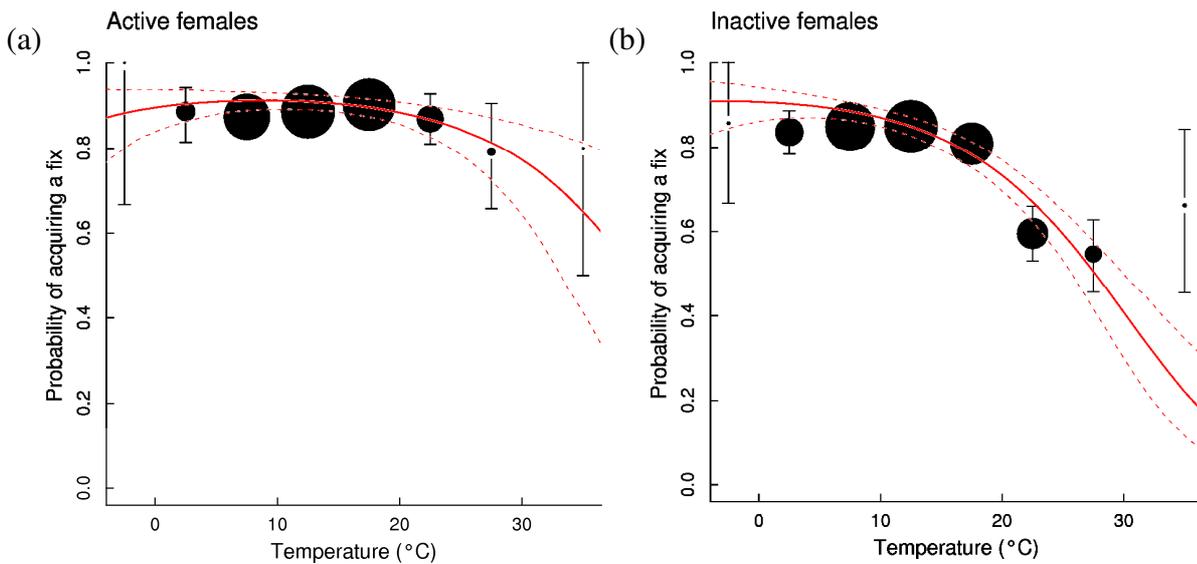


Fig. 25 - Relationship between GPS fix success (PAF) and temperature (corrected temperature + mean observed temperature, i.e., 13.6) when the female mouflon is active (a) and inactive (b). Corrected temperature corresponds to the residuals of the model regressing temperature on the animal activity. Filled circles (\pm 95% CI) are observed values grouped by class of temperature from GPS collars (1,000 resampling). Symbols are proportional to the sample size. Continuous line (median) and dotted lines (2.5% and 97.5% quantiles) are model predicted values.

5.5.3. Results

- **Influences of animal activity and climatic conditions on the PAF**

Temperature and animal activity affected the PAF in the two models with highest mean AICc weights (47.3% and 30.9%; Tab. 6). They included an effect of the interaction between corrected temperature and animal activity, a quadratic effect of corrected temperature and, in the second most supported model, also an interaction between squared corrected temperature and animal activity. The first model was selected as the best model in accordance with its highest mean AICc weight and lower number of parameters than the second model (parsimony).

The PAF was lowest when females were resting (0.84 [0.81; 0.86]_{95%}) than when they were active (0.91 [0.89; 0.92]_{95%}) at the average temperature of the study area (13.6°C, Fig. 25, Tab. 7). However, the PAF was similar and roughly constant between active and resting females at lower temperatures. On the contrary, a high decrease of the PAF occurred with increasing temperatures above 13.6°C in resting females (0.41 [0.30; 0.50]_{95%} at 30°C, Fig. 25b), whereas it remained relatively high in active animals (0.77 [0.64; 0.85]_{95%} at 30°C, Fig. 25a).

- **Influences of topography and vegetation on the PAF**

With the help of the interpolation procedure, 65.6% of the missing locations (location failures and low accuracy locations) and 54.9% of the location failures in the full dataset were estimated. According to successful and interpolated locations, animals used areas with a large range of visible sky (from 4.3 to 100%). However, most of the time, female mouflons frequented reduced visibility areas (mean = 33.9%, SD = 15.5%).

Tab. 8 - Set of logistic regression models fitted to predict the GPS fix success (PAF) in relation to vegetation class and corrected available sky (i.e., residuals of the regression of available sky on vegetation class). We computed mean AICc weights by averaging AIC weights of each model over the 1,000 subsamples.

Model^a	Mean AICc weights
Null	0.0000
Corrected available sky	0.0000
Corrected available sky ²	0.0008
Vegetation	0.0339
Corrected available sky + corrected available sky ²	0.0007
Corrected available sky + vegetation	0.2725
Corrected available sky ² + vegetation	0.1842
Corrected available sky + corrected available sky ² + vegetation	0.3173
Corrected available sky + vegetation + corrected available sky x vegetation	0.0312
Corrected available sky ² + vegetation + corrected available sky ² x vegetation	0.0250
Corrected available sky + corrected available sky ² + vegetation + corrected available sky x vegetation	0.0485
Corrected available sky + corrected available sky ² + vegetation + corrected available sky ² x vegetation	0.0572
Corrected available sky + corrected available sky ² + vegetation + corrected available sky x vegetation + corrected available sky ² x vegetation	0.0287

^a See Tab. 1. for model notations

Tab. 9 - Parameter estimates (CI 95%) based on 1,000 replications of the best model (see Tab. 8, model in bold) expressing GPS fix success as a function of corrected available sky and vegetation class.

Parameter	Coefficient
Corrected available sky	1.749 [0.629; 2.806]
Vegetation class	
Open area	2.985 [2.711; 3.322]
Rock	2.272 [1.908; 2.751]
Deciduous (leaf-on)	1.642 [1.412; 1.900]
Deciduous (leaf-off)	2.277 [1.939; 2.673]
Evergreen oak	1.458 [0.913; 2.065]
Sparse evergreen oak	2.067 [1.788; 2.455]
Deciduous & conifer	2.728 [1.632; 15.641]
Conifer	2.417 [1.426; 15.559]

Two models had similar mean AICc weights (Tab. 8). The model with the highest value (31.7%) included an effect of the vegetation class and a quadratic effect of the corrected available sky. The second best model (27.2%) included only the linear effects of the vegetation and corrected available sky and was selected as the best model due to the low difference in mean AICc weight between the two best models and to its lower number of parameters.

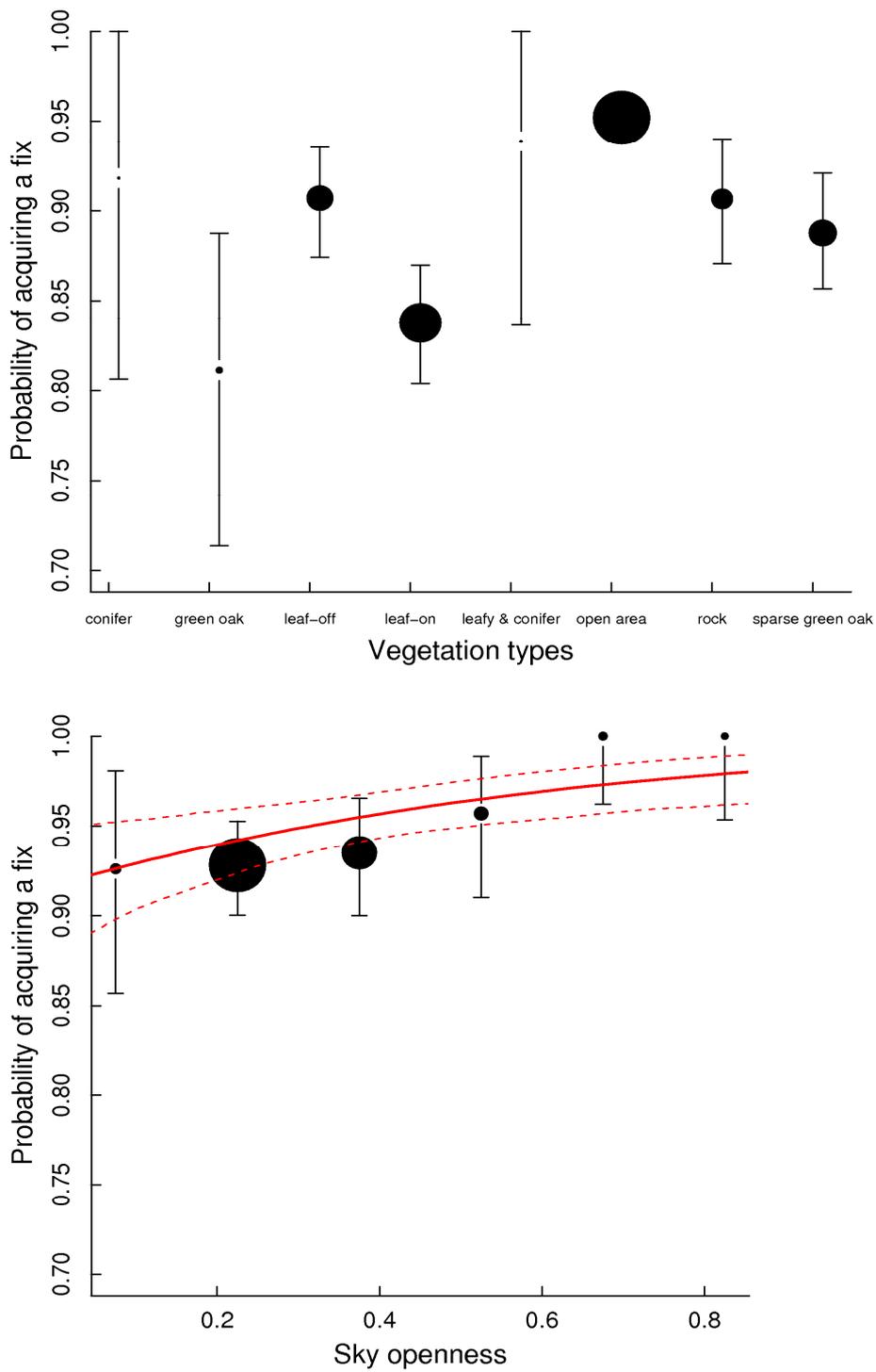


Fig. 26 - Relationship between the GPS probability of acquiring a fix (PAF) and vegetation class (predicted values) for the mean value of corrected available sky (a) and available sky (corrected available sky + mean available sky, i.e., 0.34) in open habitats (b). Corrected available sky corresponds to the residuals of the model regressing available sky on vegetation class. For further details, see Fig. 25.

The vegetation class had a high influence on the PAF (Tab. 9, Fig. 26a) with the highest value in open area (0.95, [0.94; 0.96]_{95%}) and the lowest in evergreen oak forest (0.81, [0.71; 0.89]_{95%}). All the tested habitats had a significantly lower PAF than open areas ($p < 0.05$), except mixed deciduous & conifer (0.94, [0.84; 1]_{95%}) and conifer forests (0.92, [0.81; 0.1]_{95%}). Conifer forest was not different from any vegetation class and mixed deciduous & conifer forest only had a higher PAF than evergreen oak forest ($p = 0.060$) and deciduous forest during leaf-on period ($p = 0.060$). The poor frequentation of conifer and mixed forests by females (median = 1.1 and 1% of the locations in the 1,000 data sets, respectively) compared to other vegetation classes could explain that we did not highlight statistically significant influence. Rock area had a lower PAF (0.91, [0.87; 0.94]_{95%}) than open areas ($p = 0.004$) but a higher than evergreen oak ($p = 0.024$) and deciduous forests during leaf-on period ($p = 0.002$). We also noticed a difference when female mouflons used deciduous forest during the leaf-on season (0.84, [0.80; 0.87]_{95%}) as compared to the leaf-off season (0.91, [0.87; 0.93]_{95%}) with a lower PAF when foliage was present ($p = 0.002$). Significant differences also occurred between evergreen oak and deciduous forest during the leaf-off season ($p = 0.022$). The PAF was better in sparse evergreen oak forest (0.89, [0.86; 0.92]_{95%}) than in dense evergreen oak forest ($p = 0.064$) and in deciduous forest during the leaf-on season ($p = 0.028$).

The probability that a GPS successfully locates was lower when female mouflons used areas with low sky availability and increased linearly with sky availability (Fig. 26b). The median predicted PAF in our study area ranged from 0.92 ([0.88; 0.95]_{95%}) to 0.98 ([0.96; 0.99]_{95%}) and from 0.71 ([0.56; 0.83]_{95%}) to 0.92 ([0.83; 0.96]_{95%}) in open areas and evergreen oak forest, respectively.

5.5.4. Discussion

Without any specific experimentation, we were able to assess the factors influencing the success of GPS fix. We used fine spatial and temporal scale data recorded from GPS fitted on free-ranging female mouflon, which accounted for microhabitat selection and animal behaviour, on the contrary to field experimentations. Animal behaviour influence on PAF was tested using easily available motion sensors. The calibration of motion sensors using direct observations of free-ranging female behaviour allowed us predicting reliably their activity pattern during the whole study period. Such

information also provided the opportunity to compute an improved and accurate interpolation procedure and hence, to test at fine scale the influence of environmental conditions. Lastly, analyses were performed on independent predictors to test their own influence. Hence, we clearly demonstrated that location failures did not occur randomly but were influenced by high temperatures, animal behaviour and habitat characteristics.

Dussault *et al.* (1999) reported a quadratic relationship between ambient temperature and fix success of moose in the boreal forest (Québec, Canada), with the lowest values observed during hot and cold periods. During summer in Alaska, Moen *et al.* (1996b) observed a similar decrease of fix success of moose during hot periods. Such variations in the fix success may mainly reflect changes in habitat use. In fact, to limit stress and energetic costs induced by extreme temperatures, ungulates preferentially use areas with cover (Mysterud & Østbye 1999). For example, moose spend more time in dense forest during hot time periods seeking for shade as a thermoregulatory response (Moen *et al.* 1996b, Dussault *et al.* 1999). Climatic conditions during winter are less constraining in our study area (mean temperature = 3.3° C, SD = 3.8) than for moose in Canada explaining the roughly constant and high PAF at low temperatures. In addition, mouflons can migrate to the valley to avoid adverse climatic conditions (Auvray 1983) and females were mainly observed in open areas during winter (Bon *et al.* 1991) where the probability of getting a fix is high (Rumble & Lindzey 1997, Frair *et al.* 2004, Janeau *et al.* 2004). On the contrary, during hot periods, mouflons sheltered under dense cover (Auvray 1983, Santosa 1990) leading to the low PAF observed. The high degradation of the PAF suggests that mouflons are strongly affected by drought summer conditions that occur in the Caroux-Espinouse (see Garel *et al.* 2004). It can be noticed that habitats and climatic conditions were imposed to this non-native mouflon population that was introduced in the Caroux-Espinouse area some fifty years ago.

Lower fix success had been reported when animals were resting *vs.* active (Bowman *et al.* 2000, Moen *et al.* 2001, Graves & Waller 2006). Variable distance between collar and ground could be involved in such results (Graves & Radandt 2004). In fact, collar of a bedded animal is near the ground where it could be visually obstructed leading to a poor connexion between satellite and GPS collar (Bowman *et al.* 2000). This effect could increase when the animal is lying with the antenna close to the ground: first, the antenna is not pointed to the sky but to the side or ground leading to a lower PAF

(Moen *et al.* 1996b, D'Eon & Delparte 2005); second, the antenna is surrounded by the ground and the animal's neck which could reflect or absorb part of the signal from satellites (Graves & Waller 2006). In the same way, when the animal is nearby a tree or a rock the connexion between the collar and the satellites is likely strongly reduced. Therefore, microhabitat selection is expected to have a marked impact on the fix success (Edenius 1997, Sager-Fradkin *et al.* 2007). However, fix success did not differ between active and resting female mouflons at low temperatures in our study area suggesting that other factors are involved to explain the observed difference in fix success during hot periods. Most of the active time of mouflons is devoted to feeding (Langbein *et al.* 1997b) and as grazers (Hofmann 1989), their diet is mainly composed of grasses and shrubs all year long (Faliu *et al.* 1990, Cransac *et al.* 1997b). So, mouflons are mainly active in open habitats. On the contrary, during summer, they tend to rest in steep rock or closed habitats to seek for shade (Auvray 1983, Santosa 1990) where the probability of getting a fix is low as compared to open areas (Rumble & Lindzey 1997, Frair *et al.* 2004, Janeau *et al.* 2004). Hence, a switch in habitat use between seasons and animal activity might explain the high difference in the PAF between active and resting females during hot days.

Previous studies have reported no influence of terrain obstruction (Frair *et al.* 2004, Graves & Waller 2006) or a lower fix success of GPS collars in low sky visibility areas (or in interaction with canopy closure, D'Eon *et al.* 2002, or in interaction with canopy closure, Cain *et al.* 2005, Lewis *et al.* 2007, Sager-Fradkin *et al.* 2007, Hansen & Riggs 2008) with a high variability of the influence on PAF between studies. Here, on the contrary to other studies, we corrected the sky availability for vegetation class and then tested the own influence of the sky availability independently of the vegetation class. Hence, we observed a negative influence of terrain obstruction. With a reduced visibility, GPS collars could contact a lower number of satellites with a poorer configuration, leading to a lower fix success (Lewis *et al.* 2007).

Vegetation characteristics also influence the fix success, with the highest success occurring in open areas and the lowest ones in forested areas. The decrease of the success of GPS fixes along a continuum going from open areas to broad leaved forest-during the leaf-on season can be explained by the obstruction generated by trees, which is proportional to their density (Rempel *et al.* 1995, Rumble & Lindzey 1997).



Fig. 27 - Picture of a young male mouflon which was sleeping under rocks.

The foliage influence on the PAF is actually a controversial question. The lower fix success in deciduous forests during the leaf-on season as compared to winter suggests a foliage obstruction to satellite radio signals (Sigrist *et al.* 1999, Moen *et al.* 2001). However, in previous studies, the increase of fix success during winter was not only observed in pure deciduous forest but also in mixed and pure coniferous forests and might be caused by atmospheric changes between seasons, creating better conditions for GPS fix success during winter (e.g., Dussault *et al.* 1999). In contrast to these results, field trials has led to higher fix success during leaf-on than leaf-off seasons (Cargnelutti *et al.* 2007) or to similar fix success (Janeau *et al.* 2004, Zweifel-Schielly & Suter 2007). Here, we have a clear improvement in the probability to locate successfully during the leaf-off season as compared to the season with foliage, demonstrating the obstruction generated by leaves.

To our knowledge, we reported here for the first time a test of the influence of rock on the GPS success of fixes. Although no vegetation obstruction occurs in rock areas like in open areas, a lower fix success was noticed in rock than in open areas. It maybe because multi-path (i.e., the signal from the satellite is reflected by some object before reaching the GPS collar) or obstruction generated by rocks because these areas are steep

and when mouflon are lying against rock or in little rock caves, the amount of visible sky is limited (Fig. 27, Bourgoïn, G., Garel, M. and Marty, E., *personal observations*).

5.5.5. **Management implications**

GPS collars are a useful tool to improve our knowledge on animal space use and wildlife management decisions could follow from these studies. However, erroneous management decisions may be concluded as non-random spatial inaccurate and missing locations occur in GPS location dataset. Thus, it is critical that researchers identify the factors influencing the quality of GPS locations before any conclusion on animal space use. That way, GPS bias models derived from costly and time-consuming field trials are often used but correct only for a low proportion of missing locations (D'Eon 2003, Sager-Fradkin *et al.* 2007). We recommend using a reliable alternative approach using information directly recorded from collared animals, as proposed above (see also Graves & Waller 2006). In addition, it allows accounting for the influence of animal behavior and microhabitat selection of the studied species on fix success. We also recommend devoting attention to the schedule of GPS collars as the fix success rate of GPS collars (Janeau *et al.* 2004, Cain *et al.* 2005) and the interpolation of missing location (such as used above) may be improved at low fix interval.

**Partie IV. Utilisation
des ressources par le
chevreuil et le mouflon**

1. Introduction

Pour assurer sa survie et sa reproduction, l'individu, la population ou l'espèce va utiliser de façon destructive ou non, les composantes physiques et biotiques (i.e., les ressources) présentes dans l'habitat. On parle alors d'utilisation de l'habitat. La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique impliquant une série de décisions comportementales, innées ou apprises par un individu, sur le choix des habitats disponibles à utiliser à différentes échelles spatiales et temporelles (Senft *et al.* 1987, Bailey *et al.* 1996, Hall *et al.* 1997). L'utilisation est dite sélective si elle est disproportionnelle par rapport à la disponibilité (Johnson 1980). Johnson (1980) distingue quatre niveaux de sélection de l'habitat. La sélection de premier ordre correspond à la sélection de l'aire de répartition de l'espèce. Au sein de cette aire de répartition, un individu sélectionne son domaine vital (sélection de second ordre) puis il sélectionne des sites alimentaires au sein du domaine vital (sélection de troisième ordre). Enfin, il choisit des items alimentaires dans les sites (sélection de quatrième ordre). Par conséquent, les choix effectués à large échelle peuvent contraindre ceux à plus fine échelle. Ainsi, un animal ayant choisi son domaine vital sera limité dans le choix de ses sites d'alimentation parmi ceux situés dans le domaine vital (Johnson 1980, Senft *et al.* 1987, Bailey *et al.* 1996). Mais il faut également prendre en compte que l'information acquise à fine échelle (par exemple, sur la qualité et l'abondance de la nourriture ou bien sur la présence de prédateurs) aura des conséquences sur les décisions prises à plus large échelle (Bailey *et al.* 1996). De plus, la distribution et la disponibilité des ressources est un processus dynamique dans le temps et dans l'espace. L'animal doit donc adapter ses choix en fonction de cette disponibilité des ressources, des contraintes rencontrées et de ses besoins afin d'optimiser sa valeur sélective.

Dans la suite de notre étude, nous allons travailler dans un premier temps à l'échelle du domaine vital, les animaux ayant sélectionné leur domaine vital au sein de l'aire d'étude (sélection de second ordre *sensu* Johnson 1980). Les mammifères ne se déplacent pas de manière erratique dans leur environnement mais concentrent leur activité, au moins temporairement, sur une surface restreinte que l'on nomme le domaine vital. Burt (1943) définit le domaine vital comme la surface traversée par un animal au cours de ses activités normales de recherche alimentaire, de reproduction et d'élevage des

jeunes. Le domaine vital découle finalement des déplacements de l'animal y résidant au cours d'une période de temps donnée (Benhamou 1998). Il est par conséquent défini pour une période de temps donnée (par exemple : une année, une saison). Le choix du domaine vital est souvent contraint par les autres individus, de la même espèce ou non, mais également par une connaissance très partielle de l'aire de distribution (Tregenza 1995, Sutherland 1996).

L'établissement d'un domaine vital doit avoir un avantage sélectif pour l'animal avec un bénéfice qu'il peut en retirer plus élevé que les coûts qui y sont liés (Stamps 1995). Cet avantage sélectif provient sans doute en grande partie de ce que les ongulés ont une mémoire spatiale et une capacité à associer une localisation à une quantité de nourriture (Bailey *et al.* 1996). L'utilisation d'une surface restreinte et familière leur permet donc d'avoir des informations sur la répartition et l'abondance des ressources dans cet espace et ainsi de s'approvisionner plus efficacement qu'un animal qui se déplace de façon erratique (Benhamou 1994, 1998).

Partant de l'hypothèse que la surface du domaine vital d'un animal reflète la quantité d'énergie disponible, on peut penser que la taille de son domaine vital est proportionnelle à ses besoins métaboliques, et donc à sa masse corporelle (McNab 1963), et à la densité de ressources disponibles (Harestad & Bunnell 1979). Les ressources variant dans le temps et l'espace, de même que les besoins et les contraintes des individus, on fait l'hypothèse qu'ils doivent adapter la taille de leur domaine vital afin de couvrir leurs besoins. Nous avons donc testé l'influence de différents facteurs susceptibles d'affecter la surface utilisée par les animaux. Les chevreuils suivis à Trois-Fontaines constituent un modèle très intéressant pour cette étude. En effet, il s'agit tout d'abord d'un ruminant de type cueilleur (Duncan *et al.* 1998) et de petite taille. Du fait de sa faible masse corporelle, ses besoins métaboliques par unité de masse sont plus élevés que ceux des animaux de plus grande taille et sont adaptés à la digestion d'aliments rapidement digestibles (Bell 1971, Jarman 1974, Demment & Van Soest 1985). Ils présentent donc une sélectivité alimentaire importante. De plus, les chevreuils ne constituent pas de réserves énergétiques (Holand 1992), ont une tactique d'allocation des ressources de type *income breeder* (i.e., il doit acquérir au fur et à mesure l'énergie qu'il alloue à la reproduction) et une forte allocation maternelle d'énergie dans la reproduction (Andersen *et al.* 2000a). La période d'élevage des jeunes constitue également une

contrainte spatiale puisque les jeunes restent cachés pendant que leur mère s'alimente à distance (comportement de type *hider*, Walther 1965, Lent 1974).

2. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer

Abstract - Spatial distribution in mammals, and thereby home range size, is influenced by many different factors including body size, sex, age, reproductive status, season, availability of forage, availability of water, fragmentation of landscape, trophic level, and intra- and inter-specific competition. Using Linear Mixed Models, we explained variation in sizes of spring-summer and winter home ranges for 51 radio-collared adult female roe deer of Trois- Fontaines forest, Champagne-Ardenne, France (1996–2005). Home ranges of females with fawns at heel differed among seasons, being smaller during the birthing and rearing periods and larger during winter, and among years, being smaller when density and habitat openness were highest. Home range size of females without accompanying young did not vary among seasons, possibly because winter food resources were not limiting to roe deer in this highly productive forest habitat. While female body mass did not influence home range size, females occupied smaller home ranges as they aged, likely as a result of increasing experience. Spring-summer but not winter home range size of females steadily increased with their yearly reproductive success, indicating a direct link between energy requirements and home range size in this income breeder. Home range size was inversely related to its quality, and females in low quality areas adjusted the size of their home range to include more patches of habitat so that all deer obtained similar amounts of food resources (total biomass of 56.95 ± 0.83 kg [mean \pm SE]). Such adjustments of home range size in response to patchiness of resources led to marked between-female variation in home range size. Our results emphasize the importance of accounting for differences in reproductive status among individuals to understand observed intra-specific variation in home range size. Moreover, our results demonstrate that different tactics of habitat use according to spatial variations in habitat quality allow most individuals to get similar food resources in highly productive environments.

Sonia Saïd, Jean-Michel Gaillard, François Débias, Gilles Bourgoïn, Daniel Delorme & Céline Roux. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. Article soumis à *Ecography*.

2.1. Introduction

Assessing home range characteristics and identifying factors that shape variation in home range size is a popular topic in vertebrate ecology. Variations of home range size have been related to changes of body size (e.g., Peters 1983, Swihart *et al.* 1988), sex and age (Cederlund & Sand 1994, Relyea *et al.* 2000), reproductive status (Bertrand *et al.* 1996), season (Nicholson *et al.* 1997), availability of forage (Tufto *et al.* 1996, Relyea *et al.* 2000) or water (Hervert & Krausman 1986, Bowers *et al.* 1990), fragmentation of landscape (Kie *et al.* 2002, Anderson *et al.* 2005a), trophic level (Harestad & Bunnell 1979), taxonomy (Kie *et al.* 2002), and intra- (Riley & Dood 1984) and inter-specific competition (Loft *et al.* 1993). However, while allometric constraints and diet have been shown to account for most inter-specific variation in home range size (Lindstedt *et al.* 1986), our understanding of variation in home range size at the intra-specific level remains poor. Indeed, several studies have reported large variation within and among different populations (Nicholson *et al.* 1997, Kie *et al.* 2002), but most studies have focused on habitat use and selection, so that the mechanistic causes for observed variation in home range size have not been clearly identified. We aim here to fill this gap by providing a comprehensive analysis of among-individual variation in home range size of female roe deer, a medium-sized herbivore with high sedentary habits, according to three major processes: reproduction, intra-specific competition, and habitat quality. Indeed, according to the concept of the Ideal Free Distribution (IFD, Fretwell & Lucas 1970) the size of an animal's home range should be determined by the balance between population density and resource availability. Animals should thus occupy the smallest area that contains the resources they require (Harestad & Bunnell 1979) to minimize energy costs. However, energy requirements of animals vary with their reproductive status, so that home range size is expected to vary according to individual reproductive status.

Roe deer (*Capreolus capreolus*) are selective feeders that experience large fluctuations in the distribution and abundance of forage over time and space (Duncan *et al.* 1998). Female roe deer allocate high levels of resources to reproduction compared to most other large herbivores (Andersen *et al.* 2000b), and early survival of fawns is strongly influenced by climatic conditions during spring-summer and by population density (Gaillard *et al.* 1997). Moreover, roe deer females do not store body reserves

(Andersen *et al.* 2000b) so that the extra-energy required to raise fawns is largely met during the late gestation-early lactation period (income breeder tactic, Andersen *et al.* 2000b). With such a life history tactic the reproductive success of roe deer females strongly depends on resource availability during spring-summer (McLoughlin *et al.* 2007). We thus expect to find strong links among home range patterns, resource availability, and female attributes in roe deer.

From the intensive monitoring of roe deer females over a period of 10 years (ca. 80 female-years) in the well-studied population of Trois-Fontaines (e.g., Gaillard *et al.* 1993a, Gaillard *et al.* 1998, McLoughlin *et al.* 2007), we tested the following hypotheses:

(H1) The minimum energy required hypothesis: As previously reported in another roe deer population (Saïd *et al.* 2005a) and considering both the spatial constraints of giving birth to hider fawns (Lent 1974) and of nursing fawns and the marked decrease in resource availability during winter in temperate areas, we expected to find seasonal variation in home range size, with largest home range in winter and smallest ranges in spring-summer (H1.1). Moreover, for a given home range quality and population density, home range size should vary according to intrinsic energy requirements of individuals (H1.2). Lastly, the high energy allocation of female roe deer to reproduction and their income breeding tactic (Andersen *et al.* 2000b) should lead them to increase home range size during the rearing period when the number of fawns to raise increases (H1.3). As repeatedly reported in vertebrates (e.g., Trehwella *et al.* [1988] on red fox *Vulpes vulpes*), home range size should decrease with increasing density (see Kjellander *et al.* [2004] for a previous study on roe deer), and decrease with increasing resource availability or quality (see Saïd *et al.* [2004] for a previous study on roe deer);

(H2) The predation hypothesis: In addition to resource availability, habitat structure such as habitat openness and habitat fragmentation is expected to influence home range size (Harestad & Bunnell 1979, Tufto *et al.* 1996). As increased openness and/or visibility in forested habitat corresponds to more clearings and thus more food for roe deer, we expected to find a negative relationship between these habitat variables and home range size (see H1). As an increase in the amount of edge (or number of habitat patches) is related to an increase in the availability of resources (Saïd & Servanty 2005), this should also result in a decrease of home range size.

2.2. Material and methods

2.2.1. Study area

The study was conducted in the *Territoire d'Etude et d'Expérimentation* of Trois-Fontaines (TF), a 1,360 ha enclosed forest in north-eastern France (48°43' N, 4°56' E). The climate is continental, characterized by cold winters (mean daily temperature in January is 2°C) and hot, but not dry summers (mean daily temperature in July is 19°C and total rainfall in July-August is 130 mm). The forest overstory is dominated by oak (*Quercus spp.*) and beech (*Fagus sylvatica*) while the coppice is dominated by hornbeam (*Carpinus betulus*) (Dray et al. 2008). The soil is fertile and the forest highly productive, with a long-term average of 5.92 m³ of wood annually produced per hectare and high NDVI values during the growing season (Pettorelli et al. 2006). Based on our current knowledge of food habits of roe deer (Duncan et al. 1998), the study site offers rich habitat for roe deer.

2.2.2. The roe deer

Roe deer are generalist herbivores that feed selectively (Duncan et al. 1998). In Western Europe, the principal food plants of this browsing ungulate in summer are oak, hornbeam, maple, hawthorn, and dogwood (Duncan et al. 1998); and ivy (*Hedera helix*) in autumn and winter. The availability of ligneous and semi-ligneous plants, which are preferentially eaten by roe deer (Duncan et al. 1998), increased after hurricane that impacted the study area in December 1999 (Widmer et al. 2004). For this study, we monitored 51 female roe deer between 1996 and 2005 using radio-telemetry. Only adult (≥ 2 years) females of known age (i.e., previously marked as fawn) were included in the analyses.

The population at Trois-Fontaines has been intensively monitored since 1976 using Capture-Mark-Recapture methods (e.g., Gaillard et al. 1993a). Each year, between 150 and 250 roe deer are caught using driving nets in December–March (about 12 days of capture per year). These operations require 150–200 people per day to drive deer into >3 km-long nets that are set each morning and afternoon. The size of the roe deer population at Trois-Fontaines was maintained from 1977 to 2000 at 200–250 individuals >1 year-old

in March by intensive removals (Gaillard *et al.* 2003a). Between 2001 and 2003, removals were stopped, leading roe deer to increase markedly in numbers. The population is highly productive with all 2-year-old females breeding (Gaillard *et al.* 1998). Annual survival rates averaged 0.82 and 0.93 for adult males and females, respectively (Gaillard *et al.* 1993a), and the annual finite rate of increase (λ) averaged 1.37 when we accounted for the annual removal of deer, which is close to the maximum population growth rate for roe deer (Gaillard *et al.* 1992).

2.2.3. Home range size

Female roe deer were monitored throughout each year of study with Televilt TXH-3 radio-collars. Females were tracked using the same sampling design during the entire study period. We used a TONNA five-element antenna attached to Televilt RX 900 or Yaesu FT-290R receivers to approach animals to obtain accurate locations. Tracking was conducted during the morning or in the afternoon. In order to assess the influence of reproductive status on home range size, we divided the year into three different time periods: the autumn-winter period (period 1, from November 1st to April 15th) corresponding to the gestation time, the spring period (period 2, from April 15th to June 30th) corresponding to the fawning time, and the summer period (period 3, from July 1st to October 31st) corresponding to the lactation period. Females were located on at least 17 locations within each period by triangulation (White & Garrott 1990). Although some authors have previously warned against the use of kernel estimators when less than 30 locations are available (e.g., Seaman *et al.* 1999), empirical analyses have shown that about 10 (Börger *et al.* 2006) or 17 locations (Pellerin *et al.* 2008) provide reliable monthly estimates of roe deer home range. Radio-tracking data were analysed using the GIS application Arcview 3.2 (Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, USA) and the Animal Movement extension (Hooge & Eichenlaub 1997). Home-range sizes were estimated for each period using the 95% fixed kernel estimator (Worton 1989).

2.2.4. Habitat features at the landscape scale

The study site is divided into ca. 150 numbered forest plots delineated by forest trails. In each plot (~10 ha), the dominant species and its cover proportion in the coppice wood were identified by using aerial photographs, providing a typology of habitat at the

landscape scale at the beginning of the study (1996). The typology included seven types: (1) bare ground, (2) <3 m high young thickets, (3) >3 m high young thickets, (4) old coppice with clearings, (5) old thickets, (6) meadows and road allowances, and (7) areas of fallen trees. Vegetation map was updated each year and photography in 2000 allowed us to rescale the field evaluation of available habitat after the hurricane. To assess changes in the openness of the forest over time, we pooled meadows, bare ground, and fallen trees as open habitat versus the other types (closed habitat). We used the ratio of closed to open habitat as an index of habitat openness in a given year.

2.2.5. Habitat features at the home range scale

We used two measures of dry biomass within an individual's home range as a proxy for food resources. We first measured the dry biomass per m² to assess home range quality using a field protocol based on the number of touches of plants on a 25 x 25 x 165 cm structure (see Saïd *et al.* 2005b for the calibration of the method). Each female home range was sampled every year in May-June according to a systematic sampling design (grid cell of 70 m length leading to sampling of approximately 30 points per home range). The total amount of food resources was measured using an interpolation method: the Inverse Distance Weighting (IDW, e.g., Hamouz *et al.* 2006). IDW is a deterministic technique that calculates the parameter value at an unmeasured point using a distance-weighted average of the data points. IDW uses samples located within the designated neighbourhood surrounding the unmeasured point to estimate the value. The weight assigned to a particular value decreases as distance from the prediction location increases; thus, sampled data closest to the unmeasured point contribute more to the calculated average. This technique works well for sparse or irregularly spaced data. It is commonly used in GIS programs to convert point data into raster overlays. After interpolating data with IDW, we calculated the total food resources in a home range (i.e., total biomass measured as the sum of dry biomass in home range calculated with GIS). In the same way, home range quality was measured as the average value of dry biomass per m² in a home range of a female for a given year defined in home range after interpolation. We also measured visibility in each home range: at each point sampled using the sampling structure, we measured the proportion of cells (from a sighting card of 16 cells) still visible at 5 m at a height of 50 cm (corresponding to the shoulder height of a roe deer).

Lastly, we used a spatial-pattern index (i.e., the total number of patches in the home range, Saïd & Servanty 2005) as a measure of habitat diversity within a given home range. The number of patches within a given period-specific home range was obtained using the FRAGSTATS program (McGarigal & B.J. 1995) in the Patch Analysis extension for ArcView (Elkie *et al.* 1999).

2.2.6. Reproductive success

As in most temperate ungulates, virtually all the summer mortality of roe deer fawns occurs within the first weeks of life (Gaillard *et al.* 2000). Hence, we made observations of each female in late summer, after the hiding phase but before weaning, and counted the number of fawns at heel. The number of fawns was determined by observations of females in September and October. Each female was slowly driven with her young to a road where two observers were stationed. This procedure was repeated at least three times when a female had less than two fawns, to ensure that a fawn had not been missed.

2.2.7. Statistical analyses

To test our predictions about the sources of variation in female home range size we fitted Mixed Linear Models (MLM : "lme" function in the "nlme" R package, Pinheiro *et al.* 2005). MLM were run using the period-specific 95% kernel home range of a given female in a given period of a given year as the dependent variable, and the year (1996 to 2005), the period (autumn-winter, spring and summer), and the reproductive success (0, 1, 2 and 3 fawns) as fixed factors; female age (from 2 to 10 years), food resources measured as the total biomass (from 713 to 1537g/m²), number of patches (from 9 to 85), and visibility (from 0 to 38%) within the home range as covariates; and female identity as a random factor. To account for possible non-linear effects of covariates, we fitted quadratic terms. We used Restricted Maximum Likelihood (REML) and tested the significance of the model terms for fixed effects using Wald tests. To select the best model, we used the Akaike's Information Criterion (AIC) as recommended by Burnham & Anderson (2002). We retained the model with the lowest AIC value (i.e., the best compromise between accuracy and precision). When the difference between two models was less than 2, we retained the simplest model according to parsimony rules (Burnham

& Anderson 2002). All the analyses were performed using the R 2.5.0 statistical package (R Development Core Team 2007). Parameter estimates are given \pm 1 SE but when indicated otherwise.

Tab. 10 - Ranking of the top 19 candidate regression models describing the relationship between home range size and habitat variables and reproductive success for female roe deer (N = 51) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005. Predictors included year, reproductive success (RS), periods of annual life cycle (P), number of patches (NP), dry biomass per m² (QH), total biomass (biomass), age of roe deer (age), visibility (vis), and the interaction between reproductive success and period of the year (P.RS). Δ AIC refers to the change in AIC between a given model and the best model (i. e., model with the lowest AIC). AIC weights (wi) measure the likelihood of a model to be the best among the set of models tested and sum to 1.0. AIC of the null model was 1595.261.

Model	Model predictors	AIC	Δ AIC	w
1	year + P + RS + NP + age + P.RS	1335.23	0.00	0.70
2	year + P + RS + NP + P.RS	1337.32	2.09	0.25
3	year + P + RS + QH + age + NP + P.RS	1340.87	5.64	0.04
4	year + P + RS + QH + age + NP + vis + P.RS	1345.26	10.03	0.00
5	year + P + RS + QH + NP + vis + P.RS	1348.63	13.40	0.00
6	P + RS + QH + NP + age + P.RS	1353.22	17.99	0.00
7	year + P + RS + biomass_total + age + NP + P.RS	1355.24	20.01	0.00
8	P + RS + QH + NP + P.RS	1355.73	20.50	0.00
9	year + P + QH + NP + age	1356.66	21.43	0.00
10	year + P + RS + QH + biomass_total + age + NP + P.RS	1364.62	29.39	0.00
11	year + RS + QH + NP + age	1365.24	30.01	0.00
12	density + P + RS + NP + age + P.RS	1367.73	32.50	0.00
13	year + RS + QH + NP	1370.59	35.36	0.00
14	RS + QH + NP + age	1378.19	42.96	0.00
15	QH + NP + age	1379.60	44.37	0.00
16	RS + QH + NP	1380.25	45.02	0.00
17	year + P + RS + age + P.RS	1519.52	184.29	0.00
18	year + P + RS + QH + age + P.RS	1524.82	189.59	0.00
19	year + P	1546.66	211.43	0.00

2.3. Results

The quality measured as the dry biomass per m² differed among the seven types of vegetation (bare ground: 2.54 ± 0.71 kg/m², young thickets <3 m: 2.80 ± 0.11 kg/m², young thickets > 3 m: 2.30 ± 0.06 kg/m², old coppice with clearings: 2.37 ± 0.05 kg/m², old thickets: 2.20 ± 0.08 kg/m², meadows and road allowances: 2.31 ± 0.12 kg/m², areas of fallen trees: 3.07 ± 0.15 kg/m², $p < 0.001$).

Female body mass did not influence home range size at Trois-Fontaines, with only a weak trend for heavier females to have larger home ranges than lighter females (slope of 0.306 ± 0.262). The mean home range quality was 1140.29 g/m² (SD = 96.28). Female roe deer had a mean home range size of 28.79 ha (± 0.977) in period 1, 20.18 ha (± 1.02) in period 2, and 22.26 ha (± 1.19) in period 3. Females showed considerable variation in home range size (from 16.79 ha to 39.41 ha for a given period).

Two of the 19 candidate models were supported during model selection (Tab. 10). As the best models (1 and 2) only differed by the inclusion or not of an age effect, we did not use model averaging to estimate the effect sizes of selected variables. The best model we selected to account for the observed variation in home range size included a marked influence of year, of the number of patches within the home range, of the age of females, and of interactive effects between female reproductive status and life cycle period (Tab. 10 and Tab. 11).

According to the selected model, home range size decreased with increasing age (slope of -0.431 ± 0.160 on a logit scale), so that a female will have a home range smaller by about 4 ha at age 12 than at 2 years of age. However, these age-specific changes accounted for <1% of the observed variation in home range size. Contrary to our expectation (H2) female home range increased with the number of patches (slope of 0.437 ± 0.025 on a logit scale). Such a positive effect could be accounted for by confounding effects of changes in quality of habitat in home range. Indeed, the relationship between quality and the number of patches was negative (slope of -1.01 , $R^2 = 0.727$, $p = 0.024$). However, the total amount of resources in a home range (56.95 ± 0.83 kg of dry biomass) was independent of home range size ($R^2 = 0.045$, $p = 0.218$, Fig. 28), whereas, as expected, the quality was negatively related to home range size (slope of -0.008 ± 0.003).

As expected, the home range size of roe deer females was greatest in winter and smallest in spring, and increased with the number of fawns raised (Tab. 12). Females without a fawn at heel kept a constant home range size throughout the year, whereas females with 3 fawns (N = 5 female-years) substantially increased their home ranges. Female home range size was 3.90 ± 0.36 ha less, between before and after 2000, in 2005 (19.39 ± 1.01) than in 1996 (26.42 ± 1.94) in support of H1 (i. e., increase of density and increase of habitat openness throughout the study period). However, including density estimates in the best model did not improve the fit (slope of 0.002 ± 0.006 on a logit scale, Tab. 10).

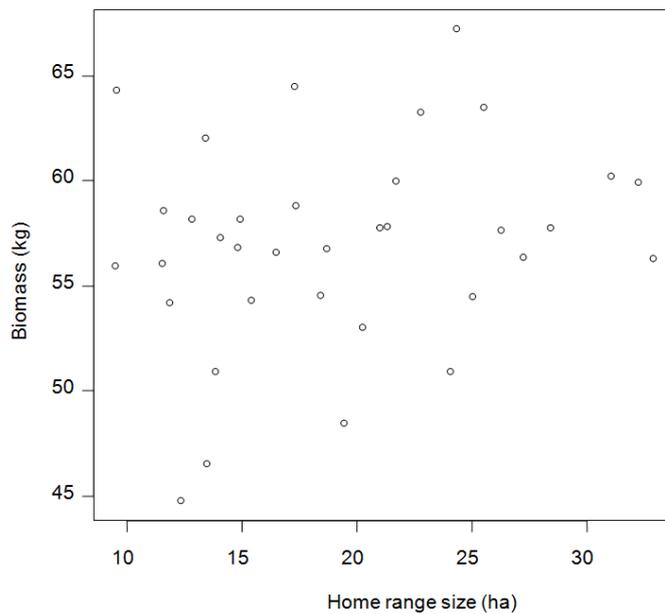


Fig. 28 - Relationship between home range size (ha) and total biomass (in kg) within the home range for roe deer females at Trois-Fontaines (France).

Our selected model had high explanatory power ($R^2 = 0.886$). The number of patches in a home range accounted for the largest part of our observed variation in home range size (33%), followed by female identity (28.5 %). The number of fawns raised, the year, and the period of life cycle each explained < 5% of the variation in home range size.

Tab. 11 - Parameter estimates, standard errors (SE), and statistical significance under Model 1 in Tab. 10. The model describes the effects of year, period of annual life cycle (Period), reproductive success (RS), number of patches (NP), age of roe deer, and the interaction between reproductive success and period on home range size of female roe deer ($N = 51$) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005

	Estimate	SE	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
(Intercept)	9.315	2.130	4.373	0.000
year1997	-3.548	1.407	-2.522	0.013
year1998	-1.733	1.374	-1.261	0.209
year1999	-3.131	1.425	-2.198	0.029
year2000	-2.847	1.419	-2.007	0.046
year2001	-2.402	1.625	-1.479	0.141
year2002	-1.698	1.487	-1.142	0.255
year2003	-3.010	1.400	-2.150	0.033
year2004	-1.229	1.508	-0.815	0.416
year2005	-3.351	1.770	-1.893	0.060
Period2	0.669	1.529	0.438	0.662
Period3	0.166	1.597	0.104	0.918
RS1	2.954	1.297	2.277	0.024
RS2	2.282	1.483	1.538	0.126
RS3	4.481	3.905	1.147	0.253
NP	0.437	0.025	17.593	0.000
Age	-0.431	0.159	-2.706	0.007
Period2.RS1	-3.916	1.663	-2.355	0.020
Period3.RS1	-2.069	1.728	-1.198	0.233
Period2.RS2	-3.494	1.925	-1.816	0.071
Period3.RS2	-1.884	1.982	-0.951	0.343
Period2.RS3	-1.210	4.705	-0.257	0.797
Period3.RS3	-3.375	4.760	-0.709	0.479

Tab. 12 - Increase of home range size (in ha) for different number of fawns (0, 1, 2 or 3 fawns) and during different annual periods of the roe deer life cycle (period 1: gestation time, period 2: fawning time, period 3: lactation period) at Trois-Fontaines, France, 1996–2005

Periods	Reproductive success			
	0	1	2	3
Period 1	0	2.954	2.282	4.481
Period 2	0.669	-3.247	-2.825	-0.541
Period 3	0.166	-1.903	-1.718	-3.209

2.4. Discussion

We aimed to assess what factors shape observed variation in the home range size of female roe deer. Our results supported three out of the four predictions tested. In support of our first prediction, home range size varied substantially among years, likely as a result of changes in *per capita* food resources. Likewise, we found a marked variation of home range size in relation to contrasted periods of the annual life cycle. As expected from our second prediction, females had largest home ranges in winter and smallest ranges during the season of fawning. We also observed some support for our prediction of an influence of female reproductive status on home range size during the rearing period: females increased their home range as they raised more fawns. We did not find support for our last prediction that female home range should decrease with increasing number of patches in the range. On the contrary, we found a marked positive relationship between the number of patches and home range size of roe deer females.

That the overall dry biomass (a measure of the total amount of resources available to deer within its home range) did not change in relation with home range size and remained quite constant among females was an unexpected but key result of our analyses. Such a result indicates that roe deer females are able to compensate for poor home range quality by enlarging home range size. This mirrors results obtained in experimental settings for rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*, Kodric-Brown & Brown 1978) and golden-winged sunbirds (*Nectarinia reichenowi*, Gill & Wolf 1975), where, the amount of nectar that each territory contains remains constant despite great variation in size of feeding territories and flower composition. Moreover, the home range size of roe deer females was positively correlated with the number of patches. This might be related to the fact that the roe deer is a browser (Duncan *et al.* 1998) and its principal food occurs in edge habitat. Home ranges with few patches (≤ 15) in rich habitat such as areas of fallen trees were smaller than home ranges with many patches (≥ 50) in poor quality old thickets. Roe deer females have thus two tactics of habitat use to obtain resources (Fig. 29). In this study, the number of patches included habitat heterogeneity, edge density and contact areas between patches of landscape in the home range. At the habitat scale (i. e., rich vs. poor habitat), this interplay between home range size and number of patches was obvious (Fig. 29). Our study therefore supports previous works showing that the

landscape structure is more complex than the simple consideration of edge length (Turner 1989), patch size, or edge density (Kie *et al.* 2002, Saïd & Servanty 2005). We think that at Trois-Fontaines adding patches and thereby increasing home range size allowed roe deer to compensate for a low average quality of home range.

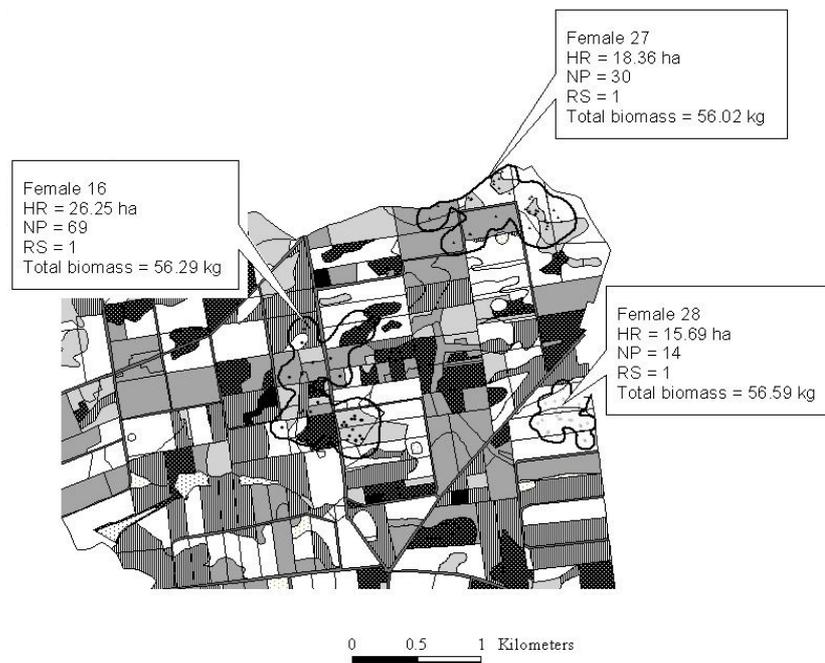


Fig. 29 - An example of three contrasted home ranges (HR) (in terms of number of patches, NP) within the Territoire d'Etude et d'Expérimentation of Trois-Fontaines, (1,360 ha of enclosed forest in eastern France). Home range size has been standardized for period (period 1), year (2001) and reproductive success (RS).

We observed the expected negative relationship between home range size and quality (measured here by the overall dry biomass) so that the amount of food has marked influence on home range size as has been commonly reported (Tufto *et al.* 1996, Relyea *et al.* 2000, Saïd *et al.* 2005a). Resource availability is considered to be the single most important factor influencing animals' home-range size (e.g., Mares *et al.* 1982). Forage availability within a given home range must meet energy and nutritional requirements otherwise home range size must be increased to encompass additional resources. Several authors have warned that predicting the size of home ranges from landscape structures such as the number of patches could lead to spurious results (Loft *et al.* 1984, Kie *et al.* 2002), and it is now widely acknowledged that herbivores perceive resources at various

spatial scales and that their perception of the landscape is not restricted to their home range (Kie *et al.* 2002, Anderson *et al.* 2005a, Searle *et al.* 2006).

As a result of the influence of forage availability on home range size, roe deer living in temperate areas ranged over larger areas in winter than in summer. In winter, there are energetic (when snow, Wickstrom *et al.* 1984) but not social constraints to movement. As food is depleting throughout winter there is little need for roe deer to revisit patches. In summer, food is renewed and there are social (territoriality, rearing of offspring) but not energetic constraints to movement (Mysterud 1999). Interestingly, roe deer have been reported to increase home range size in summer when food resources are scarce in Mediterranean areas (Fonseca, pers.com.), suggesting that energetic constraints are more important than social constraints to shape seasonal differences of home range size in roe deer. Most previous studies of home range variation at the intra-specific level did not assess possible influence of the reproductive status. In roe deer, after the high energy expended during the strict lactation, females have been reported to range widely to recover their body condition (Lovari & San Jose 1997), but whether the home range size varies in relation to the number of fawns was not investigated. We found that home range size differed between females with and without fawns. The interaction between the female reproductive status and the life cycle period effects on home range size nicely fits between-female differences in energy requirements according to the reproductive output expected to occur in an income breeder such as roe deer. Indeed, females with one or two fawns at heel had larger home ranges than females without fawns, and females with three fawns had disproportionately larger home range during the most costly period of end of gestation and early lactation. Studies on bears led to similar differences of home range size between females with and without cubs (Moyer *et al.* 2007). In our study, we observed that home range size did not vary between seasons for females without a fawn. The high productivity of the forest at Trois-Fontaines might provide enough resources during winter so that roe deer females do not need to increase their home range size in winter.

The marked between-year differences in female home ranges we reported here could involve both a change in population density and/or changes of resource availability or quality and can be interpreted as temporal variation in year quality (Van Horne 1983). Animals living at high density tend to restrict their home range (Lesage *et al.* 2000) to

reduce intra-specific competition. As expected, we found that home range sizes of females decreased with increasing population density, supporting the general pattern reported for many vertebrate species (red fox: Trehwella *et al.* 1988, European roe deer: Kjellander *et al.* 2004, Florida key deer [*Odocoileus virginianus*]: Lopez *et al.* 2005). Such a negative relationship may be attributed to resource availability (Mares *et al.* 1982) or interactions among individuals restricting each other's movement at higher densities, although in most studies it has been difficult to separate these effects (Boutin 1990). Therefore, the between-year variation we reported is probably due to the interplay between population density and habitat quality that both changed in response to direct management (population increase) and to the changes in habitat that resulted from hurricane Lothar (opening up of habitat).

Our results show that female roe deer do not adjust the size of their home ranges according to their body mass. The relationship between home-range size and body size at the intra-specific level varies from positive (e.g., male Egyptian mongooses [*Herpestes ichneumon*], Palomares 1994) to negative (e.g., female Egyptian mongooses, Palomares 1994). Although for a given season the size of home ranges varied strongly among females at Trois-Fontaines, such variation was not accounted for by differences in body mass. It can be explained by the high productivity and quality of the habitats in the study area. On the contrary, in poor Mediterranean habitats and under inter-specific competition from *Dama dama*, it was found a negative relationship between body mass and home range size of Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus* (Focardi *et al.* 2006). This negative relationship suggested that the home range size increase did not allow compensating for low habitat quality. On the other hand, we observed a home range size decreased with age. Cederlund & Sand (1994) found a positive relationship between age and home range size in male but not female moose (*Alces alces*), but neither Molsher *et al.* (2005) in feral cats (*Felis catus*), nor Saïd *et al.* (2005a) in another population of roe deer reported a relationship between age and home range size, maybe as a result of low sample size. Previous researchers often have found that territory size is a function of individual quality (Kodric-Brown & Brown 1978, Steury & Murray 2003) so that the most likely interpretation of the age effect we report involves increased experience.

The relationship between home range size and habitat is bounded by a well-defined constraint in space, supporting and extending arguments for constraints on

geographic range size (Brown & Maurer 1987), population density (Silva & Downing 1995), and various other ecological and life history traits (Weiner 1992, McLoughlin *et al.* 2007). These constraints almost certainly are a consequence of energetic limitations reflecting the metabolic needs. Here we reported a strong relationship between home range size of female roe deer and number of patches, and pointed out the importance of the number of fawns to shape home range size during the critical periods of high energy requirements.

Après avoir étudié les facteurs influençant la taille des domaines vitaux chez le chevreuil, nous allons nous intéresser à l'utilisation de l'habitat par le mouflon, et plus précisément à l'influence de l'activité de l'animal sur l'utilisation de l'habitat. Nous avons vu que les échecs de localisation des colliers GPS augmentent avec la température ambiante, et plus rapidement si l'animal est inactif (Partie III - 5.5). Etant donné l'influence de la végétation et de la topographie sur le succès de localisation, nous pouvons faire l'hypothèse que les mouflons utilisent différemment les habitats selon leur activité.

3. Influence de l'activité sur l'utilisation de l'habitat par le mouflon

3.1. Introduction

Un animal utilise un habitat particulier dans le but d'y effectuer une certaine activité à un moment donné (Palomares & Delibes 1992). Comme il vit dans un milieu hétérogène variant dans le temps et dans l'espace, l'utilisation de l'habitat peut donc changer selon l'échelle considérée. Des études ont ainsi mis en évidence des différences d'utilisation de l'habitat entre différentes périodes de temps : par exemple, entre les périodes de l'année (e.g., Mysterud *et al.* 1999, Mahoney & Virgl 2003), entre le jour et

la nuit (Palomares & Delibes 1992, Beyer & Haufler 1994, Storms 2008) ou bien encore, entre les phases d'activité et d'inactivité (Palomares & Delibes 1992, Mysterud *et al.* 1999).

L'acquisition des ressources alimentaires au cours des phases d'activité joue un rôle important dans la valeur sélective des individus (e.g., McLoughlin *et al.* 2007). Cependant, l'utilisation de l'habitat ne reflète pas forcément l'abondance des ressources alimentaires, mais plus un ensemble de besoins que l'animal doit couvrir pour sa survie et sa reproduction. En effet, l'utilisation de l'habitat peut résulter d'un compromis entre l'utilisation d'habitats riches en ressources alimentaires et, par exemple, le risque de prédation (Festa-Bianchet 1988, Bon *et al.* 1995, Hernandez & Laundre 2005, Mao *et al.* 2005, Ciuti *et al.* 2006) ou bien la régulation de sa température corporelle (Belovsky 1981, Schmitz 1991). L'animal effectue alors un compromis entre les ressources alimentaires et de protection (Mysterud & Østbye 1999). Ainsi, on s'attend à observer une plus grande utilisation des habitats riches en ressources alimentaires par un animal en activité par rapport à un animal inactif. Par opposition, un animal inactif utilisera davantage des habitats sûrs et/ou offrant une bonne protection thermique.

Nous allons nous intéresser ici aux différences d'utilisation de l'habitat entre les phases d'activité et d'inactivité des femelles de mouflon. De par la composition de leur régime alimentaire (constitué majoritairement de graminées et d'herbacées, Cugnasse *et al.* 2001a), leur tactique anti-prédatrice basée sur une acuité visuelle très développée, une morphologie de coureur (Pfeffer 1967) et un comportement fortement grégaire (Bon *et al.* 1990, Le Pendu *et al.* 1995, Ciucci *et al.* 1998, Le Pendu *et al.* 2000), on s'attend à ce que les mouflons utilisent préférentiellement les milieux ouverts (e.g., Pfeffer 1967, Shannon *et al.* 1975, Risenhoover & Bailey 1988, Bon *et al.* 1991, Cransac & Hewison 1997, Cransac *et al.* 1998). De plus, les milieux fermés réduisent la visibilité, et donc la communication entre les individus et la probabilité de détecter un prédateur. Il a été montré chez le mouflon américain (*Ovis canadensis canadensis*) que dans de telles conditions le stress des animaux et le temps passé en vigilance augmentaient (McArthur *et al.* 1979, Risenhoover & Bailey 1985). Cependant, les forêts, ainsi que les pentes et les escarpements rocheux, peuvent leur servir de protection et de refuge faces aux contraintes climatiques et au dérangement anthropique (Pfeffer 1967, Auvray 1983, Cransac & Hewison 1997, Cransac *et al.* 1998, Martinetto & Cugnasse 2001). En plus, dans le

Caroux-Espinouse, il faut également prendre en compte que la disponibilité des milieux ouverts est réduite. En effet, suite à la déprise agricole et à la politique de reboisement au cours du siècle dernier, les pelouses et les landes ont été remplacées progressivement par des ligneux bas puis par des ligneux hauts. Ainsi, entre 1955 et 1992, la surface occupée par les milieux ouverts a diminué de 61 % (Bousquel 1999, Sourie 2004, Garel *et al.* 2007).

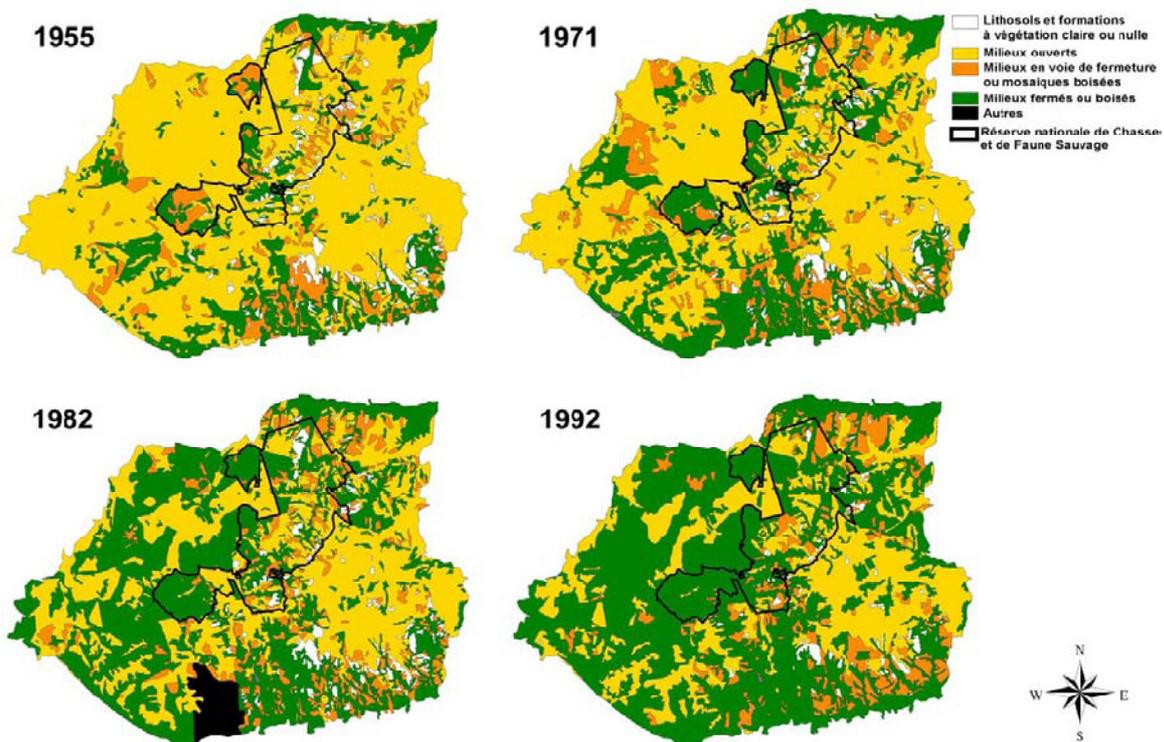


Fig. 30 - Evolution de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse entre 1955 et 1992 (Bousquel 1999, Sourie 2004). Les limites de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage sont représentées par le trait noir. La zone en noir (« Autres ») sur la carte de 1982 correspond à une zone non cartographiée. La superficie est d'environ 11 550 ha.

On s'attend à ce que les mouflons utilisent plus les milieux ouverts en activité qu'en inactivité ce qui leur permet de s'alimenter tout en ayant la possibilité de détecter les prédateurs et de fuir rapidement en cas de danger. Par contre, un animal inactif utilisera davantage les escarpements rocheux qui lui offrent une bonne visibilité et donc la possibilité de détecter rapidement les prédateurs. Cependant, la diminution de la disponibilité en milieux ouverts entraîne une augmentation des interactions sociales et de

la compétition pour les ressources alimentaires (Risenhoover & Bailey 1985). Ces contraintes pourraient favoriser l'utilisation des forêts, de même que certaines conditions climatiques rencontrées (e.g., températures élevées en été, vents forts en hiver). De plus, en automne-début d'hiver, les châtaignes, les faines et les glands constituent une ressource alimentaire complémentaire pour le mouflon (Faliu *et al.* 1990, Cransac 1997). Du fait des variations spatio-temporelles des contraintes liées au climat et à la disponibilité et à la qualité des ressources alimentaires, on s'attend également à ce que les différences dans l'utilisation des habitats, selon leur activité, ne soient pas les mêmes entre les saisons.

3.2. Matériel et méthodes

3.2.1. Données de localisation et d'activité

Sur les 16 colliers posés sur le Caroux-Espinouse entre 2003 et 2005 (Tab. 5), les données du collier 396 ne peuvent pas être utilisées dans cette partie puisque ses capteurs de mouvements n'ont pas fonctionné.

Nous avons vu que l'occurrence des échecs et des erreurs de localisation des colliers GPS n'est pas aléatoire mais influencée, entre autres, par la végétation et la topographie (Partie III - 5.5). Nous parlerons de « données manquantes » pour les échecs de localisation et les données ayant une erreur de localisation importante (voir Partie III - 3.3.2, pour les critères de tri des données). Afin de limiter les biais que cela peut entraîner dans les analyses de l'utilisation des ressources, seules les périodes de suivi (périodes d'enregistrement de deux jours consécutifs) avec moins de 30 % de données manquantes sont utilisées dans ces analyses. Sur les 384 périodes de 48 h pendant lesquelles les colliers devaient se localiser, nous en avons ainsi retenu 218. Le collier 463 n'a pas été conservé car trop peu de localisations sont retenues après le tri (deux périodes avec un total de 205 localisations).

Enfin, sur les 14 colliers restants, dix ont équipé des femelles sur le versant ouest du plateau, trois sur le versant sud (dont un collier n'a enregistré que durant 5 mois) et un sur le versant est (Fig. 31). Les versants du plateau du Caroux présentent des faciès de végétation et des dénivelés différents. Nous avons donc préféré travailler uniquement sur

les données des 10 colliers qui se trouvaient sur le versant ouest afin d'avoir des animaux ayant des habitats assez similaires.

L'activité de chaque animal est estimée à partir des données fournies par les capteurs de mouvement des colliers GPS pour chaque période de 5 min (Partie II). Pour chaque localisation GPS, l'activité de l'animal au cours des 5 min précédant et suivant chaque localisation est retenue. Pour les analyses, seules les localisations au cours desquelles l'animal est soit inactif, soit actif pendant les 10 min considérées sont retenues.



Fig. 31 - Localisations spatiales des 16 femelles de mouflons capturées sur le plateau (surface blanche sur la figure) et équipées de colliers GPS entre 2003 et 2005 (chaque couleur représente une femelle). Une seule femelle utilise le versant est du plateau, quatre le versant sud (dont la femelle 463) et 11 le versant ouest.

3.2.2. Définition des périodes

Différentes périodes de l'année ont été distinguées afin de prendre en compte les changements de climat et les différentes périodes du cycle de vie des femelles (Pfeffer 1967, Bon *et al.* 1993). On distingue quatre périodes : le printemps (mars-mi-juin), l'été (mi-juin-août), l'automne (septembre-novembre) et l'hiver (décembre-février).

3.2.1. Cartes

Quatre cartes d'une résolution de 20 m ont été utilisées : une carte d'altitude, d'exposition, de pente et de végétation. La carte de végétation a été réalisée à partir d'images aériennes de 2001, et onze classes ont été distinguées (voir Fig. 9). Pour les pentes, celles-ci ont été regroupées en 3 classes : pente faible (0-5 %), moyenne (5-30 %) et forte (> 30 %).

3.2.2. Analyses

Les ressources utilisées par les femelles mouflons actives et inactives sont comparées à l'aide d'une analyse discriminante (Lebart *et al.* 2004). Une première analyse est réalisée sur l'ensemble des données, puis par saison. Afin de tester la significativité des différences d'utilisation des ressources entre les animaux actifs et inactifs, la valeur propre de l'analyse discriminante est comparée à la distribution des valeurs propres obtenues en modifiant aléatoirement l'ordre des lignes du facteur activité (animal actif ou inactif ; 1000 simulations).

3.1. Résultats

L'analyse discriminante réalisée sur l'ensemble des données (sur l'année) permet de mettre en évidence une différence significative dans l'utilisation de l'habitat ($p < 0.001$). Cette différence provient principalement de l'utilisation plus importante des forêts de feuillus par les femelles inactives par rapport à celles qui sont en activité (Fig. 32). Par contre, les femelles en activité utilisent plus les landes et des altitudes plus élevées (Fig. 32, Fig. 33).

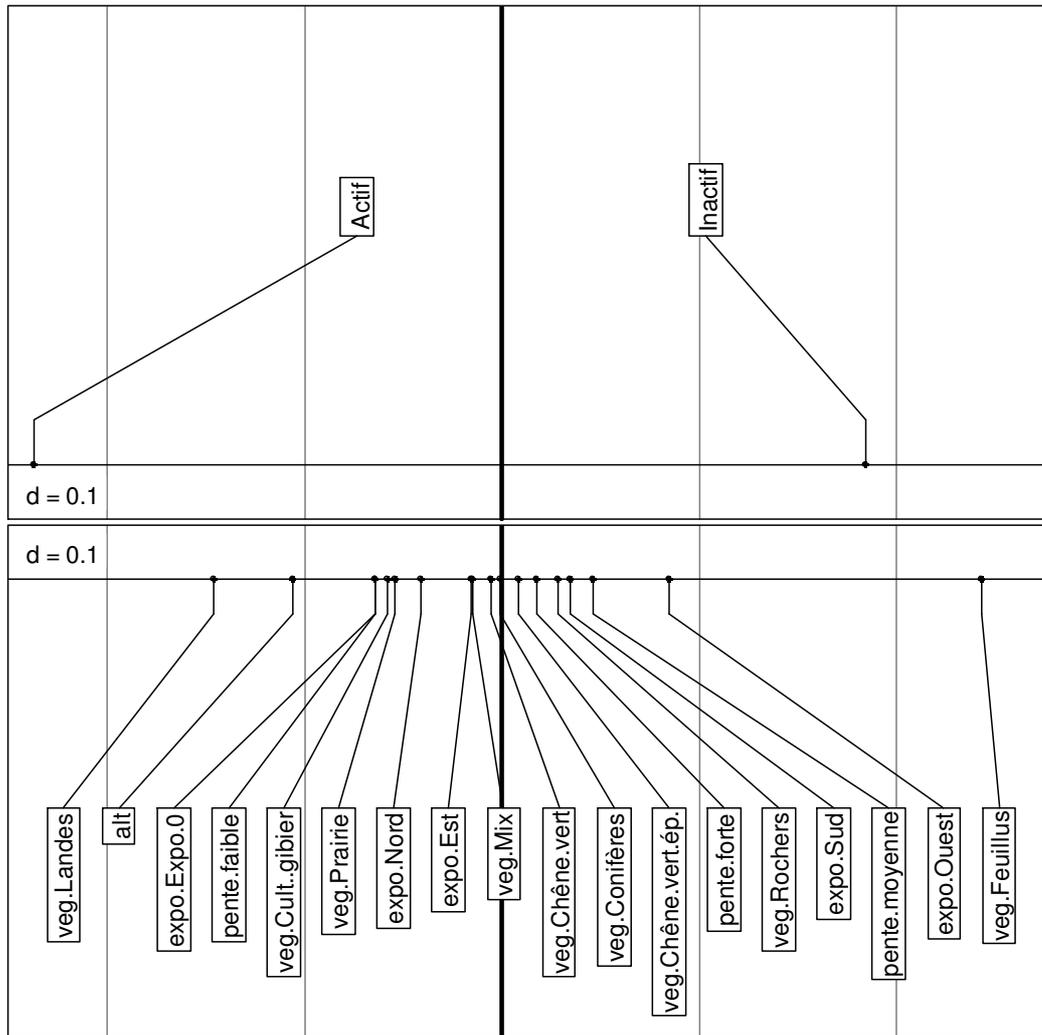


Fig. 32 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif », en haut) et des variables d'habitat (en bas) sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur l'année. Abréviations employées : expo : exposition (le « Expo 0 » correspondant aux zones planes), veg : végétation, Cult. gibier : cultures à gibier, Chêne vert ép. : forêt de chênes verts peu denses, Mix : forêt mixte feuillus-conifères.

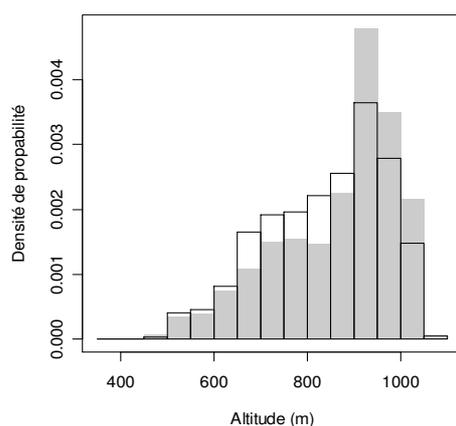


Fig. 33 - Distribution des altitudes utilisées par les femelles mouflons du versant ouest du plateau du Caroux lorsqu'elles sont actives (en gris) et inactives (en blanc).

Si nous étudions maintenant les différences d'utilisation entre les saisons, on trouve des différences significatives dans l'utilisation de l'habitat ($p < 0.001$) pour chacune des quatre périodes étudiées. Ainsi, on observe une utilisation plus marquée des feuillus au printemps par les femelles inactives, mais également des zones exposées à l'ouest (Fig. 34a). Quant aux femelles actives, elles utilisent davantage les zones ouvertes (les landes surtout, mais aussi les prairies et les cultures à gibier) et exposées au nord ou avec une pente nulle, et des altitudes plus importantes. Cette description correspond bien aux caractéristiques du plateau du Caroux (Fig. 9). Au cours de l'été, les forêts de feuillus sont très fortement utilisées par les animaux inactifs alors qu'en activité ils utilisent des altitudes plus élevées et les landes (Fig. 34b). En automne, on voit que l'altitude constitue la principale variable d'habitat discriminant les animaux actifs des animaux inactifs ; les animaux actifs utilisant des altitudes plus élevées que les animaux inactifs (Fig. 35a). Dans une moindre mesure, les animaux inactifs utilisent par contre plus les zones rocheuses et exposées au sud. Durant l'hiver, les femelles en activité fréquentent davantage les landes mais à des altitudes plus faibles et moins les forêts de feuillus que lorsqu'elles sont inactives (Fig. 35b).

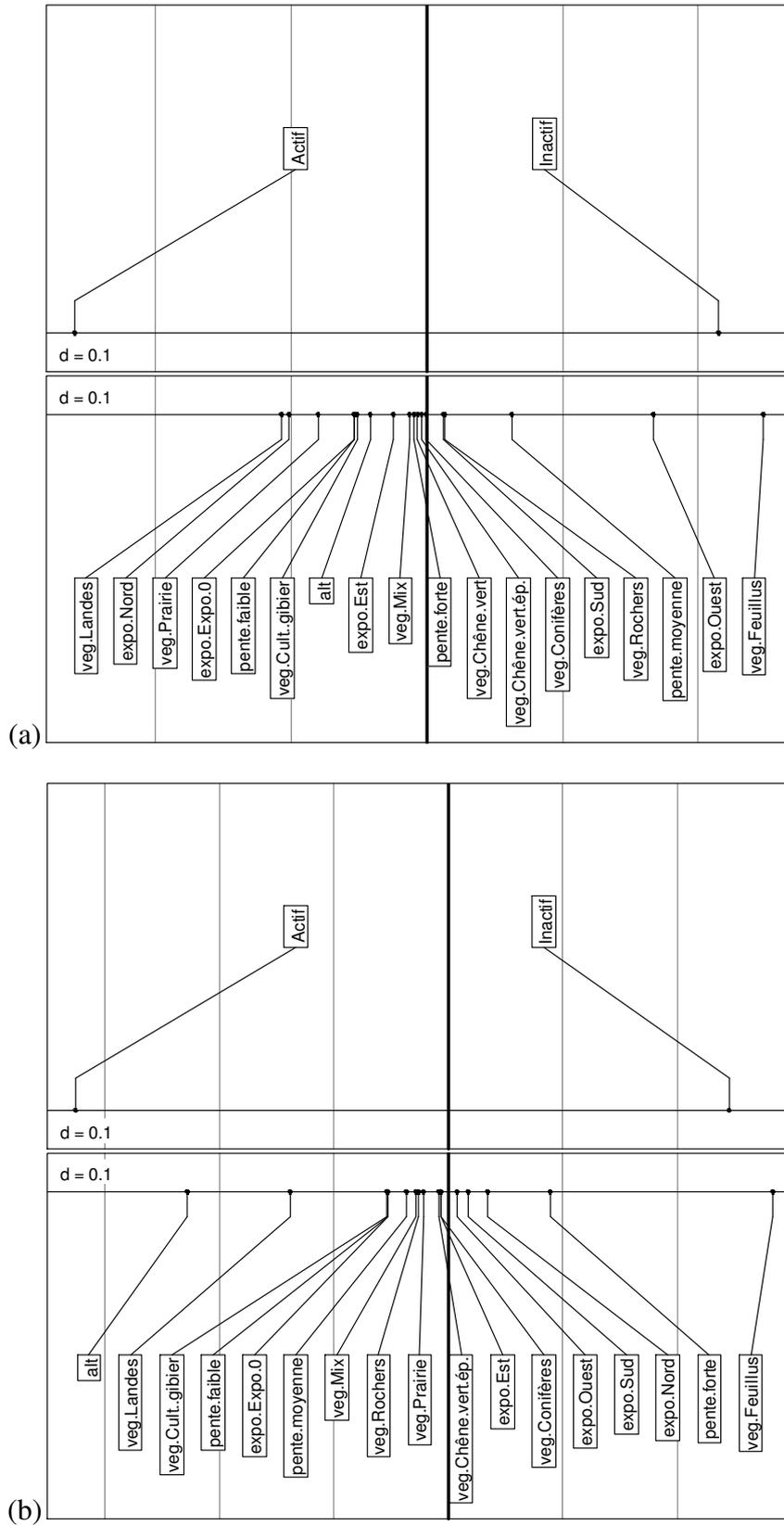


Fig. 34 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif ») et des variables d'habitat sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur les périodes de mars à mi-juin (a), et de mi-juin à août (b). Pour les abréviations, voir Fig. 32.

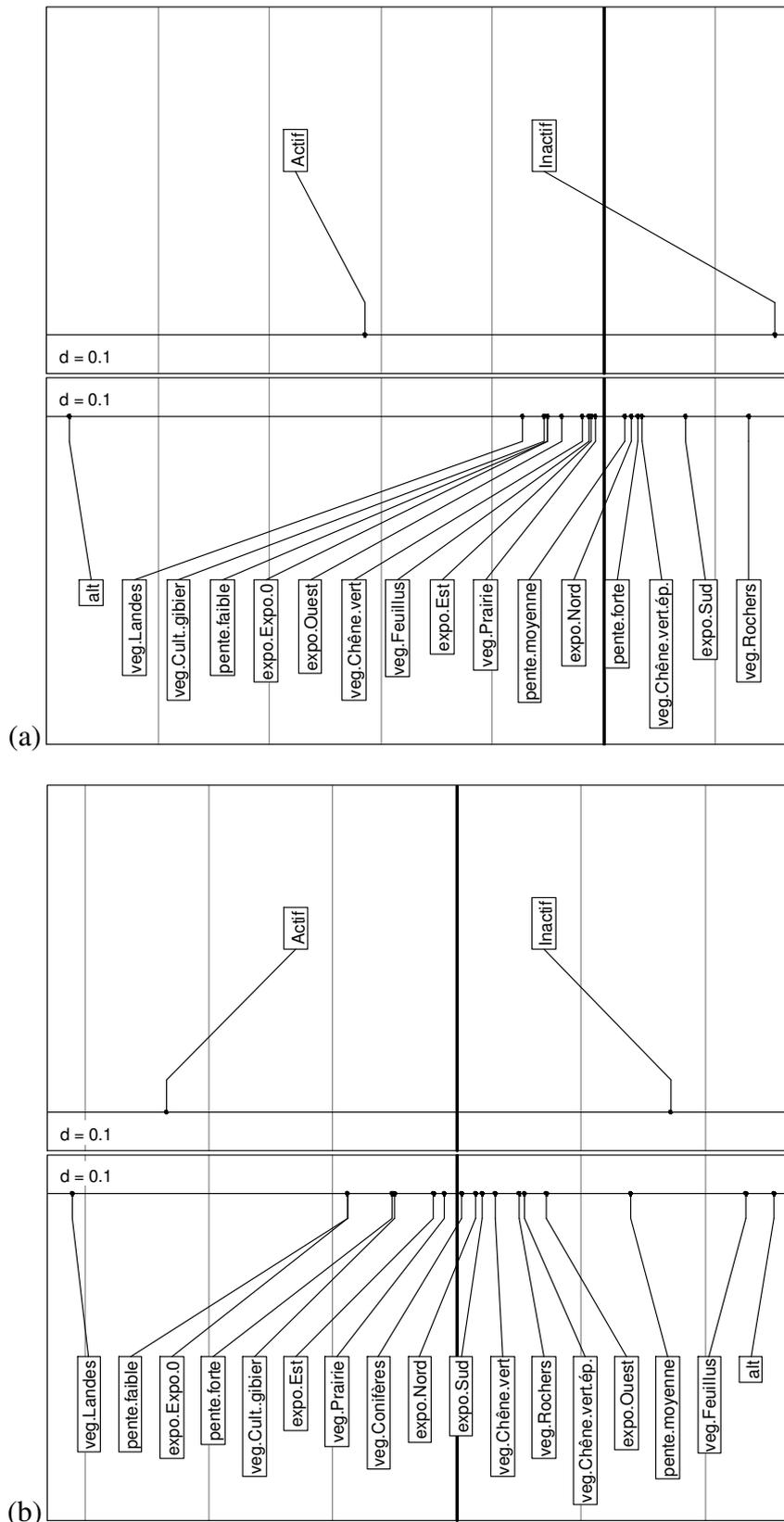


Fig. 35 - Projection des classes du facteur (« Actif », « Inactif ») et des variables d'habitat sur l'axe discriminant. L'analyse discriminante a été réalisée sur les périodes de septembre à novembre (a), et de décembre à février (b). Pour les abréviations, voir Fig. 32.

Les analyses montrent, entre autre, une différence dans les altitudes utilisées entre les animaux actifs et inactifs, mais cela ne nous informe pas sur les altitudes utilisées (basse, moyenne ou haute) et si les écarts d'altitude entre les deux phases d'activité sont importants ou non. Au printemps et en été, les femelles utilisent majoritairement les zones d'altitudes élevées, dont le plateau; leur utilisation étant plus importante par les femelles actives qu'inactives, surtout en été (Fig. 36). En automne, les femelles utilisent plus uniformément les différentes parties des versants, et les zones utilisées pour l'activité ont des altitudes plus élevées que pour l'inactivité. Durant l'hiver, les femelles actives utilisent davantage les parties basses des versants (ce qui illustre les résultats de l'analyse discriminante, Fig. 35b), mais également les altitudes élevées.

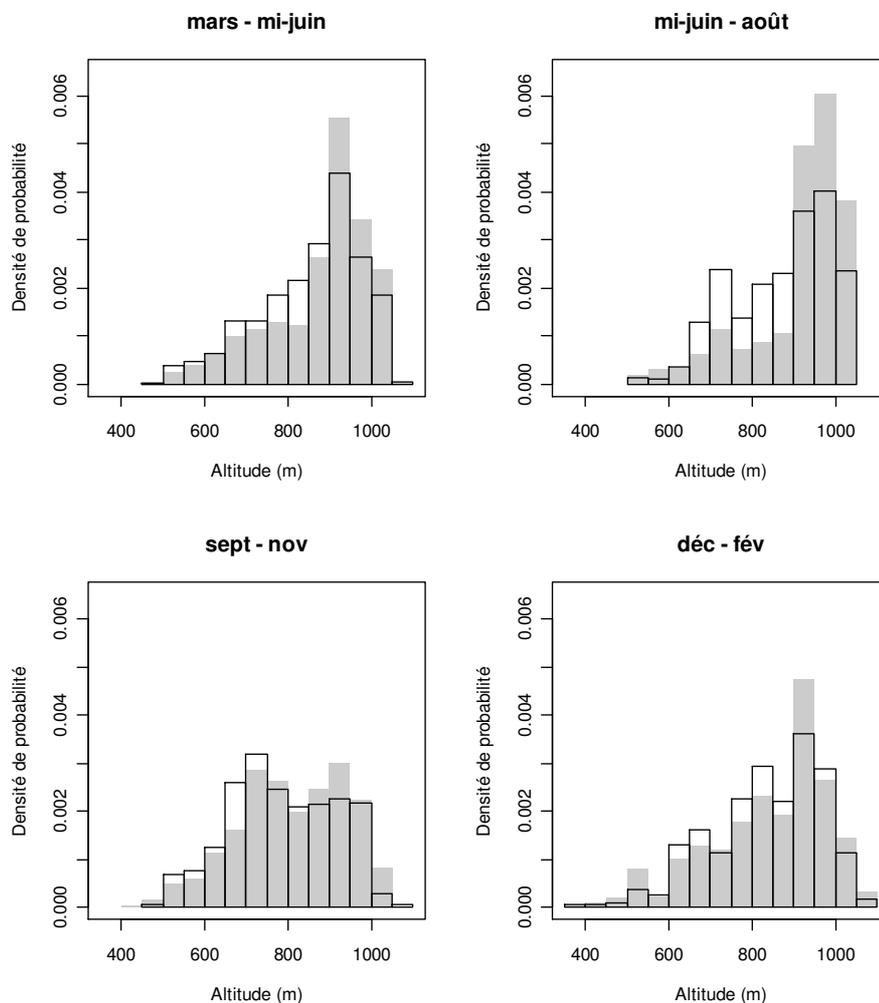


Fig. 36 - Distribution des altitudes utilisées par les femelles mouflons du versant ouest du plateau du Caroux lorsqu'elles sont actives (en gris) et inactives (en blanc) au cours de chacune des quatre périodes de l'année considérées.

3.2. Discussion

Il ressort de nos analyses que les femelles mouflon n'utilisent pas les différents habitats dans les mêmes proportions selon qu'elles sont actives ou inactives ; l'utilisation relative variant selon les saisons. Les femelles actives et inactives se distinguent principalement par une utilisation différente des landes, des forêts de feuillus et des hauteurs de versants. Globalement, que l'on regarde la discrimination sur l'année ou par saison, les femelles mouflon en activité utilisent plus les milieux ouverts (landes surtout, mais aussi cultures à gibier, prairies), d'altitudes plus élevées (en hiver, ils utilisent plus les faibles altitudes) et peu pentus (i.e., principalement le plateau du Caroux, Fig. 9), que lorsqu'elles sont inactives.

L'utilisation plus importante de milieux ouverts par les mouflons actifs est en accord avec les préférences alimentaires de l'espèce (Cugnasse *et al.* 2001a) et les résultats de précédentes études (Pfeffer 1967, Auvray 1983, Cransac & Hewison 1997, Cransac & Maublanc 1997). En hiver, on remarque que les landes sont moins utilisées par les femelles inactives que par les femelles en activité, alors que l'inverse est observé pour les forêts de feuillus (Auvray 1983). Du fait des conditions climatiques hivernales, les forêts de feuillus jouent un rôle d'abri contre le froid et permettent de limiter les dépenses liées à la thermorégulation (Schmitz 1991, Mysterud & Østbye 1999). Ceci est d'autant plus important que les femelles sont inactives principalement pendant la nuit en hiver (Partie II - 5), i.e. la période la plus froide de la journée. En été, les femelles sont aussi moins actives dans les forêts de feuillus et plus actives dans les landes. Les forêts constituent alors un abri contre les fortes chaleurs estivales mais peuvent aussi servir de refuge vis-à-vis des touristes, bien que les animaux y soient habitués (Martinetto *et al.* 1998, Martinetto & Cugnasse 2001).

Bien que l'utilisation des forêts de feuillus soit plus faible que celle des milieux ouverts par les femelles actives, des études précédentes ont montré que les forêts de feuillus sont tout de même très fréquentées pour l'alimentation et les déplacements (Auvray 1983, Cransac & Hewison 1997, Cransac & Maublanc 1997). Cependant, ces résultats étant basés sur des observations, il peut y avoir un biais de détection des animaux en faveur de ceux en mouvement puisqu'ils sont plus facilement détectables que les animaux couchés. Nous avons montré que les écarts d'utilisation des forêts de feuillus

entre les animaux actifs et inactifs sont plus faibles en automne qu'aux autres saisons. L'utilisation des forêts pour l'alimentation à cette période de l'année avait déjà été mise en évidence dans cette population (Auvray 1983, Cransac & Hewison 1997). Ceci peut s'expliquer par la consommation de châtaignes, mais aussi de faines et de glands en cette saison (Faliu *et al.* 1990, Cransac *et al.* 1997b). Les animaux inactifs utilisent plus les altitudes moyennes et faibles pour se reposer ainsi que les zones rocheuses et les expositions au sud en automne. Ceci peut s'expliquer par la recherche d'un confort thermique, les températures étant plus élevées à des altitudes plus faibles et dans les zones orientées en direction du sud. De plus, à cette période de l'année, les rochers ne sont plus exposés aux chaleurs de l'été et pas encore aux vents froids et forts de l'hiver (Cransac & Maublanc 1997).

Selon les saisons, les animaux n'utilisent pas les mêmes altitudes. Ainsi chez les mouflons et les bighorns des montagnes rocheuses, les animaux tendent à occuper les zones de plus faible altitude durant l'hiver que durant les mois chauds de l'été (Geist 1971, Pfeffer & Settimo 1973, Shannon *et al.* 1975, Gonzalez 1984, Festa-Bianchet 1988). Ces changements saisonniers semblent suivre l'évolution de la qualité et de la quantité des ressources alimentaires (Shannon *et al.* 1975). De plus, les mouflons sont relativement sensibles aux conditions climatiques (e.g., chaleur, vent) et répondent en modifiant leur rythme d'activité (Partie II - 3) et leur utilisation de l'habitat (Auvray 1983, Cransac & Hewison 1997). La présence de neige (> 20 cm) constitue une contrainte pour les déplacements et pour l'accès à la couverture végétale basse (Pfeffer 1967) obligeant les animaux à utiliser des altitudes plus faibles. Le faible enneigement dans les massifs méditerranéens (e.g., Caroux, Bavella) expliquerait les faibles déplacements altitudinaux (Pfeffer 1967, Auvray 1983). Cependant, même dans ces massifs, les animaux changent leur mode d'occupation de l'espace en fonction des saisons. Ainsi, les animaux présentent des changements de domaines vitaux et une augmentation des déplacements au printemps et à l'automne (Dubois *et al.* 1992). Nous avons pu voir que les femelles utilisent les différentes hauteurs de versants de façon assez homogène au cours de l'automne, ce qui est en accord avec des déplacements importants et l'utilisation des landes et des forêts de feuillus pour s'alimenter. En hiver, bien qu'elles utilisent un peu les altitudes les plus faibles, les altitudes élevées (supérieures à 800 m) sont les plus fréquentées. Ceci indique que les conditions climatiques hivernales ne sont pas trop

contraignantes pour le mouflon dans le Caroux-Espinouse. Le cantonnement des animaux aux altitudes les plus élevées s'accroît au printemps et est maximal en été. Cette migration altitudinale s'explique par le suivi du développement phénologique de la végétation par les animaux et par la recherche d'un confort thermique (Auvray 1983).

Concernant les différences d'altitudes utilisées par les femelles en activité et au repos, nous avons vu que les femelles actives utilisent davantage les milieux ouverts et moins les forêts de feuillus que lorsqu'elles sont inactives. En hiver, il ressort cependant que les femelles peuvent être plus actives qu'inactives aux altitudes les plus faibles, mais la répartition altitudinale des localisations montre également qu'elles fréquentent aussi davantage les zones élevées (Fig. 36). Or, la répartition de la végétation dans la zone occupée par les femelles étudiées se caractérise par la présence des milieux ouverts principalement dans les parties hautes (altitude > 850-900 m, Fig. 9). Les différences observées dans les altitudes utilisées entre les femelles actives et inactives s'expliquent par cette répartition de la végétation et par l'utilisation relative qu'elles en font selon leur activité et la saison.

Synthèse générale

Les contraintes que peuvent subir les animaux au cours de leur existence varient dans le temps et dans l'espace. Ils doivent donc répondre à ces variations en adoptant des tactiques adaptées leur permettant d'assurer la transmission de leur patrimoine génétique aux générations futures, i.e. leur valeur sélective. Parmi ces tactiques, les animaux peuvent répondre en altérant leur utilisation du temps et/ou de l'espace. Nous avons choisi au cours de ce mémoire de déterminer les facteurs dont les variations pouvaient affecter les animaux, ainsi que les types de tactiques adoptées en réponse à ces variations, à travers l'étude de leur utilisation du temps et de l'espace. Nous avons choisi pour cela de travailler sur deux modèles biologiques contrastés : le mouflon méditerranéen, soumis à des contraintes climatiques et de qualité d'habitat fortes, et le chevreuil, soumis pour sa part à de fortes pressions d'acquisition des ressources alimentaires.

L'étude de l'utilisation du temps et de l'espace par le mouflon du Caroux-Espinouse a été permise grâce au marquage de femelles à l'aide de colliers GPS équipés de deux capteurs de mouvements. Ces colliers ont enregistré les mouvements des animaux au cours de périodes de 5 min, de la mise en marche du collier jusqu'à l'épuisement de la batterie. Nous avons donc un suivi très fin (5 min), aussi bien le jour que la nuit et tous les jours de la semaine pendant environ un an. Le suivi sur 24 h est important puisque le mouflon, comme le mouton, présente également une activité nocturne (Leclerc & Lecrivain 1979, Langbein *et al.* 1997b, Langbein & Scheibe 2001) et dont l'importance varie selon les conditions environnementales rencontrées, comme nous avons pu le montrer. Cependant, à partir de données de mouvements enregistrées par les capteurs, nous souhaitons estimer si l'animal était actif ou inactif au cours de chaque période de 5 min. Une étape préalable de calibration des capteurs de mouvements était donc nécessaire, permettant également de tester la fiabilité de cette méthode de mesure de l'activité des mouflons. Pour cela, l'activité de femelles équipées de colliers GPS en milieu naturel a été observée. Le modèle développé à partir de ces observations montre que l'activité et l'inactivité sont respectivement prédites avec succès dans 85.4 % et 87.3 % des cas, à partir des données des capteurs. Ceci montre une relativement bonne fiabilité de cette méthode d'estimation de l'activité. Nous recommandons vivement de réaliser cette étape de calibration en observant des animaux en conditions naturelles.

Souhaitant travailler sur les données de localisation fournies par les mêmes colliers GPS afin d'étudier l'utilisation de l'habitat par les mouflons, nous avons également estimé

nécessaire de déterminer et de comprendre les limites de cette technologie. Bien que nécessitant un investissement de départ important, l'utilisation de colliers GPS permet d'obtenir un grand nombre de localisations de meilleure qualité que celles obtenues par VHF (Haller *et al.* 2001, Rumble *et al.* 2001). Cependant, deux sources de biais doivent être prises en compte : les erreurs de localisation et les échecs de localisation. En effet, il a été montré que les erreurs et les échecs de localisation n'apparaissent pas aléatoirement mais étaient favorisés par différents facteurs tels que la topographie, la végétation ou bien le comportement de l'animal (e.g., Bowman *et al.* 2000, e.g., D'Eon *et al.* 2002, Hansen & Riggs 2008). Ainsi, des localisations trop peu précises par rapport à la fragmentation du paysage (Visscher 2006) ou bien des échecs de localisation (Rettie & McLoughlin 1999, Frair *et al.* 2004) peuvent donner lieu à des conclusions biaisées sur la sélection de l'habitat par les animaux. Avec 17.6 ± 5.7 % d'échecs de localisation ayant une forte corrélation temporelle, nous voulions déterminer les facteurs favorisant ces échecs.

Généralement, des expérimentations spécifiques, utilisant des colliers fixes ou mobiles, sont mises en place pour estimer l'influence de facteurs sur la qualité des données GPS et développer des modèles pour corriger les biais causés par les échecs de localisation. Cependant, ces expérimentations sont souvent longues et coûteuses. De plus, les succès de localisation ainsi obtenus sont plus élevés que ceux de colliers posés sur des animaux en liberté, sans doute parce qu'ils ne prennent pas en compte le comportement de l'animal et la micro-sélection de l'habitat (Hebblewhite *et al.* 2007, Sager-Fradkin *et al.* 2007). De ce fait, les modèles développés ne corrigent que partiellement les biais liés aux échecs de localisation. Nous recommandons donc plutôt l'utilisation de méthodes alternatives d'estimation des facteurs influençant le succès de localisation des GPS, comme par exemple celle que nous avons utilisée dans notre étude en incluant uniquement les données des colliers équipant les mouflons en liberté (voir également Graves & Waller 2006). Nous avons ainsi pu montrer la baisse du succès de localisation engendrée par les milieux boisés, rocheux ou encaissés. Lorsque nous ne considérons que l'effet de la température et de l'activité de l'animal, nous montrons une diminution du succès de localisation lorsque les températures ambiantes sont fortes ; cette diminution étant d'autant plus importante que l'animal est inactif (Partie III - 5.5). La diminution observée lors de fortes chaleurs s'explique probablement par l'utilisation de ressources de protection telles que les forêts ou les zones rocheuses à l'ombre afin de limiter les coûts de thermorégulation (Auvray 1983, Santosa *et al.* 1990, Mysterud & Østbye

1999). La diminution plus importante du succès de localisation chez les mouflons inactifs s'explique sans doute par la plus forte utilisation des forêts de feuillus par rapport aux mouflons actifs qui eux, fréquentent davantage les milieux ouverts (Partie IV - 3).

Au cours de notre étude, les animaux ont subi des conditions climatiques assez exceptionnelles avec un été 2003 particulièrement chaud et sec et un été 2005 tout aussi sec. Parmi tous les facteurs testés au cours de ce mémoire, il ressort de nos analyses que ce sont les fortes températures estivales qui influencent le plus le rythme d'activité des animaux. Les mouflons répondent aux températures élevées en réduisant l'activité et en la reportant aux heures les plus fraîches, i.e., la nuit (e.g., Beier & McCullough 1990). En cas de températures élevées, les animaux sont ainsi limités dans le temps, et à la période nocturne, pour s'alimenter, ce qui peut avoir des répercussions sur leur masse corporelle (Garel *et al.* 2004).

Il faut également considérer que les conditions climatiques rencontrées (température, précipitation et ensoleillement) jouent un rôle important sur la phénologie des plantes, la biomasse et la qualité des végétaux (Langvatn *et al.* 1996, Pettorelli *et al.* 2005). Ainsi, durant les étés au Caroux-Espinouse, en plus des effets directs de la température ambiante et du manque d'eau sur les animaux, on observe aussi un effet indirect via les ressources alimentaires avec une végétation desséchée et une baisse de la croissance des végétaux (baisse de 30 % en 2003 par rapport à 2002 en Europe, Ciais *et al.* 2005). La diminution du temps passé en activité et des ressources alimentaires expliquent la baisse de masse corporelle des animaux adultes de 3.4 ± 0.8 [ETM] kg en 2003 par rapport aux trois années précédentes (Garel *et al.* 2004). La sécheresse estivale a également une forte influence sur la survie des agneaux. Ainsi, les taux de mortalité enregistrés en 2003 et en 2005 (26 et 19 %, respectivement, Garel *et al.* 2004, Garel 2006) étaient bien supérieurs à la mortalité annuelle observée précédemment dans cette population (inférieure à 10 %, Cransac *et al.* 1997a). Les conditions environnementales rencontrées au moment de la naissance et de la phase de croissance des jeunes ont donc un effet sur le recrutement, mais aussi à plus long terme sur leur probabilité de survie et de reproduction (effet cohorte, Albon *et al.* 1987, Gaillard *et al.* 1997, Loison & Langvatn 1998, Forchhammer *et al.* 2001, effet cohorte, Gaillard *et al.* 2003b). De plus, la baisse de masse corporelle observée chez les adultes peut avoir des conséquences sur la probabilité des femelles de se reproduire à l'automne (Festa-Bianchet 1998) ou peut diminuer la probabilité de survivre aux conditions hivernales rencontrées (Festa-Bianchet *et al.* 1997). Les conditions environnementales peuvent donc avoir des

conséquences à court et long terme sur la dynamique d'une population. Or, les modèles climatiques tendent à prédire des sécheresses de plus en plus marquées et fréquentes dans les zones méditerranéennes (Hadjisterkotis 2001, Schär *et al.* 2004, Paeth & Hense 2005). Face à un changement climatique global, seules des mesures palliatives pourraient être mises en place afin d'en limiter les conséquences sur les populations animales. Ainsi, les plans de chasse pourraient être modifiés afin de prendre en compte les influences du climat sur les paramètres démographiques de la population, et notamment l'augmentation de la mortalité juvénile. A l'heure actuelle, les fortes sécheresses ainsi que l'utilisation des ressources en eau pour l'agriculture sur l'île de Chypre ont nécessité la mise en place d'abreuvoirs pour les mouflons afin d'assurer leurs besoins en eau et de limiter leur utilisation des zones agricoles (Hadjisterkotis 2001).

Les résultats obtenus sur les succès de localisation des colliers suggèrent que les températures élevées influencent également la sélection de l'habitat. Lorsque les températures augmentent, le succès de localisation diminue. On peut donc penser que les animaux répondent aux fortes températures en sélectionnant des ressources de protection (i.e, des forêts ou à l'abri dans les zones rocheuses) où les colliers GPS se localisent moins bien. Ceci est en accord avec la diminution du rendement d'échantillonnage des animaux les jours chauds (Santosa *et al.* 1990, Garel *et al.* 2005b). De plus, le plus faible taux de succès de localisation des colliers lorsque les animaux sont inactifs les jours chauds suggère une utilisation importante des ressources de protection, alors qu'un animal en activité doit faire un compromis entre l'acquisition d'aliments et les ressources de protection (Mysterud & Østbye 1999). Les conditions climatiques rencontrées durant notre étude (surtout 2003) expliquent le faible succès de localisation des colliers GPS au cours de l'été, notamment durant les heures de jour, puisque les animaux sont inactifs et à couvert la majeure partie de la journée.

Nous avons également étudié l'influence de l'abondance et de la qualité des ressources alimentaires sur le budget temps et l'utilisation de l'espace par un autre ongulé présentant une histoire de vie très différente, le chevreuil. Nous avons montré que les chevreuils femelles ajustent la taille de leur domaine vital en fonction de la quantité de ressources disponibles par unité de surface. Ainsi, un animal dans un habitat de faible qualité (pauvre en ressources alimentaires par unité de surface) utilise une surface plus importante et inclut plus de parcelles qu'un animal dans un habitat riche (Tufto *et al.* 1996, Widmer *et al.* 2004, Saïd *et al.* 2005a). L'ajustement de la taille du domaine vital est tel que toutes les femelles suivies bénéficient

d'une biomasse similaire. La quantité et la qualité des ressources alimentaires influencent aussi le patron d'activité des ruminants puisqu'elles ont des répercussions sur la vitesse d'ingestion des animaux (e.g., Shipley & Spalinger 1992, e.g., McGilloyay *et al.* 1999) et donc sur le temps passé en alimentation, et la qualité de la nourriture a également un effet sur le temps de rumination (e.g., Abijaoude *et al.* 2000). La reprise de la végétation au printemps fournit aux animaux une alimentation de bonne qualité, rapidement digestible, réduisant ainsi la durée des phases de rumination et de digestion. L'animal est alors moins contraint par la phase de digestion et peut retourner s'alimenter plus rapidement (Moen 1973, Westoby 1974). C'est ce que nous observons au printemps chez nos mouflons femelles avec une augmentation du temps passé en activité et une diminution de la durée des phases d'inactivité lorsque la nourriture est la plus riche en matières azotées.

La quantité de ressources alimentaires disponibles *per capita* est également liée à la densité de la population. Afin de compenser la diminution de la quantité de ressources disponibles *per capita* consécutive à une augmentation de densité, on aurait pu s'attendre à ce que le chevreuil augmente la surface de son domaine vital (Harestad & Bunnell 1979) mais nous avons observé l'inverse. Il semble que la diminution observée soit due à une augmentation des interactions sociales (Kjellander *et al.* 2004). Il faut également noter que ces modifications de la taille du domaine vital peuvent être en partie le résultat de modifications de la qualité des habitats au cours des années. En réponse à cette diminution des ressources, les animaux peuvent aussi modifier leur budget-temps en augmentant le temps passé en recherche et en ingestion d'aliments. C'est ce qui a été observé avec les mouflons de l'archipel des Kerguelen dont la population subit tous les 2-5 ans de fortes mortalités hivernales (> 50 %, Boussès *et al.* 1994). Des observations du rythme d'activité des animaux réalisées avant et après une diminution de l'effectif de la population de 43 %, ont montré que le temps passé à s'alimenter a baissé en même temps que la densité des animaux (Moncorps *et al.* 1997).

En plus de ces facteurs environnementaux, d'autres facteurs, propres à l'animal et à son cycle de reproduction ont une forte influence sur son utilisation du temps et des ressources. Parmi ces facteurs, la masse corporelle d'un individu est sans doute le plus important. En effet, elle a des conséquences sur son écologie, sa morphologie et sa physiologie (Lindstedt & Calder 1981). Il a notamment été montré que le métabolisme basal (B) des mammifères herbivores est allométriquement relié à la masse corporelle des individus

(M) selon la relation : $B = 70.M^{3/4}$ (Kleiber 1975). Les besoins métaboliques des gros animaux sont donc plus élevés que ceux des petits animaux en valeur absolue, mais plus faibles en valeur relative (i. e., pour une masse donnée). Donc, en supposant que la quantité de ressources alimentaires présentes dans un domaine vital est proportionnelle à sa surface, alors la surface occupée devrait croître allométriquement avec la masse corporelle des individus (e.g., McNab 1963, Harestad & Bunnell 1979, Lindstedt *et al.* 1986, Mysterud *et al.* 2001). Contrairement à ces études à l'échelle inter-spécifique, nous avons regardé l'influence de la masse corporelle à l'échelle intra-spécifique dans notre étude sur le chevreuil (Partie IV - 2). Nous n'avons pas observé de différences de taille de domaines vitaux en fonction de la masse des chevrettes sans doute parce que les écarts de poids entre femelles sont trop faibles pour avoir une relation allométrique.

Par contre, la réponse des individus face aux variations des contraintes énergétiques est bien marquée chez nos chevreuils femelles avec une augmentation de la taille du domaine vital en fonction de la taille de la portée et de la saison (plus grand en hiver). Différentes études ont également mis en évidence une influence de l'élevage de jeunes sur le temps passé en activité (Neuhaus & Ruckstuhl 2002, Hamel & Côté 2008) ou bien encore sur la vitesse de rumination (Blanchard 2005). Dans notre étude sur l'activité des mouflons femelles, nous avons mis en évidence une augmentation du temps passé en activité et du nombre de séquences d'activité au cours du printemps, i.e. la période de fin de gestation et de début de lactation. Le statut reproducteur des femelles étudiées est inconnu mais le taux de reproduction élevé dans cette population (> 0.90 , Garel *et al.* 2005a) nous permet de penser que la plupart de nos femelles étaient suitées. Il n'est cependant pas possible de déterminer l'influence relative de la reprise de la végétation et des coûts liés à la reproduction, sur les modifications du patron d'activité.

Enfin, nous avons également montré au cours de ce travail que les habitats utilisés diffèrent selon l'activité des femelles mouflons. On a ainsi observé une tendance globale sur l'année des femelles à utiliser plutôt les zones à fortes altitudes et les milieux ouverts (i.e., le plateau du Caroux) lorsqu'elles étaient actives alors qu'elles fréquentaient préférentiellement les forêts de feuillus sur les pentes du plateau. Les contraintes variant au cours de l'année, les habitats utilisés diffèrent selon les saisons considérées. L'utilisation de l'habitat n'est donc pas centrée uniquement sur l'acquisition de ressources alimentaires mais plus sur un compromis entre la sélection de ressources alimentaires lorsque l'animal est actif et la

sélection de ressources de protection pour les périodes d'inactivité. Or le temps passé en alimentation et en inactivité diffère généralement chez les animaux. Ainsi, si nous considérons le cas de nos mouflons qui passent plus de temps inactifs qu'actifs, l'utilisation des habitats utilisés pour s'alimenter sera sous-estimée par rapport aux habitats utilisés pour le repos/rumination, bien qu'ils soient aussi importants l'un que l'autre pour l'animal (Palomares & Delibes 1992). De plus, les méthodes d'étude de sélection d'habitats sont basées sur la mesure de leur utilisation par rapport à leur disponibilité (e.g., Johnson 1980, Aebischer *et al.* 1993, Manly *et al.* 2002). Dans notre cas, on peut résumer la situation en disant que les animaux utilisent un type d'habitat pour s'alimenter et un autre pour ruminer et se reposer. Si l'on applique les méthodes classiques d'analyse de sélection d'habitat aux données, alors les résultats obtenus dépendront de la disponibilité relative de chacun des deux habitats : si, par exemple, l'habitat utilisé pour s'alimenter est moins disponible que celui utilisé pour les périodes d'inactivité, alors on dira qu'il est sélectionné. Par contre, s'il occupe une surface plus importante, on trouvera qu'il n'est pas sélectionné (Mysterud & Ims 1998). Nous recommandons donc de prendre en compte les éventuels compromis que doit faire un animal lorsqu'il utilise les ressources disponibles dans les études de sélection de l'habitat.

Ce travail a permis d'améliorer nos connaissances sur les variations spatio-temporelles de l'activité et de l'utilisation des ressources par les herbivores en prenant le mouflon et le chevreuil comme modèles biologiques. Mais comme dans tout travail de recherche, à une question répondue succèdent dix nouvelles questions. Nous allons maintenant voir quelques pistes envisageables afin de compléter ce travail. La majorité de mon travail ayant porté sur le mouflon du Caroux-Espinouse, les perspectives de recherche concerneront plutôt cette espèce.

Perspectives

Les résultats obtenus au cours de ce travail nous encouragent à poursuivre dans cette voie afin d'approfondir encore nos connaissances dans les domaines de l'utilisation des ressources et du rythme d'activité.

D'après ce que nous avons pu voir dans notre étude sur l'activité des femelles de mouflon (Partie II-3), la variabilité entre les femelles peut représenter une part importante de la variation du nombre de leurs séquences d'activité (17.4 et 22.0 %, respectivement). Il est donc nécessaire d'augmenter la taille de notre échantillon afin de confirmer nos résultats. Pour cela 12 nouvelles femelles ont été équipées de colliers GPS en 2006. En effet, le suivi longitudinal à long terme d'animaux est le meilleur moyen de mesurer l'influence de modifications progressives (e.g., la fermeture progressive du milieu dans notre cas, Garel *et al.* 2007) ou au contraire, plus brutales, comme un phénomène climatique extrême (Gaillard *et al.* 2003c, Widmer *et al.* 2004).

Grâce à l'étude réalisée sur les sources d'échecs de localisation des colliers GPS (Partie III-5.5), nous avons développé un modèle permettant de prédire le succès de localisation en fonction, notamment, des habitats utilisés. Ce modèle pourra être utilisé afin de corriger les biais induits par les échecs de localisation dans nos jeux de données de localisation GPS. Pour cela, nous pourrions améliorer le processus d'interpolation des localisations manquantes mis en place pour cette étude : plutôt que de placer la localisation manquante au milieu du segment reliant les deux localisations réussies l'entourant, la probabilité de succès de localisation sera utilisée afin de prédire l'habitat dans lequel l'animal avait la plus forte probabilité de se trouver lorsque son collier n'est pas parvenu à se localiser parmi les habitats se trouvant dans un secteur (à définir) encadrant les deux localisations précédant et suivant l'échec de localisation (voir Frair *et al.* 2004).

Suite à la déprise agricole et à la politique de reboisement au cours du siècle dernier, la population de mouflons du Caroux-Espinouse est confrontée à une rapide fermeture du milieu. La fermeture du milieu contribue à la diminution de la masse corporelle des individus (Garel *et al.* 2007). Il est donc important de contrer ces effets liés à la fermeture du milieu par des aménagements. Une expérimentation a été réalisée sur le plateau du Caroux afin de tester deux méthodes de réouverture du milieu : le gyrobroyage (broyage mécanique de la végétation) et le brûlage dirigé. Cette expérimentation a débuté

en 2002 avec la réalisation d'un doublon de trois parcelles (gyrobroyée, témoin, brûlée, surface totale = 17.3 ha) et un suivi de l'évolution de la végétation par la méthode des lignes d'échantillonnage fixes (méthode des « points transects », Daget & Poissonet 1969) et de la fréquentation des parcelles par les mouflons par *scan sampling* (Altman 1974). Les trois années de suivi ont montré que les mouflons répondaient positivement aux modifications du milieu avec une utilisation plus importante des parcelles brûlées et gyrobroyées que des parcelles témoins (Babski *et al.* 2005, Tronchot 2007). Cependant, avant de prendre des mesures d'aménagement à grande échelle, il est important de bien connaître et comprendre les relations entre l'animal et son milieu afin de savoir quels types de milieu doivent être modifiés, ou favorisés, et à quelle échelle. Pour cela, des études pourront déterminer les habitats sélectionnés au sein du domaine vital (sélection de troisième ordre *sensu* Johnson 1980) en fonction de leur disponibilité (en prenant en compte l'activité de l'animal), mais également l'influence de la structure du paysage.

Le mouflon présente une ségrégation sexuelle tout au long de l'année, excepté durant le rut (Le Pendu *et al.* 1995, Cransac *et al.* 1998) qui pourrait être expliquée par une utilisation différente des habitats entre les mâles et les femelles (Main *et al.* 1996, Ruckstuhl & Neuhaus 2000). Des études précédentes sur la population de mouflons du Caroux-Espinouse ont montré que les mâles et les femelles n'utilisent pas les mêmes habitats, mais seulement au printemps et en automne (Cransac & Hewison 1997, Cransac & Maublanc 1997, Cransac *et al.* 1998), alors que la ségrégation a également lieu le reste de l'année. Ces résultats étant basés sur des observations, il existe des biais puisque les animaux sont moins facilement repérables lorsqu'ils sont inactifs et/ou dans des milieux fermés, et que les échantillonnages ne se font que durant la journée. Il serait donc intéressant de confirmer ou non ces résultats à l'aide de données de localisation GPS. Des mouflons mâles ont donc été équipés de colliers GPS depuis 2006 (N = 19) sur le plateau du Caroux et le plo des Brus.

Parmi les autres hypothèses pour expliquer la ségrégation sexuelle, l'une d'elles est basée sur des différences dans le rythme d'activité entre les sexes (Conradt 1998, Ruckstuhl 1998, Ruckstuhl & Neuhaus 2000, 2002, Bonenfant *et al.* 2004). Le temps passé en activité par les animaux est lié à leur masse corporelle ; les animaux de grande taille étant moins actifs que ceux de petite taille (Mysterud 1998, Pelletier & Festa-Bianchet 2004). Si les mâles et les femelles présentent des rythmes d'activité différents,

les individus au sein de groupes mixtes ont alors une faible synchronie de leurs activités engendrant une instabilité des groupes (Ruckstuhl & Kokko 2002). Les données fournies par les colliers GPS permettent de suivre et d'étudier avec précision le rythme d'activité des mouflons en liberté sur des périodes d'environ un an comme nous avons pu le voir au cours de ce travail. Il serait donc intéressant de comparer le rythme d'activité des animaux mâles et femelles et ainsi tester si des différences de budget-temps peuvent être mises en cause dans la ségrégation sexuelle chez le mouflon.

Afin de pouvoir étendre nos connaissances sur le rythme d'activité et l'utilisation de l'espace par les mouflons, des études similaires devraient être réalisées dans d'autres populations avec notamment des habitats et des conditions climatiques contrastées. Les populations de mouflon de Corse (Asco et Cinto) rencontrent de conditions estivales similaires à celles du Caroux-Espinouse mais vivent dans des habitats très différents (ouverts à Asco et beaucoup plus forestiers à Bavella). La population de mouflons dans le PNR des Bauges serait également intéressante à étudier. Contrairement à la population du Caroux-Espinouse, les animaux dans les Bauges ont accès à une nourriture abondante et de qualité durant tout l'été mais rencontrent des conditions climatiques plus rudes en hiver. De plus, les mouflons de ce massif doivent partager les ressources et les habitats avec d'autres espèces d'ongulés, sauvages et domestiques (Darmon 2003).

Références bibliographiques

- Abijaoude, J. A., P. Morand-Fehr, J. Tessier, P. Schmidely & D. Sauvant. 2000. Diet effect on the daily feeding behaviour, frequency and characteristics of meals in dairy goats. *Livestock Production Science* **64**:29-37.
- Adrados, C., I. Girard, J.-P. Gendner & G. Janeau. 2002. GPS location accuracy improvement due to Selective Availability removal. *Comptes Rendus de Biologies* **325**:1-6.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson & R. E. Kenward. 1993. Compositional Analysis of Habitat Use from Animal Radio-Tracking Data. *Ecology* **74**:1313-1325.
- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock & F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology* **56**:69-81.
- Alderman, J. A., P. R. Krausman & B. D. Leopold. 1989. Diel activity of female desert bighorn sheep in western arizona. *Journal of Wildlife Management* **53**:264-271.
- Altman, J. 1974. Observational study of behaviours: sampling methods. *Behaviour* **491**:227-267.
- Andersen, R., J.-M. Gaillard, J. D. C. Linnell & P. Duncan. 2000a. Factors affecting maternal care in a income breeder, the european roe deer. *J. Anim. Ecol.* **69**:672-682.
- Andersen, R., J. M. Gaillard, J. D. C. Linnell & P. Duncan. 2000b. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology* **69**:672-682.
- Anderson, D. P., J. D. Forester, M. G. Turner, J. L. Frair, E. H. Merrill, D. Fortin, J. S. Mao & M. S. Boyce. 2005a. Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape ecology* **20**:257-271.
- Anderson, D. P., M. G. Turner, J. D. Forester, J. Zhu, M. S. Boyce, H. Beyer & L. Stowell. 2005b. Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management* **69**:298-310.
- Apps, C. D., B. N. McLellan, T. A. Kinley & J. P. Flaa. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *Journal of Wildlife Management* **65**:65-77.
- Arbour, B. & R. Santerre. 1996. Effets des multitrajets sur les mesures de phase et le positionnement GPS. *Geomatica* **50**:159-172.
- Aschoff, J. 1960. Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **25**:11-28.
- Aschoff, J. 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology* **47**:657-662.
- Auvray, F. 1983. Recherches sur l'éco-éthologie du Mouflon (*Ovis ammon musimon*, Schreber, 1782) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en vue de définir

de nouveaux sites d'accueil. Thèse de Doctorat. Université des sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.

- Babski, S. P., M. Garel, D. Maillard, J.-M. Cugnasse & G. Dalery. 2005. Impacts du brûlage dirigé et du débroussaillage mécanique sur la fréquentation d'une lande à bruyère et callune par le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault, France). Rapport scientifique 2004 Etude et Recherche Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
- Bailey, J. A., J. E. Gross, E. A. Laca, L. R. Rittenhouse, M. B. Coughenour, D. M. Swift & P. L. Sims. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *J. Range Manage.* **49**:386-400.
- Bates, D. & D. Sarkar. 2007. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and syntax. R package version 0.99875-0.
- Baudière, A. 1962. Le Parc National du Caroux. Essai de synthèse climatique. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie* **33**:169-186.
- Baudière, A. 1970. Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (Les Monts de l'Espinouse). Thèse de Doctorat. Université de Montpellier, France.
- Beier, P. & D. R. McCullough. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*:5-51.
- Bell, R. H. V. 1971. Grazing ecosystem in Serengeti. *Scientific American* **225**:86-&.
- Belovsky, G. E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* **14**:105-134.
- Belovsky, G. E. 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia* **48**:22-30.
- Belovsky, G. E. & J. B. Slade. 1986. Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia* **70**:53-62.
- Benhamou, S. 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Anim. Behav.* **47**:1423-1433.
- Benhamou, S. 1998. Le domaine vital des mammifères terrestres. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* **53**:309-335.
- Berger, A., K. M. Scheibe, A. Brelurut, E. Schober & W. Streich. 2002. Seasonal variation of diurnal and ultradian rhythms in red deer. *Biological Rhythm Research* **33**:237-253.
- Bertrand, M. R., A. J. DeNicola, S. R. Beissinger & R. K. Swihart. 1996. Effects of parturition on home ranges and social affiliations of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* **60**:899-909.

- Beyer, D. E. & J. B. Haufler. 1994. Diurnal versus 24-hour sampling of habitat use. *Journal of Wildlife Management* **58**:178-180.
- Blanchard, P. 2005. On lactation and rumination in bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Zoology* **265**:107-112.
- Bon, R., J.-M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, T. Houard & P. Rigaud. 1991. Le mouflon de Corse. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie* **6 (Suppl.)**:67-110.
- Bon, R., M. Dardaillon & I. Estevez. 1993. Mating and lambing periods as related to age of female mouflon. *Journal of Mammalogy* **74**:752-757.
- Bon, R., G. Gonzales, S. Im & J. Badia. 1990. Seasonal grouping in female mouflons in relation to food availability. *Ethology* **86**:224-236.
- Bon, R., J. Joachim & M.-L. Maublanc. 1995. Do lambs affect feeding habitat use by lactating female mouflons in spring in areas free of predators? *Journal of Zoology, London* **235**:43-51.
- Bonenfant, C., L. E. Loe, A. Mysterud, R. Langvatn, N. C. Stenseth, J.-M. Gaillard & F. Klein. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**:883-892.
- Börger, L., N. Franconi, G. De Michele, A. Gantz, F. Meschi, A. Manica, S. Lovari & T. Coulson. 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* **75**:1493-1405.
- Bousquet, V. 1999. Analyse historique de l'évolution de la végétation sur le massif du Caroux-Espinouse. Rapport Life "Gestion conservatoire des pelouses et landes en région méditerranéenne".
- Boussès, P. & D. Réale. 1998. Biology of twinning and origin of an unusually high twinning rate in an insular mouflon population. *Zeitschrift für Saugetierkunde* **63**:147-153.
- Boussès, P., D. Réale & J. L. Chapuis. 1994. Mortalité hivernale massive dans la population de mouflons de Corse (*Ovis musimon*) de l'archipel subantarctique de Kerguelen. *Mammalia* **58**:211-223.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates - patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* **68**:203-220.
- Bovet, P. & S. Benhamou. 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk. *Journal of Theoretical Biology* **131**:419-433.
- Bowers, M. A., D. N. Welch & T. G. Carr. 1990. Home Range Size Adjustments by the Eastern Chipmunk, *Tamias striatus*, in Response to Natural and Manipulated Water Availability. *Canadian Journal of Zoology* **68**:2016-2020.

- Bowman, J. L., C. O. Kochanny, S. Demarais & B. D. Leopold. 2000. Evaluation of a GPS collar for White-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* **28**:141-145.
- Briedermann, L. 1992. Ergebnisse von Untersuchungen zur Reproduktion des Mufflons (*Ovis ammon musimon*). *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft* **38**:16-25.
- Brown, J. H. & B. A. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages - Effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North-American avifauna. *American Naturalist* **130**:1-17.
- Brown, W. B., J. M. Forbes, E. D. Goodall & R. N. B. Kay. 1979. Effects of photoperiod on food intake, sexual condition and hormone concentrations in stags and rams. *Journal of Physiology, London* **296**:P58-P59.
- Bubenik, A. B. 1960. Le rythme nyctéméral et le régime journalier des ongulés sauvages - Problèmes théoriques - Rythme d'activité du chevreuil. *Mammalia* **24**:1-59.
- Burgos, M. S., M. Senn, F. Sutter, M. Kreuzer & W. Langhans. 2001. Effect of water restriction on feeding and metabolism in dairy cows. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* **280**:R418-R427.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* **28**:111-119.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Second edition. Springer, New York.
- Burns, J. C., K. R. Pond, D. S. Fisher & J. M. Luginbuhl. 1997. Changes in forage quality, ingestive mastication, and digesta kinetics resulting from switchgrass maturity. *Journal of Animal Science* **75**:1368-1379.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**:346-352.
- Cain, J. W., P. R. Krausman, B. D. Jansen & J. R. Morgart. 2005. Influence of topography and GPS fix interval on GPS collar performance. *Wildlife Society Bulletin* **33**:926-934.
- Cain, J. W., P. R. Krausman, S. S. Rosenstock & J. C. Turner. 2006. Mechanisms of thermoregulation and water balance in desert ungulates. *Wildlife Society Bulletin* **34**:570-581.
- Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling* **197**:516-519.
- Cargnelutti, B., A. Coulon, A. J. M. Hewison, M. Goulard, J.-M. Angibault & N. Morellet. 2007. Testing global positioning system performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *Journal of Wildlife Management* **71**:1380-1387.

- Cederlund, G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Viltrevy* **11**:315-347.
- Cederlund, G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Holarctic Ecology* **12**:39-45.
- Cederlund, G. & H. Sand. 1994. Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy* **75**:1005-1012.
- Cezilly, F. & S. Benhamou. 1996. Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* **51**:43-86.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**:129-136.
- Chauvière, M. 1978. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) : étude de la population implantée dans le massif de Chaudun (Hautes-Alpes). Mémoire ENITEF, Ecole National des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts.
- Chessel, D., A.-B. Dufour & J. Thioulouse. 2004. The ade4 package-I- One-table methods. *R News* **4**:5-10.
- Ciais, P., M. Reichstein, N. Viovy, A. Granier, J. Ogee, V. Allard, M. Aubinet, N. Buchmann, C. Bernhofer, A. Carrara, F. Chevallier, N. De Noblet, A. D. Friend, P. Friedlingstein, T. Grunwald, B. Heinesch, P. Keronen, A. Knohl, G. Krinner, D. Loustau, G. Manca, G. Matteucci, F. Miglietta, J. M. Ourcival, D. Papale, K. Pilegaard, S. Rambal, G. Seufert, J. F. Soussana, M. J. Sanz, E. D. Schulze, T. Vesala & R. Valentini. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* **437**:529-533.
- Ciucci, P., L. Boitani & S. Ricci. 1998. Social patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) in the northern Apennines (Italy). *Mammalia* **62**:442-446.
- Ciuti, S., P. Bonghi, S. Vassale & M. Apollonio. 2006. Influence of fawning on the spatial behaviour and habitat selection of females fallow deer (*Dama dama*) during late pregnancy and early lactation. *Journal of Zoology, London* **268**:97-107.
- Clutton-Brock, T., F. Guinness & S. D. Albon. 1982. Red deer. Behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh University Press.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton.
- Conradt, L. 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**:1359-1363.
- Coulombe, M.-L. 2006. Effets de la densité de population sur le comportement d'approvisionnement et le budget d'activité du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) à l'île d'Anticosti. Mémoire de Master. Université Laval, Québec.

- Craighead, J. J., F. C. Craighead, R. L. Ruff & B. W. O'Gara. 1973. Home ranges and activity patterns on nonmigratory elk of the Madison Drainage Herd as determined by biotelemetry. *Wildlife Monographs* **33**:1-50.
- Cransac, N. 1997. Déterminismes de la ségrégation entre les sexes chez le mouflon (*Ovis gmelini*) : rôle des caractéristiques de l'habitat. Thèse de Doctorat. University Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Cransac, N., J.-F. Gerard, M.-L. Maublanc & D. Pépin. 1998. An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology, London* **244**:371-378.
- Cransac, N. & A. J. M. Hewison. 1997. Seasonal use and selection of habitat by mouflon (*Ovis gmelini*): comparison of the sexes. *Behavioural Processes* **41**:57-67.
- Cransac, N., A. J. M. Hewison, J.-M. Gaillard, J.-M. Cugnasse & M. L. Maublanc. 1997a. Patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) survival under moderate environmental conditions: effects of sex, age, and epizootics. *Canadian Journal of Zoology* **75**:1867-1875.
- Cransac, N. & M.-L. Maublanc. 1997. Facteurs influençant les comportements spatiaux et l'activité dans les populations de mouflon Méditerranéen *Ovis gmelini* dans le massif du Caroux-Espinouse : comparaison entre les sexes. Pages 118-130 E. Hadjisterkotis, editor. Proceedings of the second international symposium on Mediterranean mouflon : The mediterranean mouflon : management, genetics and conservation, Nicosia, Cyprus.
- Cransac, N., G. Valet, J.-M. Cugnasse & J. Rech. 1997b. Seasonal diet of mouflon (*Ovis gmelini*): comparaison of population sub-units and sex-age classes. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* **52**:21-36.
- Cugnasse, J.-M. 1982. Evolution démographique des mouflons dans le massif du Caroux. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **59**:24-27.
- Cugnasse, J.-M. 1988. Les cornes, une cause de mortalité chez le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*). *Bull. Mens. Off. Nat. Chass.* **128**:27-29.
- Cugnasse, J.-M. 1992. Mortalité hors plan de chasse chez le mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon*) des monts du Caroux et de l'Espinouse (Hérault). *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **166**:35-38.
- Cugnasse, J.-M. 1993. Problème posé par la flexibilité du comportement social du mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) pour le dénombrement par "approche et affût combinés". *Gibier Faune Sauvage* **10**:77-80.
- Cugnasse, J.-M. 1994. Révision taxonomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia* **58**:507-512.
- Cugnasse, J.-M. 1997. Le mouflon en France - Résultats de l'enquête patrimoniale nationale. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **218**:36-41.

- Cugnasse, J.-M. & M. Garel. 2006. Capture de jeunes ongulés à l'aide d'un rapace: un test de faisabilité chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). *Mammalia* **70**:313-314.
- Cugnasse, J.-M. & H. Houssin. 1993. Acclimatation du mouflon en France: la contribution des réserves de l'Office National de la Chasse. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **183**:26-37.
- Cugnasse, J.-M., K. Martinetto & G. Dalery. 2001a. Le régime alimentaire des mouflons et ses conséquences sur la conservation des habitats ouverts. Etude bibliographique. Rapport d'étude LIFE. Technical report, CEE, Montpellier, France.
- Cugnasse, J.-M., B. Milhau & G. Dalery. 2001b. Techniques of capture and marking for mouflon. Pages 47-56 A. Nahlik & W. Uloth, editors. *Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon*, Sopron, Hungary, October 27-29, 2000.
- D'Eon, R. G. 2003. Effects of a stationary GPS fix-rate bias on habitat-selection analysis. *Journal of Wildlife Management* **67**:858-863.
- D'Eon, R. G. & D. Delparte. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* **42**:383-388.
- D'Eon, R. G., R. Serrouya, G. Smith & C. O. Kochanny. 2002. GPS radiotelemetry error and bias in mountainous terrain. *Wildlife Society Bulletin* **30**:430-439.
- Daan, S. & J. Aschoff. 1975. Circadian-rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals - Their variations with season and latitude. *Oecologia* **18**:269-316.
- Daget, P. & J. Poissonet. 1969. Analyse phyto-écologique des prairies : applications agronomiques. Document n° 48. CNRS/CEPE.
- Dajoz, R. 1982. *Précis d'écologie*. Gauthier-Villars, Paris.
- Danilkin, A. & A. J. M. Hewison. 1996. *Behavioural ecology of siberian and european roe deer*. Chapman & Hall.
- Darmon, G. 2003. Déterminants intra et interspécifiques de la sélection de l'habitat par les chamois et les mouflons du massif des Bauges. Rapport Technique Université Claude Bernard Lyon 1.
- De Beaufort, F. 1970. Les mouflons des Bauges. Etude de la population. *Bulletin spécial du conseil supérieur de la chasse* **14**:37-59.
- DeCesare, N. J., J. R. Squires & J. A. Kolbe. 2005. Effect of forest canopy on GPS-based movement data. *Wildlife Society Bulletin* **33**:935-941.
- Demment, M. W. & P. J. Van Soest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist* **125**:641-672.

- Di Orio, A. P., R. Callas & R. J. Schaefer. 2003. Performance of two GPS telemetry collars under different habitat conditions. *Wildlife Society Bulletin* **31**:372-379.
- Dolédec, S. & D. Chessel. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* **31**:277-294.
- Dray, S., D. Chessel & J. Thioulouse. 2003. Co-inertia analysis and the linking of the ecological data tables. *Ecology* **84**:3078-3089.
- Dubois, M. 1989. Dynamique de l'occupation de l'espace du mouflon (*Ovis ammon musimon s.*) dans le massif du Caroux-Espinouse. IRGM (INRA Toulouse), Rapport de DEA, Toulouse.
- Dubois, M., J.-F. Gérard & M.-L. Maublanc. 1992. Seasonal movements of female Corsican mouflon (*Ovis ammon*) in a Mediterranean mountain range, southern France. *Behavioural Processes* **26**:155-165.
- Dubois, M., P. Y. Quenette, E. Bideau & M. P. Magnac. 1993. Seasonal range use by European mouflon rams in medium altitude mountains. *Acta Theriologica* **38**:185-198.
- Duncan, P., H. Tixier, R. R. Hofman & M. Lechner-Doll. 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. *dans* R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, editors. *The european roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo.
- Dussault, C., R. Courtois, J.-P. Ouellet & J. Huot. 1999. Evaluation of GPS telemetry collar performance for habitat studies in the boreal forest. *Wildlife Society Bulletin* **27**:965-972.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet & J. Huot. 2001. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. *Wildlife Society Bulletin* **29**:171-179.
- Dussault, C., J.-P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton & H. Jolicoeur. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**:619-628.
- Easterling, D. R., B. Horton, P. D. Jones, T. C. Peterson, T. R. Karl, D. E. Parker, M. J. Salinger, V. Razuvayev, N. Plummer, P. Jamason & C. K. Folland. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* **277**:364-367.
- Edenius, L. 1997. Field test of a GPS location system for moose *Alces alces* under Scandinavian boreal conditions. *Wildlife Biology* **3**:39-43.
- Elkie, P. C., R. S. Rempel & A. P. Carr. 1999. Patch Analyst User's Manual: A tool for quantifying landscape structure, Thunder Bay, Ont. TM-002.
- Espmark, Y. 1969. Mother-young relations and development of behaviour in roe deer. *Viltrevy* **6**:461-540.

- Faliu, L., J.-M. Cugnasse, F. Auvray, D. Orliac & J. Rech. 1990. Le régime alimentaire du mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*) dans le massif du Caroux-Espinouse d'après l'analyse du contenu de 125 panses. *Revue de Médecine Vétérinaire* **141**:545-556.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* **75**:580-586.
- Festa-Bianchet, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters* **1**:91-94.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, C. H. Bérubé, C. Portier & W. D. Wishart. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* **75**:1372-1379.
- Fisher, D. O., S. P. Blomberg & S. D. Hoyle. 2001. Mechanisms of drought-induced population decline in an endangered wallaby. *Biological Conservation* **102**:107-115.
- Focardi, S., P. Aragno, P. Montanaro & F. Riga. 2006. Inter-specific competition from fallow deer *Dama dama* reduces habitat quality for the Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus*. *Ecography* **29**:407-417.
- Foley, W. J., A. McIlwee, I. Lawler, L. Aragones, A. P. Woolnough & N. Berding. 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy a tool for rapid, cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia* **116**:293-305.
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindström & S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* **70**:721-729.
- Forman, R. T. T. 1995. *Land Mosaics : The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forsyth, D. M. & R. P. Duncan. 2001. Propagule size and the relative success of exotic ungulate and bird introductions to New Zealand. *American Naturalist* **157**:583-595.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne & J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park *Ecology* **86**:1320-1330.
- Frair, J., S. E. Nielsen, E. H. Merrill, S. R. Lele, M. S. Boyce, R. H. M. Munro, G. B. Stenhouse & H. L. Beyer. 2004. Removing GPS collar bias in habitat selection studies. *Journal of Applied Ecology* **41**:201-212.
- Freeland, W. J. & D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* **108**:269-289.

- Fretwell, S. D. & H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* **19**:16-36.
- Gaillard, J.-M., R. Andersen, D. Delorme & J. D. C. Linnell. 1998. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology* **79**:2878-2889.
- Gaillard, J.-M., J.-M. Boutin, D. Delorme, G. Van Laere, P. Duncan & J.-D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* **112**:502-513.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme, J. M. Boutin, G. V. Laere, B. Boisaubert & R. Pradel. 1993a. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* **62**:778-791.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme & J.-M. Jullien. 1993b. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* **94**:57-61.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme, J. M. Jullien & D. Tatin. 1993c. Timing and synchrony of births in roe deer. *Journal of Mammalogy* **74**:738-744.
- Gaillard, J.-M., P. Duncan, D. Delorme, G. van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard & G. Renaud. 2003a. Effects of hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. *Journal of Wildlife Management* **67**:767-773.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison & C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:367-393.
- Gaillard, J.-M., A. Loison, C. Toïgo, D. Delorme & G. Van Laere. 2003b. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* **10**:312-320.
- Gaillard, J.-M., A. J. Sempere, J.-M. Boutin, G. V. Laere & B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology* **70**:1541-1545.
- Gaillard, J. M., P. Duncan, D. Delorme, G. van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard & G. Renaud. 2003c. Effects of hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. *Journal of Wildlife Management* **67**:767-773.
- Garel, M. 2006. Conséquences de la chasse et des contraintes environnementales sur la démographie des populations d'ongulés. L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) en France et de l'élan (*Alces alces*) en Norvège. Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard – Lyon I, Lyon, France.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, J.-M. Gaillard, A. Loison, P. Gilbert, P. Douvre & D. Dubray. 2005a. Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.): a comparative analysis. *Journal of Zoology, London* **266**:65-71.

- Garel, M., J.-M. Cugnasse, A. Loison, J.-M. Gaillard, C. Vuiton & D. Maillard. 2005b. Monitoring the abundance of mouflon in south France. *European Journal of Wildlife Research* **51**:69-76.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse & D. Maillard. 2005c. Reliability of mouflon aging using morphological characteristics from observations in the field. *Wildlife Biology* **11**:229-235.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, D. Maillard, J.-M. Gaillard, A. J. M. Hewison & D. Dubray. 2007. Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications* **17**:1607-1618.
- Garel, M., A. Loison, J.-M. Gaillard, J.-M. Cugnasse & D. Maillard. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271 (Suppl.)**:S471-S473.
- Garmin International Inc. 2000. GPS guide for beginners, Olathe, Kansas, USA.
- Geist, V. 1971. Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. University of Chicago press, Chicago, Illinois.
- Gelman, A. & J. Hill. 2007. Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. Cambridge University Press, UK.
- Georgii, B. 1981. Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia* **49**:127-136.
- Gill, F. B. & L. L. Wolf. 1975. Economics of Feeding Territoriality in Golden-Winged Sunbird. *Ecology* **56**:333-345.
- Gonzalez, G. 1984. Eco-éthologie du Mouflon et de l'Isard dans le massif du Carlit (Pyrénées Orientales). Thèse de Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Gonzalez, G., R. Bon, I. Estevez & J. M. Recarte. 2001. Behaviour of ewes (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) during the rut. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie* **56**:221-230.
- Graves, T. A. & T. G. Radandt. 2004. GPS collar fix success in the Purcell Mountins. Appendix 1. *dans* W. F. Kasworm, H. Carriles & T. G. Radandt, editors. Cabinet-Yaak grizzly bear recovery area 2003 research and monitoring progress report. U.S. Fish and Wildlife Service, Missoula, Montana, USA.
- Graves, T. A. & J. S. Waller. 2006. Understanding the causes of missed global positioning system telemetry fixes *Journal of Wildlife Management* **70**:844-851.
- Green, R. A. & G. D. Bear. 1990. Seasonal cycles and daily activity patterns of rocky mountain elk. *Journal of Wildlife Management* **54**:272-279.
- Grignolio, S., I. Rossi, E. Bertolotto, B. Bassano & M. Apollonio. 2007. Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine ibex *Journal of Wildlife Management* **71**:713-719.

- Gross, J. E., L. A. Shipley, N. T. Hobbs, D. E. Spalinger & B. A. Wunder. 1993. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of mechanistic model. *Ecology* **74**:778-791.
- Hadjisterkotis, E. 2001. The Cyprus mouflon, a threatened species in a biodiversity "hotspot" area. A. Nahlik & W. Uloth, editors. Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon, Sopron, Hungary.
- Hall, L. S., P. R. Krausman & M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**:173-182.
- Haller, R., F. Filli, S. Imfeld, A. M. Sibbald & I. J. Gordon. 2001. Evaluation of GPS-technology for tracking mountain ungulates: VHF-transmitters or GPS-collars? Pages 61-66 An international conference held at the Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen, 12-13 March 2001.
- Hamel, S. & S. D. Côté. 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour* **75**:217-227.
- Hamouz, P., K. Novakova, J. Soukup & L. Tyser. 2006. Evaluation of sampling and interpolation methods used for weed mapping. *Journal of Plant Diseases and Protection* **20**:205-215.
- Hansen, M. C. & R. A. Riggs. 2008. Accuracy, precision, and observation rates of global positioning system telemetry collars. *Journal of Wildlife Management* **72**:518-526.
- Harestad, A. S. & F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology* **60**:389-402.
- Hayasaka, K. 1997. Studies of voluntary dry matter intake and nutrient requirements in lactating holstein cows fed total mixed rations. *Research Bulletin of Hokkaido National Agriculture Experimental Station* **165**:60-68.
- Hebblewhite, M., M. Percy & E. H. Merrill. 2007. Are all global positioning system collars created equal? Correcting habitat-induced bias using three brands in the central canadian rockies. *Journal of Wildlife Management* **71**:2026-2033.
- Hernandez, L. & J. W. Laundre. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology* **11**:215-220.
- Hervert, J. J. & P. R. Krausman. 1986. Desert Mule Deer Use of Water Developments in Arizona. *Journal of Wildlife Management* **50**:670-676.
- Hewison, A. J. M., J. P. Vincent, J. Joachim, J. M. Angibault, B. Cargnelutti & C. Cibien. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology* **79**:679-689.
- Hill, M. O. & A. J. E. Smith. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multistate discrete characters. *Taxon* **25**:249-255.

- Hill, R. A., L. Barrett, D. Gaynor, T. Weingrill, P. Dixon, H. Payne & S. P. Henzi. 2004. Day length variation and seasonal analysis of behaviour. *South African Journal of Wildlife Research* **34**:39-44.
- Hodgman, T. P., B. B. Davitt & J. R. Nelson. 1996. Monitoring mule deer diet quality and intake with fecal indices. *Journal of Range Management* **49**:215-222.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* **78**:443-457.
- Holand, Ø. 1992. Seasonal variation in body composition of European roe deer. *Canadian Journal of Zoology* **70**:502-504.
- Holben, B. N. 1986. Characteristics of maximum-value composite images from temporal AVHRR data. *International Journal of Remote Sensing* **7**:1417-1434.
- Holloway, J. W., R. E. Estell, II & W. T. Butts, Jr. 1981. Relationship between fecal components and forage consumption and digestibility. *Journal of Animal Science* **52**:836-848.
- Homolka, M. 1991. The diet of moufflon (*Ovis musimon*) in the mixed forest habitat of the Drahanska Vrchovina highland. *Folia Zoologica* **40**:193-201.
- Hooge, P. N. & B. Eichenlaub. 1997. Animal Movement Extension for Arcview Version 11. (<http://www.absc.usgs.gov/glba/gistools/index.htm>). Alaska Biological Science Centre, US Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Hulbert, I. A. R. & J. French. 2001. The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat mapping. *Journal of Applied Ecology* **38**:869-878.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**:415-427.
- Iason, G. R., A. R. Mantecon, D. A. Sim, J. Gonzalez, E. Foreman, F. F. Bermudez & D. A. Elston. 1999. Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *Journal of Animal Ecology* **68**:87-93.
- Ihaka, R. & R. Gentleman. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**:299-314.
- Illius, A. W. & I. J. Gordon. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology* **56**:989-999.
- Janeau, G., C. Adrados, J. Joachim, J.-P. Gendner & D. Pépin. 2004. Performance of differential GPS collars in temperate mountain forest. *Comptes Rendus de Biologies* **327**:1143-1149.
- Jarman, P. J. 1974. Social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**:215-&.

- Jeppesen, J. L. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. Danish review of game biology **13**:1-32.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology **61**:65-71.
- Kaske, M. & A. Groth. 1997. Changes in factors affecting the rate of digesta passage during pregnancy and lactation in sheep fed on hay. Reproduction Nutrition Development **37**:573-588.
- Kendall, M. & A. Stuart. 1976. The advanced theory of statistics, Vol. 3: Design and analysis, and time-series. Griffin, London.
- Kerr, J. T. & M. Ostrovsky. 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. Trends in Ecology and Evolution **18**:299-305.
- Khazraie, K. 1989. Le budget-temps chez les agneaux et les femelles de mouflon de corse. Mémoire de DEA. Université Paul Sabatier Toulouse III, Toulouse, France.
- Kie, J. G., R. T. Bowyer, M. C. Nicholson, B. B. Boroski & E. R. Loft. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. Ecology **83**:530-544.
- Kjellander, P., A. J. M. Hewison, O. Liberg, J. M. Angibault, E. Bideau & B. Cargnelutti. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. Oecologia **139**:478-485.
- Kleiber, M. 1975. The fire of life: an introduction to animal energetics. R. E. Krieger Publishing Co., New York.
- Klein, F. & C. Toïgo. 2003. Les tempêtes de décembre 1999 et la gestion du chevreuil : quels enseignements ? Pages 25-28 Rapport scientifique ONCFS 2002
- Kodric-Brown, A. & J. H. Brown. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. Ecology **59**:285-296.
- Krebs, J. R., N. B. Davies, J. R. Krebs & N. B. Davies. 1993. An introduction to behavioral ecology. Third edition. An introduction to behavioral ecology. Third edition.:i-xii, 1-420.
- Krzanowski, W. J. & F. H. C. Marriot. 1994. Multivariate analysis. Part I: distributions, ordination and inference. Hodder Arnold, London.
- Langbein, J. & K. M. Scheibe. 2001. Investigation on the stability of behavioural biorhythms of mouflon sheep (*Ovis gmelini musimon*). A. Nahlik & W. Uloth, editors. Proceedings of the Third International Symposium on Mouflon, Sopron, Hungary.

- Langbein, J., K. M. Scheibe & K. Eichhorn. 1997a. Daily pattern of behaviour and behavioural budget in free ranging European mouflons (*Ovis ammon musimon* Pallas, 1811). *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft* **43**:35-47.
- Langbein, J., K. M. Scheibe & K. Eichhorn. 1997b. Seasonal changes in the circadian behaviour patterns in European mouflons (*Ovis ammon musimon* Pallas, 1811). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **62**:117-123.
- Langbein, J., K. M. Scheibe & K. Eichhorn. 1998a. Investigations on periparturient behaviour in free-ranging mouflon sheep (*Ovis orientalis musimon*). *Journal of Zoology* **244**:553-561.
- Langbein, J., J. Streich & K. M. Scheibe. 1998b. Characteristic activity patterns of female mouflons (*Ovis orientalis musimon*) in the lambing period. *Applied Animal Behaviour Science* **58**:281-292.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burkey & T. H. Clutton-Brock. 1996. Climate, plant phenology and variation in age at first reproduction in a temperate herbivore. *J. Anim. Ecol.* **65**:653-670.
- Le Pendu, Y., L. Briedermann, J. F. Gerard & M. L. Maublanc. 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes* **34**:67-80.
- Le Pendu, Y., C. Guilhem, L. Briedermann, M. L. Maublanc & J. F. Gerard. 2000. Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes* **52**:97-107.
- Le Pendu, Y., M. L. Maublanc, L. Briedermann & M. Dubois. 1996. Spatial structure and activity in groups of Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). A comparative study. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **46**:201-216.
- Lebart, L., A. Morineau & M. Piron. 2004. *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris.
- Leclerc, B. & E. Lecrivain. 1979. Etude du comportement d'ovins domestiques en élevage extensif sur le Causse du Larzac. Dissertation. Université de Rennes, Rennes, France.
- Lent, P. C. 1974. Mother-infant relationship in ungulates. Pages 14-55 *dans* V. Geist & F. Walther, editors. *The behaviour of ungulates and its relation to management*. I.U.C.N. Publ. New Series.
- Lenth, R. V. 1981. On Finding the Source of a Signal. *Technometrics* **23**:149-154.
- Lesage, L., M. Crete, J. Huot, A. Dumont & J. P. Ouellet. 2000. Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. *Canadian Journal of Zoology* **78**:1930-1940.
- Levinson, D. H. & A. M. Waple. 2004. State of the climate in 2003. *Bulletin of the American Meteorological Society* **85**:S1-S72.

- Lewis, J. S., J. L. Rachlow, E. O. Garton & L. A. Vierling. 2007. Effects of habitat on GPS collar performance: using data screening to reduce location error. *Journal of Applied Ecology*:663-671.
- Lindstedt, S. L. & W. A. Calder. 1981. Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. *Quarterly Review of Biology* **56**:1-16.
- Lindstedt, S. L., B. J. Miller & S. W. Burskirk. 1986. Home range, time and body size in mammals. *Ecology* **67**:413-417.
- Linnell, J. D. C. & R. Andersen. 1998. Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Zoology, London* **244**:497-504.
- Linnell, J. D. C., K. Wahlström & J.-M. Gaillard. 1998. From birth to independence: birth, growth, neonatal mortality, hiding behaviour and dispersal. *dans* R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, editors. *The European Roe deer: The biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo.
- Lister, A. M., P. Grubb & S. R. M. Sumner. 1998. Taxonomy, morphology and evolution of European roe deer. *dans* R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, editors. *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian university press.
- Loe, L. E., C. Bonenfant, A. Mysterud, T. Severinsen, N. A. Øritsland, R. Langvatn, A. Stien, R. J. Irvine & N. C. Stenseth. 2007. Activity pattern of arctic reindeer in a predator-free environment: no need to keep a daily rhythm. *Oecologia* **152**:617-624.
- Loft, E. R., J. G. Kie & J. W. Menke. 1993. Grazing in the Sierra Nevada: home-range and space use patterns of mule deer as influenced by cattle. *California Fish and Game* **79**:145-166.
- Loft, E. R., J. W. Menke & T. S. Burton. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* **48**:1317-1325.
- Loison, A. & R. Langvatn. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* **116**:489-500.
- Lopez, R. R., P. M. Harveson, M. N. Peterson, N. J. Silvy & P. A. Frank. 2005. From the field: changes in ranges of Florida Key deer - does population density matter? *Wildlife Society Bulletin* **33**:343-348.
- Lotek Engineering Inc. 2000. N4 Differential post-processing software - User's manual. Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada.
- Lotek Engineering Inc. 2003. Small and midsize animals - GPS location system - GPS 3300 - User's manual. Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada.
- Loudon, A. S. I. 1994. Photoperiod and the regulation of annual and circannual cycles of food-intake. *Proceedings of the Nutrition Society* **53**:495-507.

- Lovari, S. & C. San Jose. 1997. Wood dispersion affects home range size of female roe deer. *Behavioural Processes* **40**:239-241.
- Lüps, P., S. Capt & Y. Crettenand. 2003. Der Mufflon *Ovis ammon musimon* in der Schweiz eine geographische, wildkundliche und jagdliche Randerscheinung. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* **28**:99-104.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100**:603-609.
- Mahoney, S. H. & J. A. Virgl. 2003. Habitat selection and demography of a nonmigratory woodland caribou population in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* **81**:321-334.
- Maillard, D. 1996. Occupation et utilisation de la garrigue et du vignoble méditerranéens par le sanglier (*Sus scrofa* L.). Thèse de Doctorat. Université d'Aix-Marseille.
- Maillard, D. 1998. Approche du fonctionnement de la population de sangliers (*Sus scrofa* L.) de la Réserve Naturelle de Roque-Haute à partir des résultats scientifiques obtenus sur l'espèce en milieu méditerranéen. *Ecologia Mediterranea* **24**:223-234.
- Main, M. B., F. W. Weckerly & V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy* **77**:449-461.
- Maloney, S. K., G. Moss, T. Cartmell & D. Mitchell. 2005. Alteration in diel activity patterns as a thermoregulatory strategy in black wildebeest (*Connochaetes gnou*). *Journal of Comparative Physiology A* **191**:1055-1064.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald & W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals. Chapman & Hall, London.
- Mann, M. E., R. S. Bradley & M. K. Hughes. 1999. Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations. *Geophysical Research Letters* **26**:759-762.
- Mao, J. S., M. S. Boyce, D. W. Smith, F. J. Singer, D. J. Vales, J. M. Vore & E. H. Merrill. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* **69**:1691-1707.
- Mares, M. A., T. E. Lacher, M. R. Willig, N. A. Bitar, R. Adams, A. Klinger & D. Tazik. 1982. An experimental analysis of social spacing in *Tamias striatus*. *Ecology* **63**:267-273.
- Martinetto, K. & J.-M. Cugnasse. 2001. Reaction distance in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) in the presence of hikers with a dog on the Caroux Plateau (Hérault, France). *Revue d'Ecologie: La Terre et la Vie* **56**:231-242.
- Martinetto, K., J.-M. Cugnasse & Y. Gilbert. 1998. La cohabitation du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) et des touristes dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). *Gibier Faune Sauvage* **15**:905-919.

- Maudet, C. & D. Dubray. 2002. Comparison of the genetic structures of two Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon*) populations (Cinto/Asco and Bavella). Poster. IV International Mouflon Symposium, Nuoro -Sardaigne - Italie.
- McArthur, R. A., R. H. Johnston & V. Geist. 1979. Factors influencing heart rate in free-ranging bighorn sheep: a physiological approach to the study of wildlife harassment. *Canadian Journal of Zoology* **57**:2010-2021.
- McGarigal, K. & M. B.J. 1995. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure. General Technical Report PNW-GTR-351. Pacific Northwest research Station, Forest Service, US Department of Agriculture, Portland, OR.
- McGilloway, D. A., A. Cushnahan, A. S. Laidlaw, C. S. Mayne & D. J. Kilpatrick. 1999. The relationship between level of sward height reduction in a rotationally grazed sward and short-term intake rates of dairy cows. *Grass and Forage Science* **54**:116-126.
- McKinney, T., S. R. Boe & J. C. deVos. 2003. GIS-based evaluation of escape terrain and desert bighorn sheep populations in Arizona. *Wildlife Society Bulletin* **31**:1229-1236.
- McLoughlin, P. D., J. M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Said & F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* **88**:3192-3201.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and determination of home range size. *American Naturalist* **97**:133-140.
- Mesteig, K., N. J. C. Tyler & A. S. Blix. 2000. Seasonal changes in heart rate and food intake in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). *Acta Physiologica Scandinavica* **170**:145-151.
- Michelena, P., S. Noel, J. Gautrais, J. F. Gerard, J. L. Deneubourg & R. Bon. 2006. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia* **148**:170-180.
- Miller, G. D., M. H. Cochran & E. L. Smith. 1984. Nighttime activity of desert bighorn sheep. *Desert Bighorn Council Transactions* **28**:23-25.
- Moen, A. N. 1973. *Wildlife ecology - an analytical approach*. Freeman and Company, San Francisco.
- Moen, R., J. Pastor & Y. Cohen. 1996a. Interpreting behavior from activity counters in GPS collars on moose. *Alces* **32**:101-108.
- Moen, R., J. Pastor & Y. Cohen. 2001. Effects of animal activity on GPS telemetry location attempts. *Alces* **37**:207-216.

- Moen, R., J. Pastor, Y. Cohen & C. C. Schwartz. 1996b. Effects of moose movement and habitat use on GPS collar performance. *Journal of Wildlife Management* **60**:659-668.
- Molsher, R., C. Dickman, A. Newsome & W. Muller. 2005. Home ranges of feral cats (*Felis catus*) in central-western New South Wales, Australia. *Wildlife Research* **32**:587-595.
- Moncorps, S., P. Boussès, D. Réale & J.-L. Chapuis. 1997. Diurnal time budget of the mouflon (*Ovis musimon*) on the Kerguelen archipelago: influence of food resources, age, and sex. *Canadian Journal of Zoology* **75**:1828-1834.
- Morand-Fehr, P. & M. Doreau. 2001. Effects of heat stress on feed intake and digestion in ruminants. *Productions Animales* **14**:15-27
- Moyer, M. A., J. W. McCown & M. K. Oli. 2007. Factors influencing home-range size of female Florida black bears. *Journal of Mammalogy* **88**:468-476.
- Mysterud, A. 1998. The relative roles of body size and feeding type on activity time of temperate ruminants. *Oecologia* **113**:442-446.
- Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *Journal of Zoology* **247**:479-486.
- Mysterud, A. & R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**:1435-1441.
- Mysterud, A., P. K. Larsen, R. A. Ims & E. Ostbye. 1999. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology* **77**:776-783.
- Mysterud, A. & E. Østbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin* **27**:385-394.
- Mysterud, A., F. J. Pérez-Barberia & I. J. Gordon. 2001. The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia* **127**:30-39.
- Nams, V. O. 1989. Effects of radiotelemetry error on sample size and bias when testing for habitat selection. *Canadian Journal of Zoology* **67**:1631-1636.
- Neuhaus, P. & K. E. Ruckstuhl. 2002. Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethology Ecology & Evolution* **14**:373-381.
- Nicholson, M. C., R. T. Bowyer & J. G. Kie. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: Tradeoffs associated with migration. *Journal of Mammalogy* **78**:483-504.

- Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. Pages 215–239 *dans* R. J. Hudson & R. G. White, editors. Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- Orians, G. H. & J. F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* **137**:S29-S49.
- Owen-Smith, N. 1994. Foraging responses of kudu to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* **75**:1050-1062.
- Owen-Smith, N. 1998. How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Journal of Zoology, London* **246**:183-192.
- Owen-Smith, N. & P. Novellie. 1982. What should a clever ungulate eat? *American Naturalist* **119**:151-178.
- Paeth, H. & A. Hense. 2005. Mean versus extreme climate in the Mediterranean region and its sensitivity to future global warming conditions. *Meteorologische Zeitschrift* **14**:329-347.
- Palomares, F. 1994. Site fidelity and effects of body mass on home range size of Egyptian mongooses. *Canadian Journal of Zoology* **72**:465-469.
- Palomares, F. & M. Delibes. 1992. Data-analysis design and potential bias in radio-tracking studies of animal habitat use. *Acta Oecologica* **13**:221-226.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildlife Monographs*:5-48.
- Pellerin, M., S. Saïd & J.-M. Gaillard. 2008. Roe deer *Capreolus capreolus* home-range sizes estimated from VHF and GPS data. *Wildlife Biology* **14**:101-110.
- Pelletier, F. & M. Festa-Bianchet. 2004. Effects of body mass, age, dominance and parasite load on foraging time of bighorn rams, *Ovis canadensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**:546-551.
- Pépin, D., P. C. Renaud, B. Dumont & F. Decuq. 2006. Time budget and 24-h temporal rest-activity patterns of captive red deer hinds. *Applied Animal Behaviour Science* **101**:339-354.
- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge studies in Ecology.
- Pettorelli, N. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:503-510.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, A. Mysterud, P. Duncan, N. C. Stenseth, D. Delorme, G. Van Laere, C. Toigo & F. Klein. 2006. Using a proxy of plant productivity

- (NDVI) to find key periods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos* **112**:565-572.
- Pettorelli, N., R. B. Weladji, O. Holand, A. Mysterud, H. Breie & N. C. Stenseth. 2005. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters* **1**:24-26.
- Pfeffer, P. 1967. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782); Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia* **31 (Suppl.)**:262.
- Pfeffer, P. & R. Settimo. 1973. Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Mammalia* **37**:37-41.
- Piegert, H. & W. Uloth. 2005. Der Europäische Mufflon. DSV-Verlag GmbH, Edition Natur Life, Hamburg, Germany.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy & D. Sarkar. 2005. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-65.
- Pinheiro, J. C. & D. M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS, Berlin.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Fondation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Racey, P. A. & S. M. Swift. 1985. Feeding Ecology of *Pipistrellus-Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae) During Pregnancy and Lactation .1. Foraging Behavior. *Journal of Animal Ecology* **54**:205-215.
- Rapport, D. J. 1980. Optimal foraging for complementary resources. *Am. Nat.* **116**:324-346.
- Reed, B. C., J. F. Brown, D. VanderZee, T. R. Loveland, J. W. Merchant & D. O. Ohlen. 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science* **5**:703-714.
- Relyea, R. A., R. K. Lawrence & S. Demarias. 2000. Home range of desert mule deer: testing the body size and habitat productivity hypotheses. *Journal of Wildlife Management* **64**:146-153.
- Rempel, R. S. & A. R. Rodgers. 1997. Effects of differential correction on accuracy of a GPS animal location system. *Journal of Wildlife Management* **61**:525-530.
- Rempel, R. S., A. R. Rodgers & K. F. Abraham. 1995. Performance of a GPS animal location under boreal forest canopy. *Journal of Wildlife Management* **59**:543-551.
- Rettie, W. J. & P. D. McLoughlin. 1999. Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1175-1184.
- Riley, S. J. & A. R. Dood. 1984. Summer movements, home range, habitat use, and behavior of mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management* **48**:1302-1310.

- Risenhoover, K. L. & J. A. Bailey. 1985. Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. *Journal of Wildlife Management* **49**:797-804.
- Risenhoover, K. L. & J. A. Bailey. 1988. Growth rates and birthing period of bighorn sheep in low-elevation environments in Colorado. *Journal of Mammalogy* **69**:592-597.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* **56**:99-106.
- Ruckstuhl, K. E. & H. Kokko. 2002. Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. *Animal Behaviour* **64**:909-914.
- Ruckstuhl, K. E. & P. Neuhaus. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* **137**:361-377.
- Ruckstuhl, K. E. & P. Neuhaus. 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews* **77**:77-96.
- Rumble, M. A., L. Benkobi, F. Lindzey, R. S. Gamo, A. M. Sibbald & I. J. Gordon. 2001. Evaluating elk habitat interactions with GPS collars. Tracking animals with GPS. An international conference held at the Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen, 12-13 March 2001.:11-17.
- Rumble, M. A. & F. Lindzey. 1997. Effects of forest vegetation and topography on global positioning system collars for elk. Pages 492-501 *ACSM/ASPRS Annual Convention and Exposition Technical Papers*. Resource Technology Institute, Seattle, Washington.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution* **12**:143-149.
- Sager-Fradkin, K. A., K. J. Jenkins, R. A. Hoffman, R. A. Happe, J. J. Beecham & R. G. Wright. 2007. Fix success and accuracy of Global positioning system collars in old-growth temperate coniferous forests. *Journal of Wildlife Management* **71**:1298-1308.
- Saïd, S., J.-M. Gaillard, P. Duncan, N. Guillon, N. Guillon, S. Servanty, M. Pellerin, K. Lefevre, K. Martin & G. Van Laere. 2005a. Ecological correlates of home range size in spring-summer for female roe deer in a deciduous woodland. *Journal of Zoology, London* **267**:301-308.
- Saïd, S., M. Pellerin, N. Guillon, F. Débias & H. Fritz. 2005b. Assessment of forage availability in ecological studies. *European Journal of Wildlife Research* **51**:242-247.
- Saïd, S. & S. Servanty. 2005. The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape ecology* **20**:1003-1012.

- Saïdi, S. 2002. Mesure de l'impact d'un groupe de chevaux (*Equus caballus gmelini* Ant. *forma sylvaticus* Vet.) sur l'évolution de la flore et des formations végétales du domaine de La Peyrouitarié: mise en place du protocole et état des lieux. ONCFS, CNERA Faune de Montagne.
- Saint, G. 1996. SPOT 4 VEGETATION system: association with high resolution data for multiscale studies. *Advances in Space Research* **17**:107-110.
- Santerre, R. & J.-M. Bilodeau. 1996. Utilisation du système de positionnement GPS en foresterie. Pages 588-603 *dans* Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, editor. Manuel de foresterie Presses de l'Université Laval.
- Santosa, Y. 1990. Utilisation de paramètres éco-éthologiques pour la mise au point d'une méthode d'étude quantitative des populations de grands mammifères : exemple du mouflon (*Ovis ammon musimon*) du Caroux-Espinouse. Dissertation. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Santosa, Y., M.-L. Maublanc, J.-M. Cugnasse & D. Eychenne. 1990. Influence de facteurs climatiques sur le rendement d'échantillonnages de mouflons (*Ovis ammon musimon*). *Gibier Faune Sauvage* **7**:365-375.
- Schaller, G.B. 1977. Mountain monarchs. Wild sheep and goats of the Himalaya. Chicago University Press, Chicago.
- Schär, C., P. L. Vidale, D. Lüthi, C. Frei, C. Häberli, M. A. Liniger & C. Appenzeller. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* **427**:332-336.
- Scherrer, B. 1982. Biostatistique, Gaëtan Morin edition. , Chicoutimi, Québec, Canada.
- Schmitz, O. J. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Holarctic Ecology* **14**:104-111.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**:369-404.
- Seaman, D. E., J. J. Millspaugh, B. J. Kernohan, G. C. Brundige, K. J. Raedeke & R. A. Gitzen. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* **63**:739-747.
- Searle, K. R., T. Vandervelde, N. T. Hobbs, L. A. Shipley & B. A. Wunder. 2006. Spatial context influences patch residence time in foraging hierarchies. *Oecologia* **148**:710-719.
- Sempéré, A. J., R. Maugé & C. Maugé. 1998. Reproductive physiology of roe deer. Pages 161-188 *dans* R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, editors. The european roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala & D. M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* **37**:789-&.

- Shannon, N. H., R. J. Hudson, V. C. Brink & W. D. Kitts. 1975. Determinants of spatial distribution of rocky mountain bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* **39**:1975.
- Shi, J., R. I. M. Dunbar, D. Buckland & D. Miller. 2003. Daytime activity budgets of feral goats (*Capra hircus*) on the Isle of Rum: influence of season, age and sex. *Canadian Journal of Zoology* **81**:803-815.
- Shipley, L. A. & D. E. Spalinger. 1992. Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate. *Canadian Journal of Zoology* **70**:1743-1752.
- Sigrist, P., P. Coppin & M. Hermy. 1999. Impact of forest canopy on quality and accuracy of GPS measurements. *International Journal of Remote Sensing* **20**:3595-3610.
- Silanikove, N. 1992. Effects of water scarcity and hot environment on appetite and digestion in ruminants - a review. *Livestock Production Science* **30**:175-194.
- Silanikove, N. 2000. Effects of heat stress on the welfare of extensively managed domestic ruminants. *Livestock Production Science* **67**:1-18.
- Silva, M. & J. A. Downing. 1995. The allometric scaling of density and body mass - a nonlinear relationship for terrestrial mammals. *American Naturalist* **145**:704-727.
- Skole, D. & C. Tucker. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science* **260**:1905-1909.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry - The principles and practice of statistics in biological research*, second edition, New York, USA.
- Sourie, M. 2004. Impacts de la fermeture du milieu et des activités humaines sur la population de mouflons méditerranéens (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) du massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Ecole Nationale d'Ingenieurs des Travaux Agricoles de Bordeaux.
- Spalinger, D. E. & N. T. Hobbs. 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *American Naturalist* **140**:325-348.
- Stamps, J. 1995. Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist* **146**:41-58.
- Stanley, T. A., R. C. Cochran, E. S. Vanzant, D. L. Harmon & L. R. Corah. 1993. Periparturient changes in intake, ruminal capacity, and digestive characteristics in beef-cows consuming alfalfa hay. *Journal of Animal Science* **71**:788-795.
- Stephens, D. W. & J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Steury, T. D. & D. L. Murray. 2003. Causes and consequences of individual variation in territory size in the American red squirrel. *Oikos* **101**:147-156.

- Storms, D. 2008. Utilisation, sélection et partage des ressources par le cerf et le chevreuil. Thèse de Doctorat. AgroParisTech, Paris.
- Sutherland, W. J. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Swihart, R. K., N. A. Slade & B. J. Bergstrom. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology* **69**:393-399.
- Tenenhaus, M., J. Gauchi & C. Ménardo. 1995. Régression PLS et applications. *Revue de Statistique Appliquée* **43**:7-63.
- Thiebaut, B. 1971. La transition climatique dans le massif de l'Agoût. *Vie et Milieu Serie C-Biologie Terrestre* **22**:167-206.
- Tixier, H. & P. Duncan. 1996. Are european roe deer browser ? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* **51**:3-17.
- Toigo, C. 1999. Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1060-1063.
- Tregenza, T. 1995. Building on the Ideal Free Distribution. *Advances in Ecological Research* **26**:253-307.
- Trewhella, W. J., S. Harris & F. E. McAllister. 1988. Dispersal distance, home-range size and population-density in the red fox (*Vulpes vulpes*) - a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* **25**:423-434.
- Trimble Navigation Ltd. 2002. Mapping systems - General reference, Sunnyvale, California, USA.
- Tronchot, M. 2007. Impacts du brûlage dirigé et du gyrobroyage sur une lande de bruyère-callune dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault, France). ONCFS.
- Türcke, F. & S. Schmincke. 1965. Das Muffelwild. *Naturgeschichte*. Paul Parey, Hambourg.
- Tufto, J., R. Andersen & J. D. C. Linnell. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* **65**:715-724.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology - the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**:171-197.
- Tustin, K. G. & J. P. Parkes. 1988. Daily movement and activity of female and juvenile himalayan thar (*Hemitragus jemlahicus*) in the eastern Southern Alps, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* **11**:51-59.
- Uloth, W. 1972. To the history of the distribution, introduction and cross-breeding of the Tyrrhenis mouflon in Europe and oversea. *Acta Theriologica* **17**:412-413.

- Ungar, E. D., Z. Henkin, M. Gutman, A. Dolev, A. Genizi & D. Ganskopp. 2005. Inference of animal activity from GPS collar data on free ranging cattle. *Rangeland Ecology & Management* **58**:256-266.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* **47**:893-901.
- Van Soest, P. J., J. B. Robertson & B. A. Lewis. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* **74**:3583-3597.
- Van Someren, E. J. W. 2003. Thermosensitivity of the circadian timing system. *Sleep and Biological Rhythms* **1**:55-64.
- Venables, W. N. & B. D. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York.
- Visscher, D. R. 2006. GPS measurement error and resource selection functions in a fragmented landscape. *Ecography* **29**:458-464.
- Walther, F. R. 1965. Verhaltensstudien an der Grant-gazeile (*Gazella granti* Brooke, 1872) in Ngorongoro-Krater. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **22**:167-208.
- Watkinson, A. R., J. A. Gill & M. Hulme. 2004. Flying in the face of climate change: a review of climate change, past, present and future. *Ibis* **146**:4-10.
- Weber, M. L. & J. M. Thompson. 1998. Seasonal patterns in food intake, live mass, and body composition of mature female fallow deer (*Dama dama*). *Canadian Journal of Zoology* **76**:1141-1152.
- Weiner, J. 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals - ecological implications. *Trends in Ecology & Evolution* **7**:384-388.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by larger generalist herbivores. *American Naturalist* **108**:290-304.
- White, G. C. & R. A. Garrott. 1986. Effects of biotelemetry triangulation error on detecting habitat selection. *Journal of Wildlife Management* **50**:509-513.
- White, G. C. & R. A. Garrott. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press, New York.
- Wickstrom, M. L., C. T. Robbins, T. A. Hanley, D. E. Spalinger & S. M. Parish. 1984. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer. *Journal of Wildlife Management* **48**:1285-1301.
- Widmer, O. & S. Saïd. 2004. Conséquences d'une tempête sur l'occupation de l'espace par le chevreuil : proposition de gestion forestière. *Faune Sauvage* **264**:32-37.

- Widmer, O., S. Saïd, J. Miroir, P. Duncan, J.-M. Gaillard & F. Klein. 2004. The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management* **195**:237-242.
- Wilmshurst, J. E., J. M. Fryxell & P. E. Colucci. 1999. What constrains daily intake in Thomson's gazelles? *Ecology* **80**:2338-2347.
- Withey, J. C., T. D. Bloxton & J. M. Marzluff. 2001. Effects of tagging and location error in wildlife radiotelemetry studies. Pages 43-75 *dans* J. J. Millspaugh & J. M. Marzluff, editors. *Radio tracking and animal populations*.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* **70**:164-168.
- Wronski, T., A. Apio & M. Plath. 2006. Activity patterns of bushbuck (*Tragelaphus scriptus*) in Queen Elizabeth National Park. *Behavioural Processes* **73**:333-341.
- Zweifel-Schielly, B. & W. Suter. 2007. Performance of GPS telemetry collars for red deer *Cervus elaphus* in rugged Alpine terrain under controlled and free-living conditions. *Wildlife Biology* **13**:299-312.